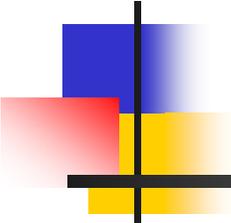


# Sensazioni

---

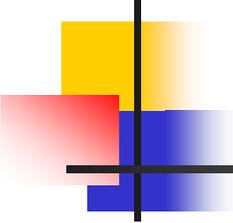


# Sensazioni

---

## **Obiettivi della lezione:**

1. Spiegare cosa è un recettore
2. Spiegare come avviene la codifica delle sensazioni
3. Identificare tre importanti proprietà della luce
4. Descrivere le principali strutture dell'occhio umano
5. Illustrare l'accomodazione e spiegare i disturbi refrattivi

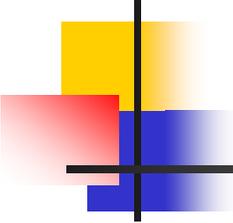


## Ricordate cosa è una sensazione?

---

Sensazione = esperienza soggettiva di cambiamenti nel mondo fisico registrati dai nostri organi sensoriali

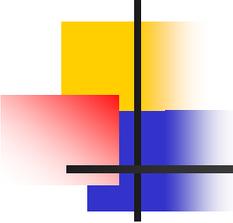
Che differenza c'è tra sensazione e percezione?



## Recettori e sensazioni

---

I recettori sono un particolare tipo di neuroni. Sono il primo livello di elaborazione sensoriale, ovvero di trasduzione del segnale o energia fisica in segnale elettrico trasmissibile ad altri neuroni.



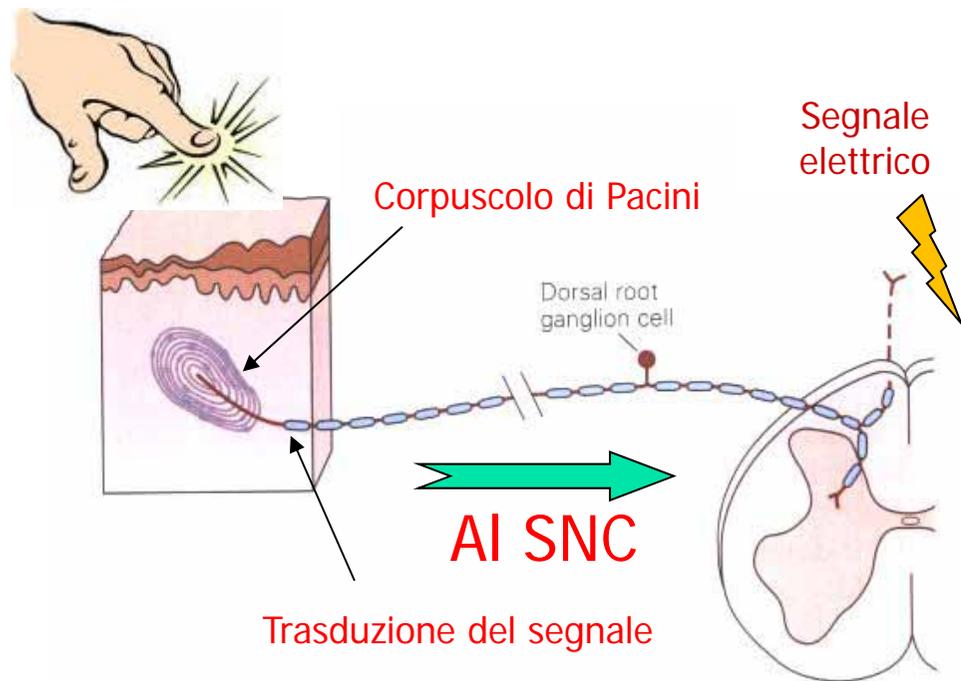
## Recettori e sensazioni

---

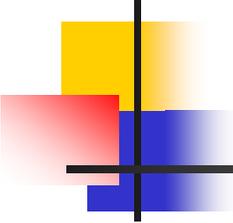
I recettori sensoriali svolgono tre importanti funzioni:

- 1) assorbono piccole quantità di energia (stimolo);
- 2) convertono l'energia dello stimolo in un impulso elettrico (trasduzione);
- 3) questo impulso elettrico viene trasmesso ai neuroni con cui il recettore fa sinapsi producendo una serie di trasmissioni a cascata che arrivano ai neuroni del sistema nervoso centrale

# Recettori sensoriali



- Rilevano una determinata forma di *energia*
- Trasducono un segnale *stimolo* in un segnale elettrico
- Misurano stimoli importanti per la sopravvivenza

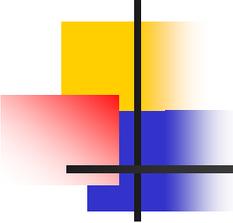


# Recettori e sensazioni

---

Ad esempio:

<http://www.youtube.com/watch?v=WeUAr33sWp8>



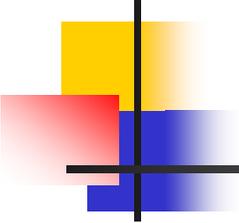
## Recettori e sensazioni

---

Il segnale dunque viaggia dai recettori sino al cervello, ed è qui che si percepisce l'esperienza!

In teoria, stimolando direttamente il cervello potremmo produrre direttamente le stesse sensazioni, ed è proprio ciò che scoprì per la prima volta il chirurgo Pensfield negli anni '50 del secolo scorso.

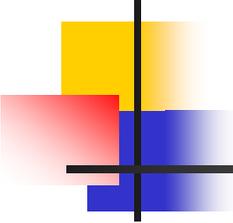
<http://www.youtube.com/watch?v=kNdM9JhTPJw>



# Recettori sensoriali

---

- **Fotorecettori**
  - Rispondono alla luce
- **Meccanorecettori**
  - Rispondono a deformazioni meccaniche
- **Termocettori**
  - Rispondono a variazioni di temperatura
- **Chemorecettori**
  - Rispondono alla presenza di determinate molecole

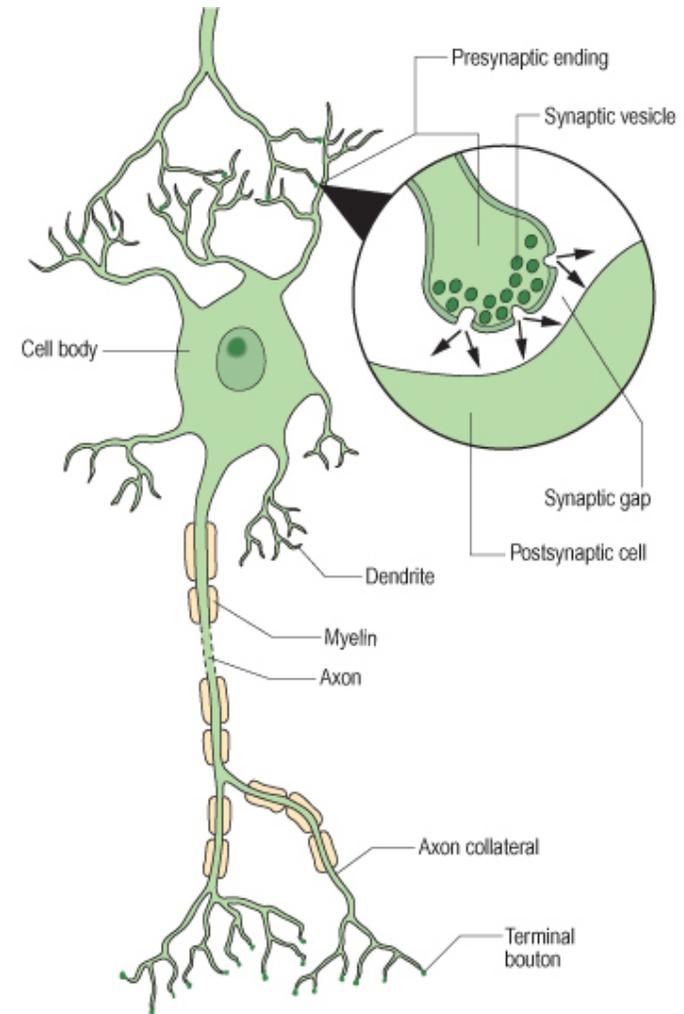
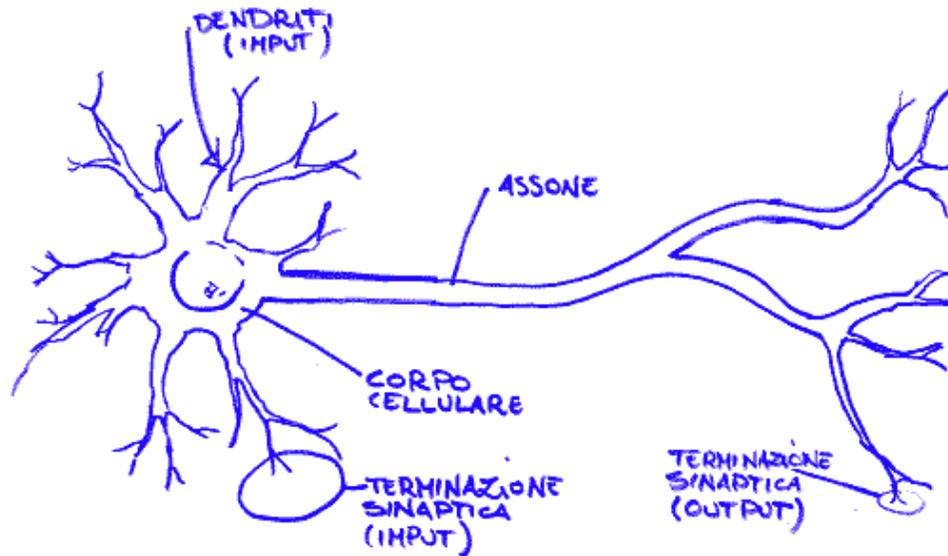


# Recettori sensoriali (dettaglio)

---

- **Fotorecettori**
  - Coni (visione fotonica)
  - Bastoncelli (visione scotopica)
- **Meccanorecettori**
  - Recettori cutanei
    - Pacini (vibrazione, derma)
    - Ruffini (pressione, derma)
    - Meissner (vibrazione, superficie)
    - Merkel (pressione, superficie)
  - Cellule ciliate
    - Acustiche (udito)
    - Vestibolari (equilibrio)
  - Propriocettori
    - Fusi neuromuscolari (stiramento muscolare)
    - Organi tendinei del Golgi (stiramento delle articolazioni)
  - Recettori di stiramento nei visceri
  - Nocicettori
- **Termocettori**
  - Recettori del caldo
  - Recettori del caldo intenso
  - Recettori del freddo
  - Recettori del freddo intenso
- **Chemorecettori**
  - Neuroni olfattivi
    - Olfattivi primari
    - Vomeronasali
  - Cellule gustative
  - Nocicettori
  - Recettori del prurito

# Neuroni e sinapsi



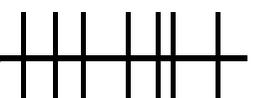
© Elsevier. Crossman & Neary: Neuroanatomy 3e - www.studentconsult.com

L'informazione nel sistema nervoso "viaggia" attraverso i neuroni per mezzo di impulsi elettrici (tipicamente potenziali d'azione, ovvero variazioni repentine di carica elettrica tra l'interno e l'esterno del neurone). La comunicazione del segnale tra un neurone e l'altro avviene attraverso scambi chimici nelle sinapsi. La maggiore o minore attività del neurone si misura in numero di potenziali per unità di tempo, ovvero frequenza di scarica. Il neurone ha una certa frequenza di scarica anche a riposo.

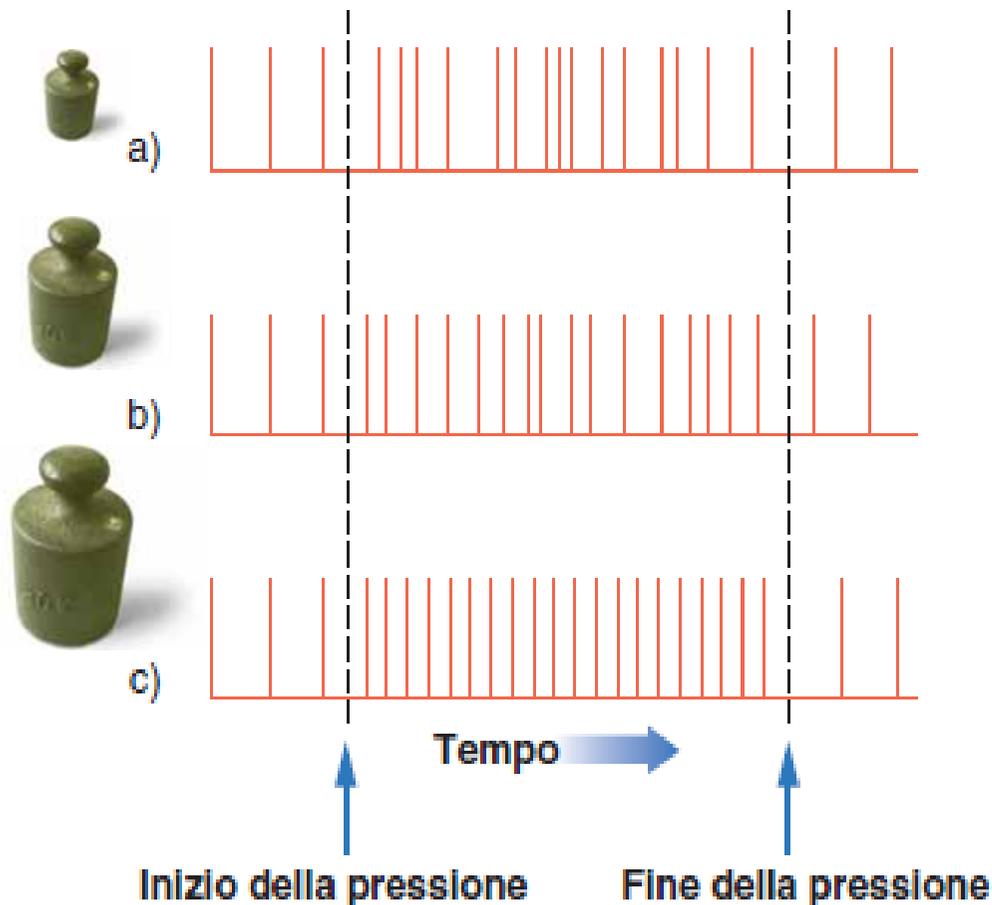
Rappresentazione della frequenza di scarica: molto alta →



bassa →

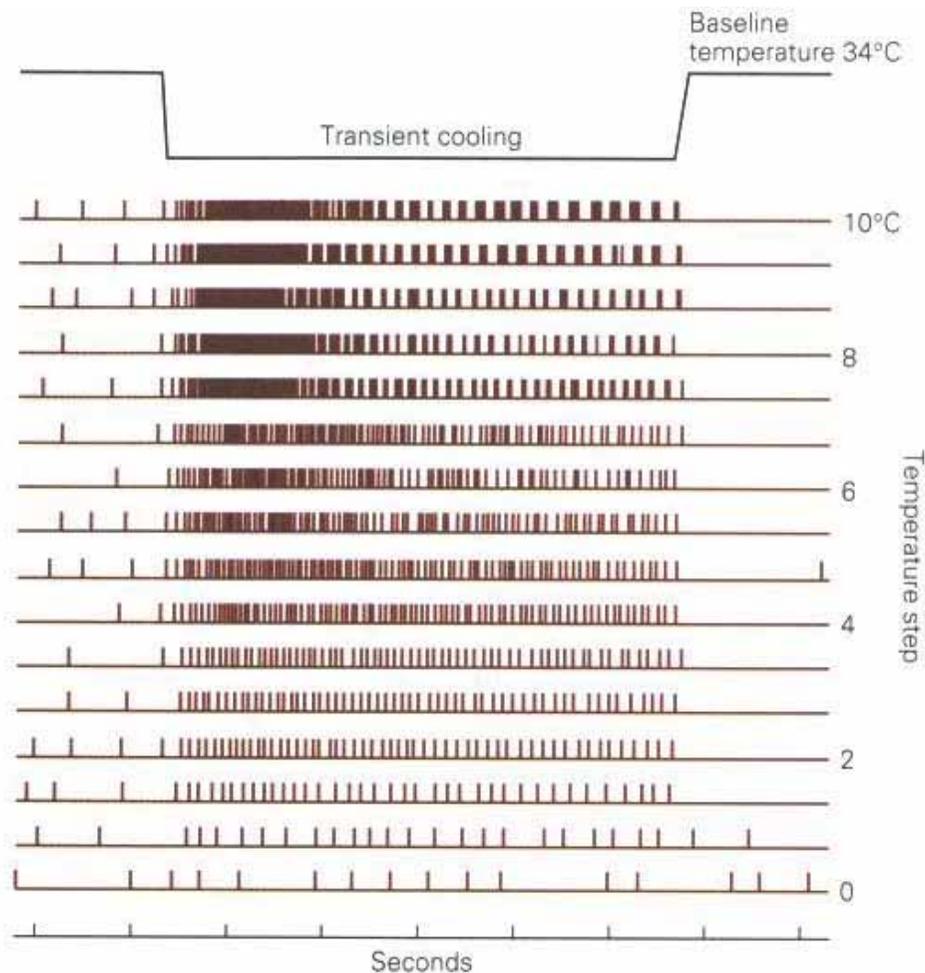


# Codifica del segnale: intensità



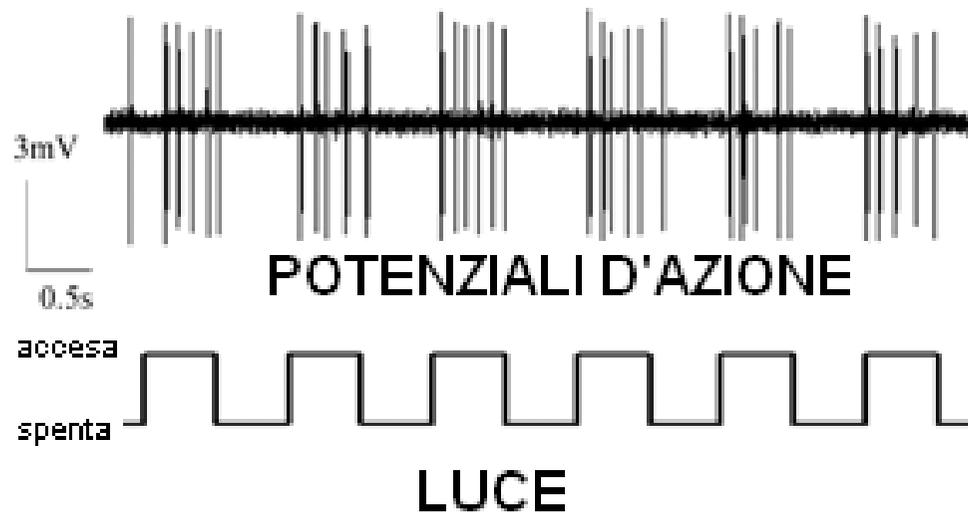
- L'intensità dello stimolo è codificata come frequenza dei potenziali d'azione nelle fibre nervose afferenti
- La frequenza è proporzionale allo stimolo percepito ma non allo stimolo reale

# Codifica del segnale: intensità

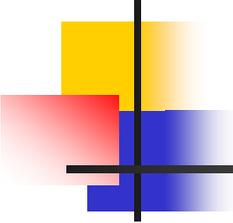


- L'intensità dello stimolo è codificata come frequenza dei potenziali d'azione nelle fibre nervose afferenti
- La frequenza è proporzionale allo stimolo percepito ma non allo stimolo reale

# Codifica del segnale: intensità



- Lo stesso accade anche nei neuroni afferenti visivi...



## E la «qualità» delle sensazioni?

---

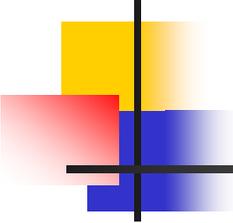
Vista: i colori

Udito: le frequenze

Gusto: dolce vs. amaro vs. acido

Ecc...

Come vengono codificate?



## E la «qualità» delle sensazioni?

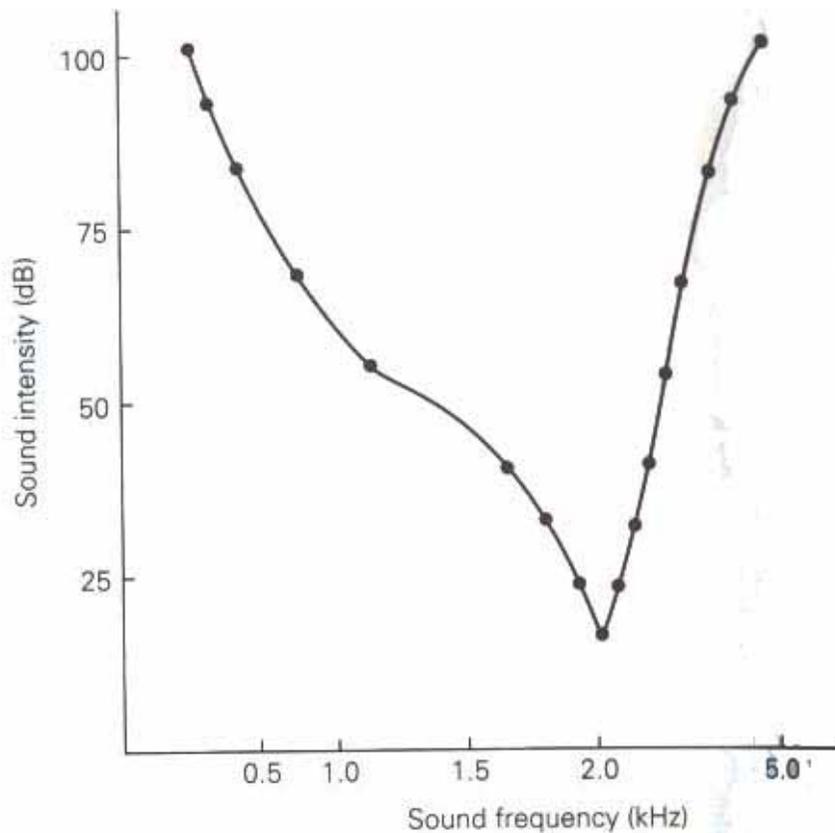
---

→ Attraverso recettori diversi che trasmettono a fibre nervose diverse!

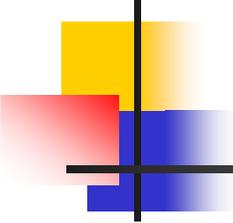
Ogni «qualità» di stimolo attiverà in maniera preferenziale solo alcuni tipi di recettori (ad esempio: il colore rosso solo quei recettori della retina (coni) che rispondono a onde lunghe, mentre il colore blu solo quei coni che rispondono preferenzialmente alle onde corte).

Ogni recettore ha uno stimolo ottimale, ovvero risponde massimamente per uno stimolo con una determinata caratteristica (una lunghezza d'onda per gli stimoli visivi, piuttosto che una frequenza negli stimoli uditivi).

# Stimoli ottimali



- Per capire quale sia lo stimolo ottimale per un recettore si può trovare la **soglia assoluta (cosa è?)** di intensità per quel recettore, per suoni con diversa frequenza
- Cosa descrive questo grafico?
- La curva così ottenuta viene detta **curva di tuning** (sintonizzazione) del recettore



## La visione: luce e occhio

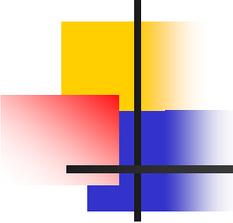
---

La luce è una forma di radiazione elettromagnetica che viaggia, sotto forma di onda a quale velocità?

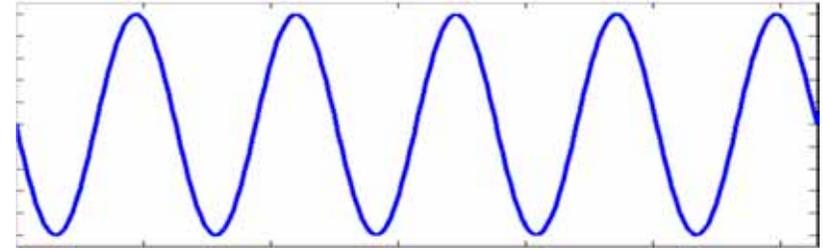
→ Circa 300.000 Km/s



Linea che mostra la velocità della luce in un modello in scala.  
Dalla terra alla luna, 384.400 km, circa 1,28 secondi considerando la distanza media centro terra/centro luna



## Luce e occhio

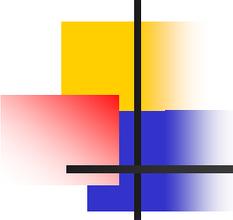


La luce è una forma di radiazione elettromagnetica che viaggia, sotto forma di onda a quale velocità?

→ Circa 300.000 Km/s

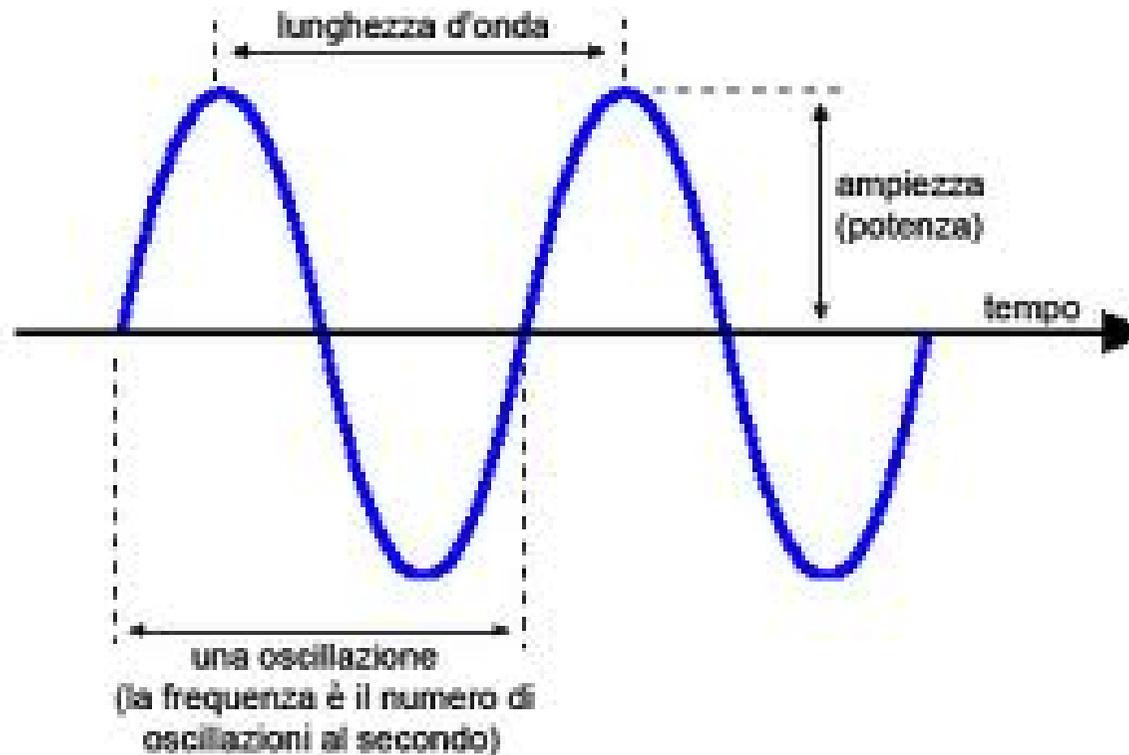


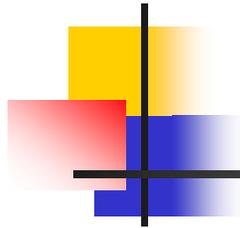
Linea che mostra la velocità della luce in un modello in scala.  
Dalla terra alla luna, 384.400 km, circa 1,28 secondi considerando la distanza media centro terra/centro luna



## Luce e occhio

Le onde variano in ampiezza e lunghezza d'onda (distanza tra 2 picchi).

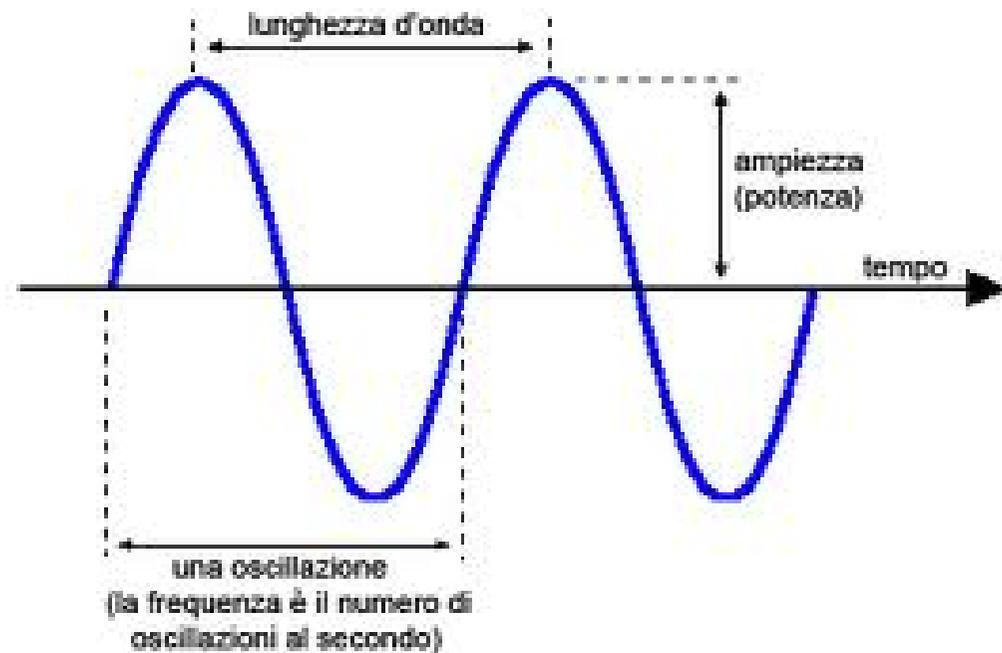
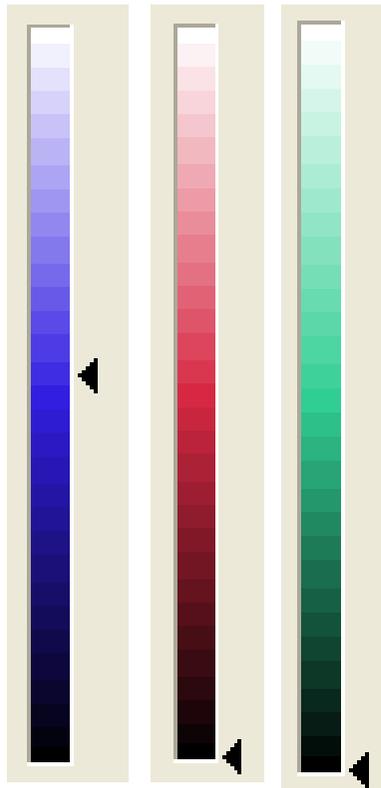




## Luce e occhio

**L'ampiezza** codifica l'intensità ovvero la chiarezza.

CHIAREZZA



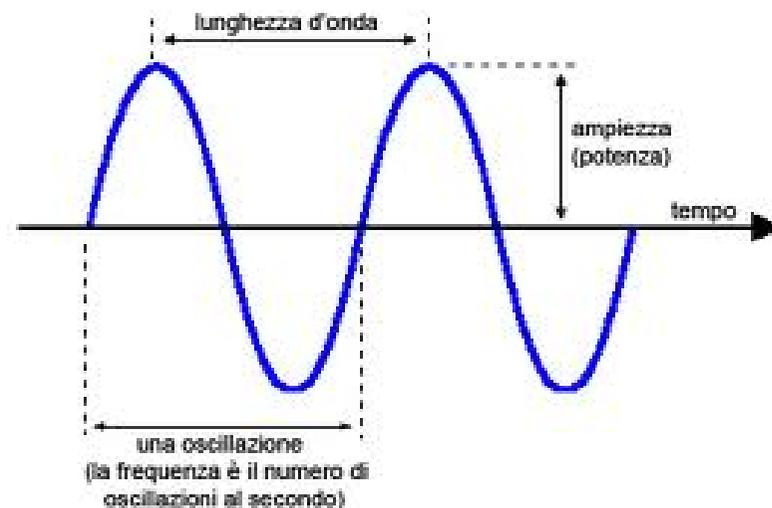
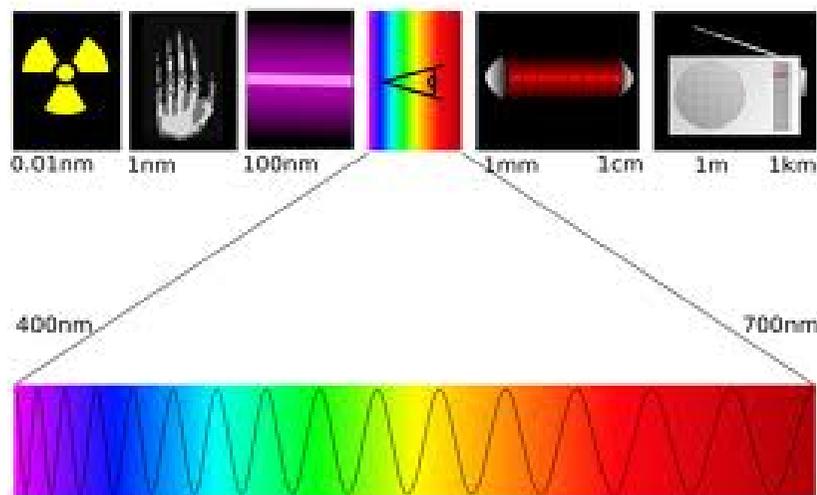
# Luce e occhio

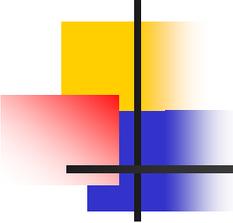
La **lunghezza d'onda** codifica colore.

Onde corte sono percepite come viola, blu.

Onde medie sono percepite come verde e giallo.

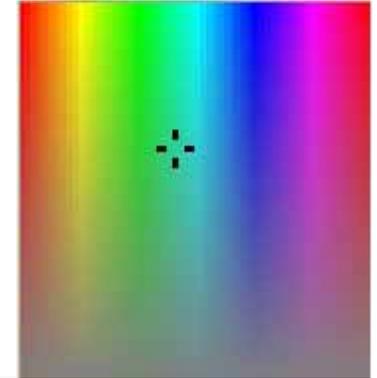
Onde lunghe come arancione o rosso.



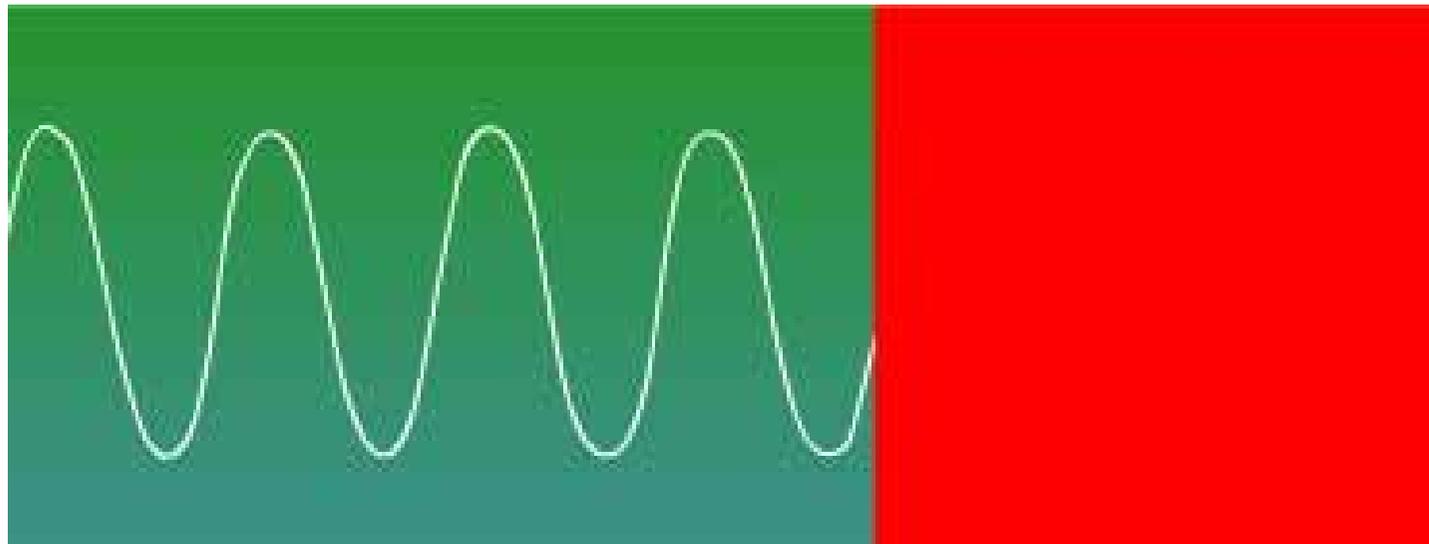


## Luce e occhio

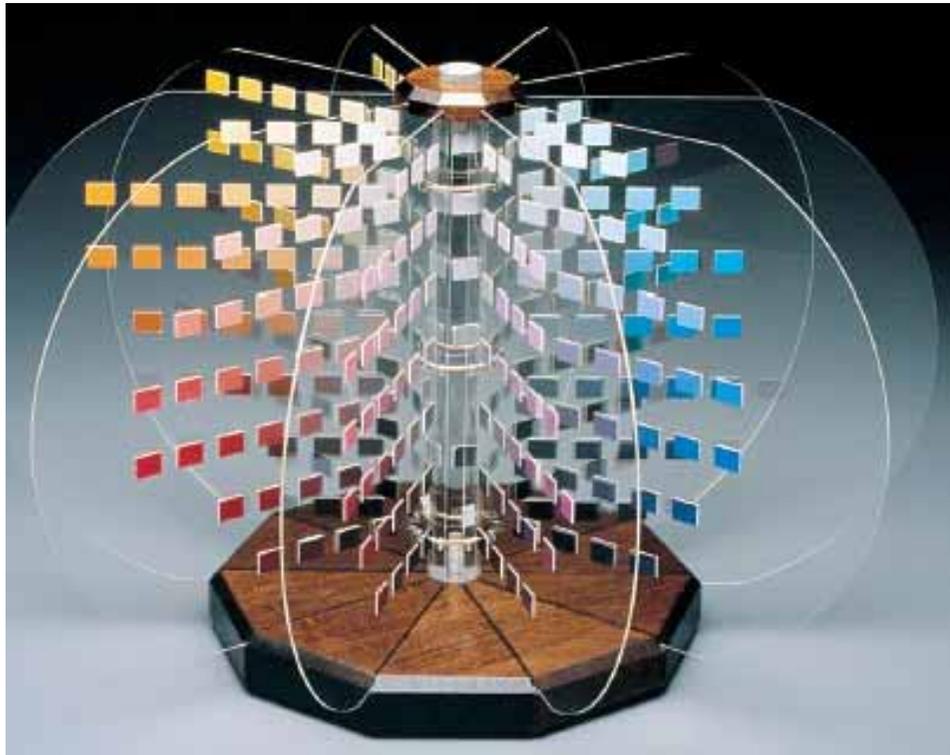
SATURAZIONE



La luce che normalmente vediamo è un mix di diverse lunghezze d'onda. La **saturazione** indica la purezza di un colore. Un colore «puro» è codificato da una singola lunghezza d'onda.



# Luce e occhio

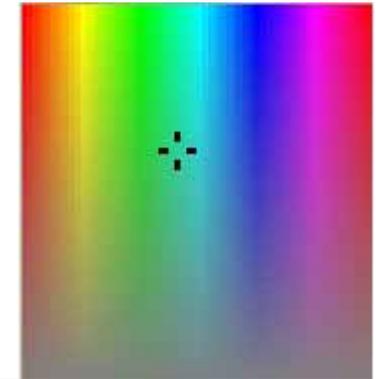


Quindi riassumendo, sono tre le proprietà della luce che vanno ad influenzare la percezione visiva:

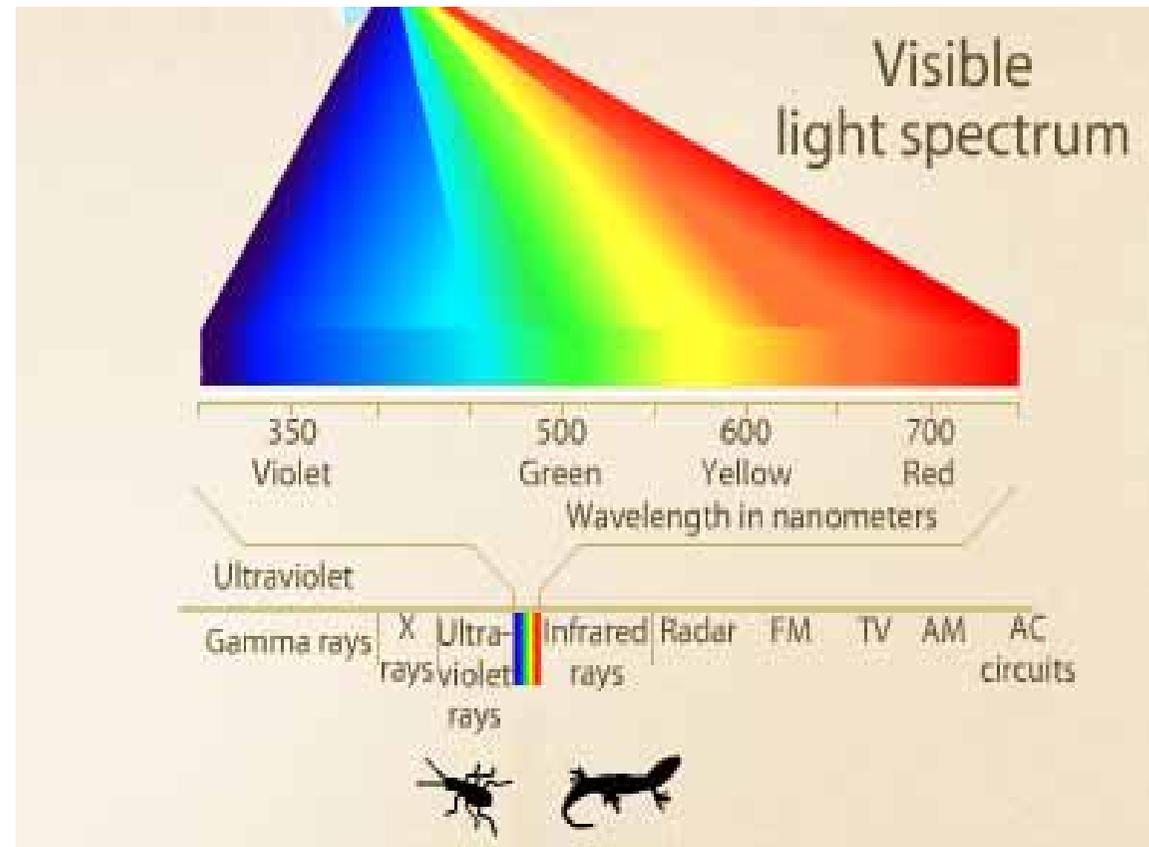
- Intensità → **chiarezza** percepita → frequenze dei potenziali d'azione
- Lunghezza d'onda → **tinta (colore)** percepita → lunghezze d'onda diverse codificate da recettori diversi
- **Saturazione** → colori più puri vs. grigio → quante lunghezze d'onda diverse

# Luce e occhio

SATURAZIONE



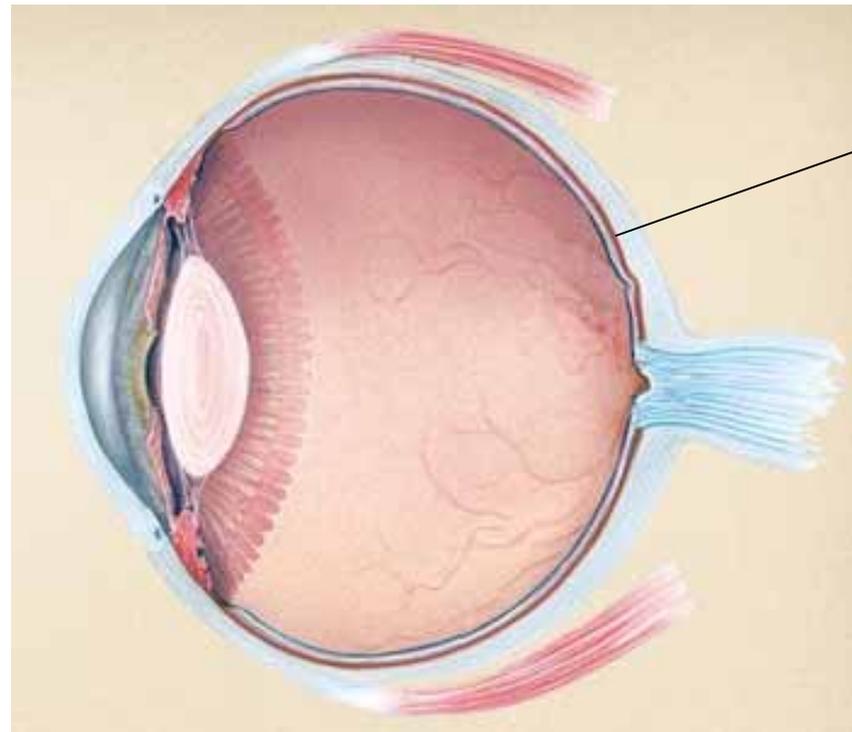
Ricordiamo che lo spettro visibile è solo una piccola porzione del range di lunghezze d'onda esistenti, e che altre specie animali possono vedere lunghezze d'onda (ultravioletto o infrarosso) che noi non possiamo vedere.





# L'occhio

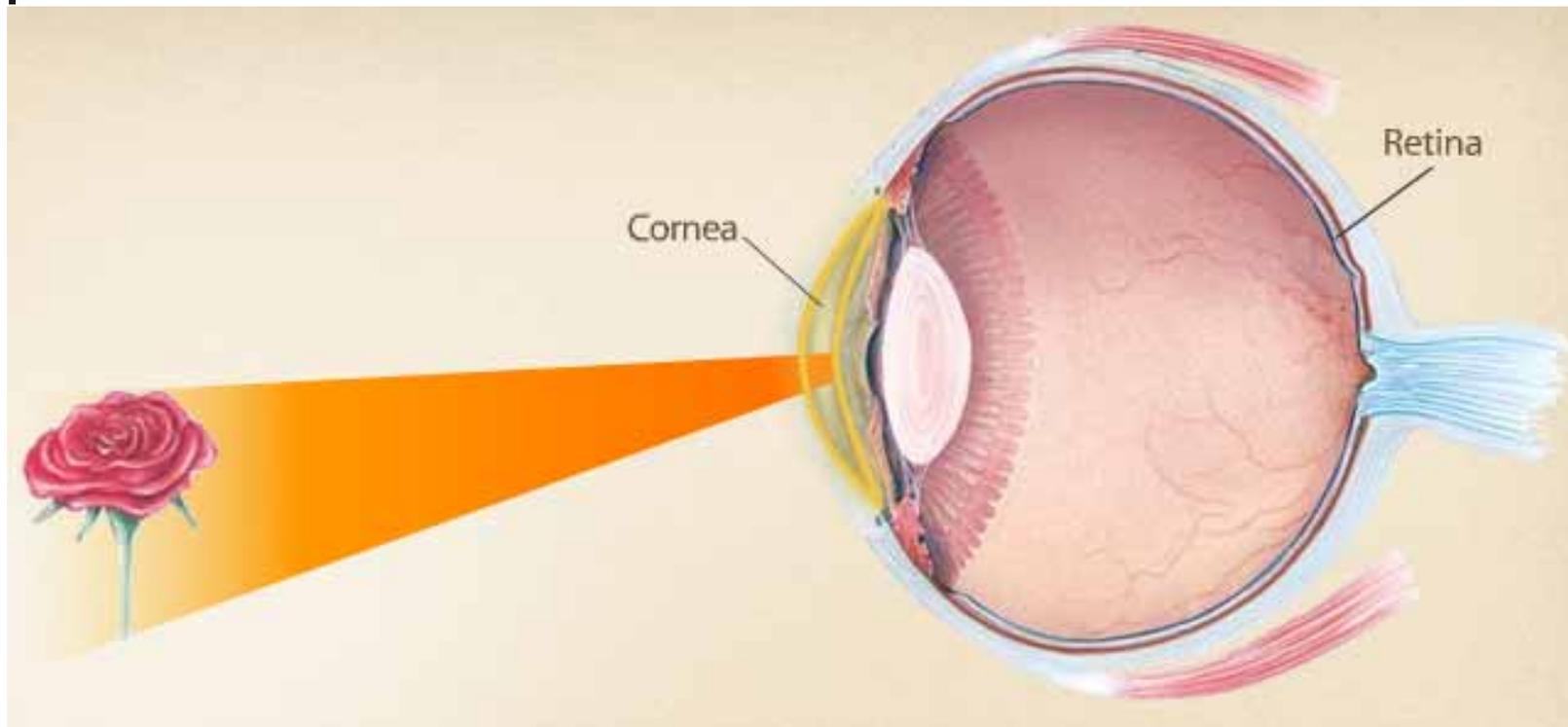
Tale trasformazione ha inizio nell'occhio.



Retina

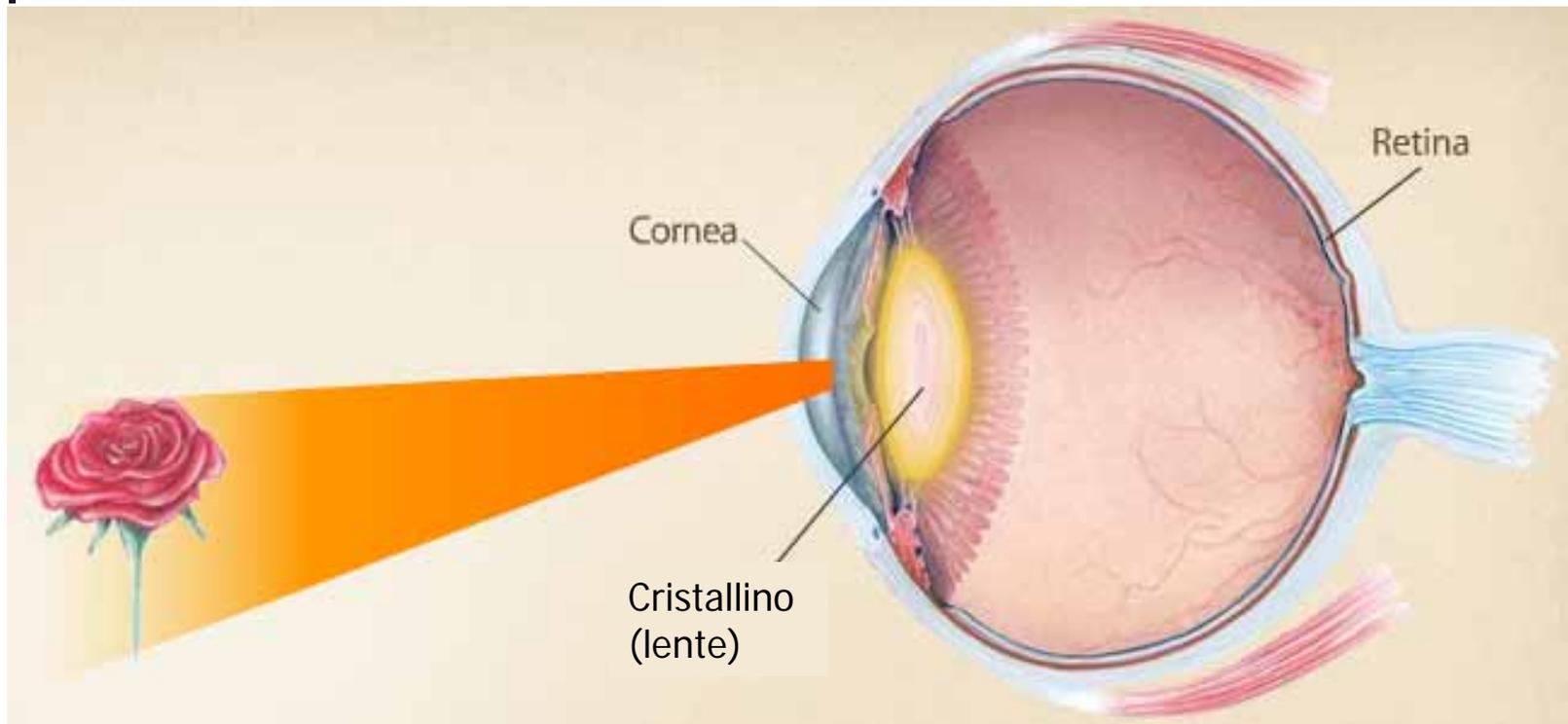
L'occhio è uno strumento ottico che crea un'immagine del mondo su una superficie sensibile alla luce chiamata **retina** che si trova nella sua parte posteriore.

# L'occhio



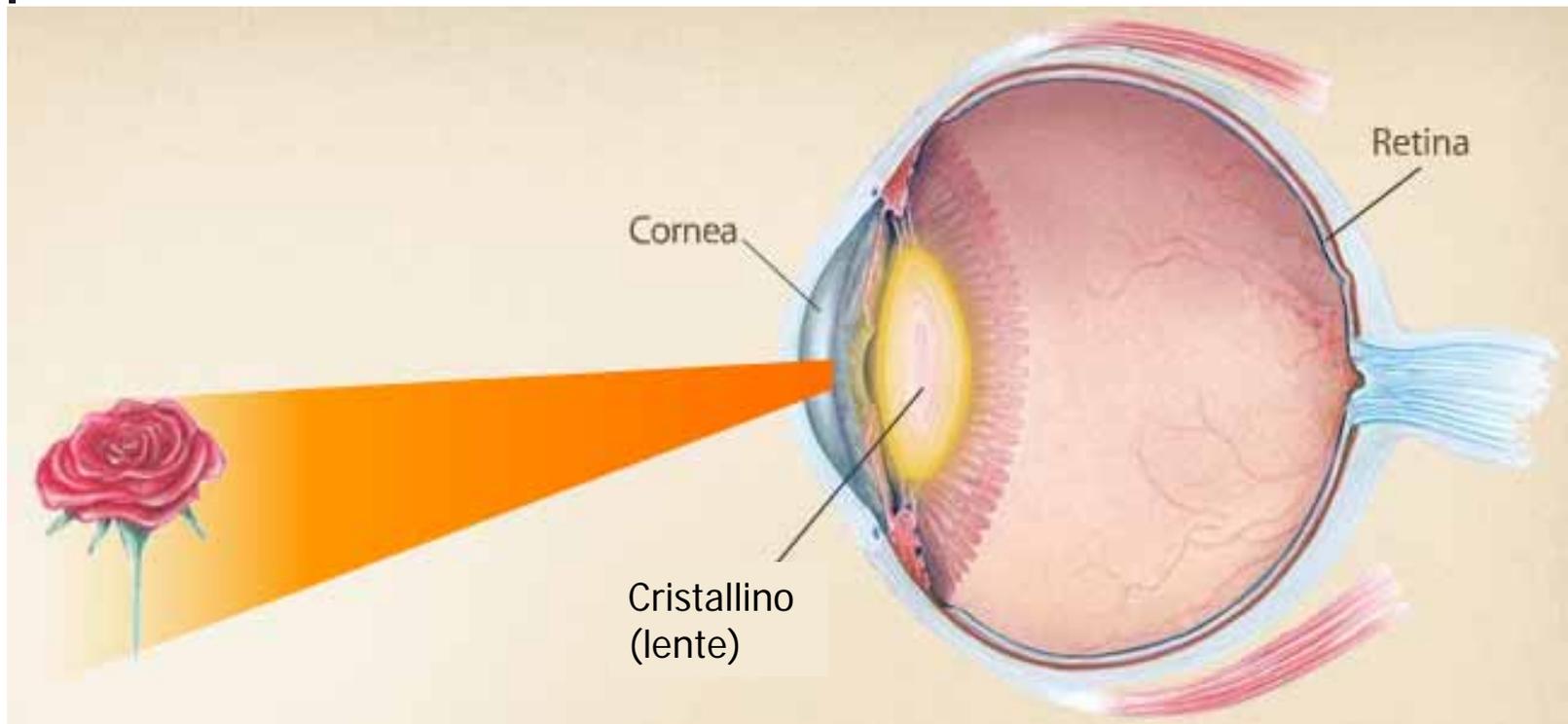
La luce entra nell'occhio attraverso una finestra trasparente posta sulla parte anteriore e chiamata **cornea**.

# L'occhio



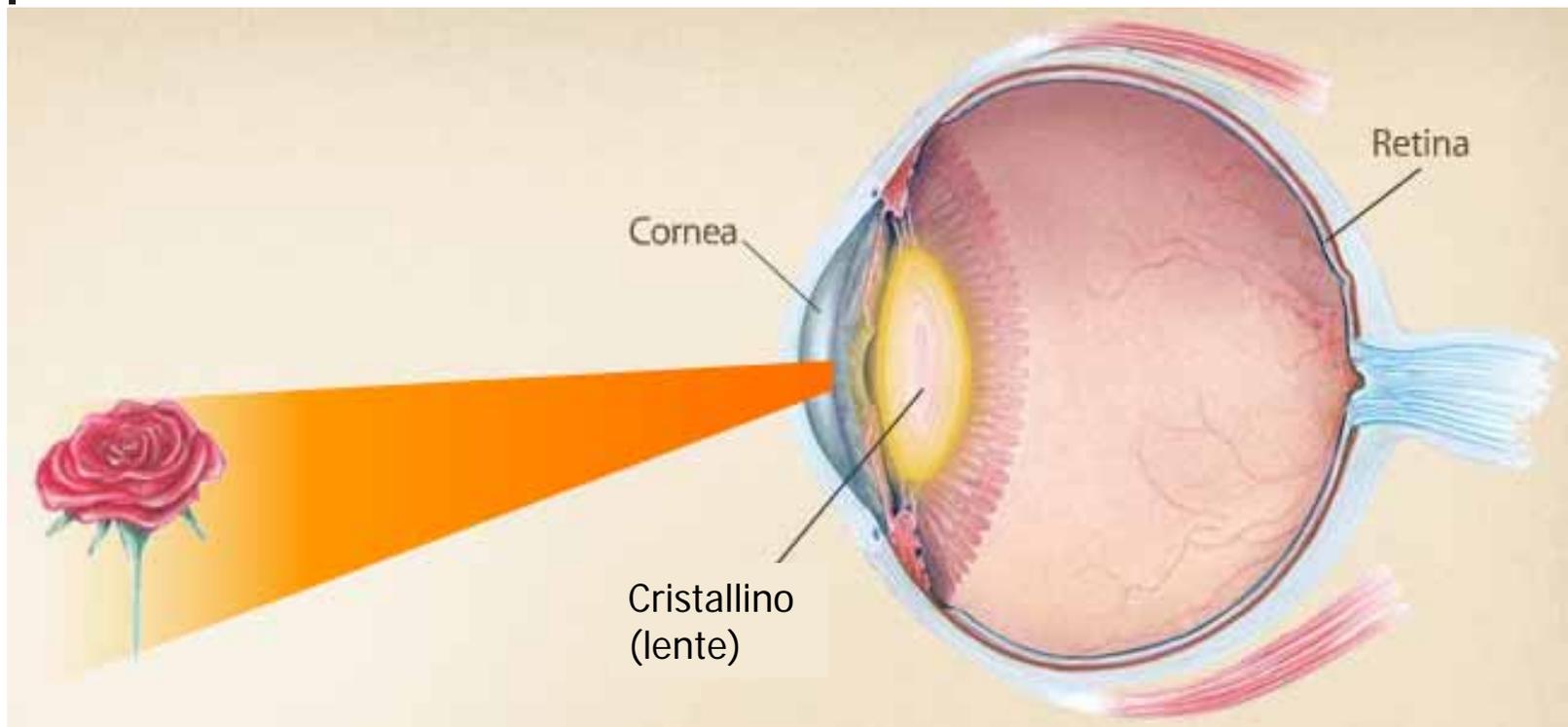
La luce passa attraverso la cornea ed il **cristallino**, una lente posizionata oltre il cristallino, e va a formare un'immagine rovesciata degli oggetti sulla retina.

# L'occhio



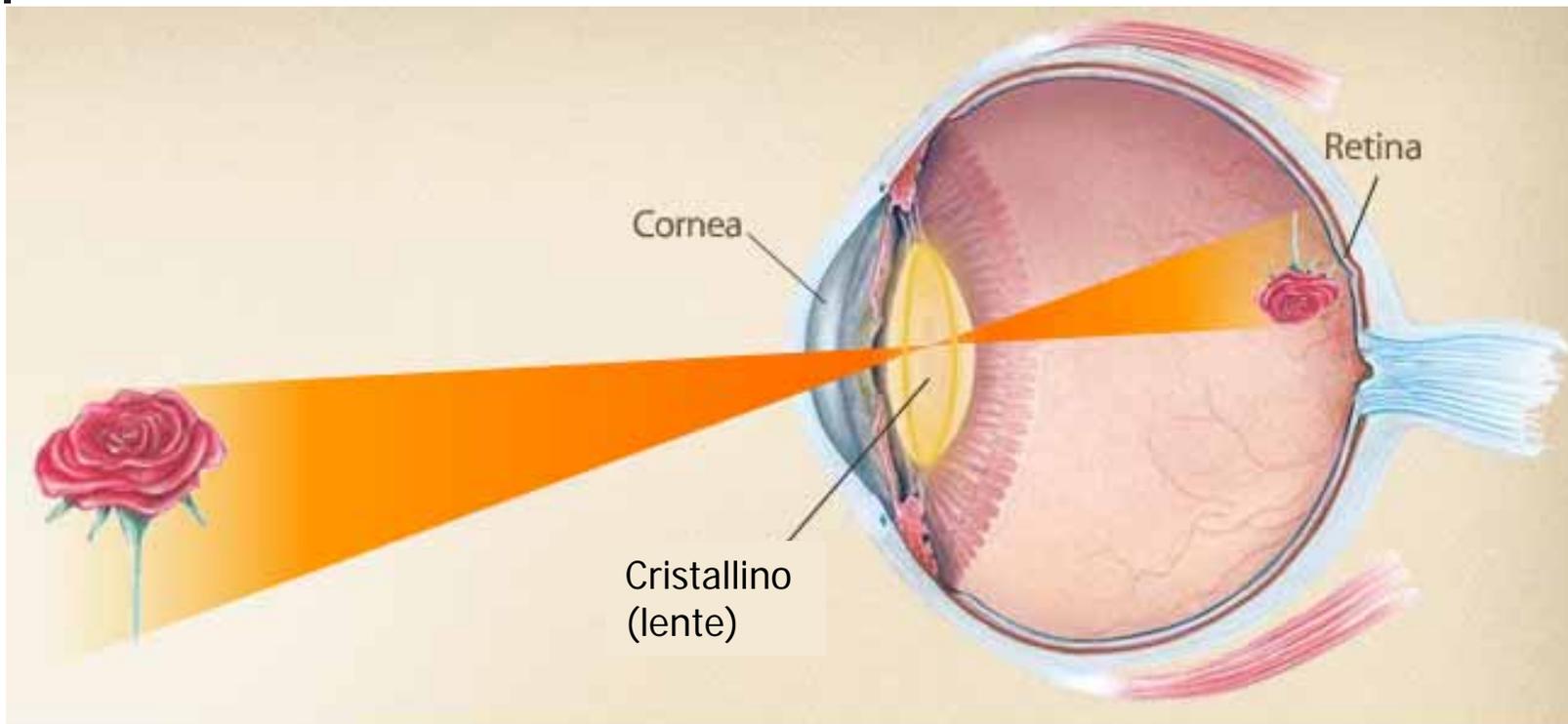
La luce passa attraverso la cornea ed il **cristallino**, una lente posizionata oltre il cristallino, e va a formare un'immagine rovesciata degli oggetti sulla retina.

# L'occhio



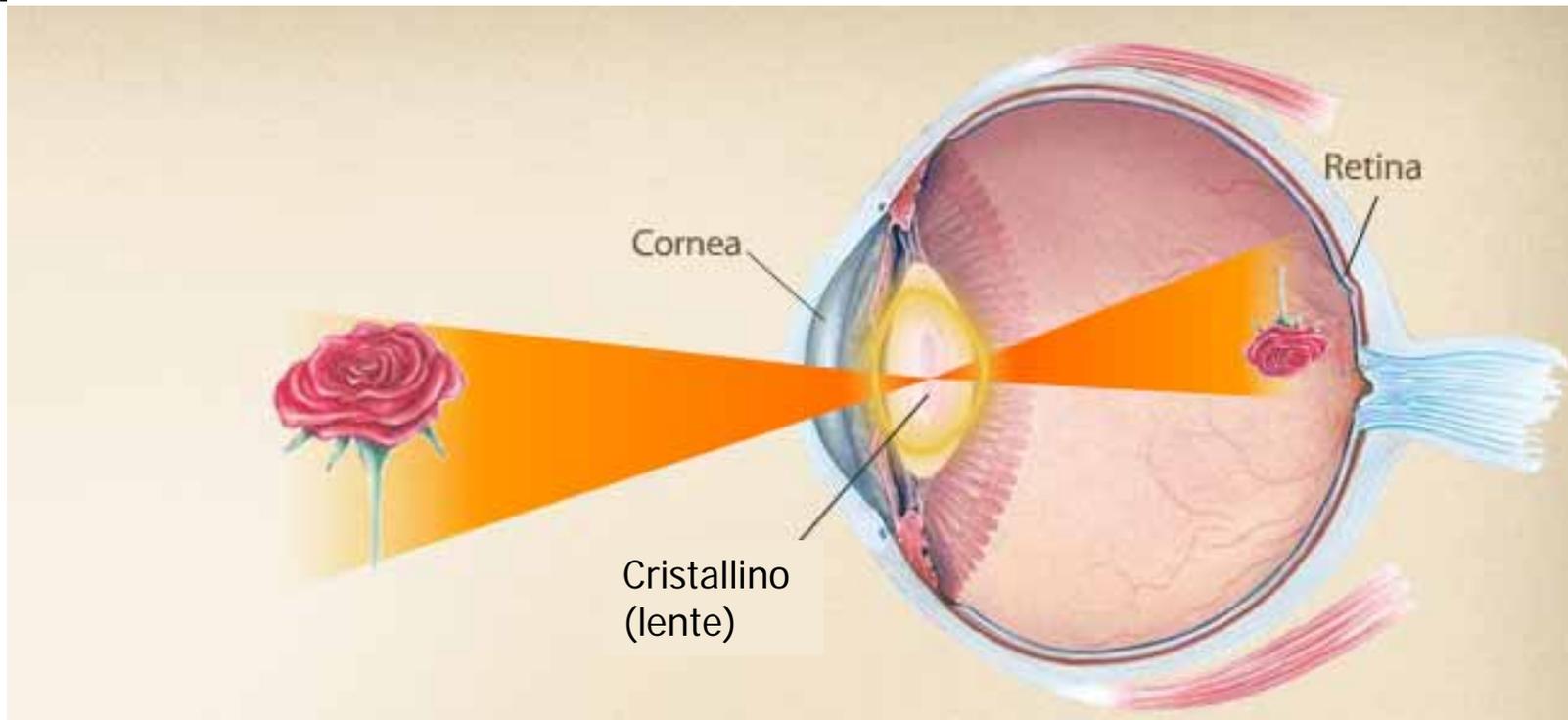
Il cristallino serve per mettere a fuoco gli oggetti che cadono sulla retina attraverso l'**accomodazione**. Ovvero, attraverso una modificazione della curvatura del cristallino.

# L'occhio

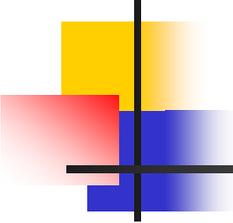


Per mettere a fuoco un oggetto distante la lente (il cristallino) si appiattisce...

# L'occhio



...mentre per mettere a fuoco un oggetto vicino la lente diventa più spessa e tondeggiante.

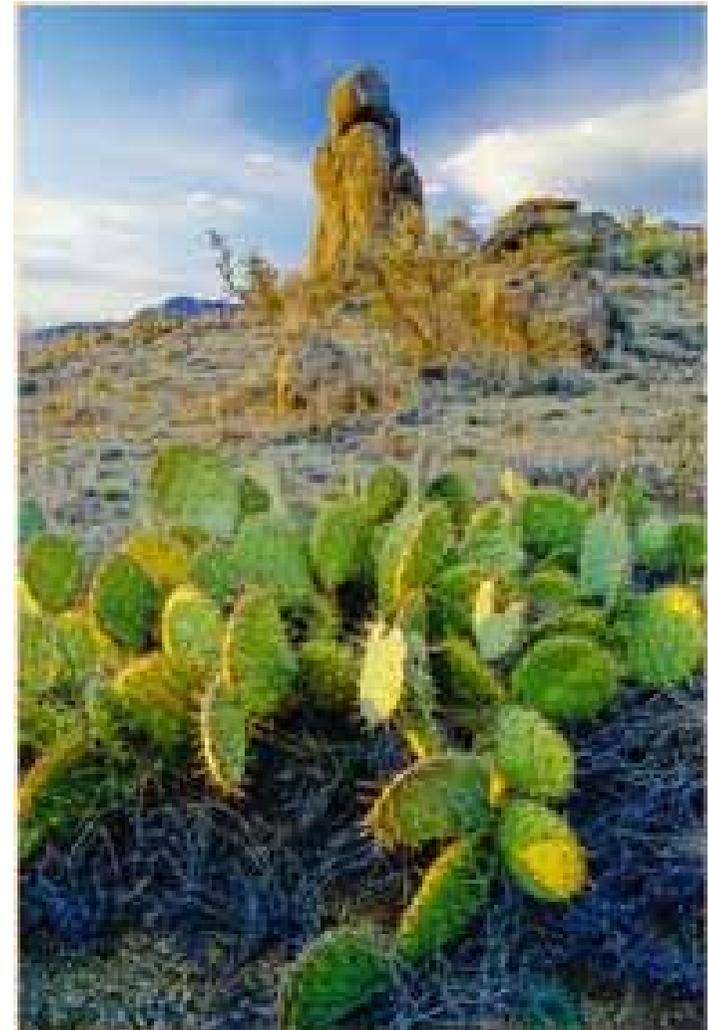


## L'occhio

---

Alcuni difetti visivi sono proprio dovuti a problemi di focalizzazione.

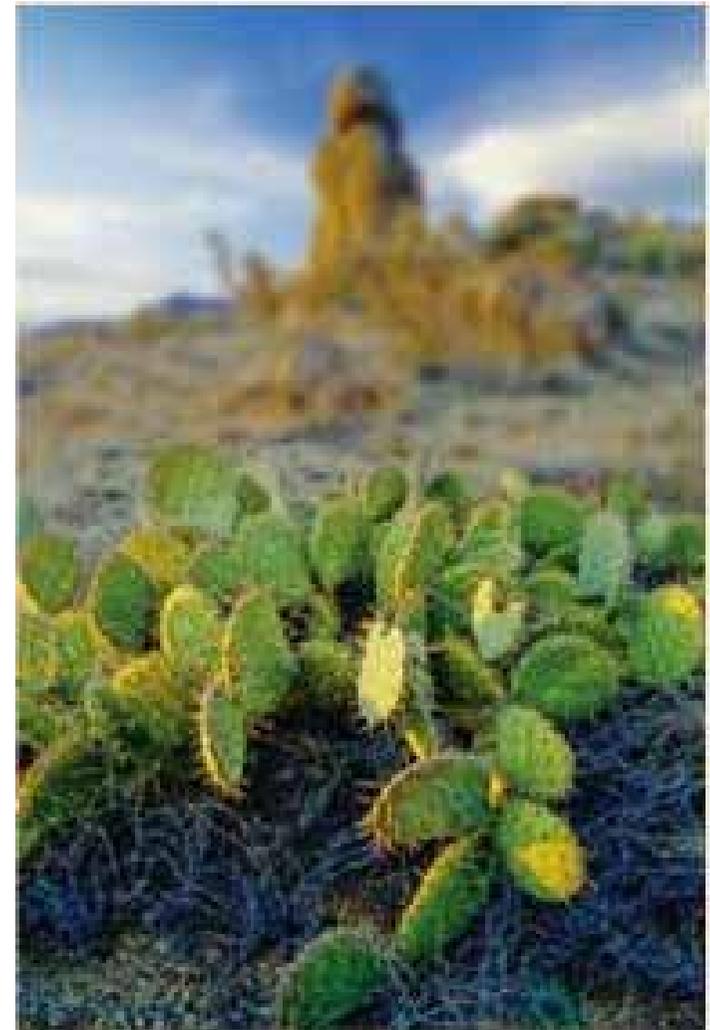
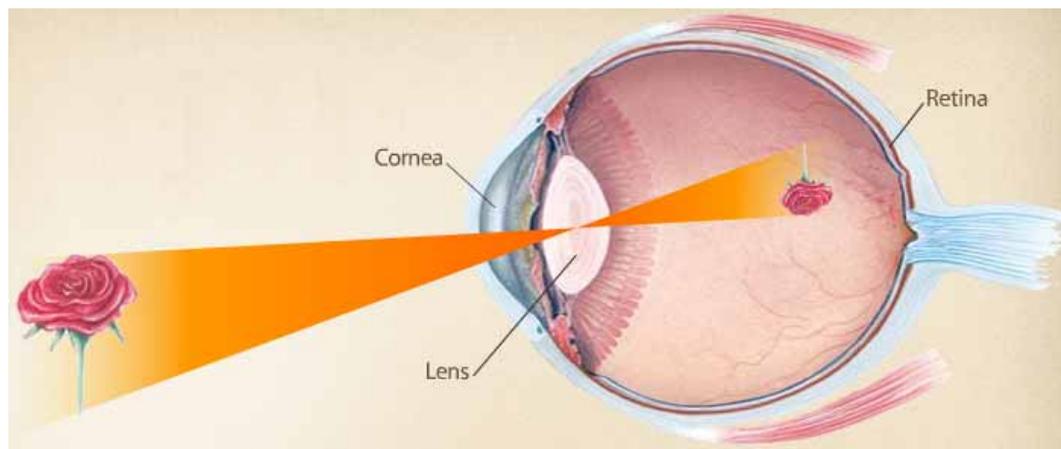
Per esempio: miopia, presbiopia ed ipermetropia.

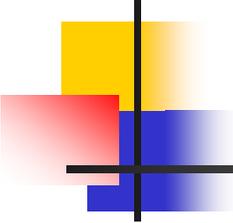


# L'occhio

Nella **miopia** gli oggetti vicini appaiono a fuoco mentre gli oggetti lontani appaiono sfocati.

A causa di una forma troppo allungata del bulbo oculare, il punto di fuoco degli oggetti distanti va a cadere anteriormente alla retina.

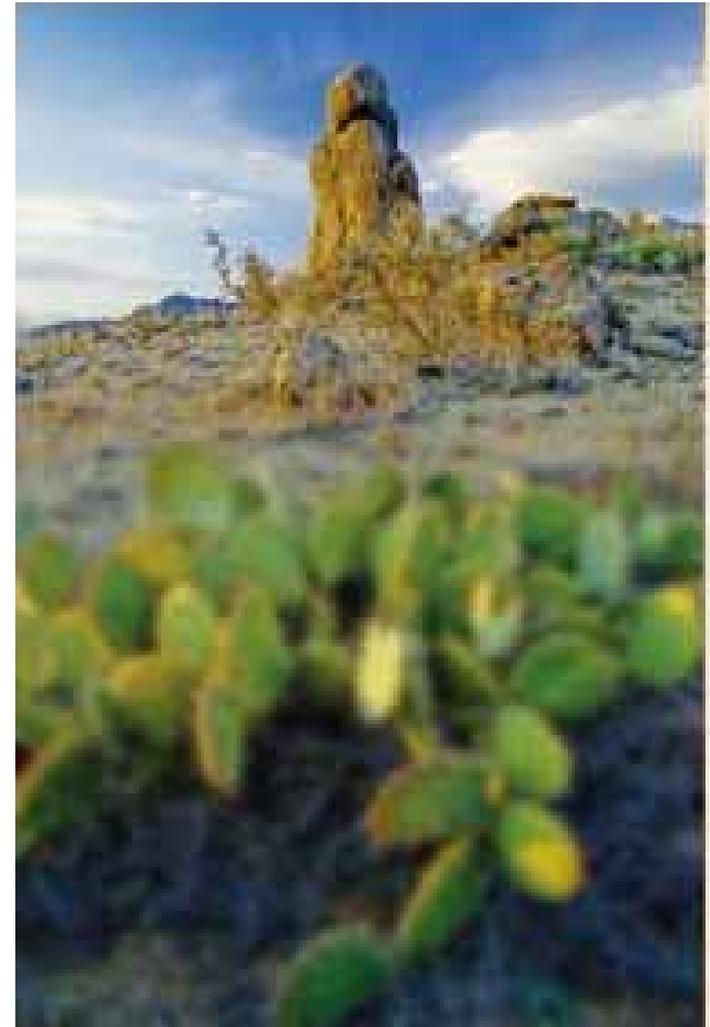




## L'occhio

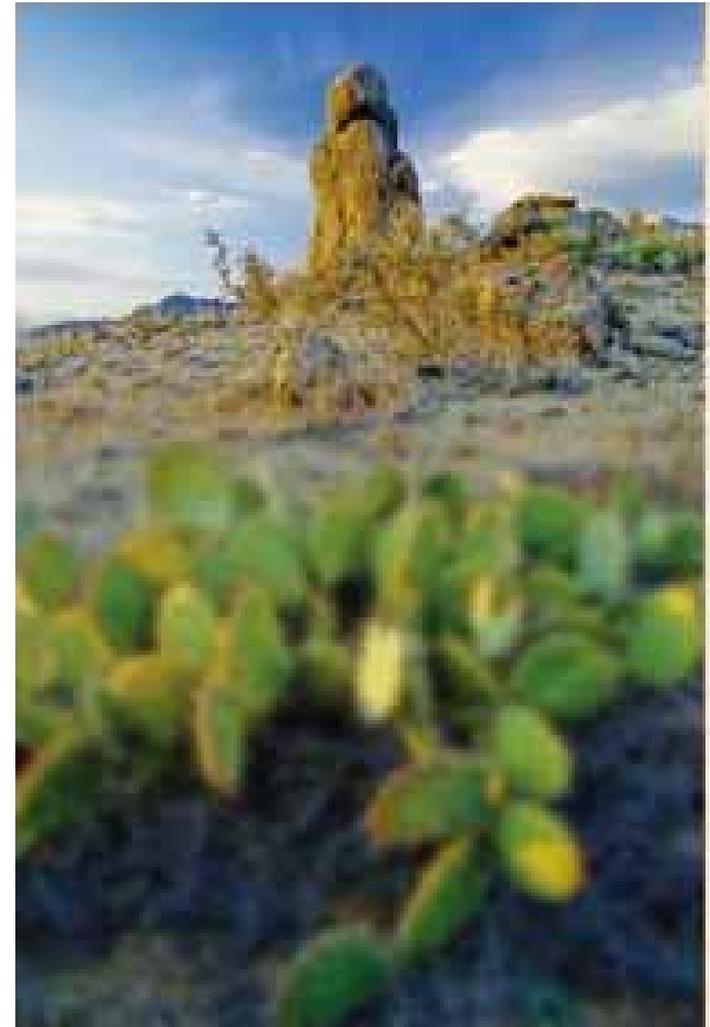
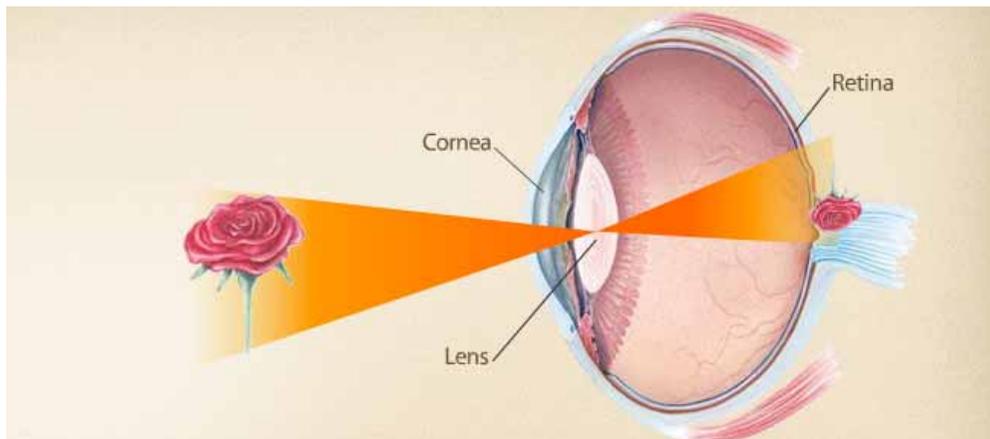
---

Nella **presbiopia** e nell'**ipermetropia** gli oggetti lontani appaiono a fuoco mentre gli oggetti vicini appaiono sfocati.



# L'occhio

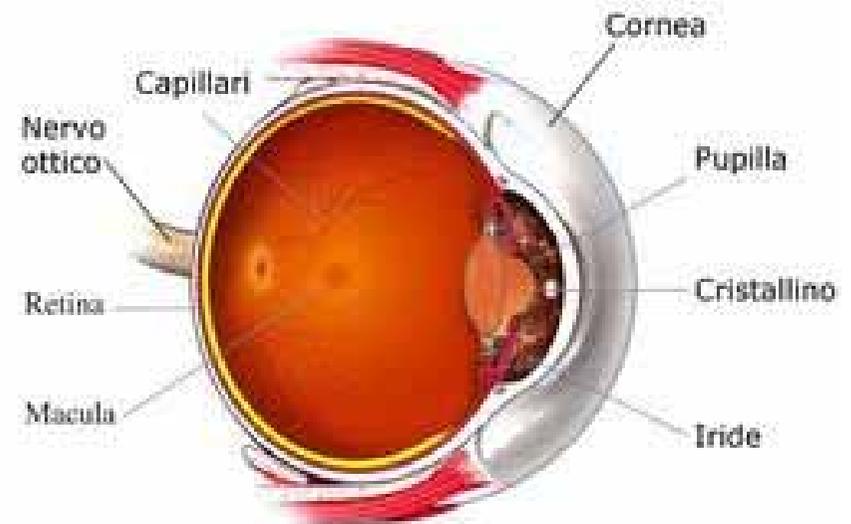
Nell'**ipermetropia** questo è dovuto alla forma troppo accorciata del bulbo oculare, mentre nella **presbiopia** (che insorge tipicamente dopo i 40 anni) ad una difficoltà di accomodazione (di curvare il cristallino) da parte del cristallino. In entrambi i casi il punto di fuoco degli oggetti distanti va a cadere posteriormente alla retina.

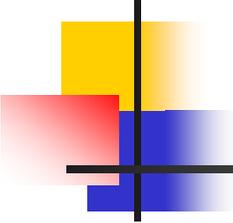


# L'occhio

L'occhio può modificare la quantità di luce che raggiunge la retina attraverso la **pupilla**. Questo per mantenere una quantità ottimale di luce che raggiunge la retina (poca luce potrebbe non essere sufficiente per stimolare tutti i recettori, troppa luce potrebbe essere dannosa).

Le dimensioni della pupilla sono determinate dall'**iride**, il muscolo a forma di anello colorato che circonda la pupilla.





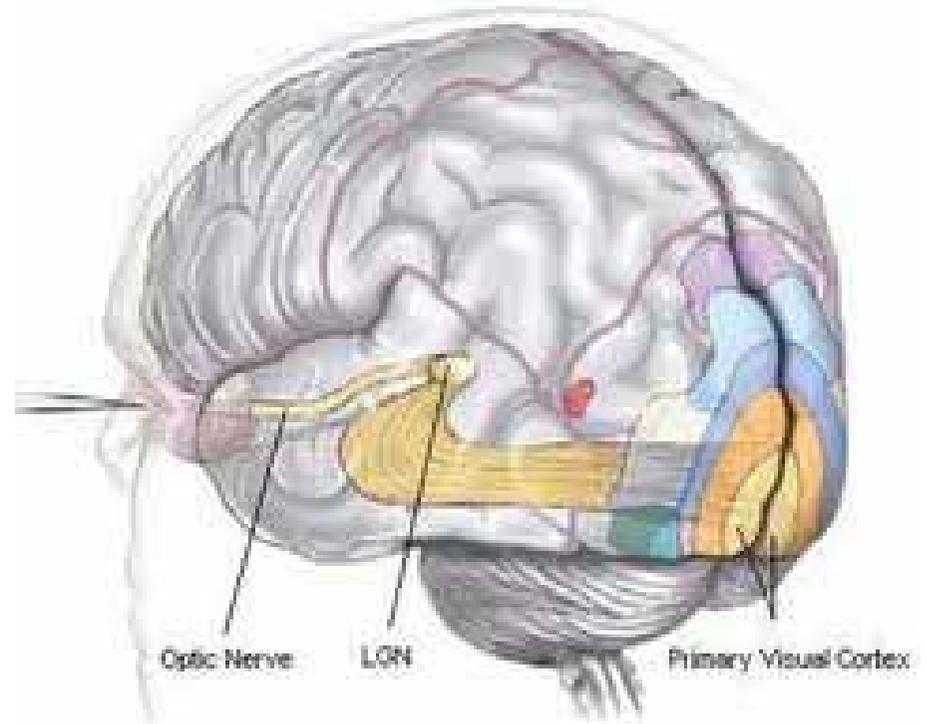
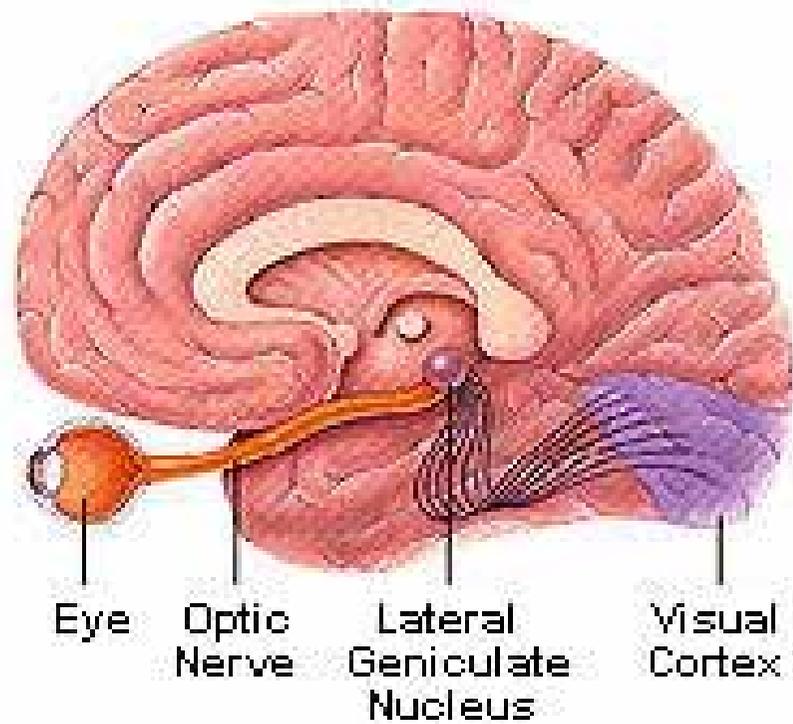
## L'occhio

---

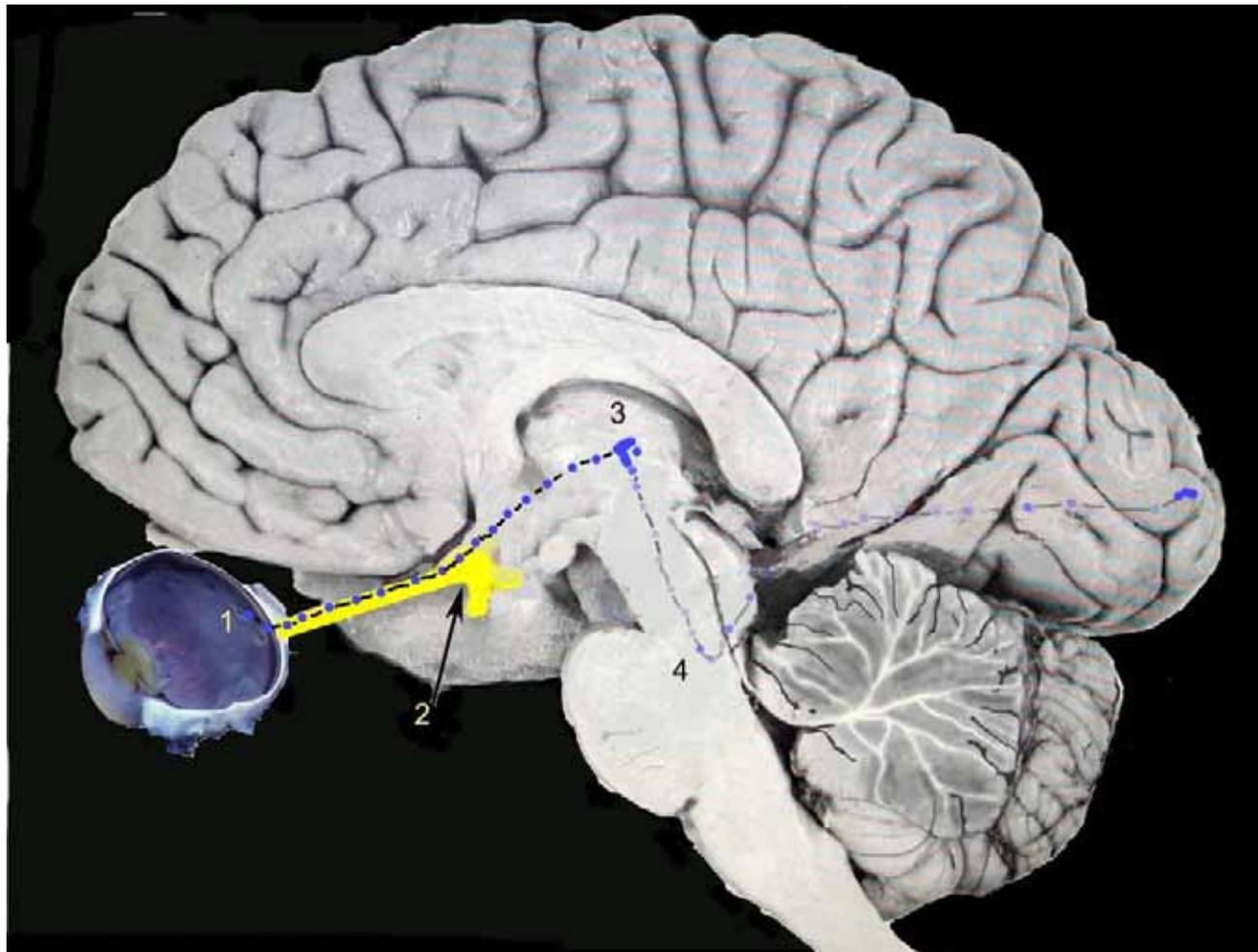
Come fa l'informazione dall'occhio (dalla retina) a raggiungere il cervello?

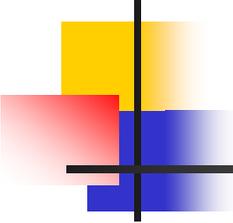
Gli assoni che partono dalla retina vanno a formare il **nervo ottico**, che termina in un centro di elaborazione situato al centro del cervello e chiamato talamo. In particolare nel **nucleo genicolato laterale del talamo**. Le vie visive dal talamo arrivano alla **corteccia visiva primaria** attraverso un fascio di fibre chiamate **radiazione ottica**.

# Le vie visive



# Le vie visive





## La retina

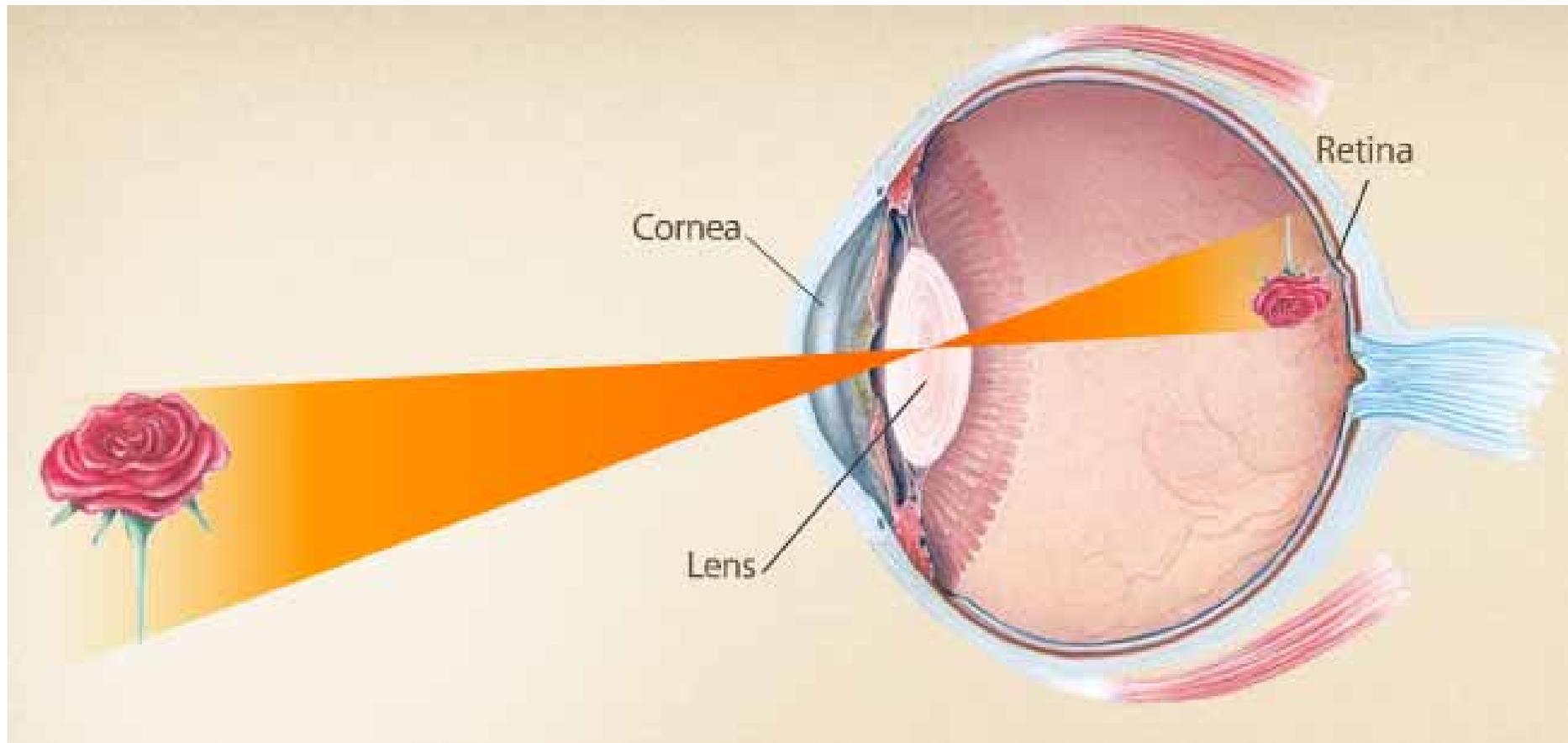
---

Ma partiamo dall'inizio, ovvero dal punto in cui i segnali luminosi vengono «trasdotti» ovvero trasformati in segnali elettrici: **la retina**.

### **Obiettivi della lezione:**

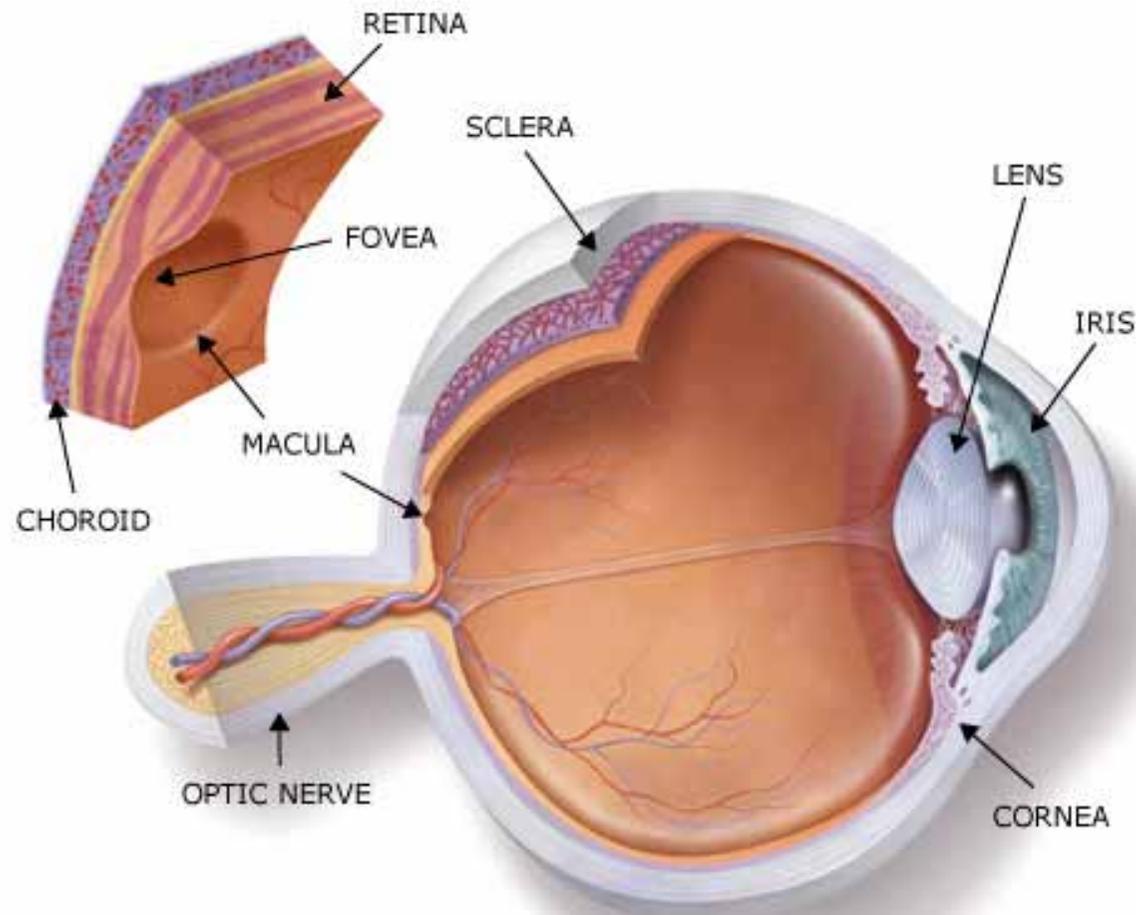
1. Identificare la posizione della retina e del disco ottico.
2. Illustrare il contributo di coni e bastoncelli all'elaborazione visiva
3. Spiegare il processo sottostante all'adattamento al buio
4. Illustrare il funzionamento dei campi recettivi centro-periferia

# La retina

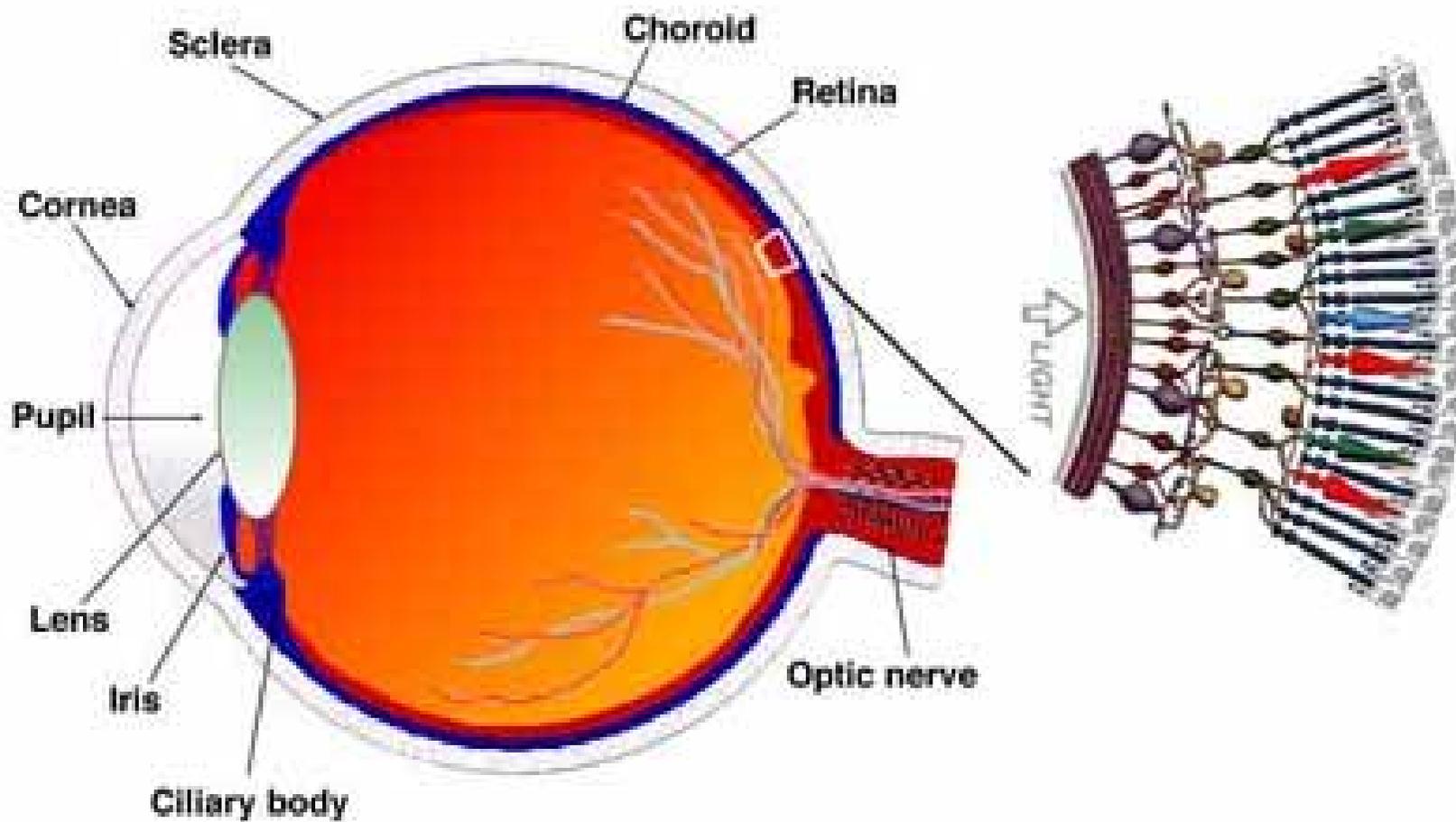


# La retina

La retina è un tessuto neurale che si trova all'interno della superficie posteriore dell'occhio. Assorbe la luce, opera una iniziale elaborazione delle immagini e invia le informazioni elaborate al cervello per successive rielaborazioni.

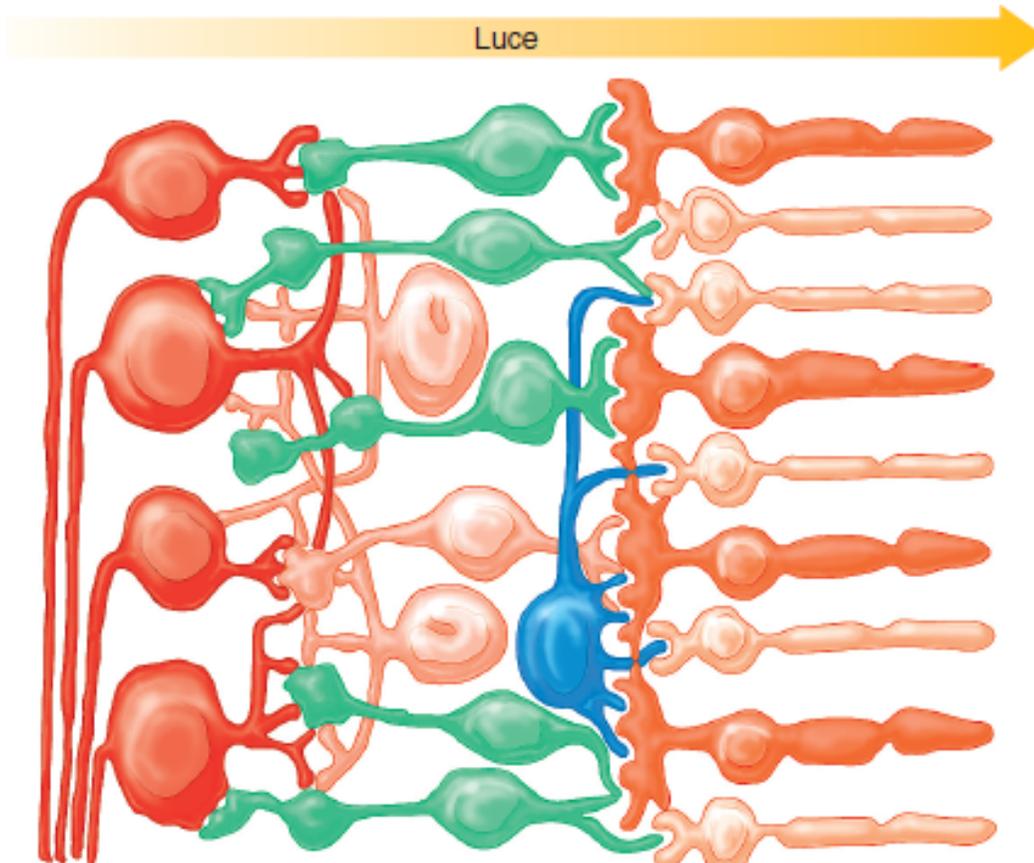


# La retina

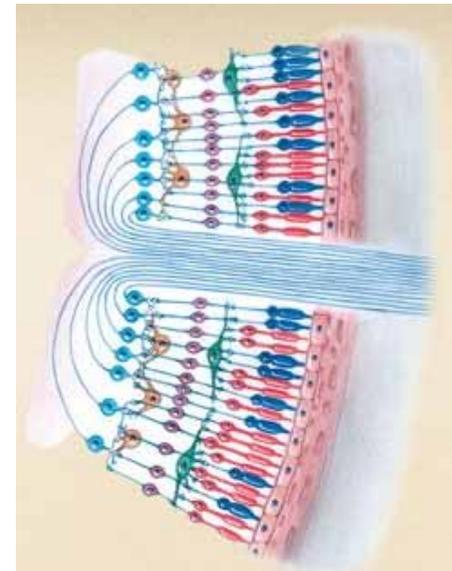


# La retina

Cellula amacrina    Cellula bipolare    Bastoncello  
Cellula gangliare    Cellula orizzontale    Cono



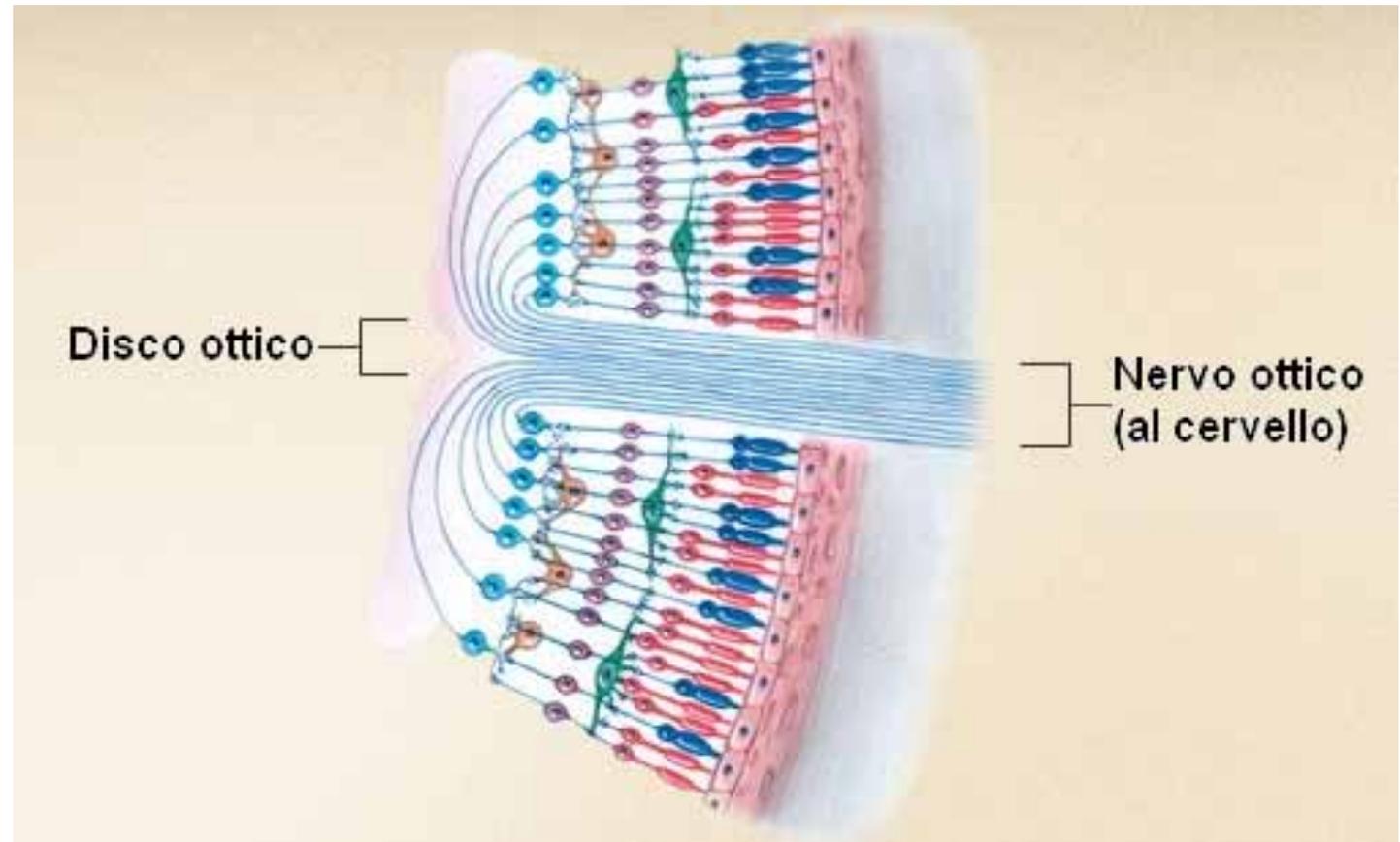
Sottile come un foglio di carta, la retina contiene una complessa rete di cellule specializzate e organizzate in strati.



# La retina

In questo punto tutti questi assoni passano attraverso un foro della retina chiamato disco ottico. Le parti di immagine che cadono questo foro non possono essere viste (in questo punto non sono presenti fotorecettori).

Gli assoni che vanno dalla retina al cervello convergono tutti in un solo punto e di lì fuoriescono dall'occhio.

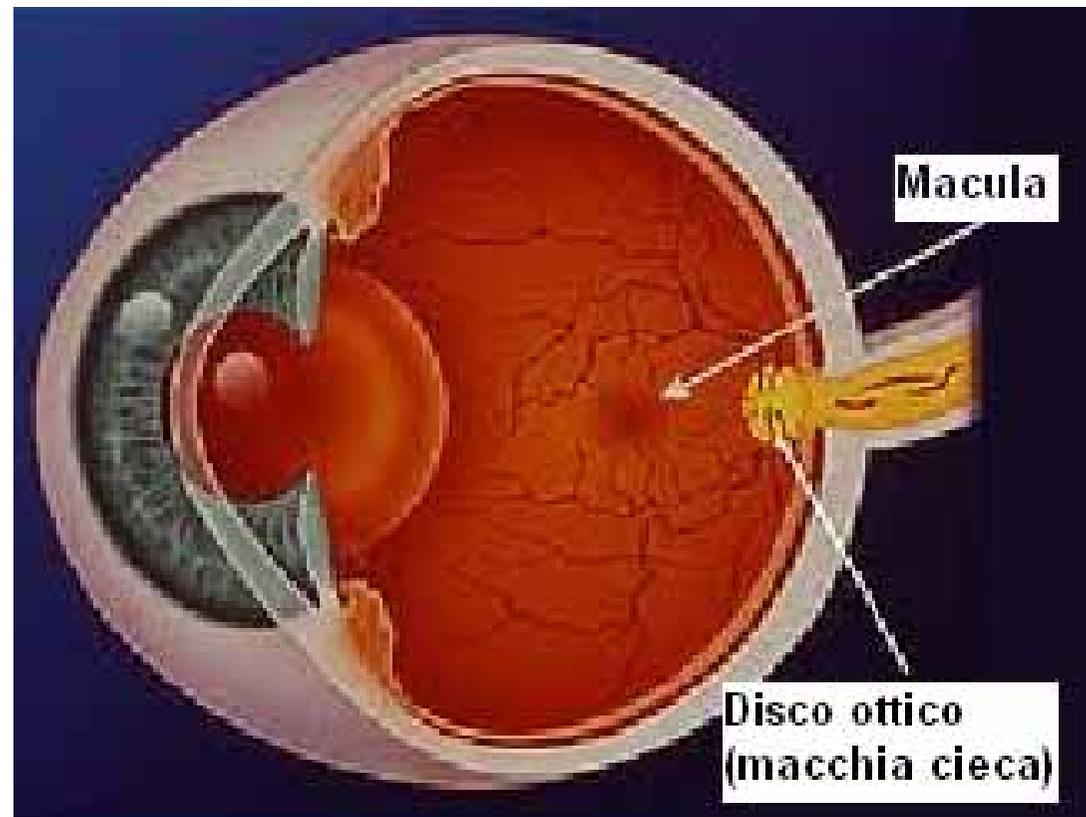


## La retina

Di conseguenza ogni occhio ha un piccolo punto cieco chiamato «**macchia cieca**».

Normalmente non siamo consapevoli della macchia cieca perché un occhio compensa per la macchia cieca dell'altro occhio.

Tuttavia a pagina 121 del vostro manuale potete provare l'esistenza della macchia cieca.



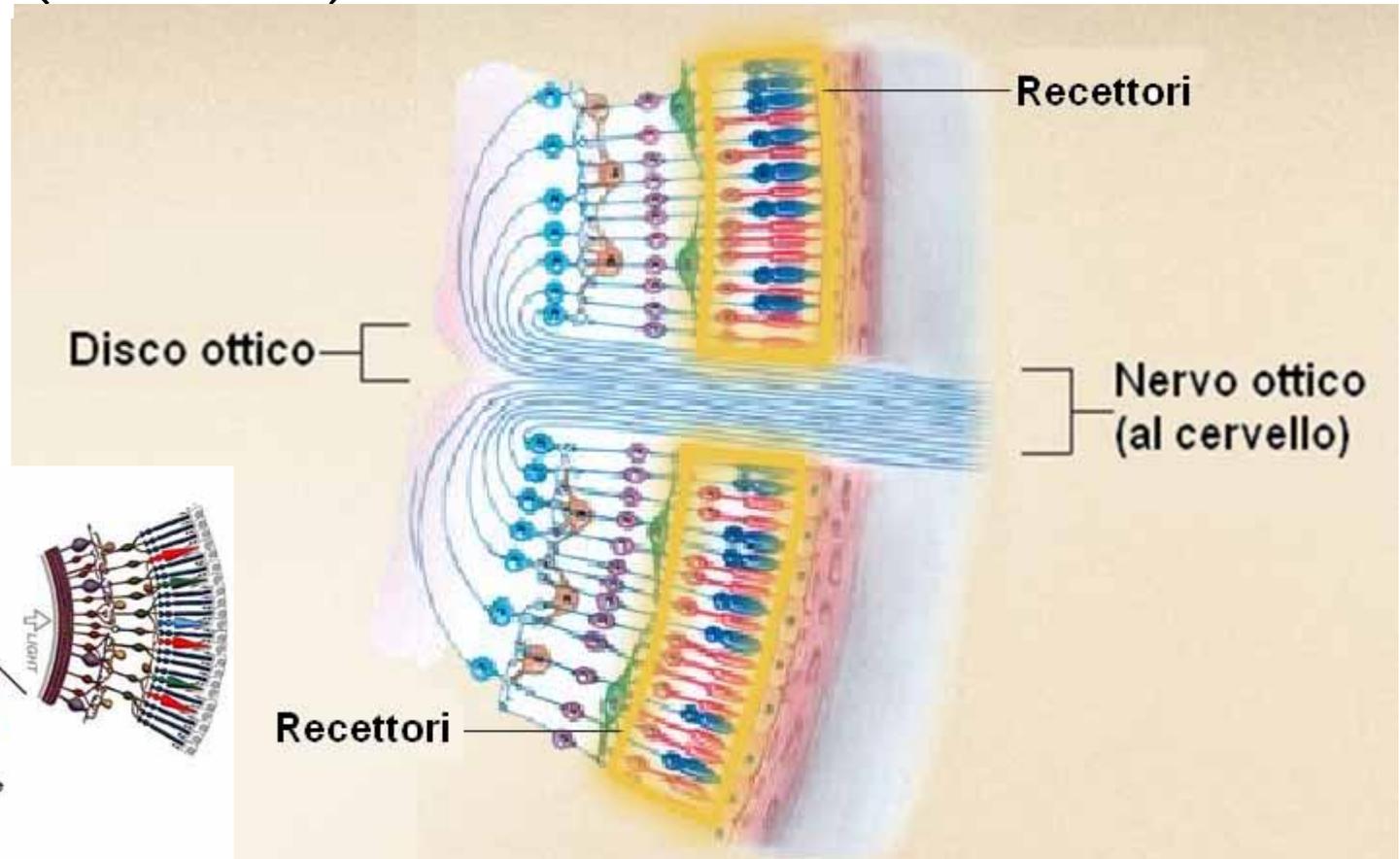
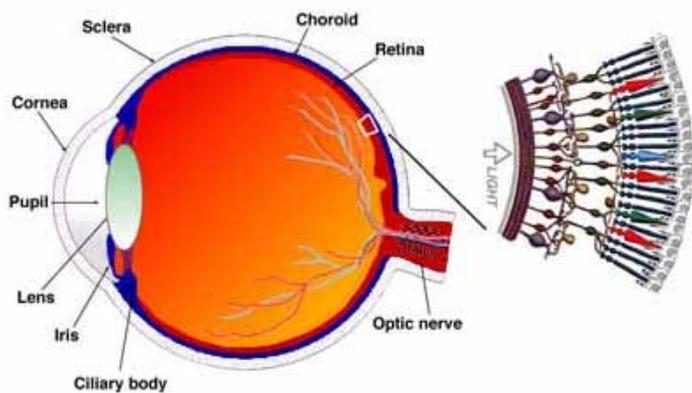
a)

b)

# La retina

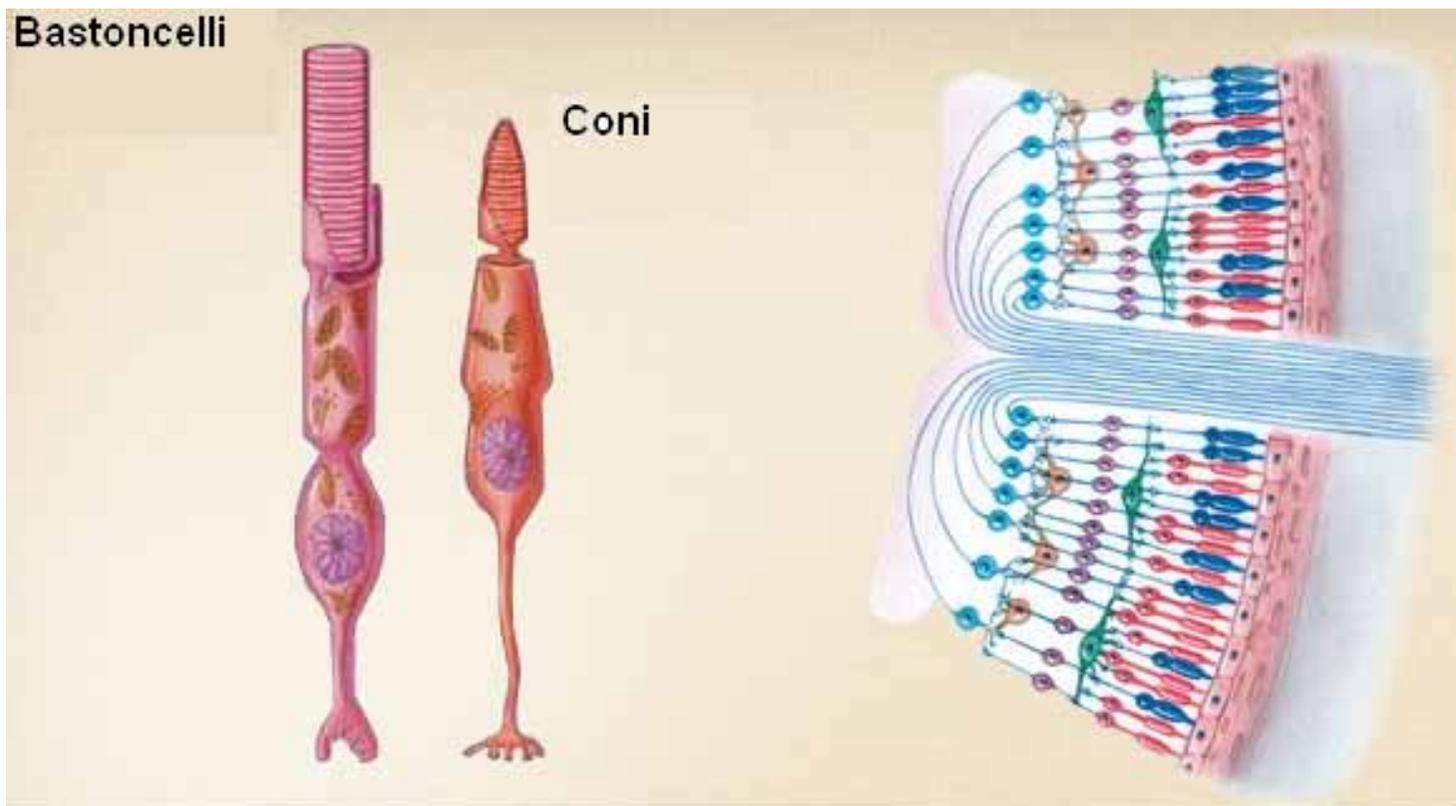
Sorprendentemente questi recettori sono posti sullo strato più interno della retina (e quindi più lontani dalla fonte di luce)!

La retina contiene milioni di recettori sensibili alla luce (fotorecettori).



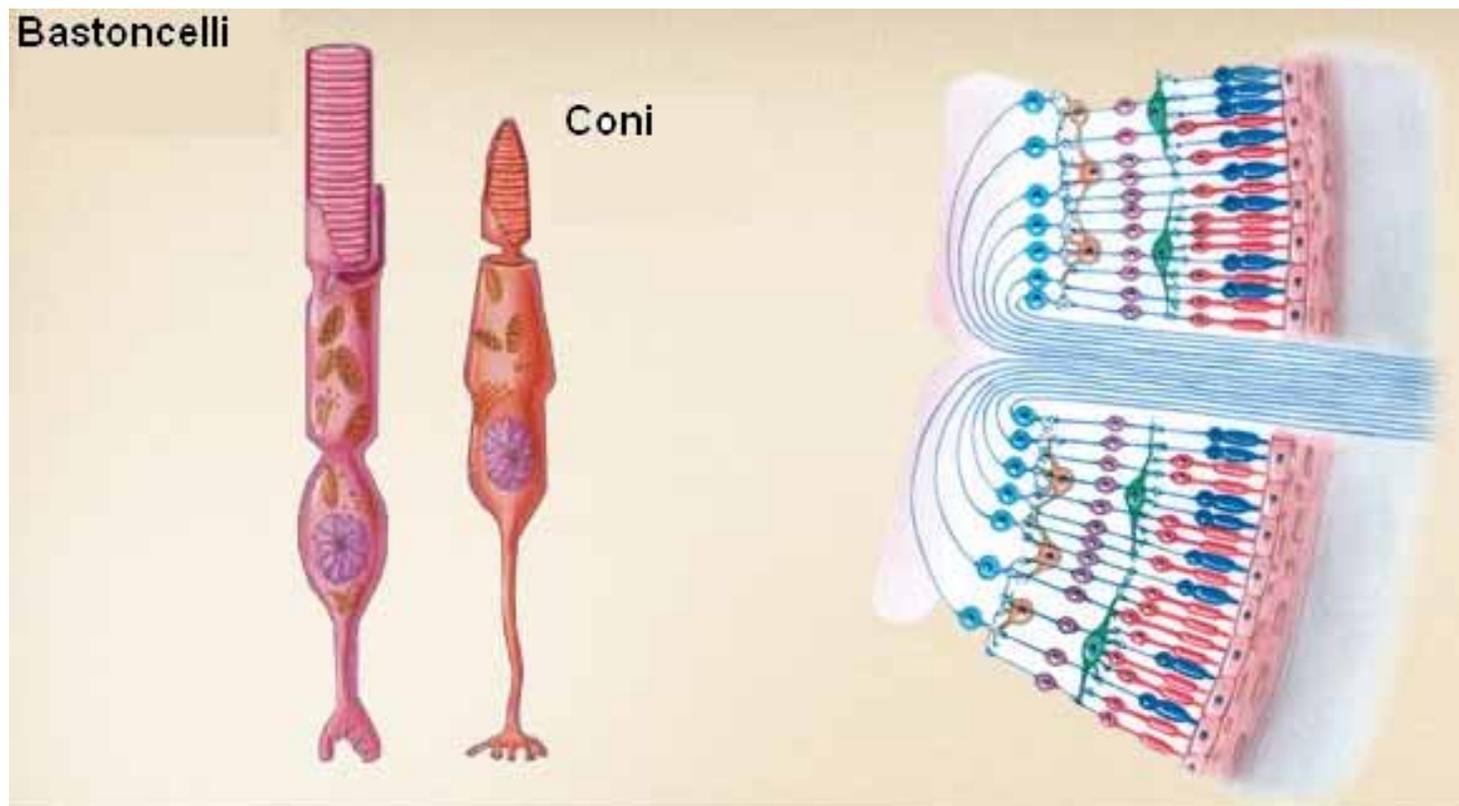
## Coni e bastoncelli

La retina contiene due tipi di recettori: i coni e i bastoncelli. I nomi sono dovuti alla loro forma. I bastoncelli sono più allungati, i coni più corti.



# Coni e bastoncelli

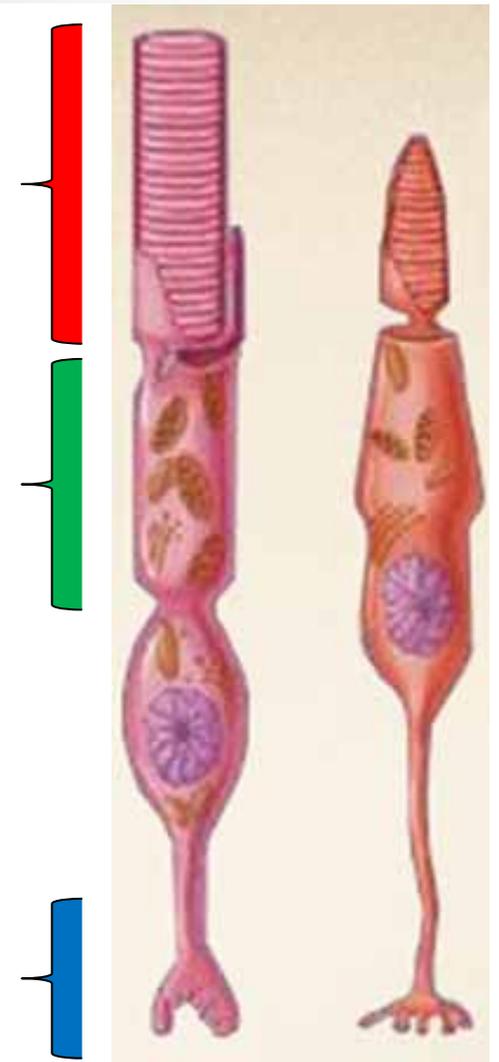
Circa 100-125 milioni di bastoncelli e 5-6 milioni di coni sono presenti in ogni occhio.



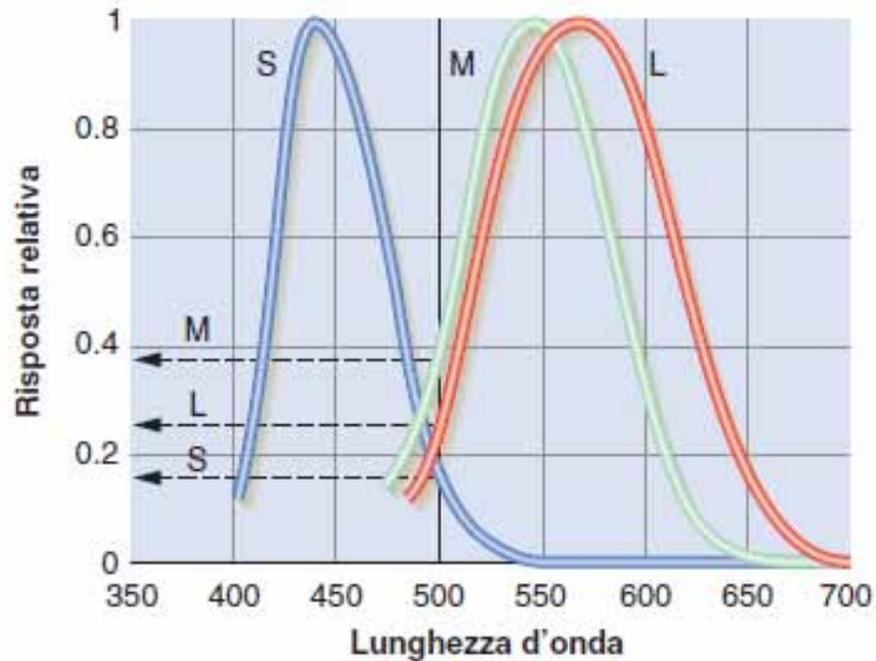
## Coni e bastoncelli: la trasduzione

Entrambi i tipi di recettore hanno un **segmento esterno**, un **segmento interno** ed una **terminazione sinaptica**.

Nel segmento interno vengono costruite delle molecole chiamati fotopigmenti (**opsine**), che vengono poi immagazzinati nei dischi del segmento esterno e la cui struttura determina quali lunghezze d'onda assorbono. Ogni fotorecettore ha un tipo di opsina: nei bastoncelli abbiamo la rodopsina mentre nei coni può esserci una di tre opsine diverse, che determinerà la lunghezza d'onda alla quale risponde quel cono (lunghe, medie, corte).

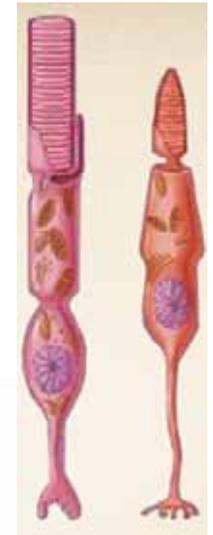


## Coni: la trasduzione

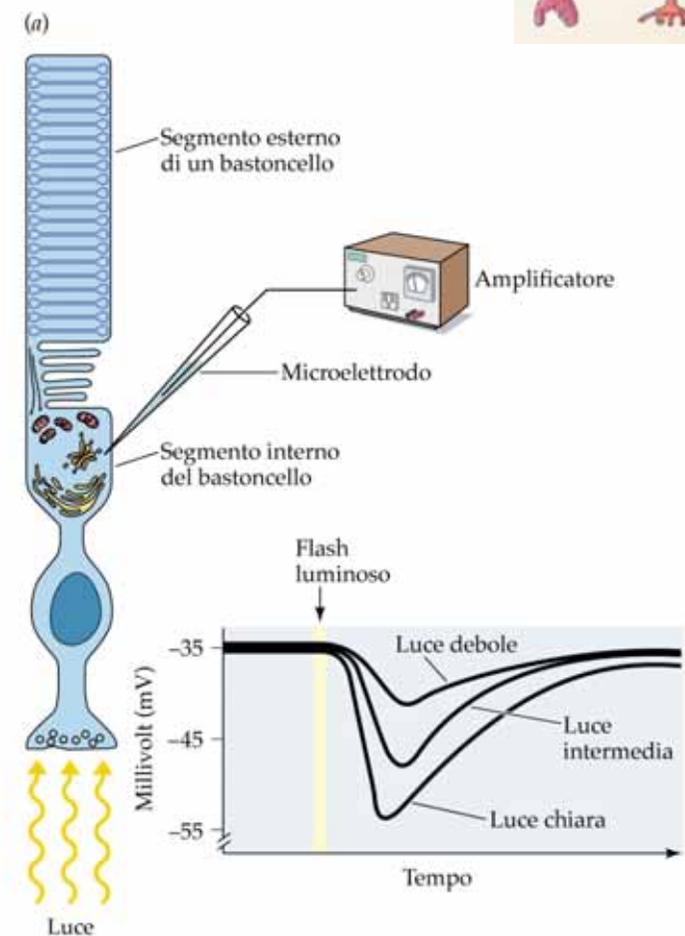


Ogni fotorecettore ha un tipo di opsina: nei bastoncelli abbiamo la rodopsina mentre nei coni può esserci una di tre opsine diverse, che determinerà la lunghezza d'onda alla quale risponde quel cono (lunghe, medie, corte).

# Coni e bastoncelli: la trasduzione



Quando un fotone colpisce un disco del segmento esterno di un fotorecettore, viene assorbito dalla (rod)opsina questo da inizio ad una serie di reazioni chimiche a cascata che in ultimo portano ad una attivazione del fotorecettore.

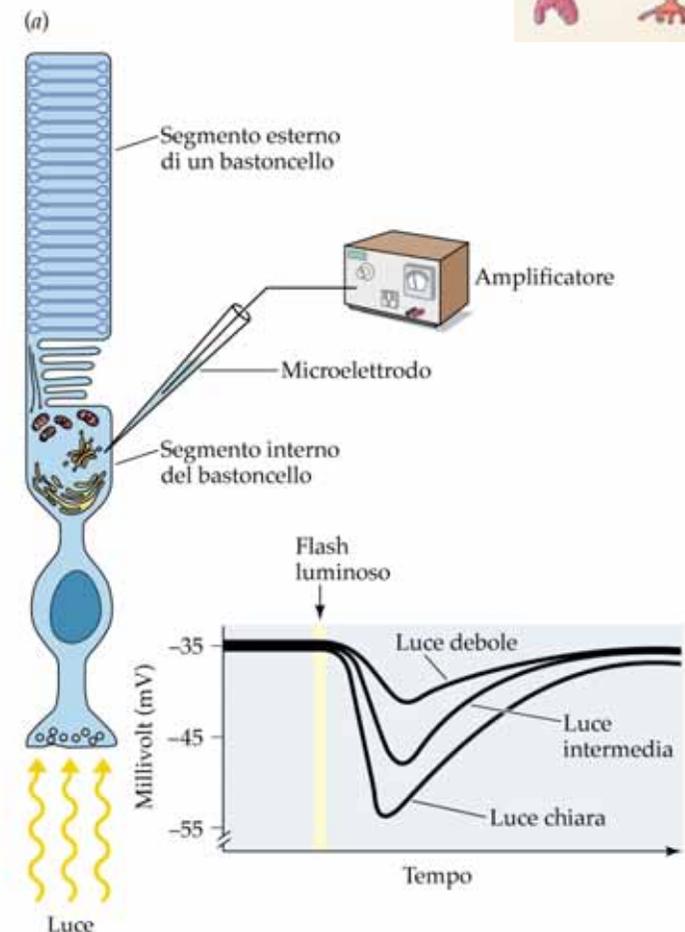


# Coni e bastoncelli: la trasduzione



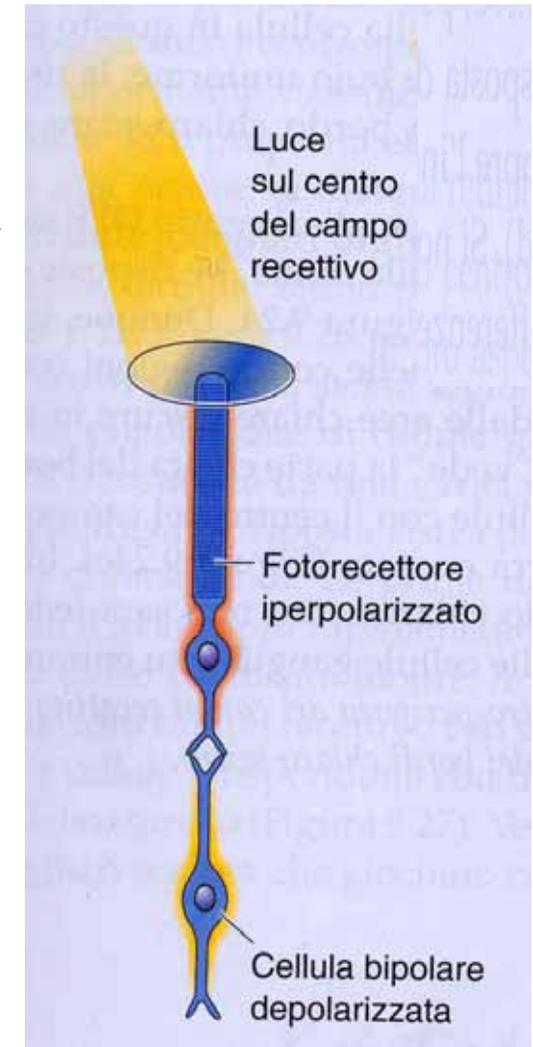
Mentre **nella maggior parte dei neuroni** la variazione di potenziale è un processo tutto-o-nulla (potenziale d'azione)

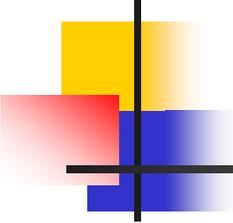
**nei fotorecettori** (e nelle cellule bipolari) avviene il contrario: abbiamo dei potenziali graduati (variazioni dei potenziali di membrana)



## Coni e bastoncelli: la trasduzione

Quindi quando la luce colpisce il fotorecettore, questo si «attiva», fa rilasciare una minor quantità di neurotrasmettitori attraverso la sinapsi, e questo «attiva» il neurone a cui è connesso: una cellula bipolare.





## Coni e bastoncelli

---

**Bastoncelli** → più sensibili alla luce → visione notturna

Bastoncelli



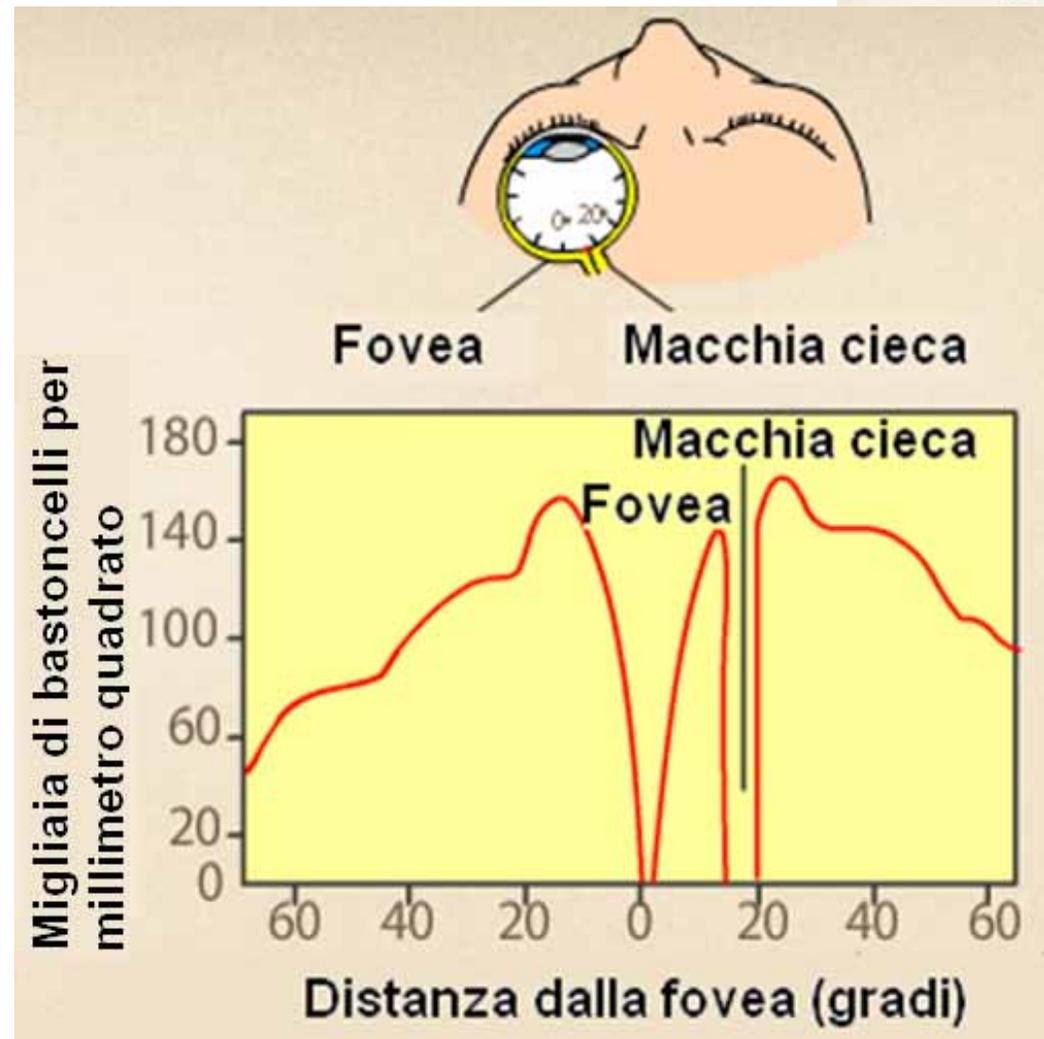
## Coni e bastoncelli

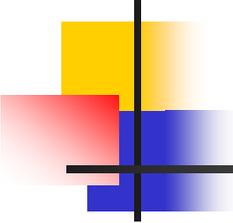


Il grafico mostra come la densità dei **bastoncelli** sia maggiore appena fuori dalla fovea, e come diminuisca gradualmente verso la periferia della retina.

In generale i bastoncelli sono molto più numerosi dei coni nella periferia della retina.

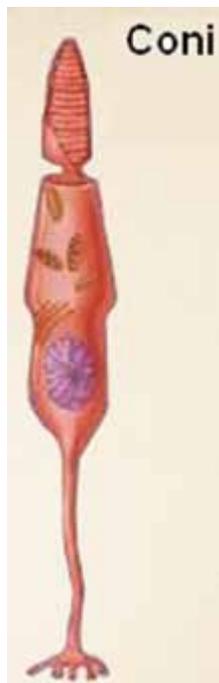
→ La periferia della retina è più sensibile alla luce rispetto alla fovea!

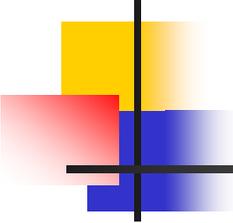




## Coni e bastoncelli

**Coni** → non rispondono bene in condizioni di scarsa illuminazione ma in condizioni di forte illuminazione possono fornire una visione più nitida e dettagliata → visione diurna, visione dei colori





## Adattamento al buio

---

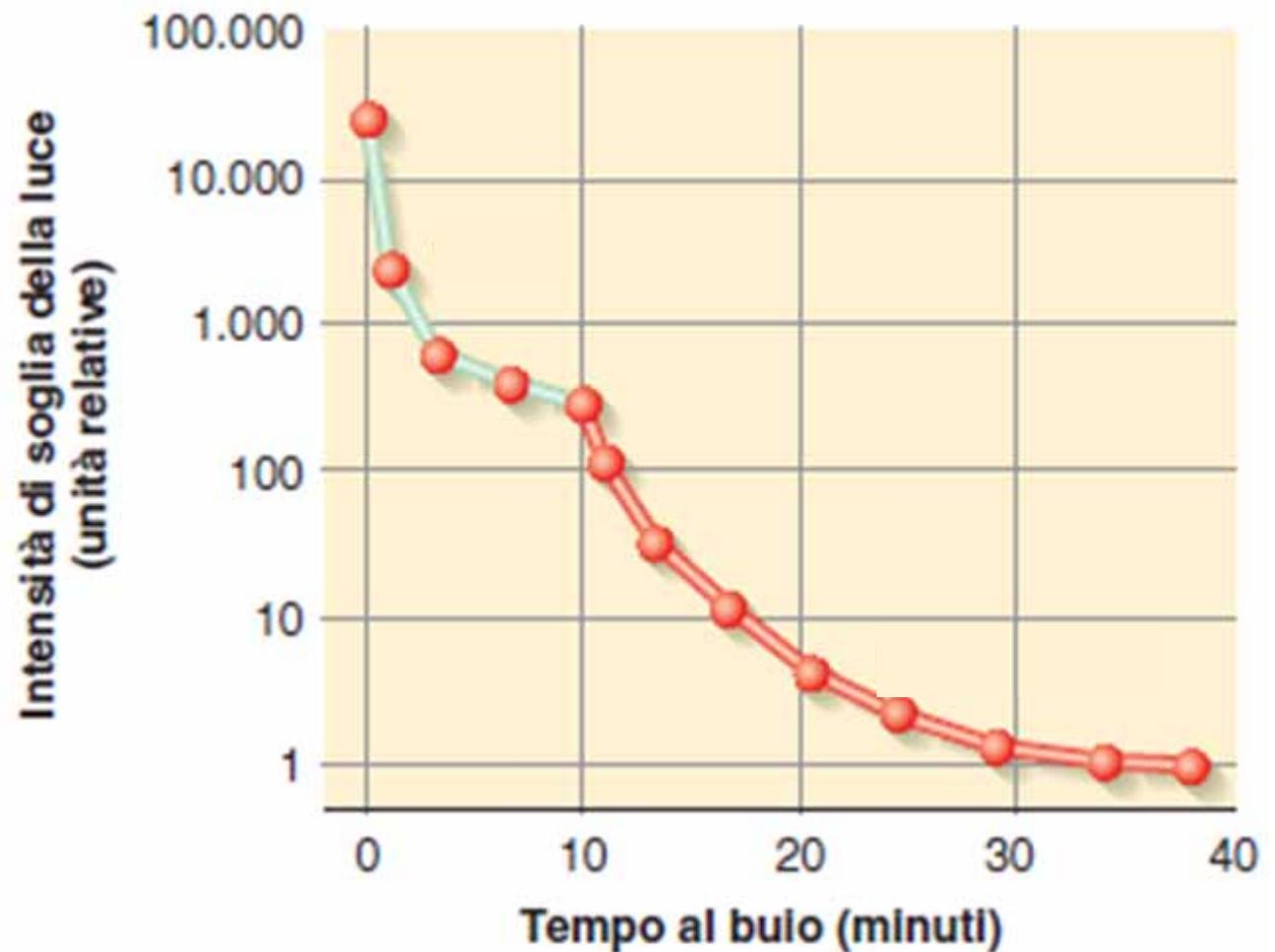
Avrete probabilmente notato che quando si entra in un ambiente buio, all'inizio non si vede nulla. Tuttavia in pochi minuti la nostra visione è nuovamente in grado di guidare i nostri passi e distinguere gli oggetti anche con una luce molto fioca.

Questo aggiustamento è chiamato **adattamento al buio**.



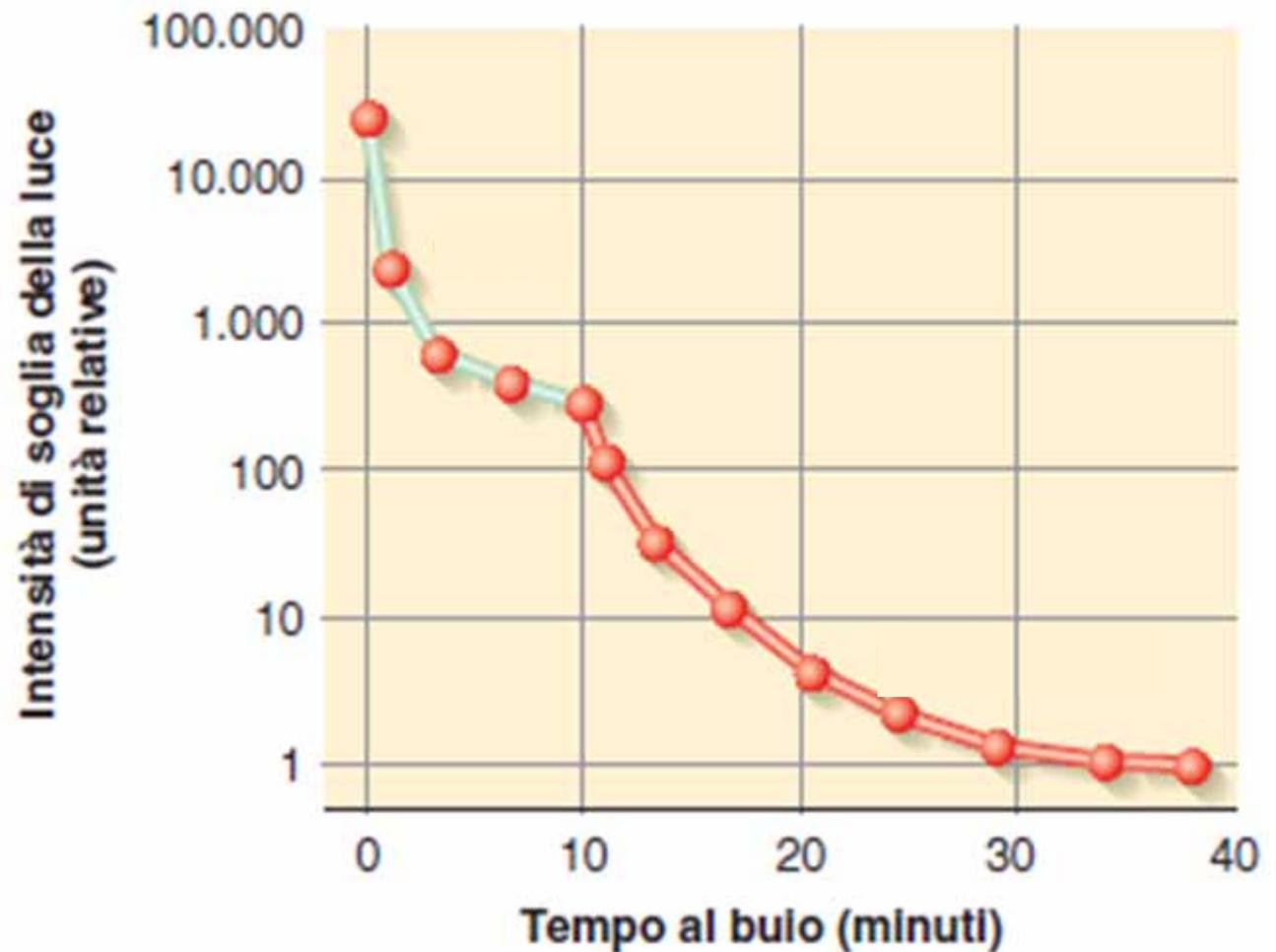
## Adattamento al buio

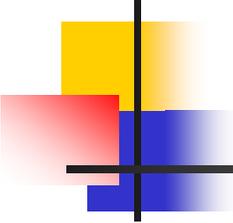
Questo grafico mostra il decorso temporale dell'adattamento al buio. All'aumentare del tempo la soglia assoluta (ricordate di cosa si tratta?) per rilevare la presenza di luce si abbassa.



## Adattamento al buio

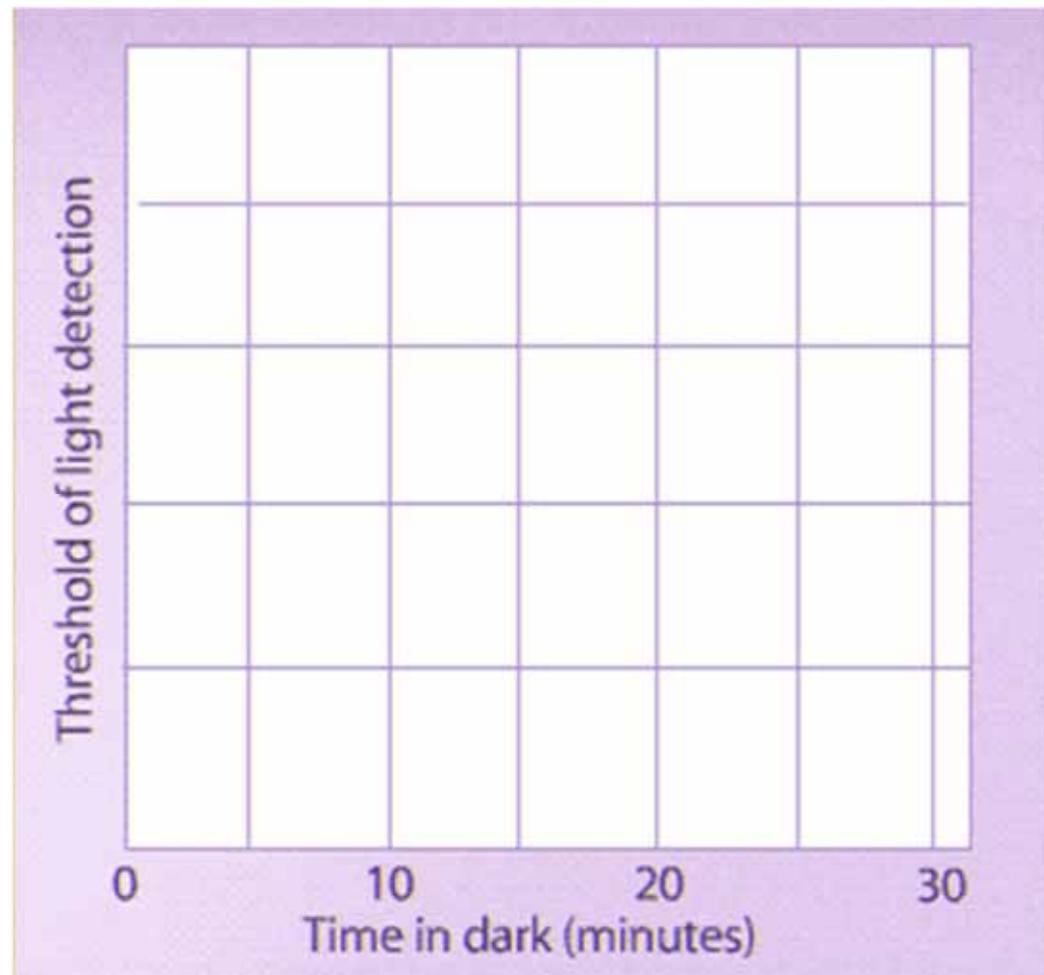
La curva del grafico consiste di due segmenti, e questo è dovuto al fatto che i coni si adattano più velocemente rispetto ai bastoncelli.





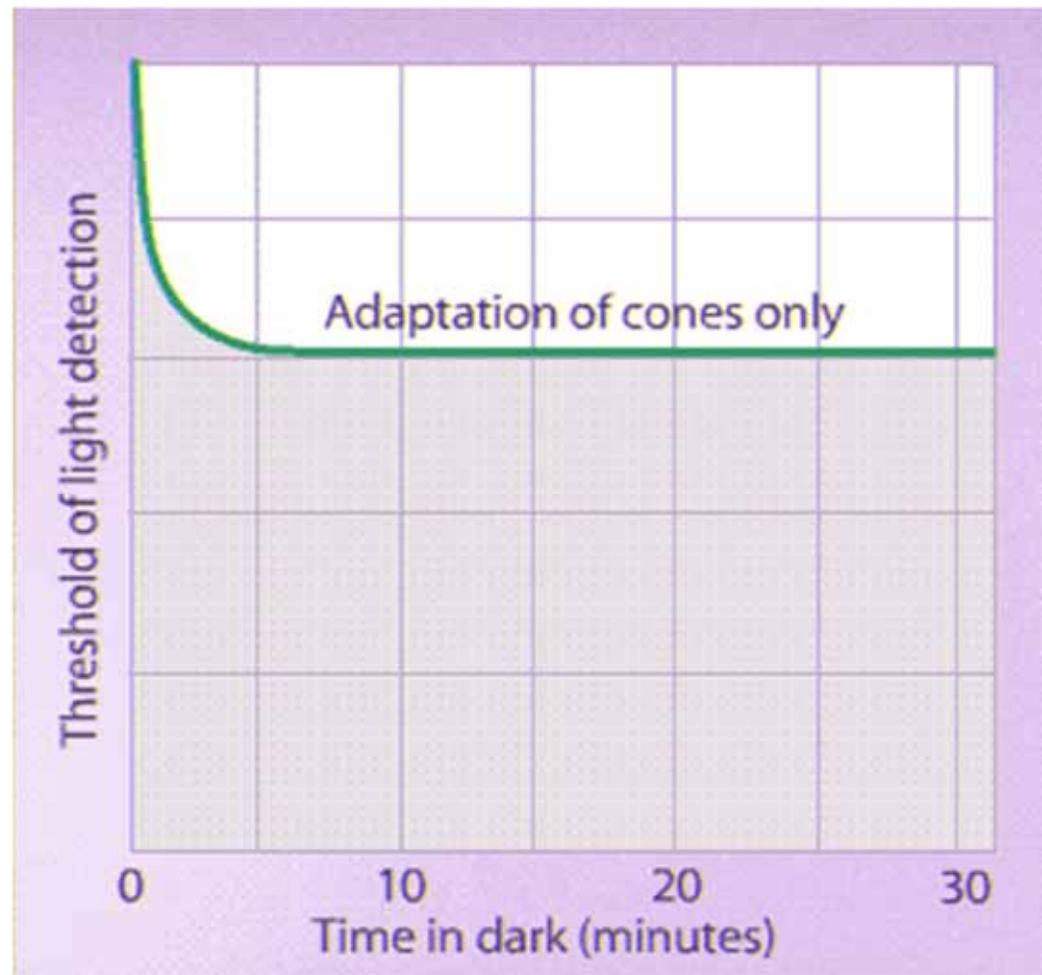
## Adattamento al buio

La visione migliora considerevolmente durante i primi 5-10 minuti poiché i coni si adattano velocemente. Tuttavia il l'adattamento dei coni raggiunge presto il suo limite (la loro soglia è comunque relativamente alta ovvero rispondono meno in condizioni di scarsa illuminazione rispetto ai bastoncelli).



## Adattamento al buio

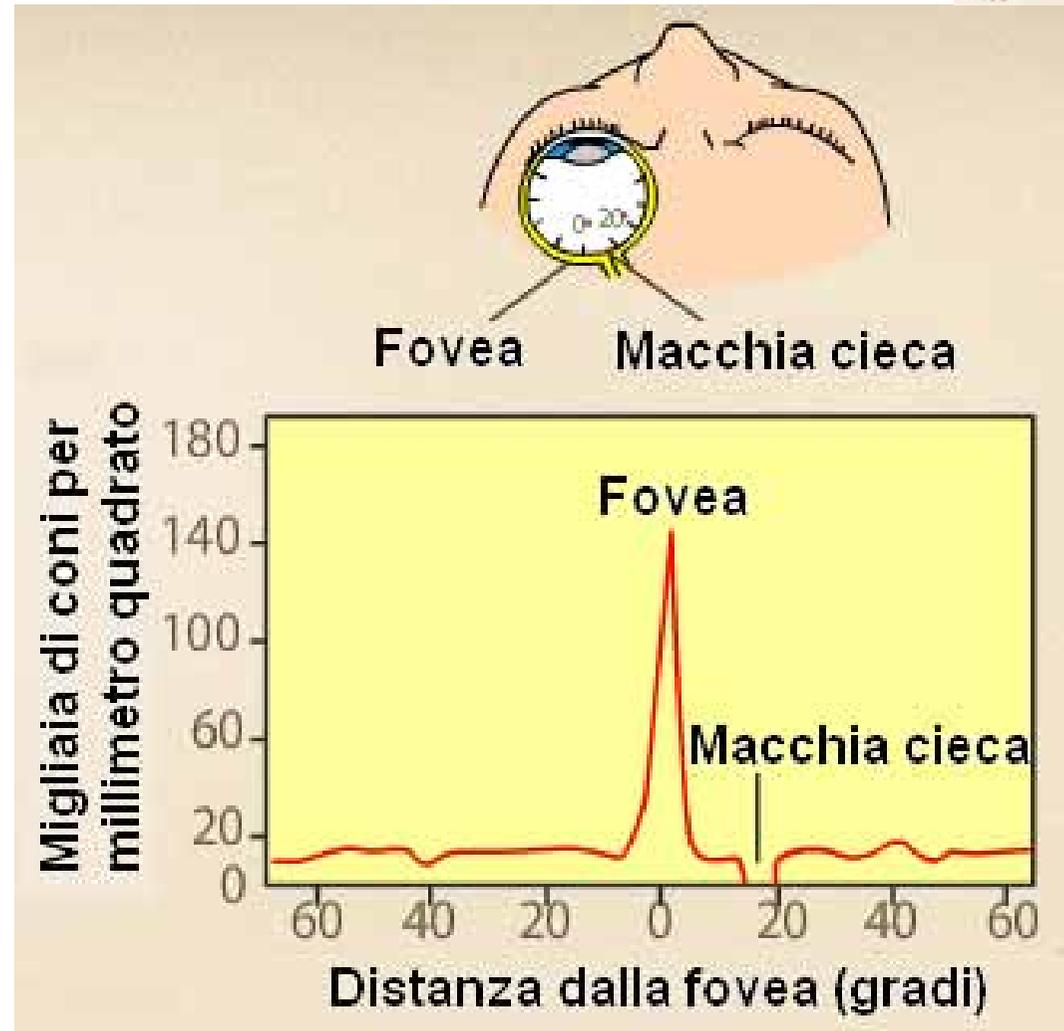
Un'ulteriore miglioramento della visione è dovuto all'adattamento dei bastoncelli che è più lento ovvero inizia un po' dopo rispetto all'adattamento dei coni ma è permette di rilevare quantità molto più piccole di luce.

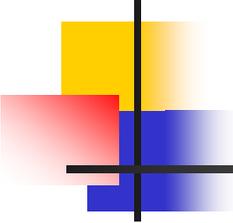


## Coni e bastoncelli



Il grafico mostra come i **coni** siano concentrati nel centro della retina e come la loro densità diminuisca velocemente verso la periferia. La fovea è un piccolo punto al centro della retina che contiene solo coni. L'acuità visiva è massima in questo punto. Quando vogliamo vedere qualcosa in modo nitido normalmente muoviamo gli occhi per far cadere l'immagine sulla fovea.





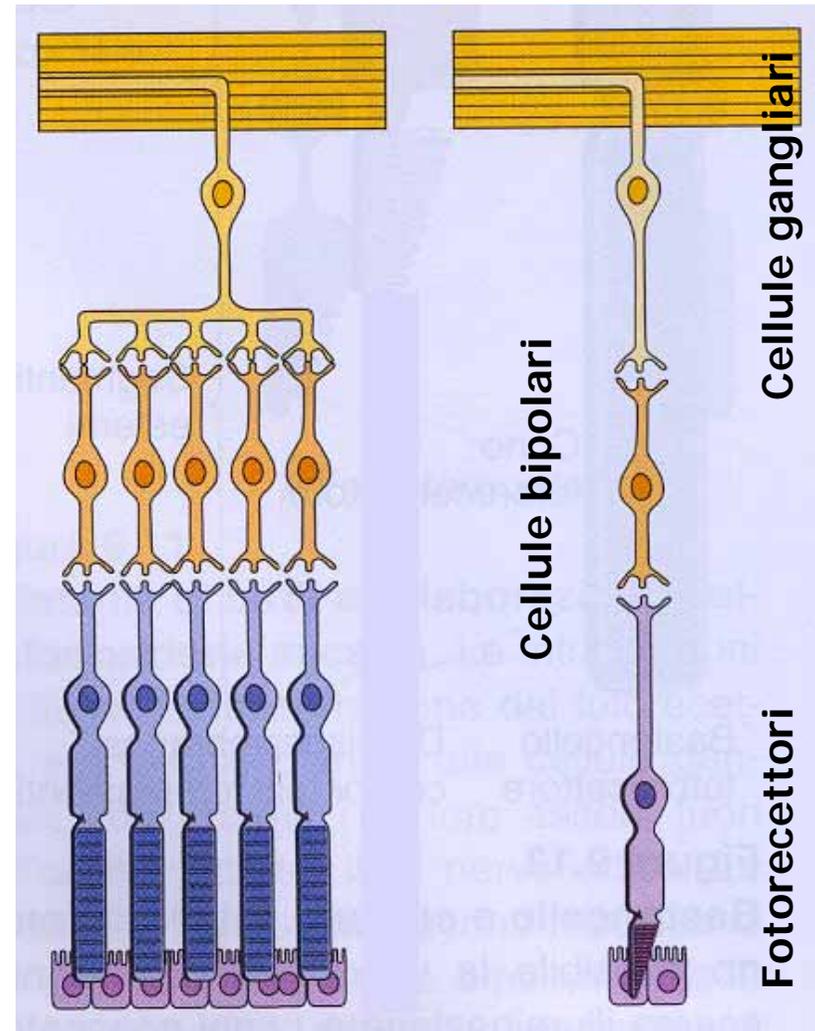
## Coni e bastoncelli: differenze

---

Quali sono le caratteristiche dei coni e dei bastoncelli che li rendono più o meno sensibili alla luce e più o meno capaci di risolvere i dettagli (maggiore acuità visiva)?

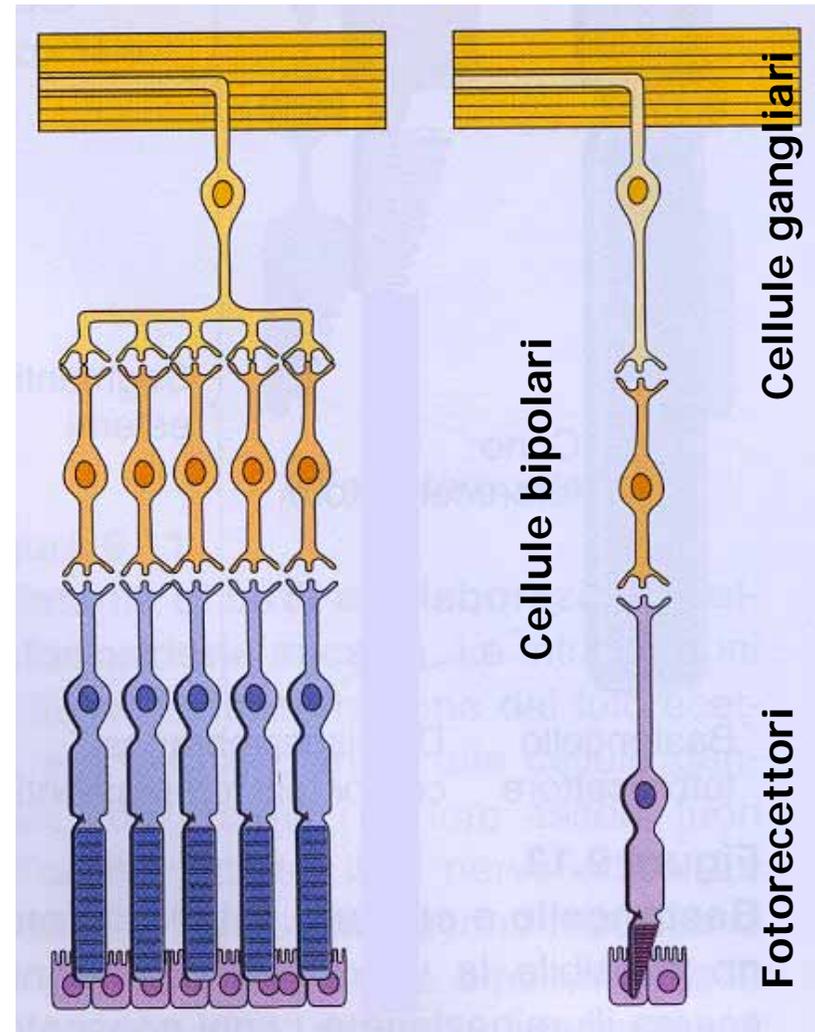
## Coni e bastoncelli: differenze

- a) I bastoncelli abbiamo visto che hanno un segmento esterno più lungo, contenente molti più dischi rispetto ai coni, che conferiscono ai bastoncelli una maggiore probabilità di intercettare un fotone.
- b) Coni e bastoncelli hanno una diversa connettività con le cellule bipolari e con le cellule gangliari: uno a uno per i coni, molti a uno per i bastoncelli.



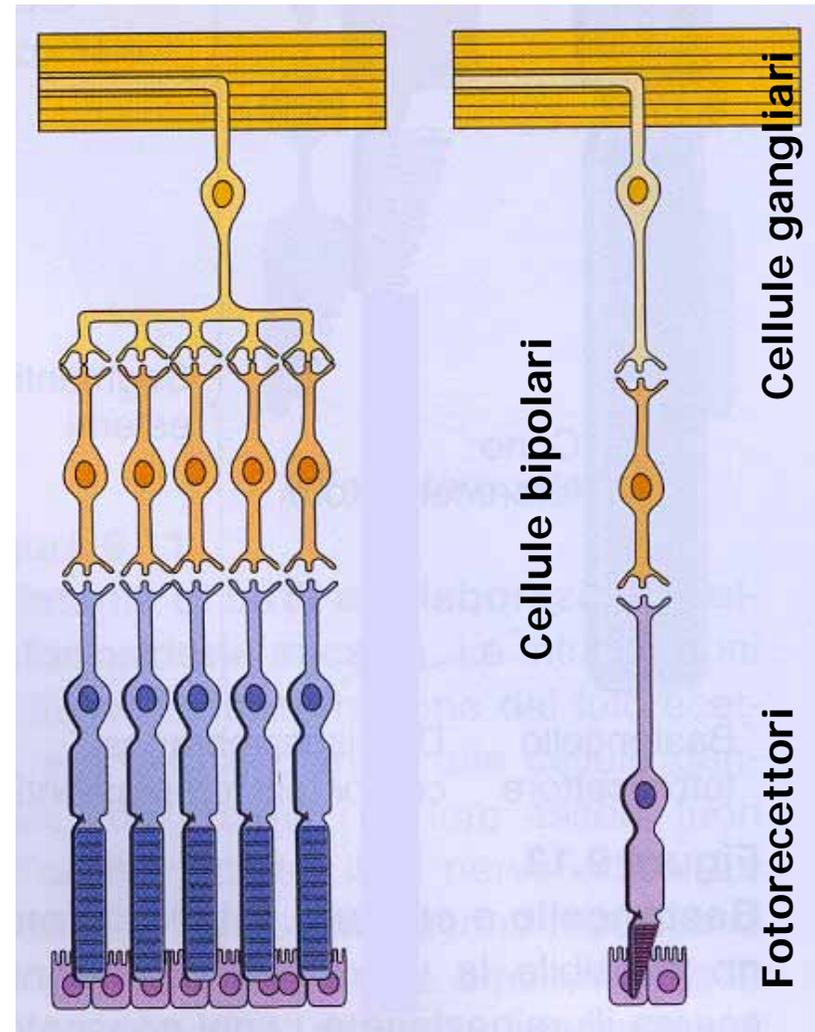
## Coni e bastoncelli: differenze

Una luce debole potrebbe generare una variazione di potenziale di membrana del fotorecettore piccola e non sufficiente a generare un potenziale d'azione nella cellula gangliare.



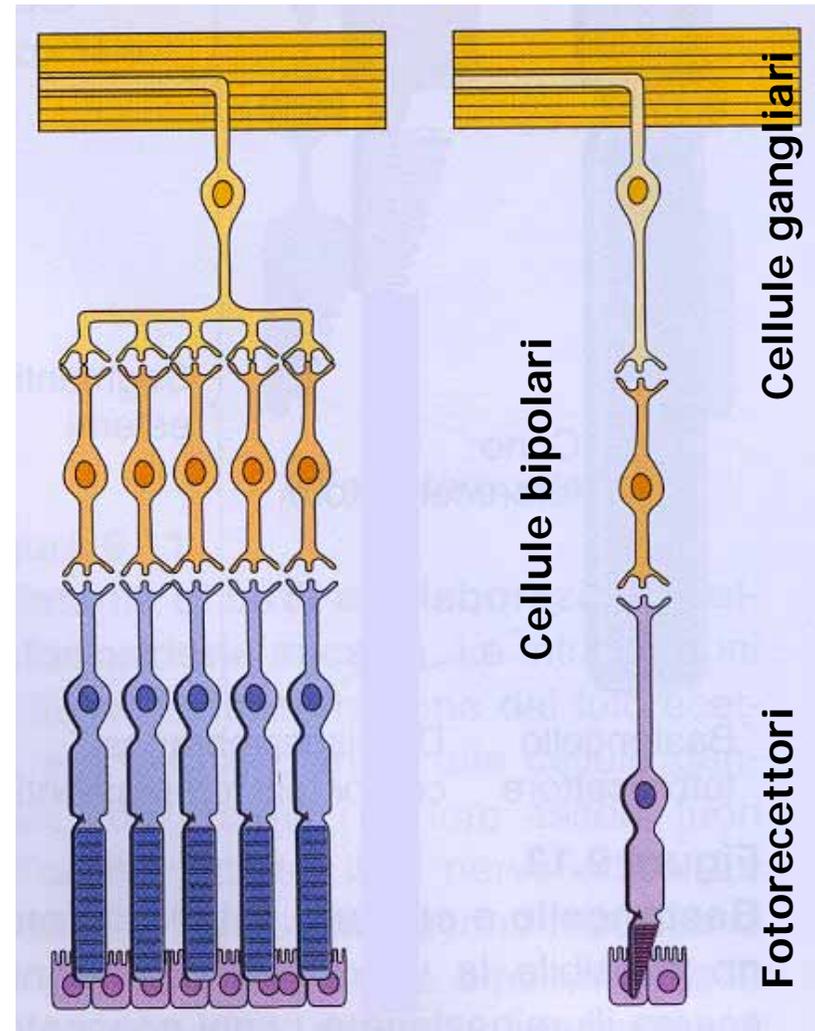
## Coni e bastoncelli: differenze

Quindi nelle connessioni tipiche dei coni, la luce debole non riesce ad innescare una variazione nella frequenza di potenziali d'azione nella cellula gangliare.



## Coni e bastoncelli: differenze

Nelle connessioni tipiche (dette «convergenti») dei bastoncelli, le deboli variazioni di potenziale di membrana di più bastoncelli possono sommarsi e generare dei potenziali d'azione nella cellula gangliare.

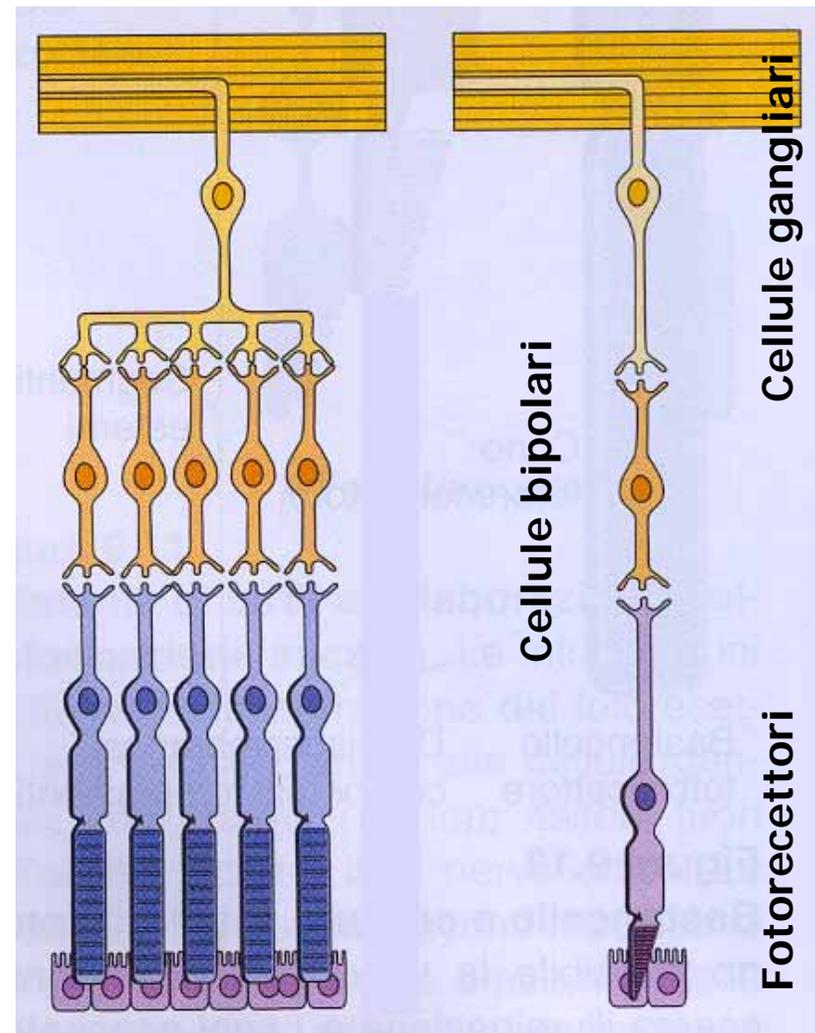


## Coni e bastoncelli: differenze

Questo diverso grado di convergenza spiega anche perché i coni risolvono meglio i dettagli rispetto ai bastoncelli.

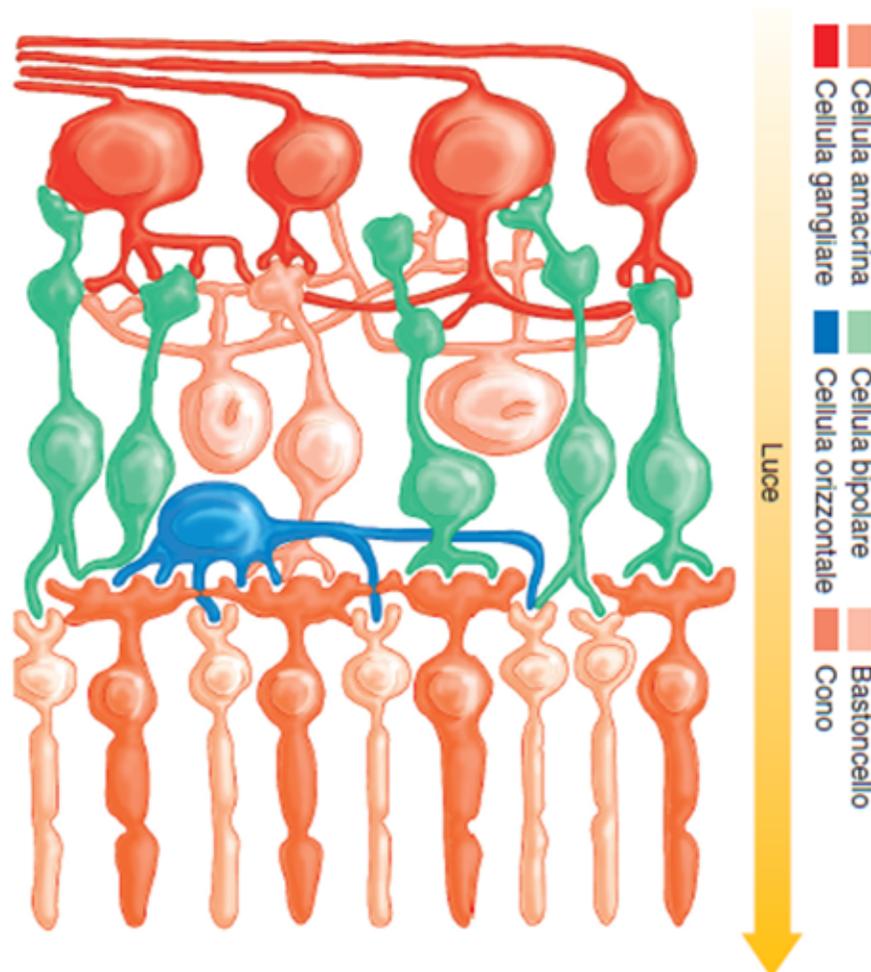
Poiché i coni sono maggiormente concentrati nella fovea, questo spiega anche perché in fovea abbiamo una migliore risoluzione a fronte di una minore sensibilità alla luce, e viceversa in periferia abbiamo una minore risoluzione a fronte di una maggiore sensibilità.

Quindi riassumendo: poca convergenza in fovea (coni), molta convergenza in periferia (bastoncelli).



# Le connessioni tra cellule retiniche

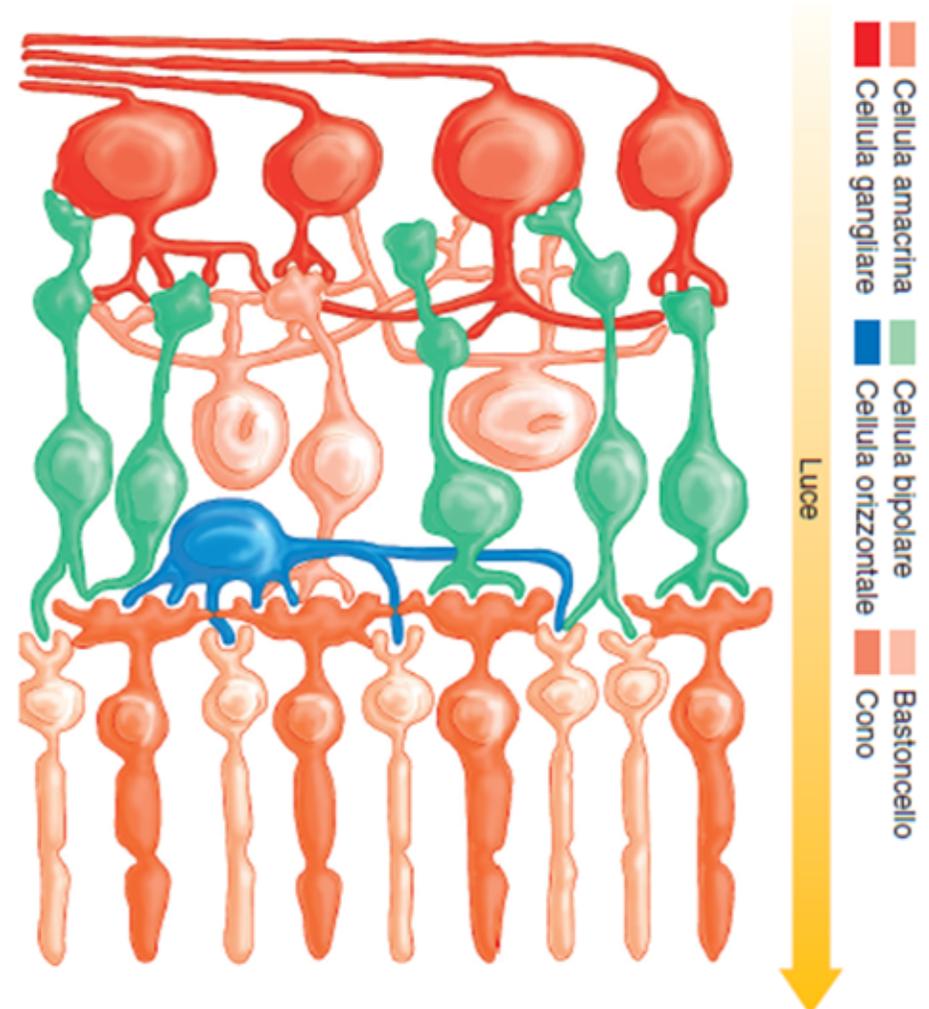
I **fotorecettori** si connettono direttamente alle **cellule bipolari** e queste a loro volta alle **cellule gangliari** (connessioni «verticali»). Poi abbiamo le **cellule orizzontali** ed **amacrine** che modulano la trasmissione dell'informazione in senso «orizzontale».



## Coni e bastoncelli: le connessioni

Questo significa che l'informazione non viene solo trasmessa da una cellula all'altra, ma che l'attivazione di una determinata cellula dipenderà anche dall'attivazione delle cellule vicine!

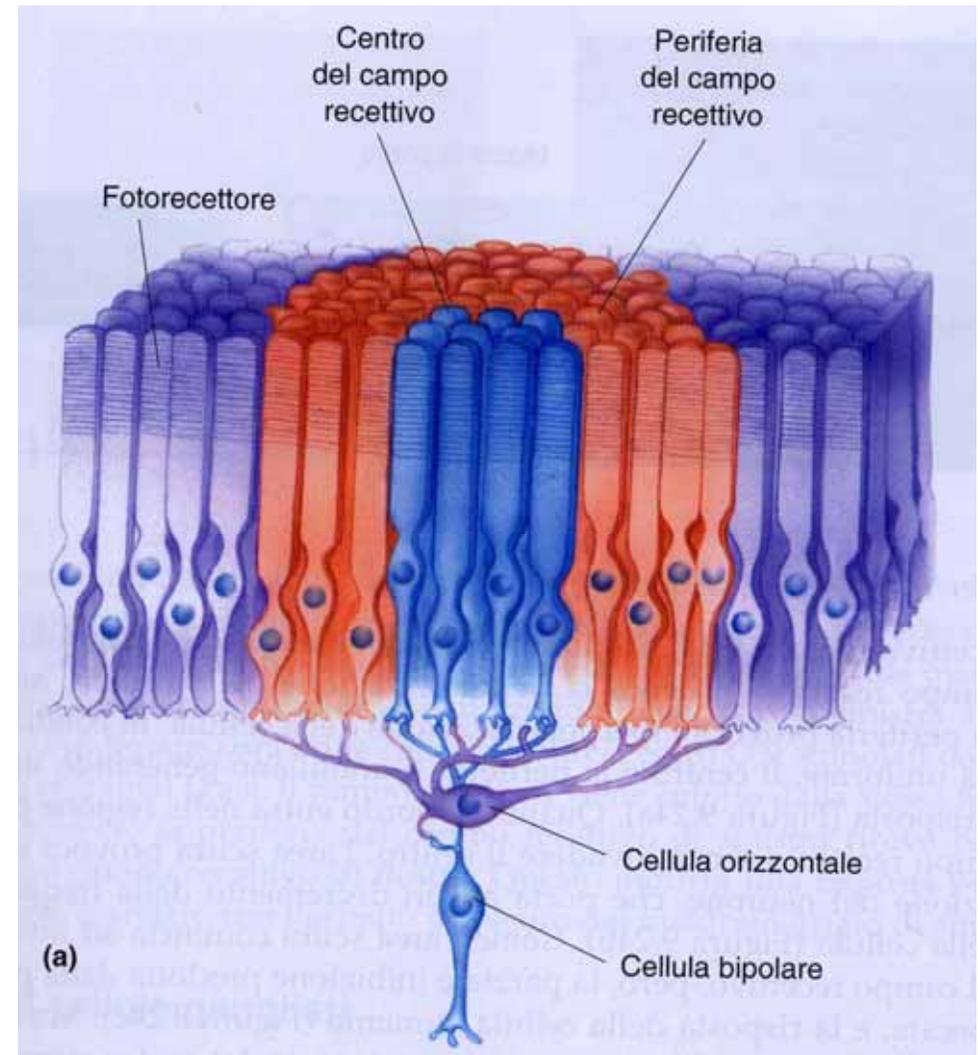
In che modo?



## Coni e bastoncelli: le connessioni

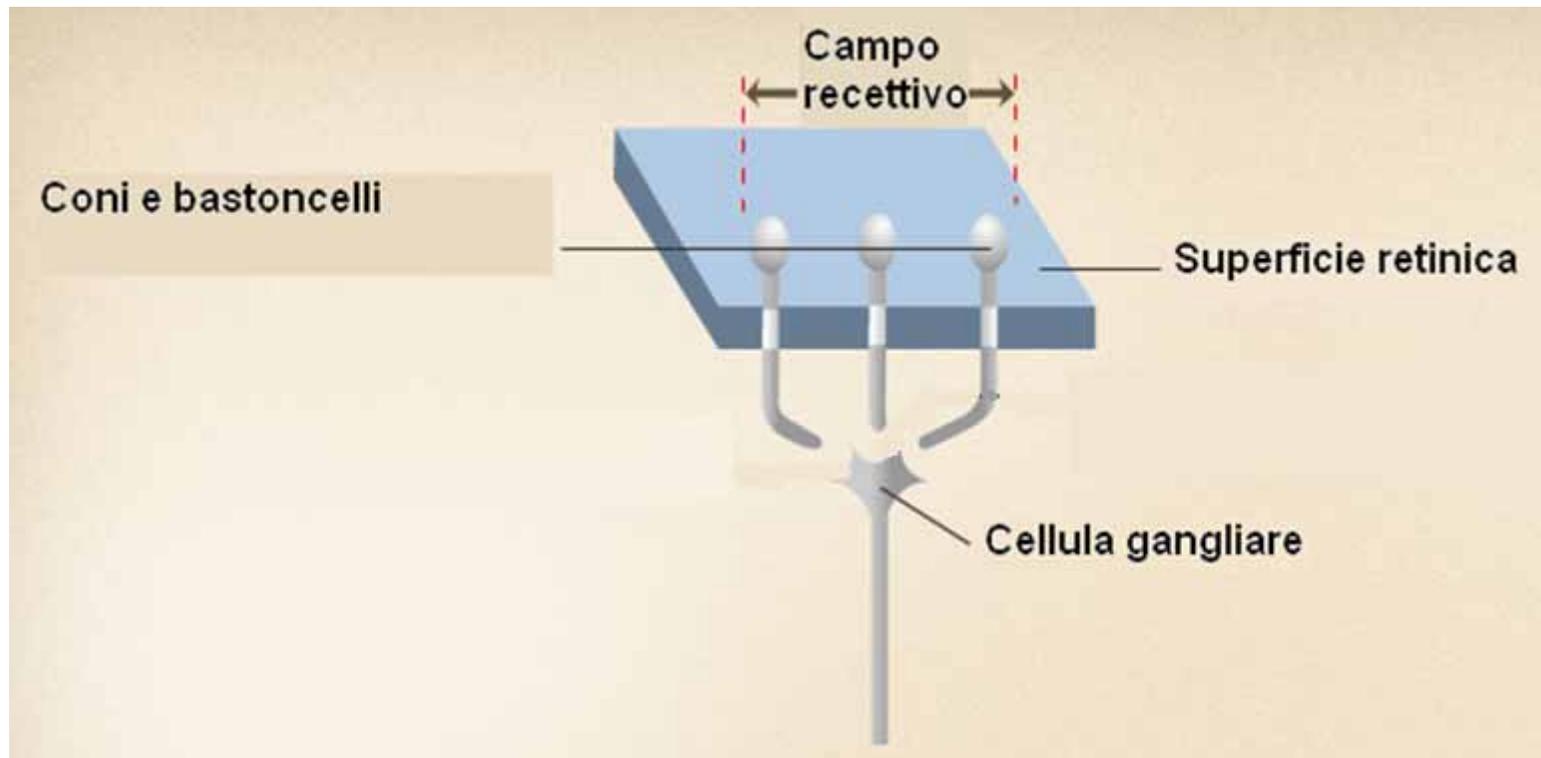
L'insieme di fotorecettori che trasmettono il segnale attraverso le sinapsi ad una cellula bipolare e poi ad una cellula gangliare vanno a determinare il campo recettivo della cellula gangliare stessa.

Più nello specifico, il campo recettivo di un neurone è quella regione di spazio (o di retina) che, se stimolata adeguatamente, produrrà una variazione nella frequenza di scarica.



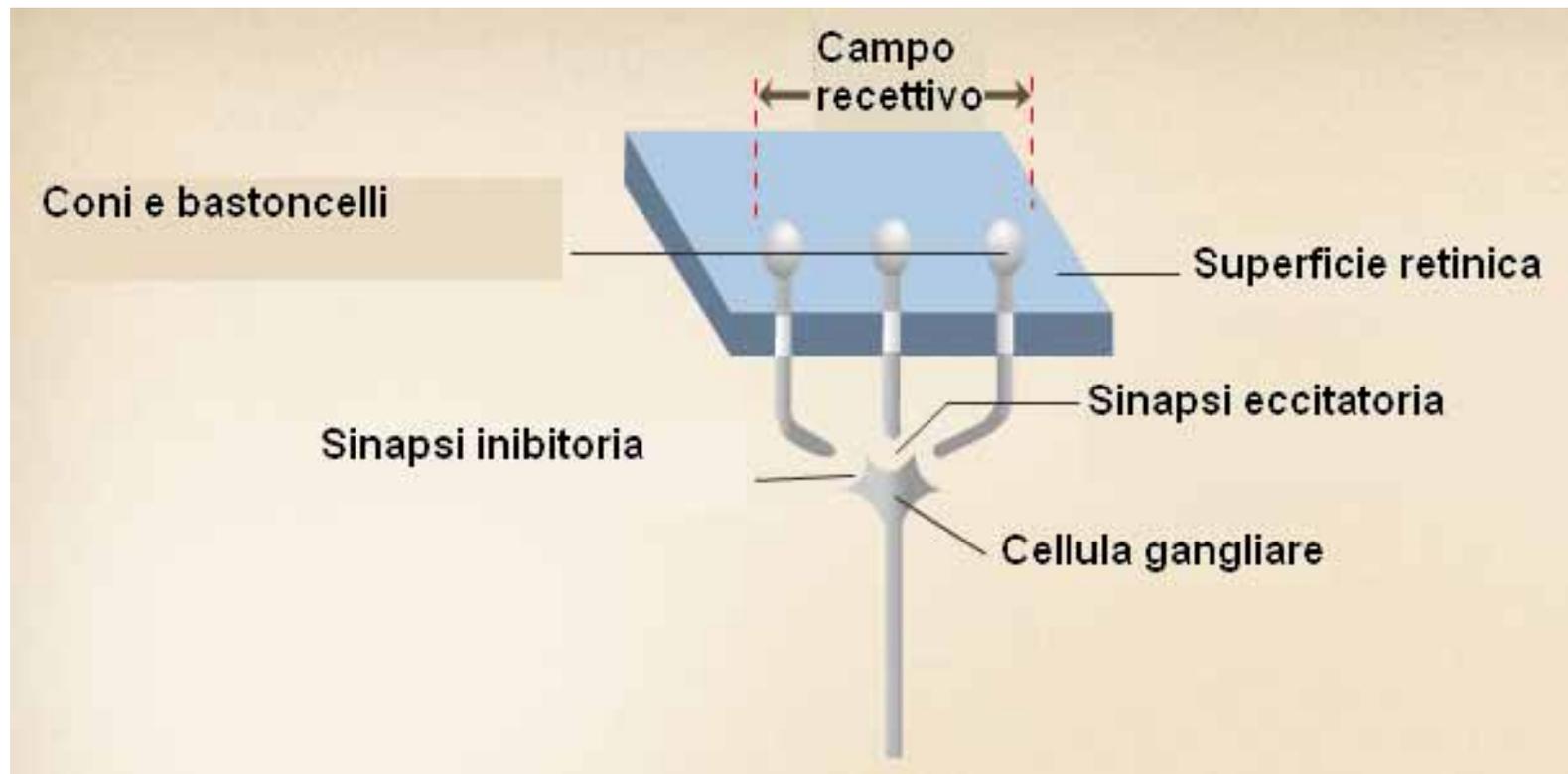
## Coni e bastoncelli: le connessioni

Qui vediamo un altro esempio di campo recettivo di una cellula gangliare (semplificato: non compaiono né cellule bipolari né cellule orizzontali).



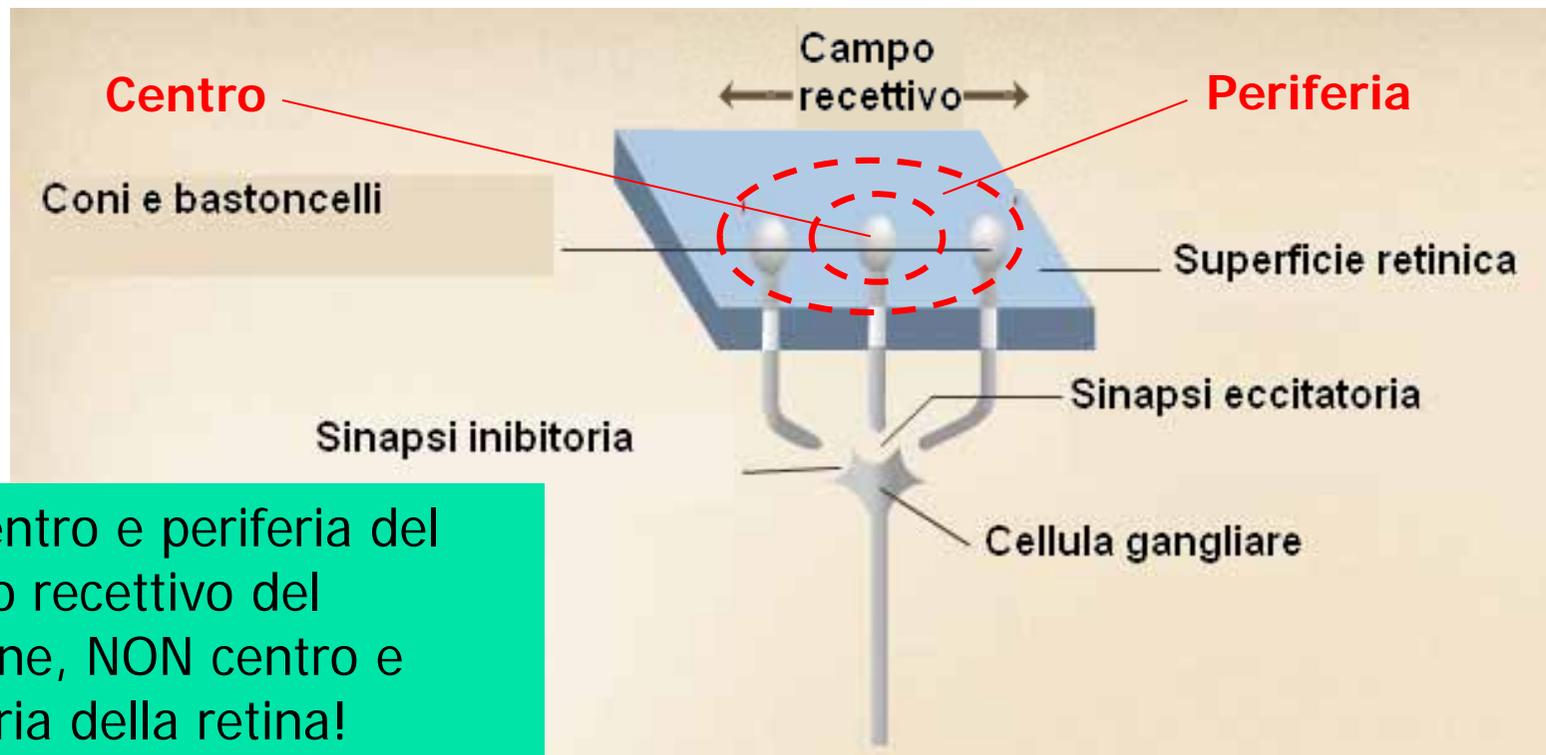
# Campi recettivi

Nella retina esistono cellule gangliari con campi recettivi aventi forme, dimensioni e organizzazione funzionale diversa.



# Campi recettivi

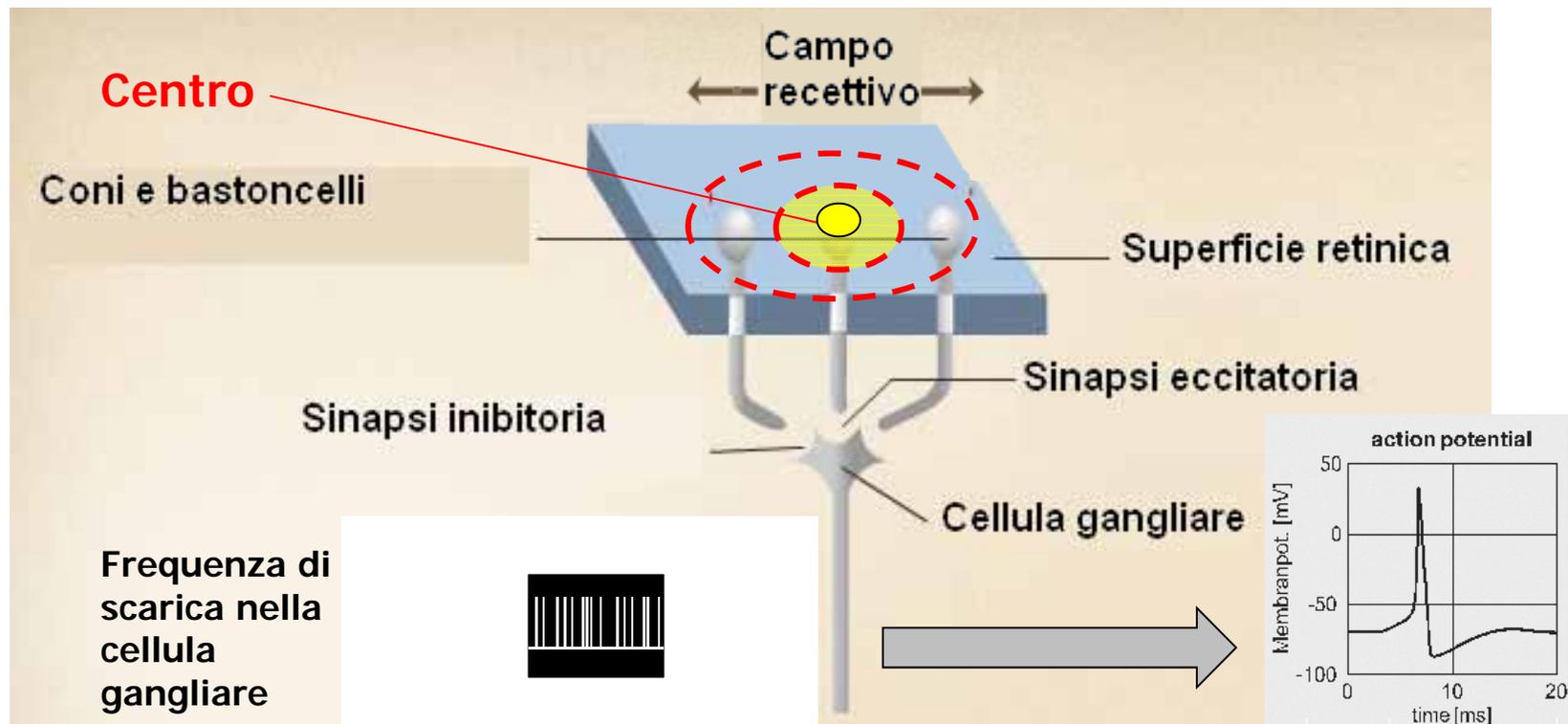
Tra i campi recettivi più comuni abbiamo quelli circolari ad organizzazione centro-periferia. In questi campi recettivi la luce che cade nel centro del campo recettivo ha effetti opposti rispetto alla luce che cade nella periferia.



NB Centro e periferia del campo recettivo del neurone, NON centro e periferia della retina!

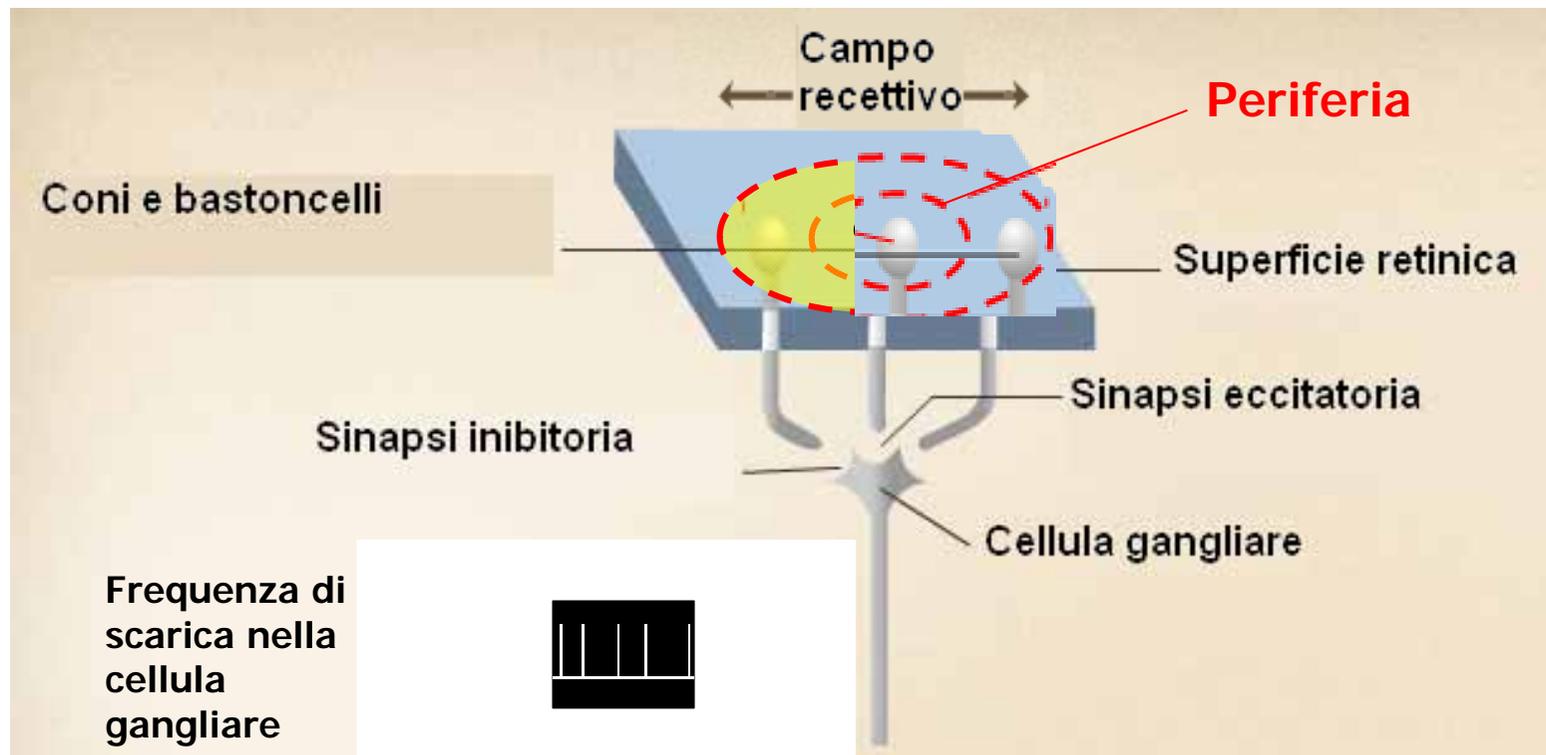
# Campi recettivi

La luce al centro produce effetti eccitatori e fa aumentare la frequenza di scarica nella cellula gangliare.



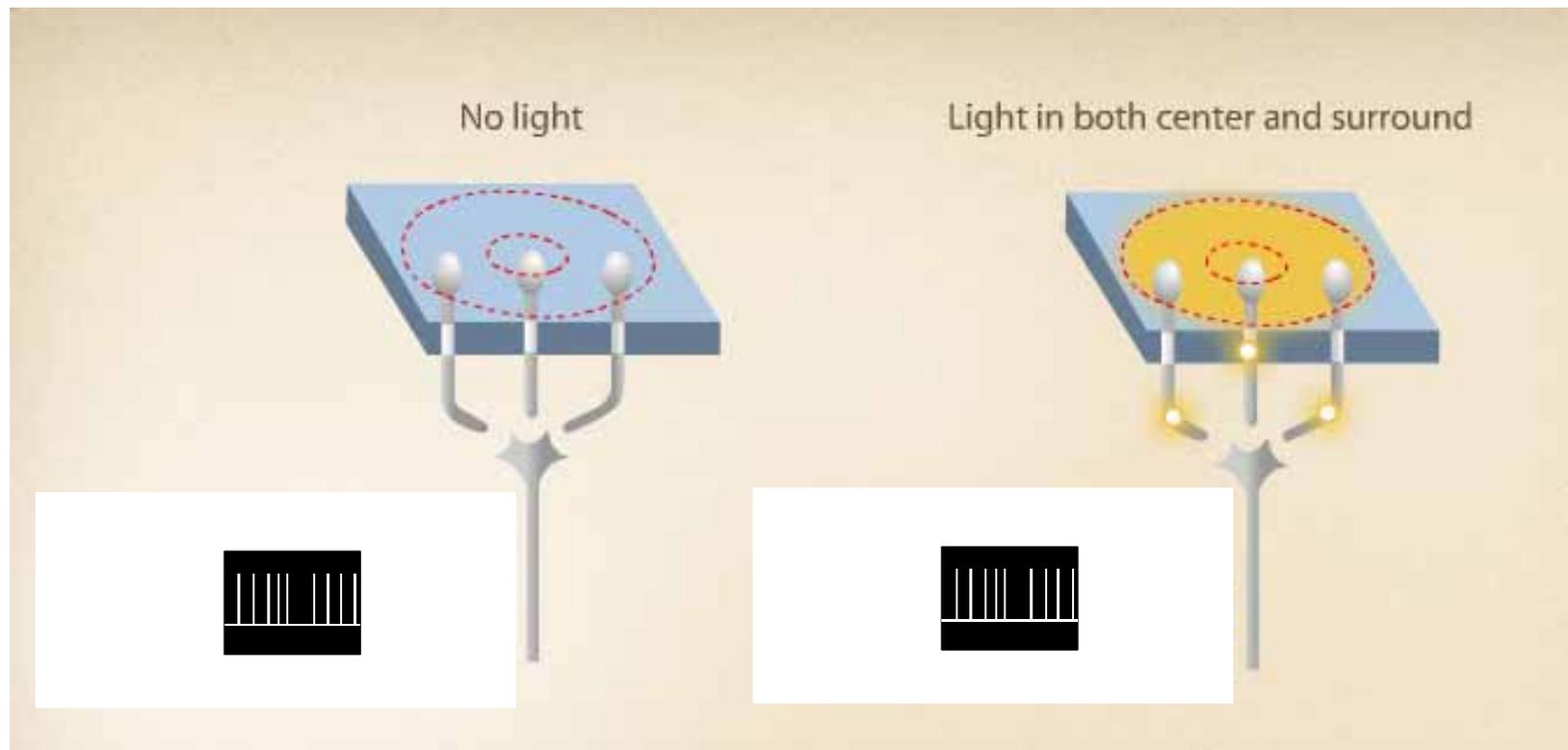
# Campi recettivi

La luce nella periferia produce effetti inibitori e fa aumentare la frequenza di scarica nella cellula gangliare.



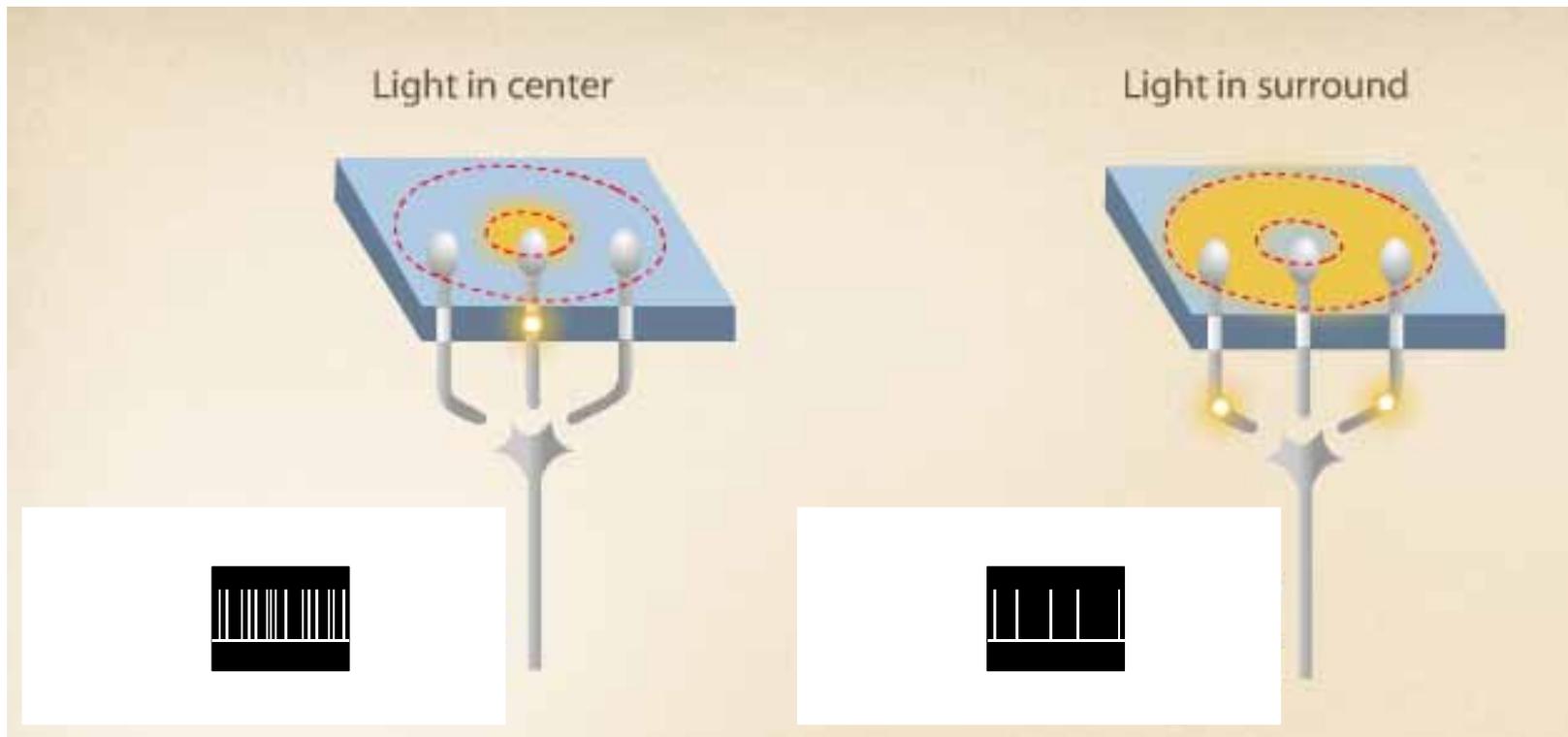
## Campi recettivi

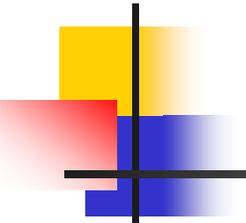
Si noti che assenza di luce e luce su centro e periferia contemporaneamente producono quasi la stessa risposta nella cellula gangliare. Quindi questo campo recettivo è sensibile al contrasto, non ai livelli assoluti di luce.



## Campi recettivi

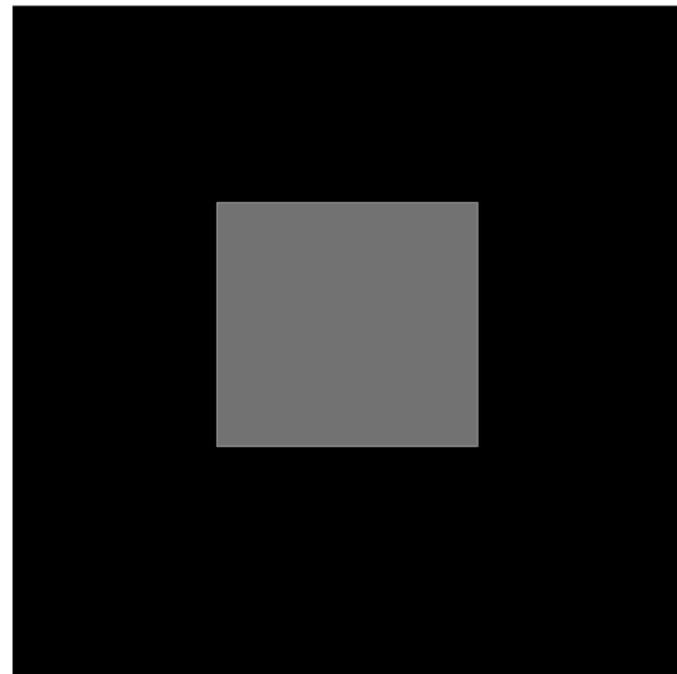
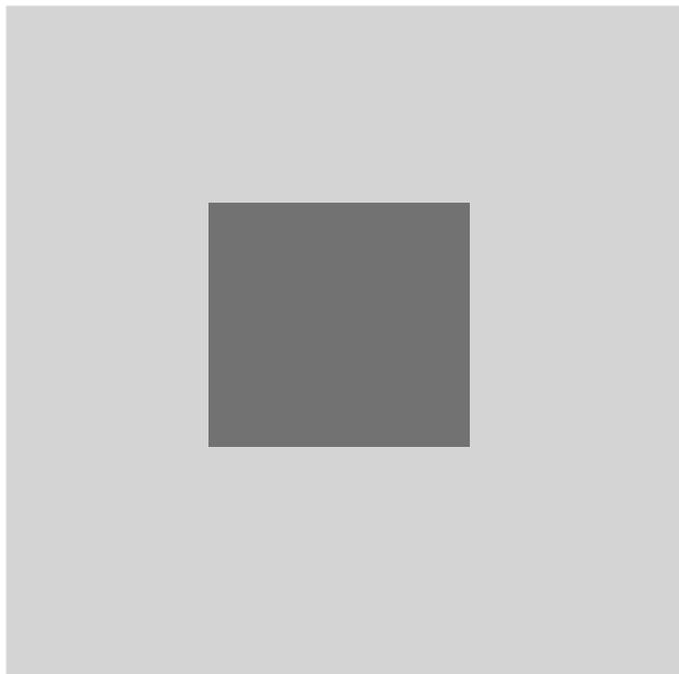
Osserviamo un incremento o un decremento di attività neurale solo quando c'è un contrasto tra la luce che cade al centro e la luce che cade in periferia.





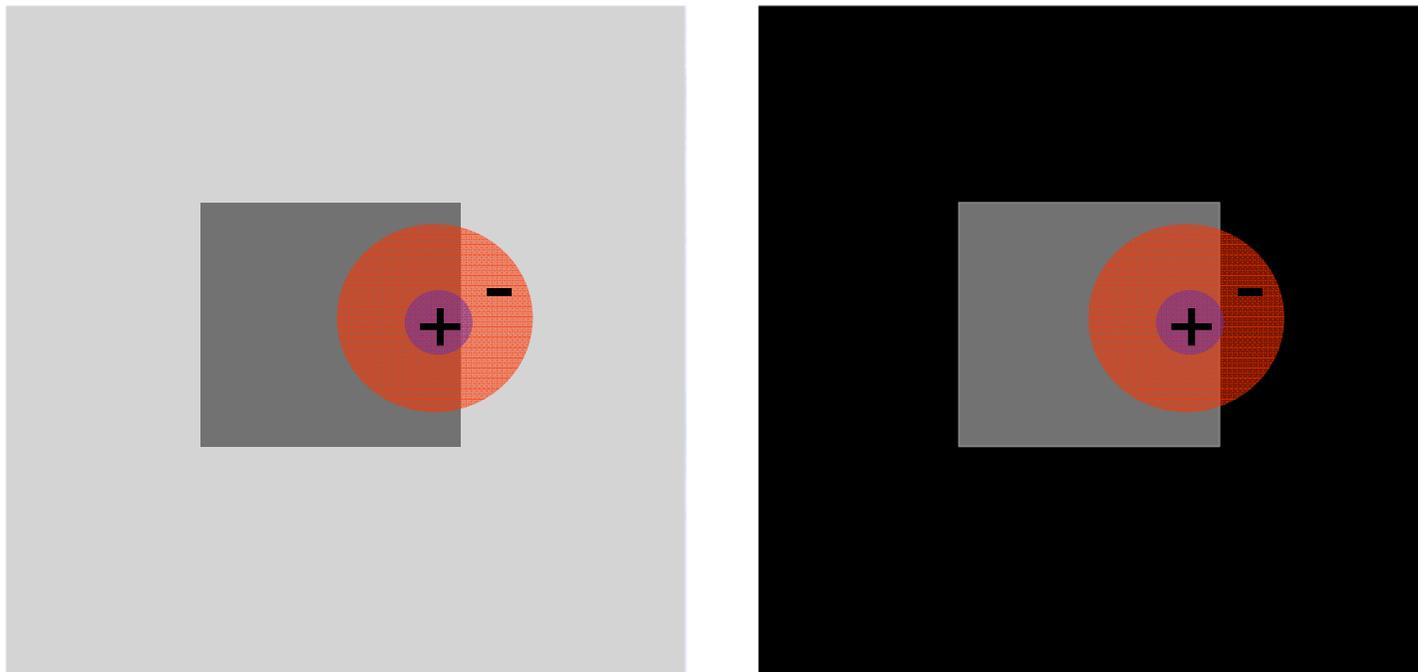
## Antagonismo centro-periferia: accentuazione dei contrasti

---

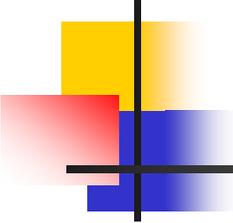


I grigi dei quadrati centrali sono uguali o diversi? Come potremo fare per misurare se il grigio percepito del quadrato a destra è uguale o diverso rispetto a quello del quadrato sinistro?

## Antagonismo centro-periferia: accentuazione dei contrasti

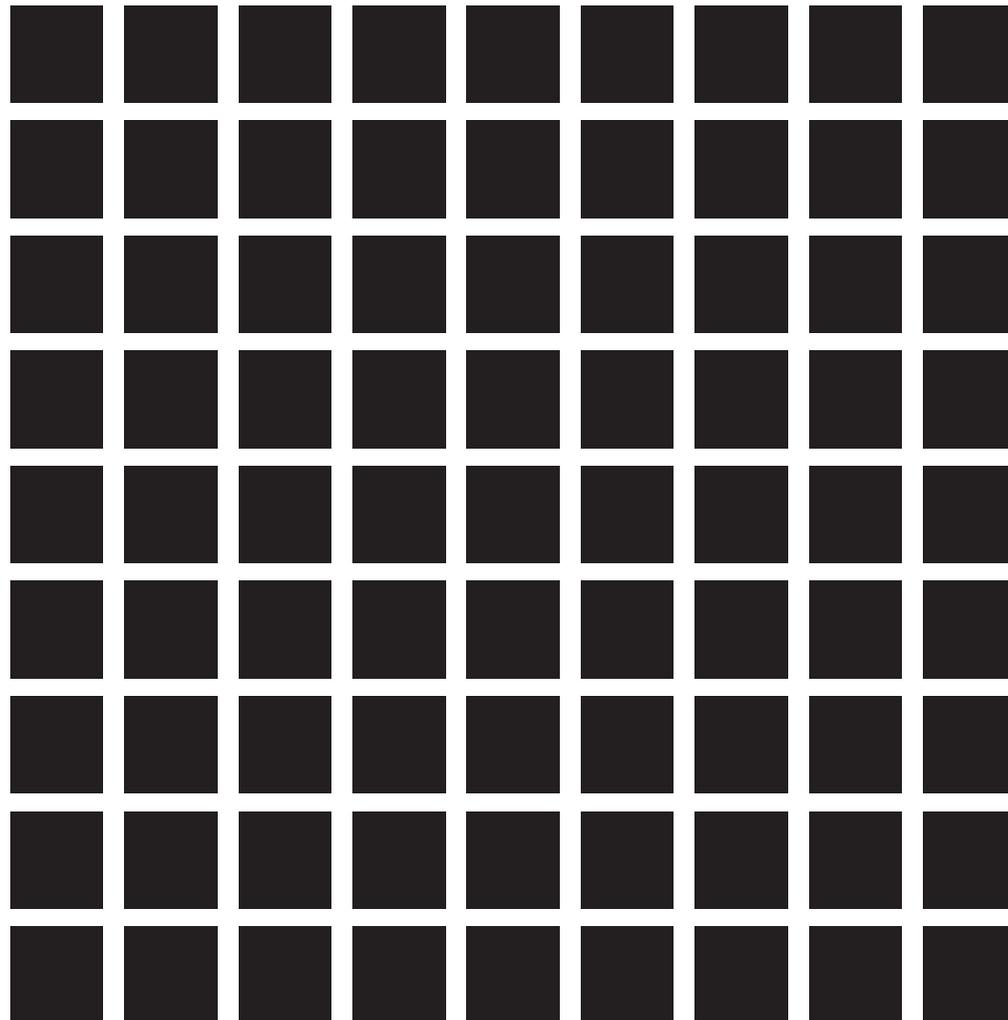


I campi recettivi concentrici antagonisti possono spiegare queste differenze.

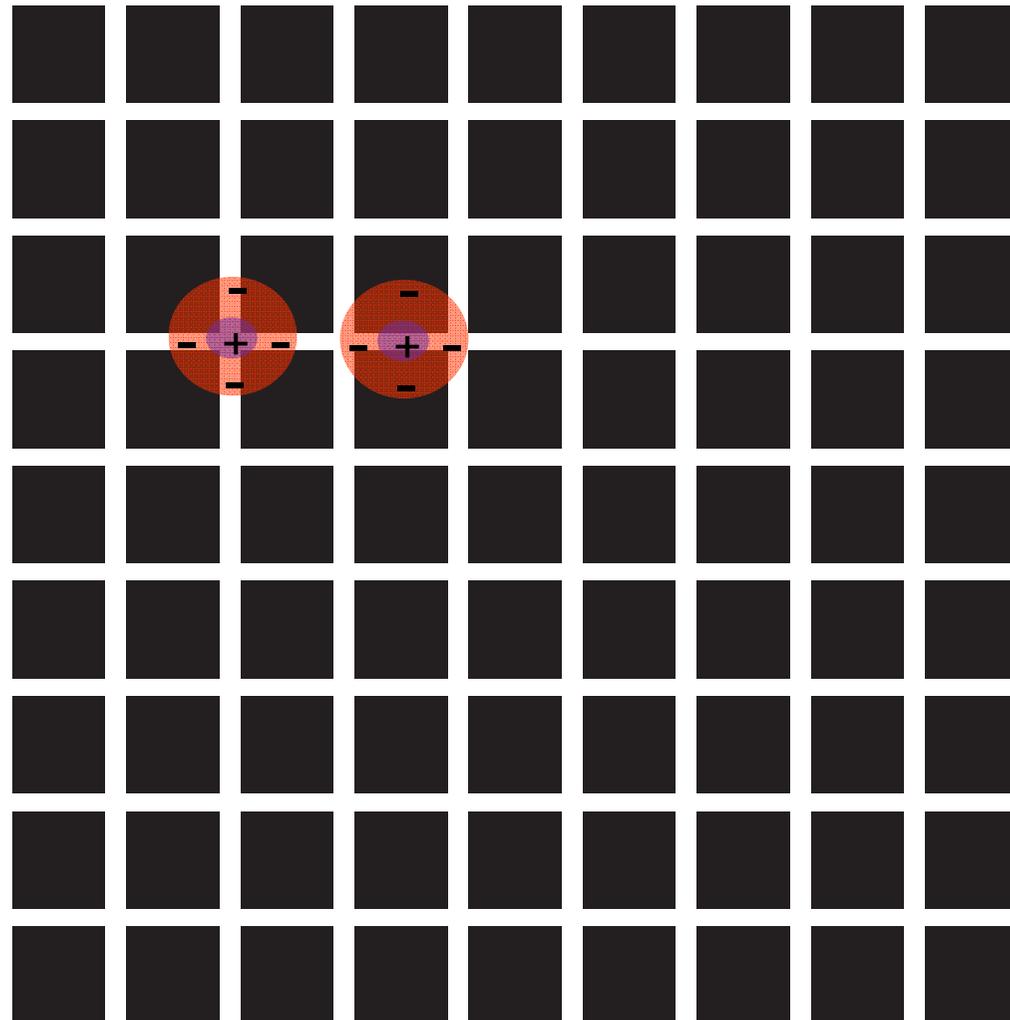


# Antagonismo centro-periferia: altri effetti illusori

---

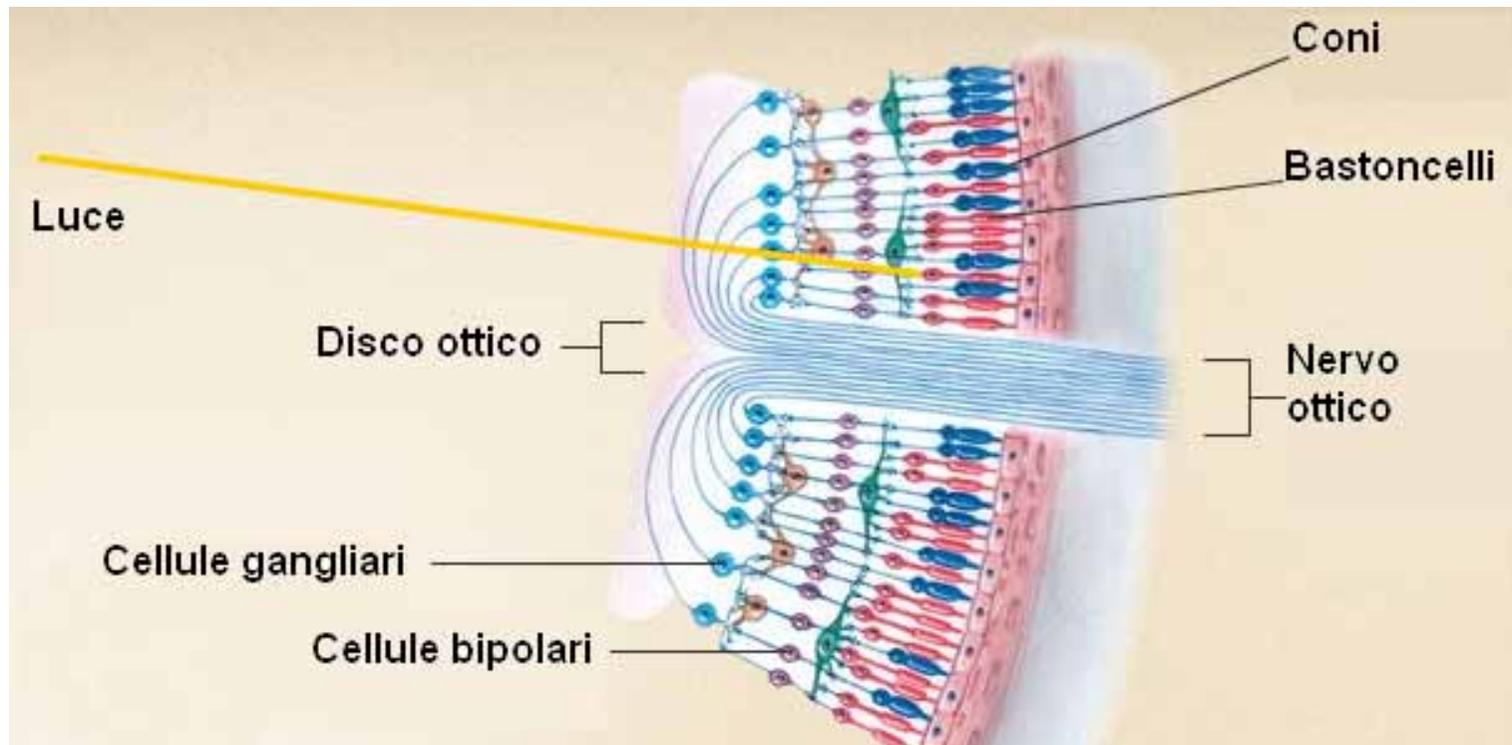


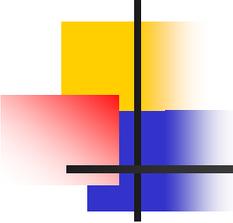
# Antagonismo centro-periferia: altri effetti illusori



## Elaborazione retinica

Nella retina ha inizio l'elaborazione del segnale visivo che parte dai recettori, passa attraverso le cellule bipolari e arriva alle cellule gangliari, i cui assoni vanno a costituire il nervo ottico.

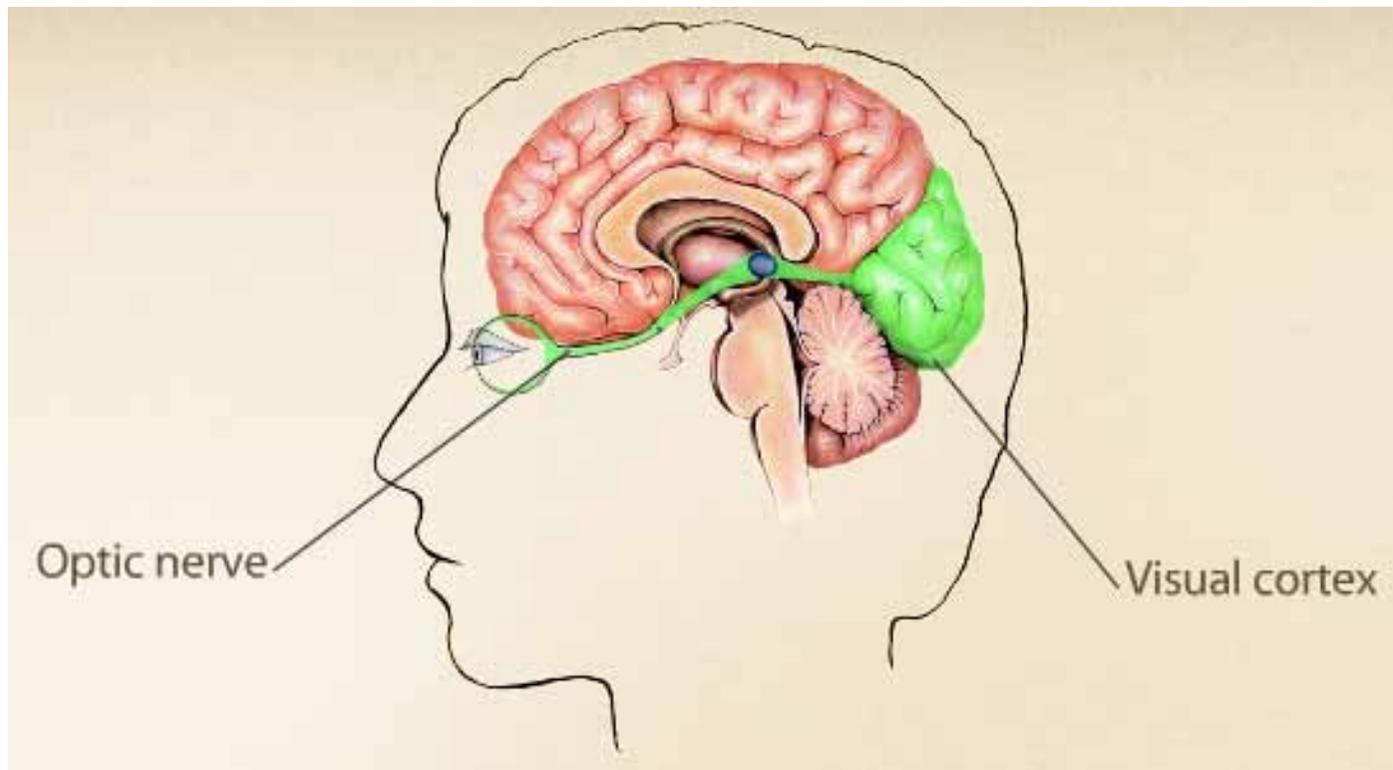


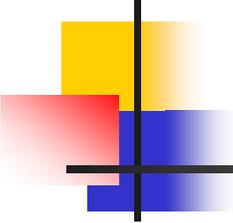


## Dalla retina al cervello

---

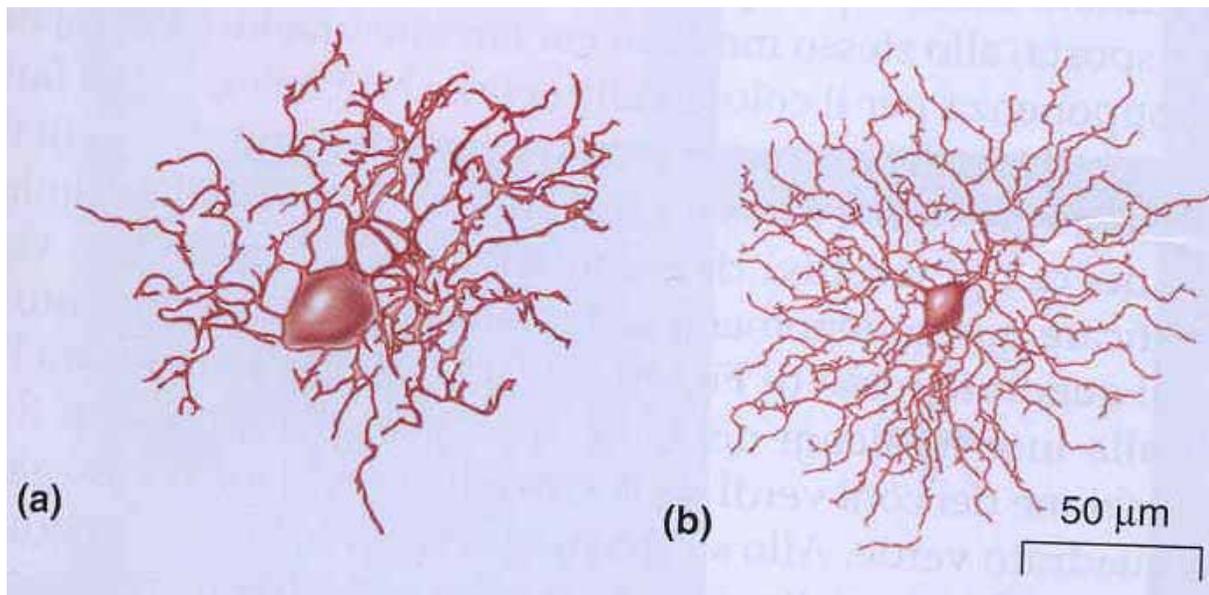
Il nervo ottico passando attraverso il disco ottico porta le informazioni sino al nucleo genicolato del talamo e di lì alla corteccia visiva.





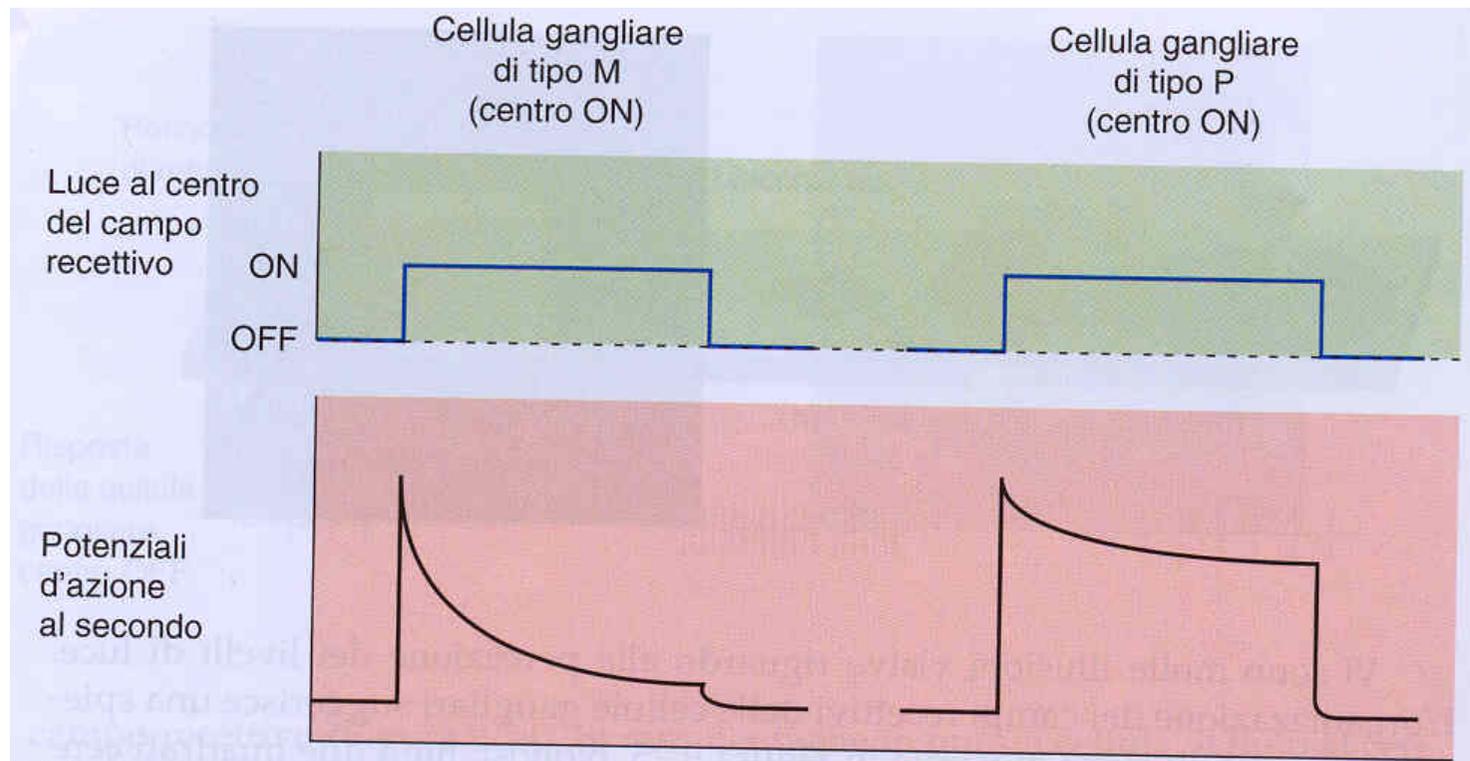
## Tipi di cellule gangliari

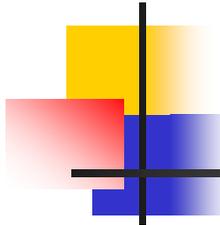
Abbiamo 2 principali tipi di cellule gangliari: cellule M (magnocellulari) e cellule P (parvocellulari). Questi 2 tipi di cellule, oltre ad essere diverse morfologicamente, hanno anche una serie di diverse caratteristiche funzionali.



# Tipi di cellule gangliari

Ad esempio, il tipo di risposta che può essere transiente (M) o sostenuta (P).





## Tipi di cellule gangliari

---

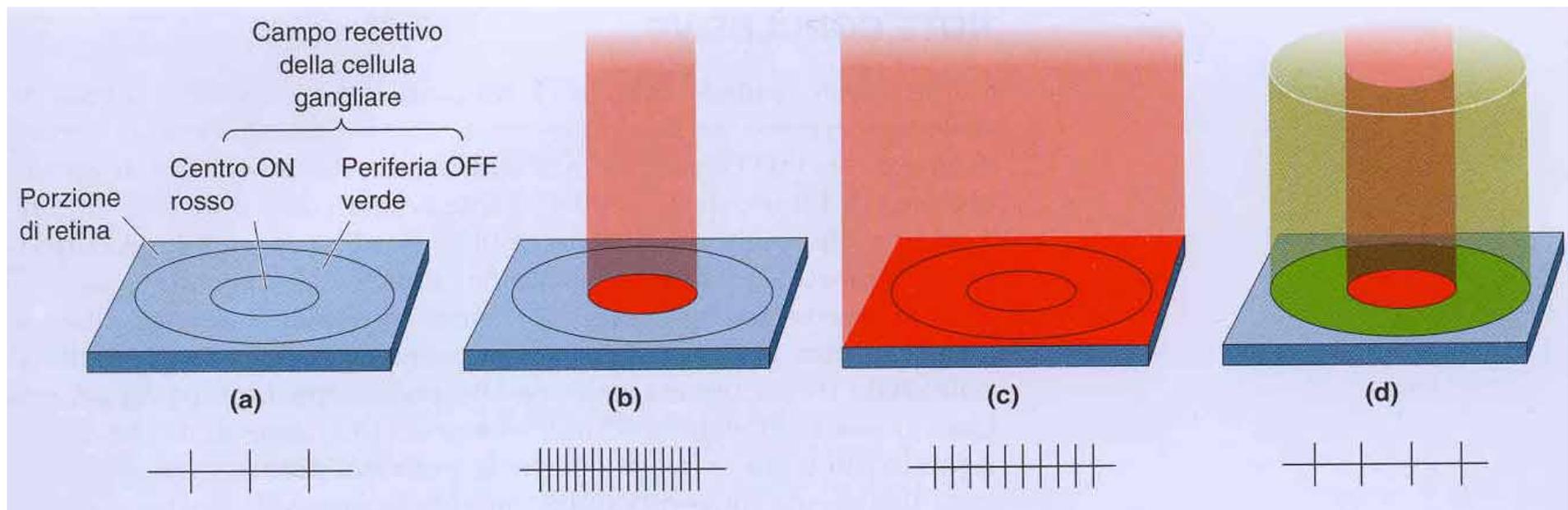
Inoltre le cellule M hanno campi recettivi di grandi dimensioni e sono insensibili alla lunghezza d'onda (colore), mentre le cellule P hanno campi recettivi di piccole dimensioni e possono essere sensibili alla lunghezza d'onda.

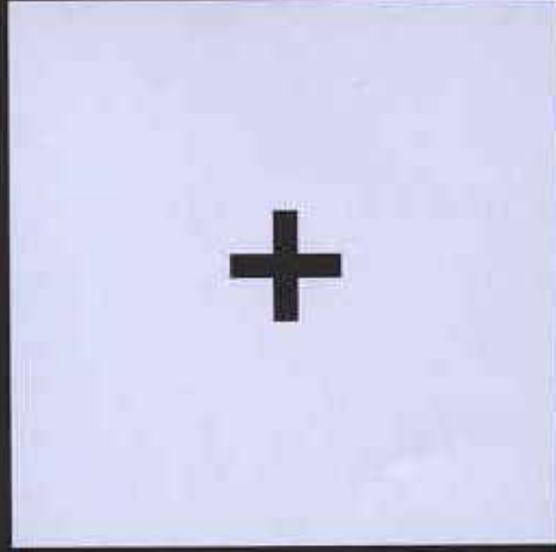
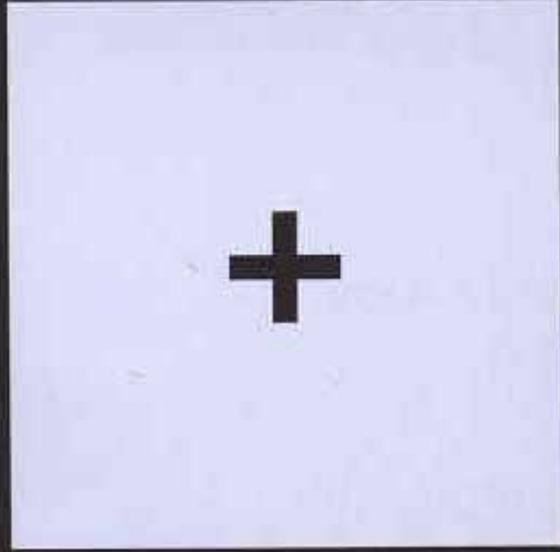
Le cellule M sono necessarie per la percezione del movimento, della profondità, e di piccole differenze in luminosità (sono molto sensibili).

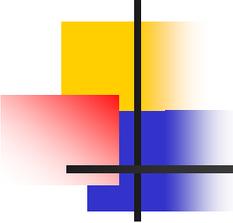
Le cellule P sono necessarie per la percezione del colore e dei dettagli fini

# Tipi di cellule gangliari

In effetti possiamo avere cellule gangliari P con campo recettivo centro-periferia opponente ai colori (rosso-verde).







# Le vie visive

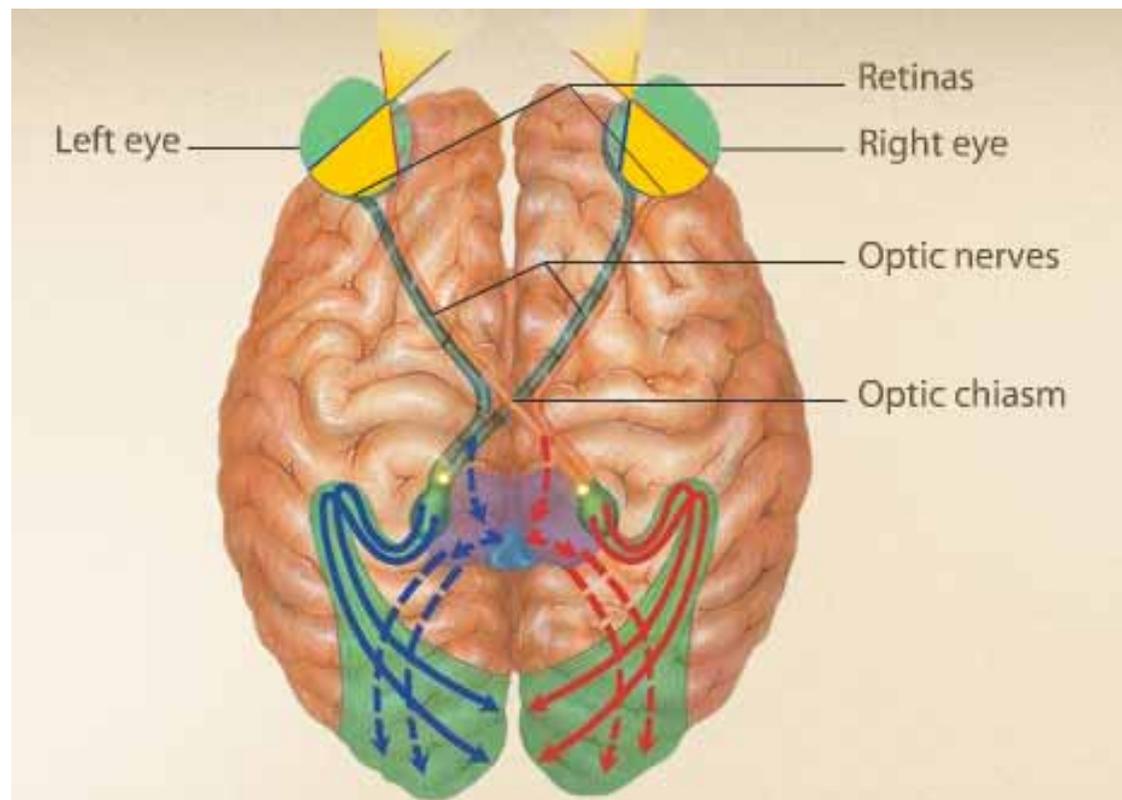
---

## **Obiettivi della lezione:**

1. Le vie visive dall'occhio alla corteccia visiva
2. I campi recettivi dei neuroni del nucleo genicolato laterale del talamo
3. I campi recettivi dei neuroni della corteccia visiva primaria

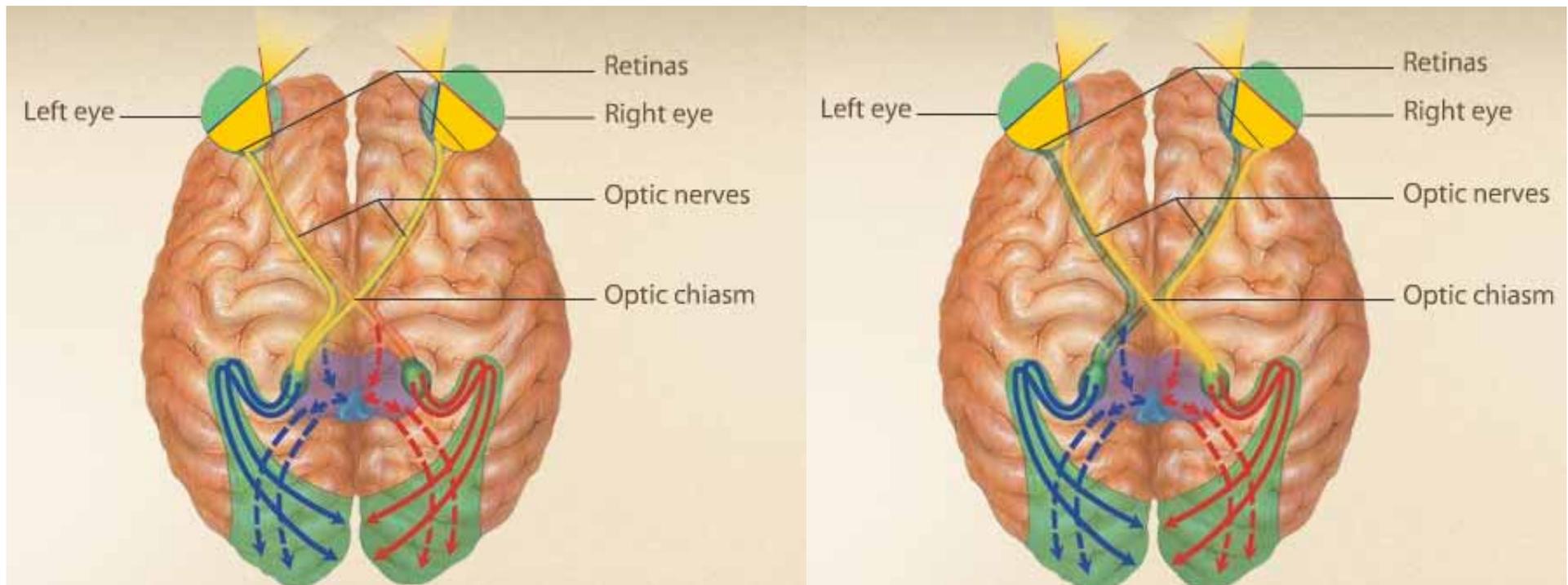
## Le vie visive

Il segnale proveniente da entrambi gli occhi arriva ad entrambi gli emisferi. Ovvero...



## Le vie visive

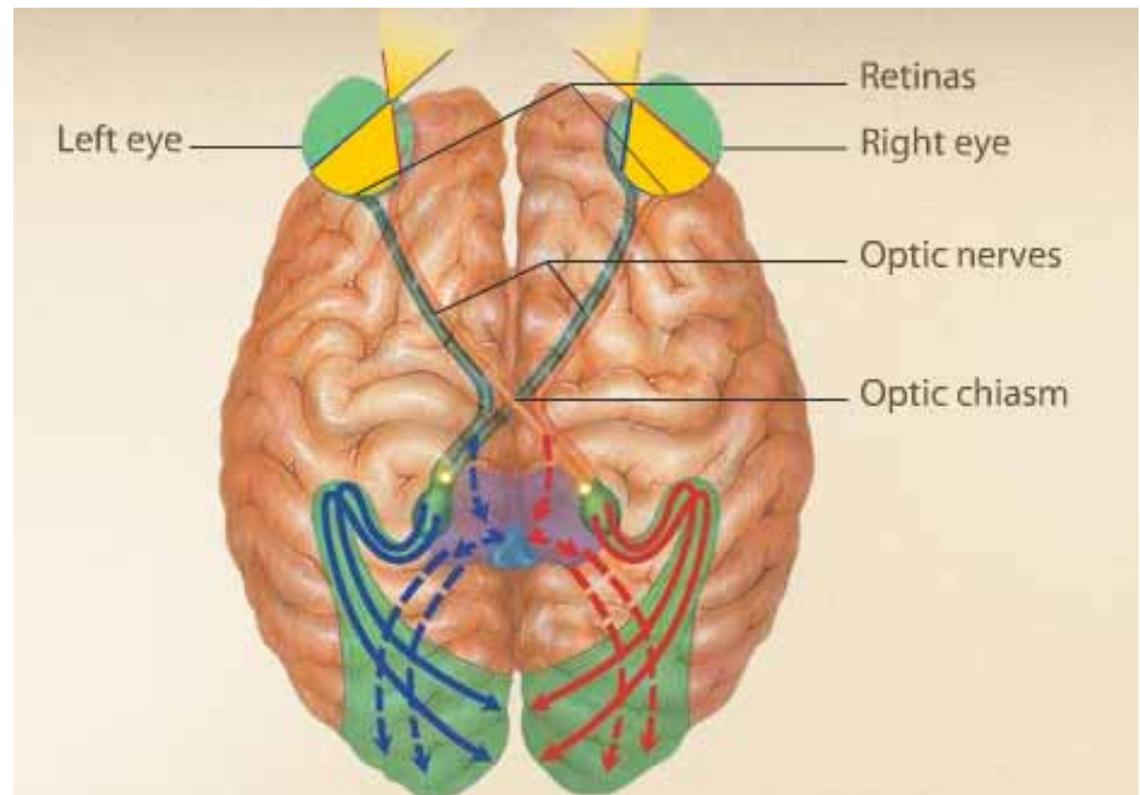
Gli assoni della metà sinistra di ciascuna retina proiettano gli assoni alla parte sinistra del cervello. Gli assoni della metà destra di ciascuna retina proiettano gli assoni alla parte destra del cervello.



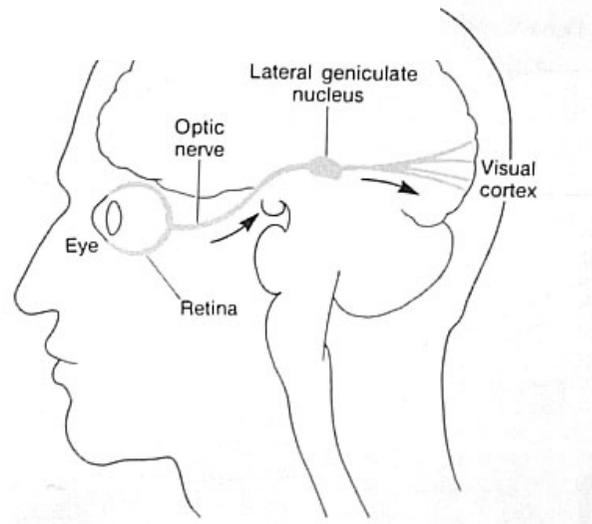
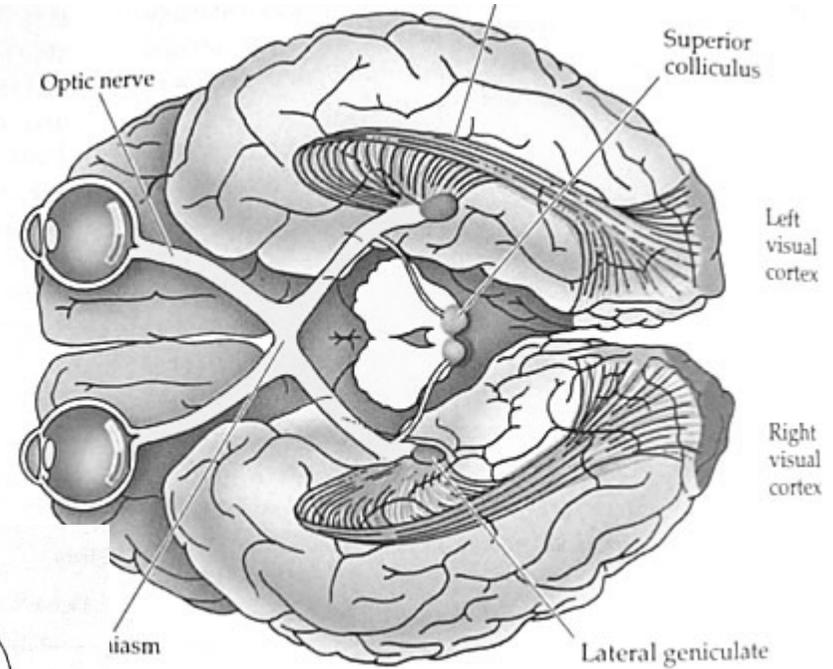
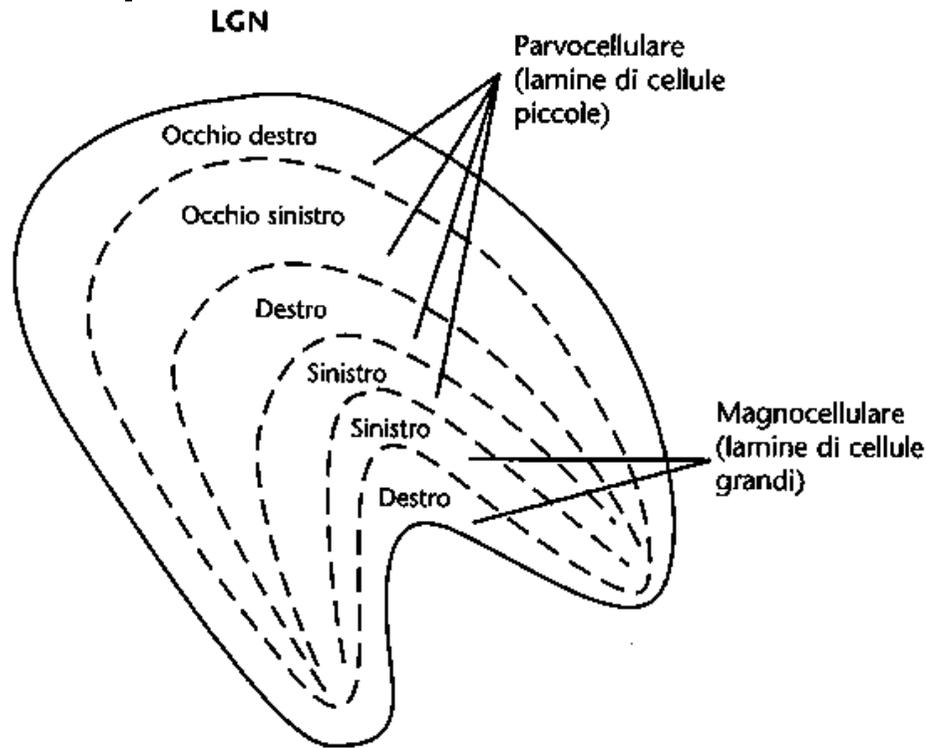
## Le vie visive

A partire dal chiasma ottico, le vie visive proiettano principalmente al nucleo genicolato laterale del talamo e da qui alla corteccia visiva primaria nel lobo occipitale.

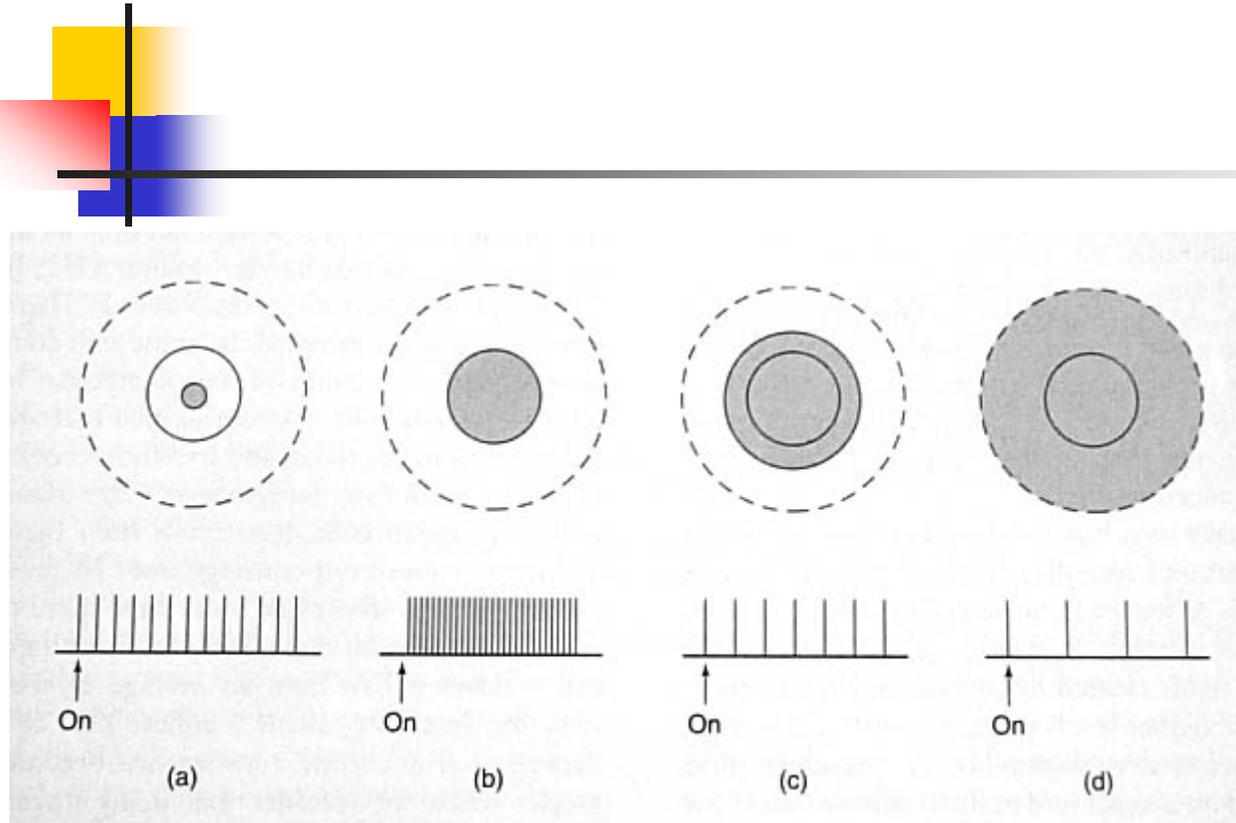
Esiste anche una via secondaria che dal chiasma ottico proietta al collicolo superiore (una struttura del mesencefalo) e da lì a diverse aree corticali e sottocorticali. Questa seconda via è importante per esempio per la coordinazione dei movimenti oculari.



# Nucleo Genicolato Laterale del Talamo

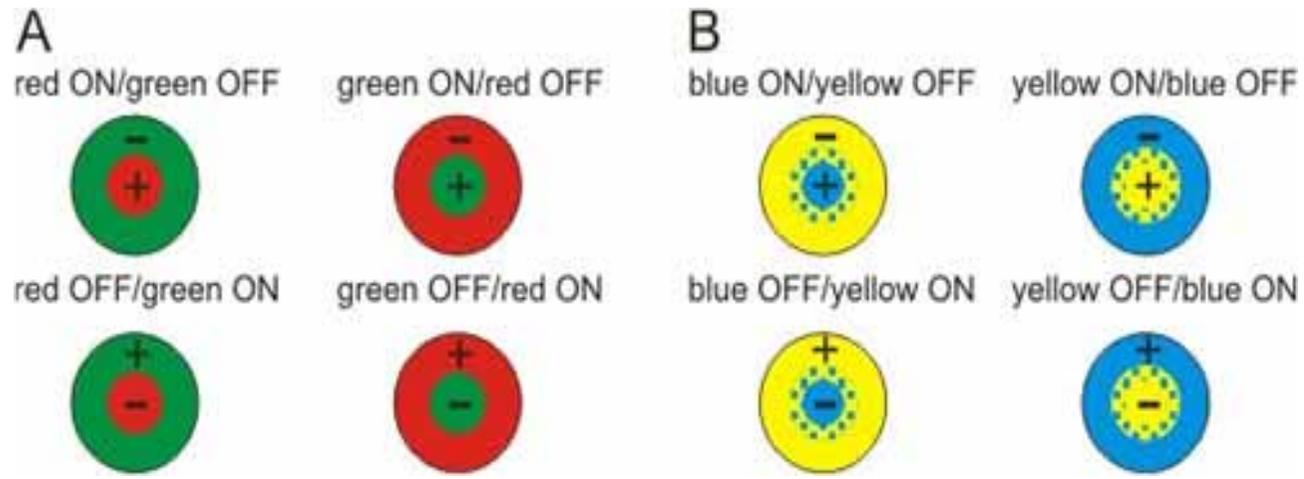
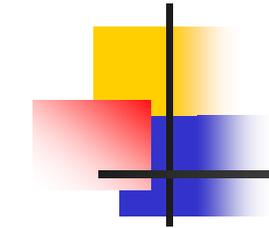


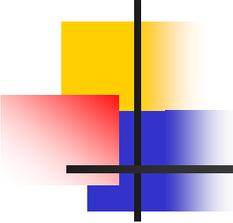
# Nucleo Genicolato Laterale



Nel NGL del talamo abbiamo ancora campi recettivi concentrici con inibizione centro-periferia (a centro ON o OFF). Sembra che a questo livello il contrasto venga maggiormente accentuato.

# Nucleo Genicolato Laterale





# Registrazioni intracellulari

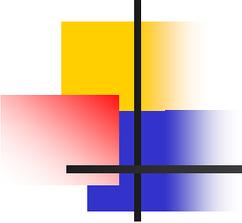
---

Gli esperimenti pionieristici di Hubel & Wiesel:  
registrazione in vivo da neuroni corticali del gatto.

<http://www.youtube.com/watch?v=IOHayh06LJ4>

Registrazione di una cellula del NGL:

<http://www.youtube.com/watch?v=jlevCFZixIg>



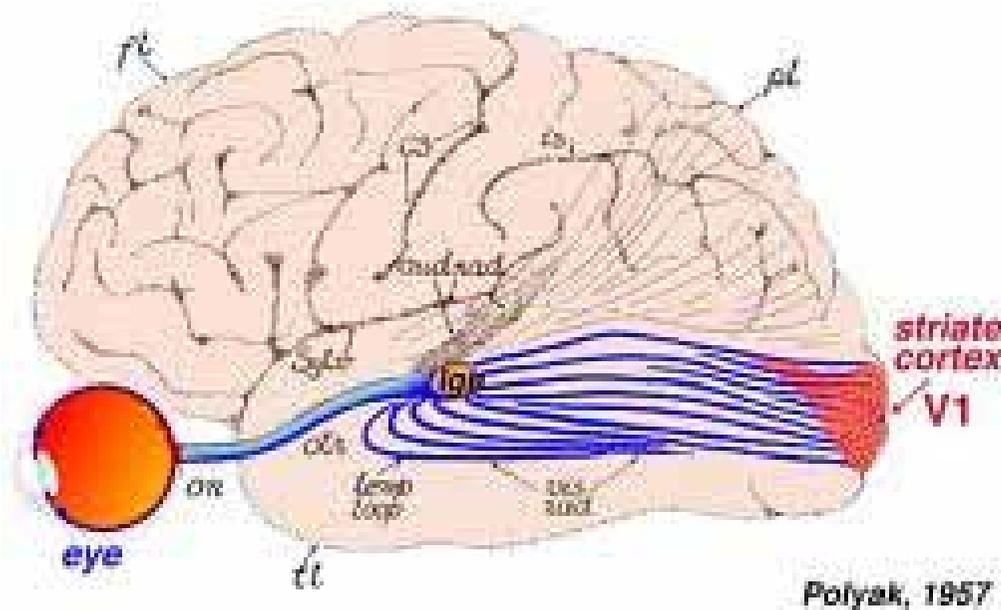
# Le vie magno e parvo

---

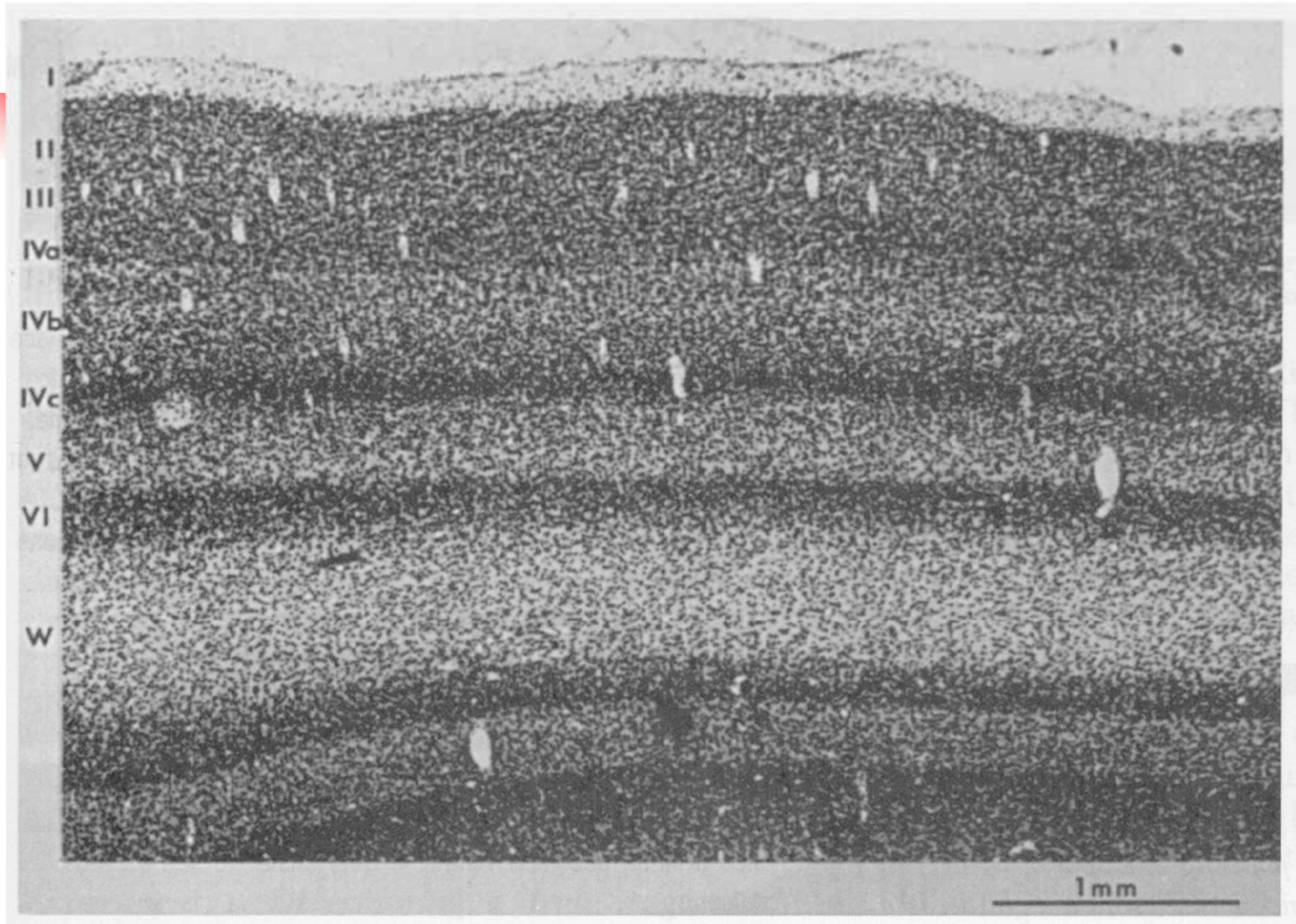
In termini generali, la via parvo sembrerebbe deputata all'analisi di come gli oggetti ci appaiono (what), mentre la via magno alle caratteristiche spazio-temporali degli oggetti (where).

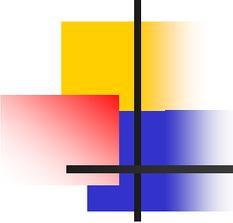
# Corteccia Visiva Primaria

- Anche conosciuta come corteccia striata o V1
- Le maggiori trasformazioni dell'informazioni visiva hanno luogo nella corteccia striata
- Contiene circa 200 MILIONI di cellule!!!



# Corteccia Visiva Primaria o Striata



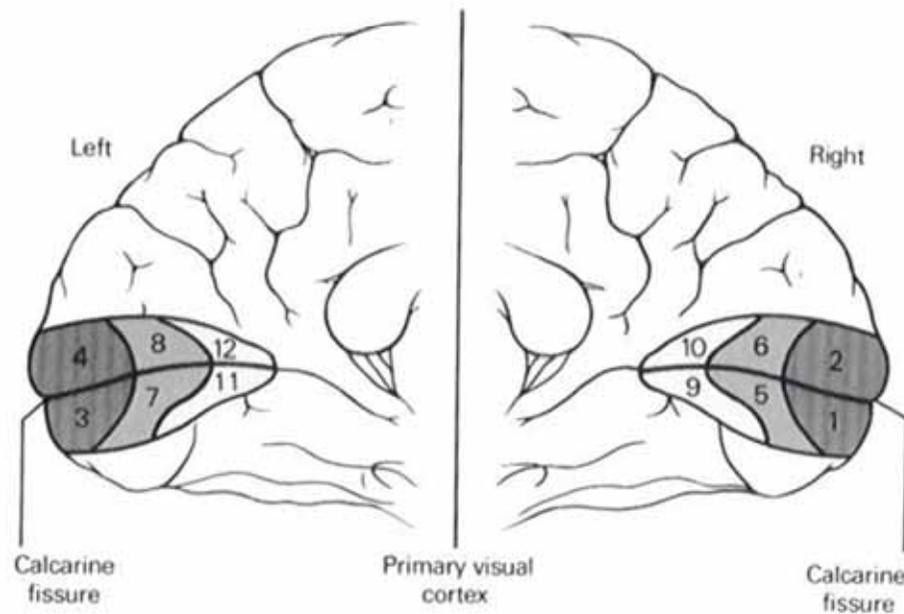
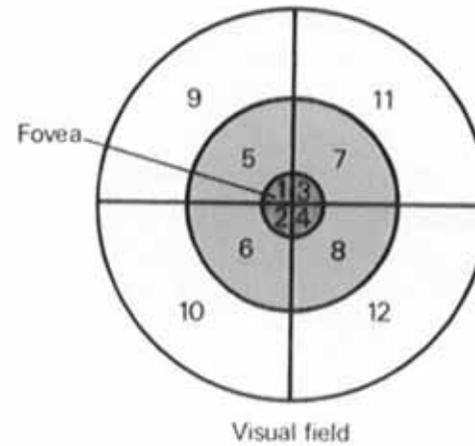
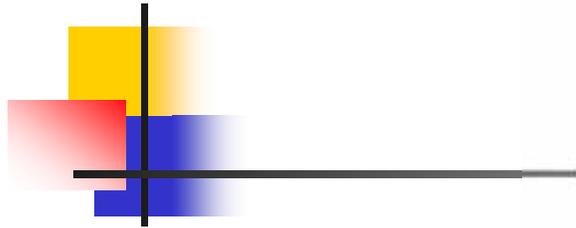


## Corteccia visiva primaria

---

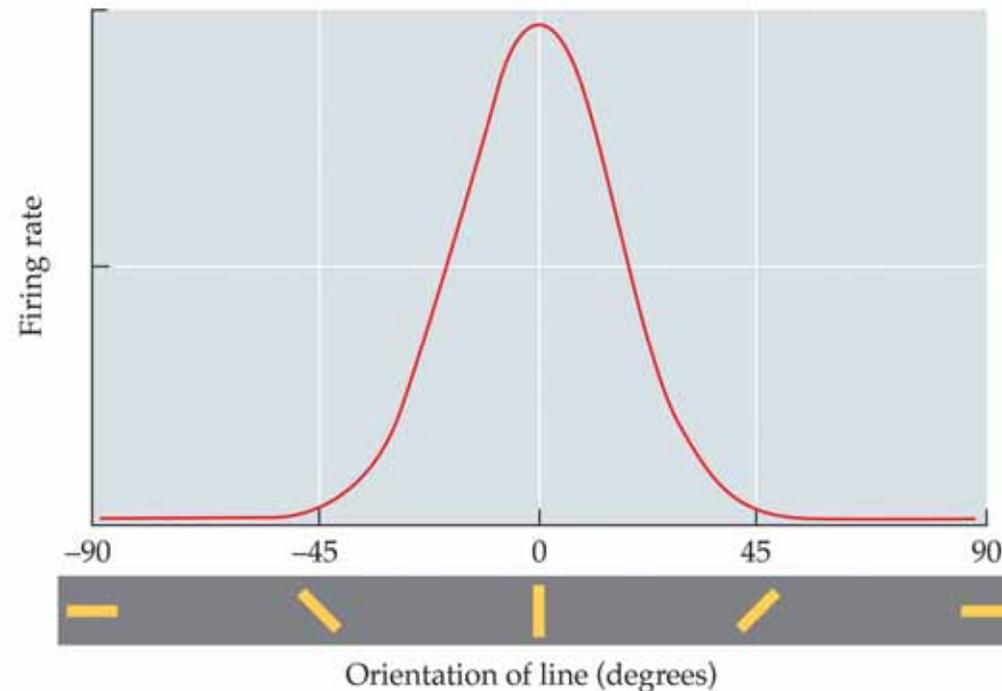
- Due importanti caratteristiche della corteccia striata:
  - Mappatura topografica (retinotopica)
  - Scaling of information da molteplici parti del campo visivo (fattore di magnificazione)

# La topografia della corteccia visiva primaria



# Tipi di cellule e campi recettivi di V1

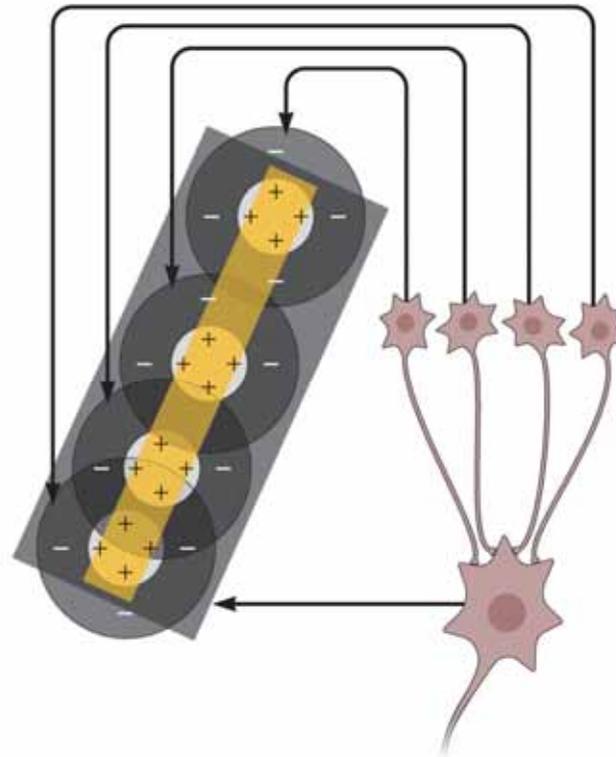
Alcuni neuroni della corteccia visiva primaria hanno una risposta selettiva all'orientamento. Questi vengono chiamati **cellule semplici** e rispondono in maniera ottimale a certi orientamenti.

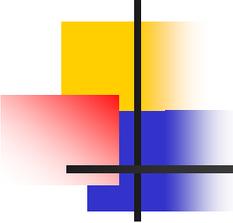


## Campi recettivi in V1

Come possono i campi recettivi circolari trasformarsi nei campi recettivi allungati tipici delle cellule semplici della corteccia striata?

Hubel e Wiesel proposero una spiegazione davvero molto semplice



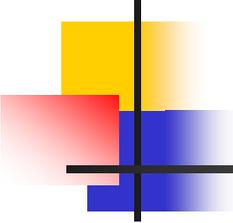


## Registrazioni intracellulari

---

Registrazione di una cellula semplice di V1:

<http://www.youtube.com/watch?v=Cw5PKV9Rj3o>



## Cellule semplici e organizzazione colonnare

---

Perchè è così importante l'elaborazione dell'orientamento (accanto al colore e alla frequenza spaziale)?

L'idea è che qualunque immagine possa essere scomposta nelle sue componenti principali ovvero in una serie di segmenti aventi orientamenti diversi...

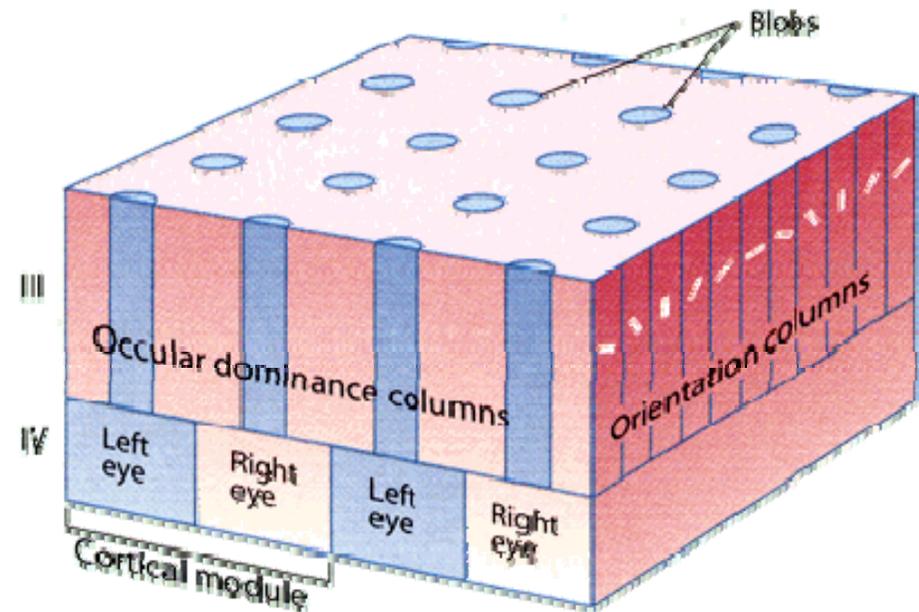


# Cellule semplici e organizzazione colonnare

- **Colonna:** organizzazione verticale di neuroni.

Hubel and Wiesel trovarono un sistematico progressivo cambiamento nell'orientamento preferito; tutti gli orientamenti erano compresi in una distanza di circa 0.5 mm.

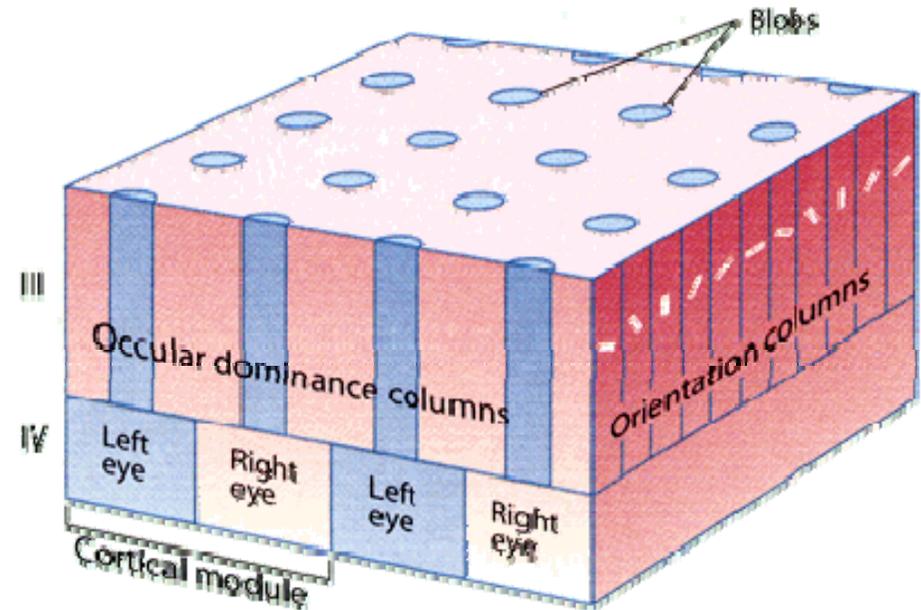
- **Ipercolonna:** Un blocco di 1-mm di corteccia striata che contiene “tutti i meccanismi necessari per le analisi che la corteccia striata viene chiamata ad eseguire, in una determinata e minuscola parte del campo visivo” (Hubel, 1982).



(Aus Gazzaniga et al., 1998)

## Cellule semplici e organizzazione colonnare

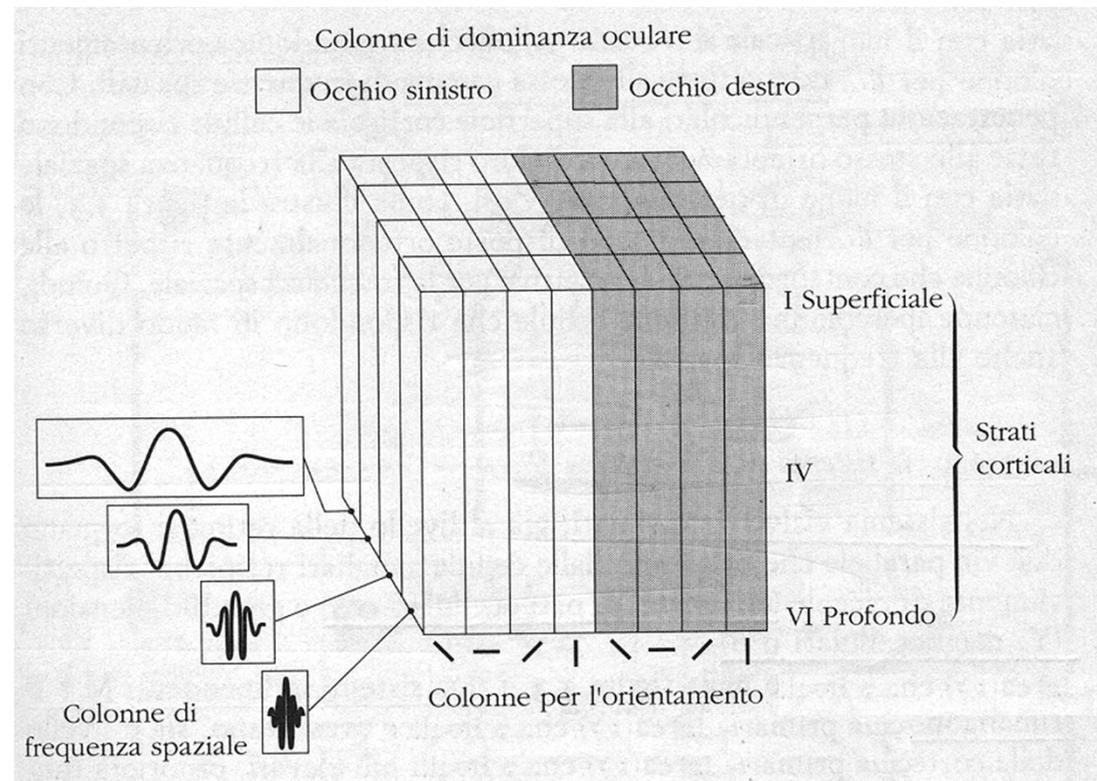
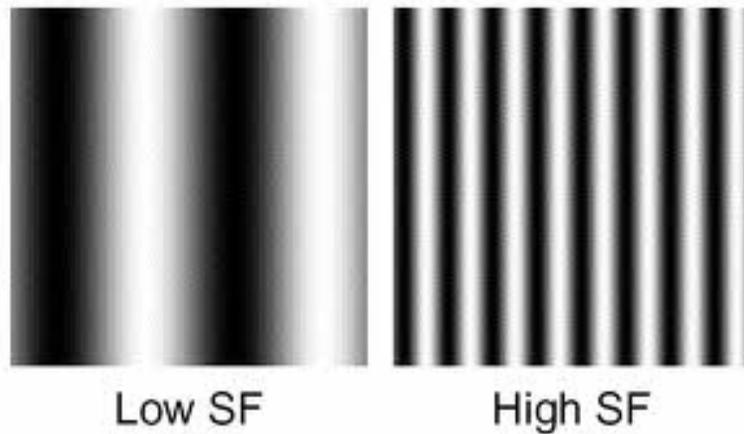
In realtà, non solo l'ipercolonna contiene colonne di neuroni che rispondono a orientamenti diversi, ma anche colonne di neuroni che rispondono bene alla lunghezza d'onda (colore), chiamati blobs, colonne di dominanza oculare e...



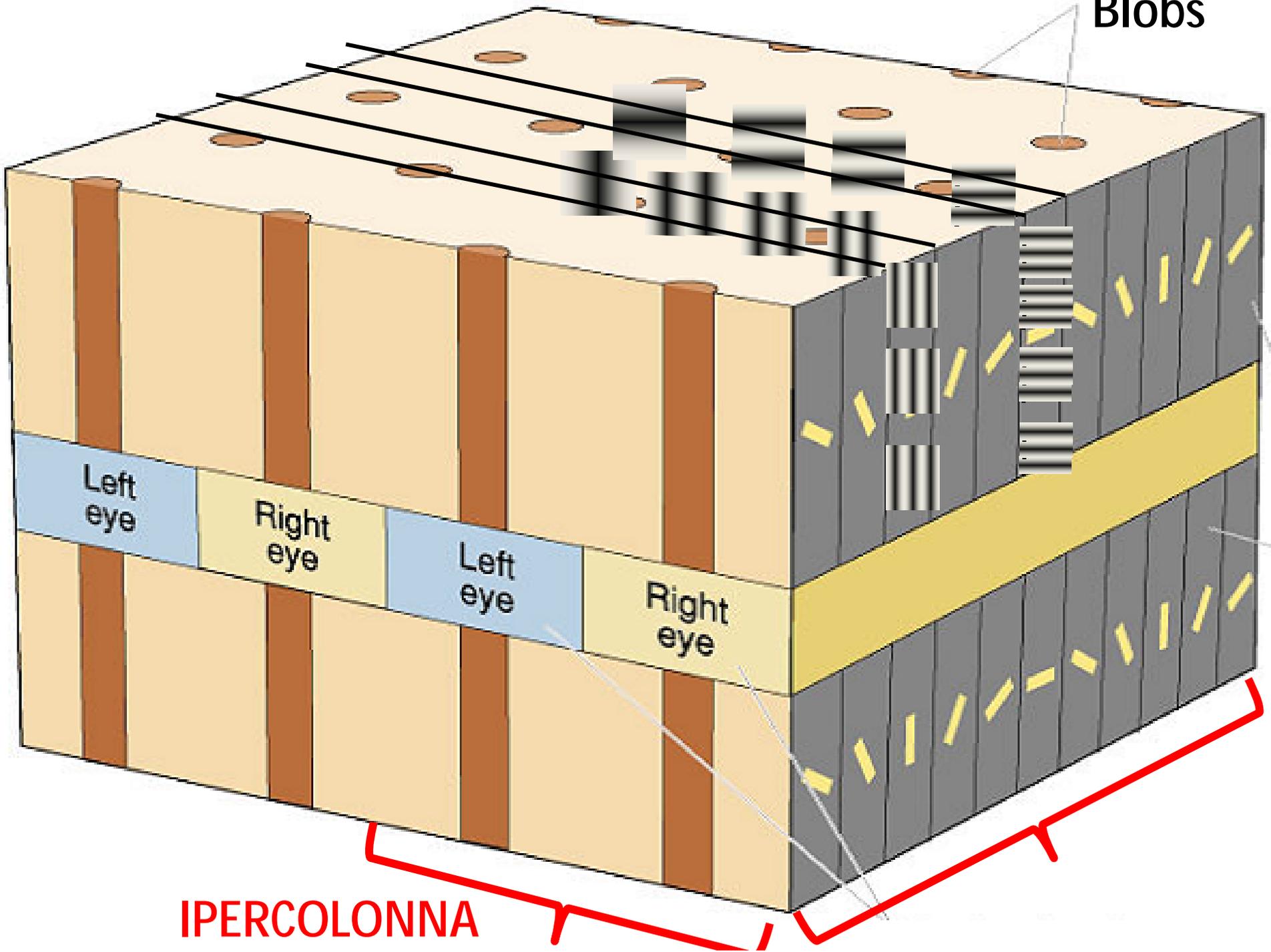
(Aus Gazzaniga et al., 1998)

# Cellule semplici e organizzazione colonnare

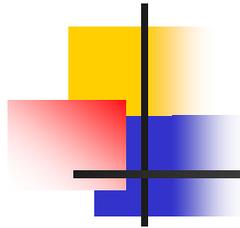
...e colonne che rispondono a frequenze spaziali diverse!



Blobs



IPERCOLONNA



## La curva di sensibilità al contrasto

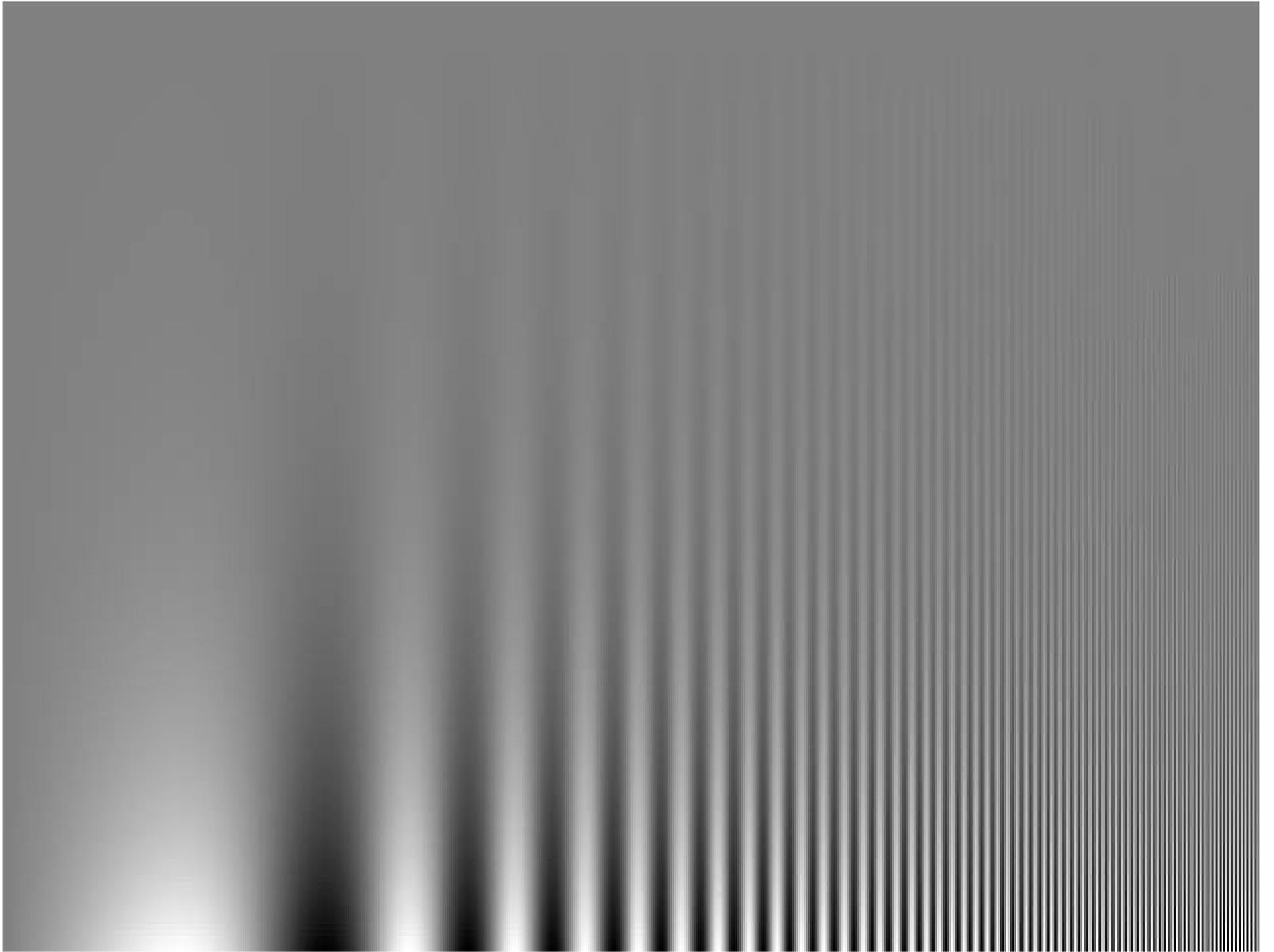
---

Il fatto che abbiamo gruppi di neuroni diversi che rispondono a frequenze spaziali diverse comporta che abbiamo pure sensibilità diverse per frequenze spaziali diverse.

Questo viene dimostrato nella slide successiva: da sinistra verso destra abbiamo frequenze spaziali sempre più elevate. Dal basso verso l'alto abbiamo un contrasto via via più basso.

Quanto più riusciamo a vedere le barre che si allungano verso l'alto (a contrasti inferiori), tanto più bassa è la nostra soglia (e alta la nostra sensibilità) per quella frequenza spaziale.

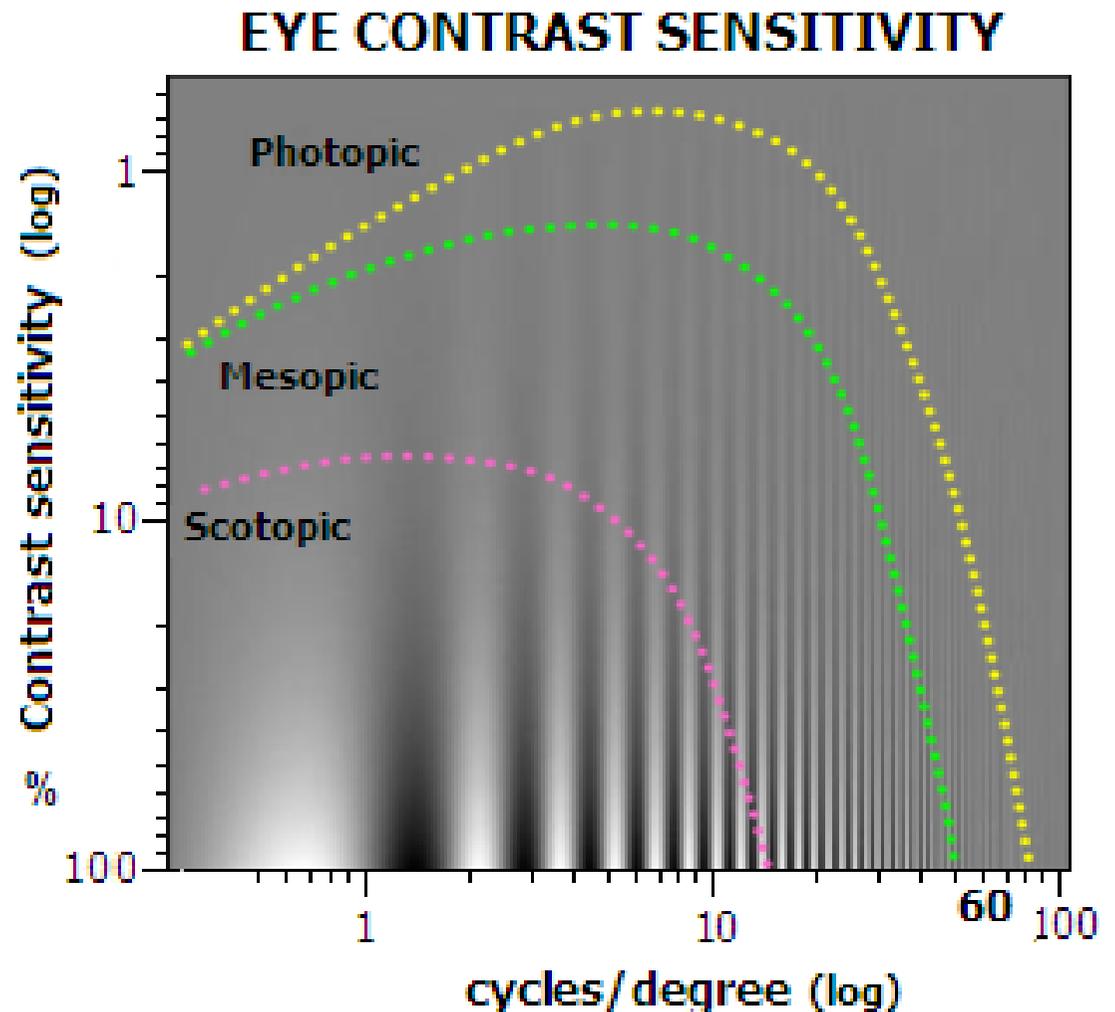
La nostra sensibilità al contrasto dipende anche dalle condizioni di illuminazione (fotopica/luce vs. mesopica/buio)...

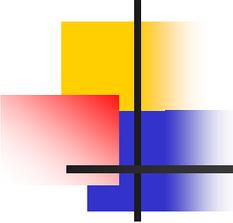


## La curva di sensibilità al contrasto

La linea gialla (fotopica) rappresenta la curva di sensibilità in condizioni di buona illuminazione. Quando l'illuminazione è più scarsa (mesopica o scotopica), la sensibilità si riduce soprattutto per le frequenze spaziali alte (dettagli dello stimolo, ad opera dei coni che hanno bassa convergenza).

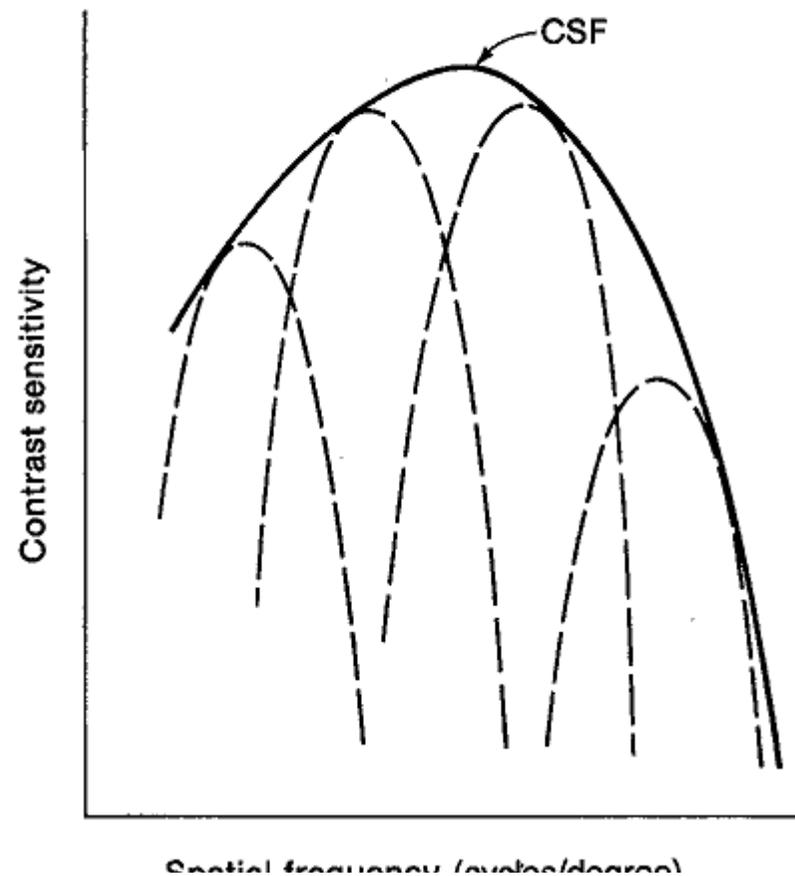
Come potremmo misurare la curva di sensibilità al contrasto in un dato osservatore?

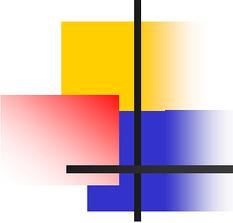




## La curva di sensibilità al contrasto

La curva di sensibilità al contrasto dipende dai diversi gruppi di neuroni che sono sensibili a frequenze spaziali diverse (canali per le frequenze spaziali).

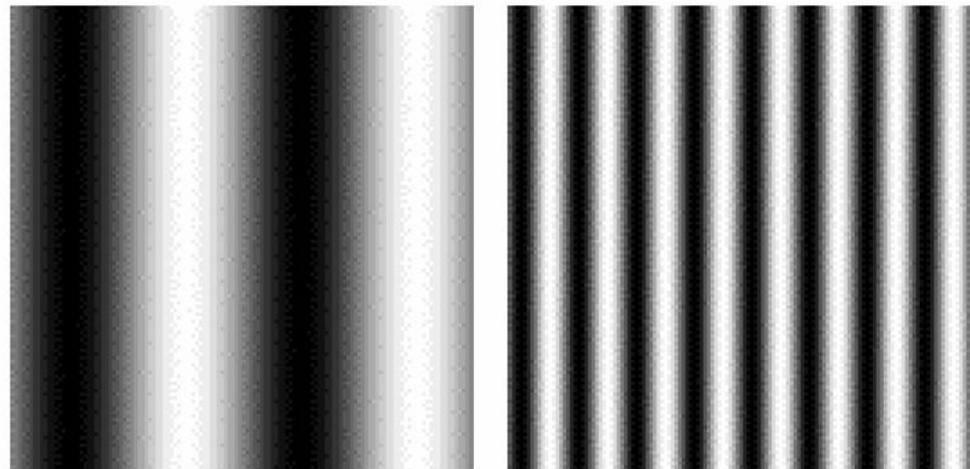




## La curva di sensibilità al contrasto

---

Questo è dimostrato anche dagli esperimenti sull'adattamento: adattando (esponendo per diverse decine di secondi) il sistema visivo ad una determinata frequenza spaziale ...

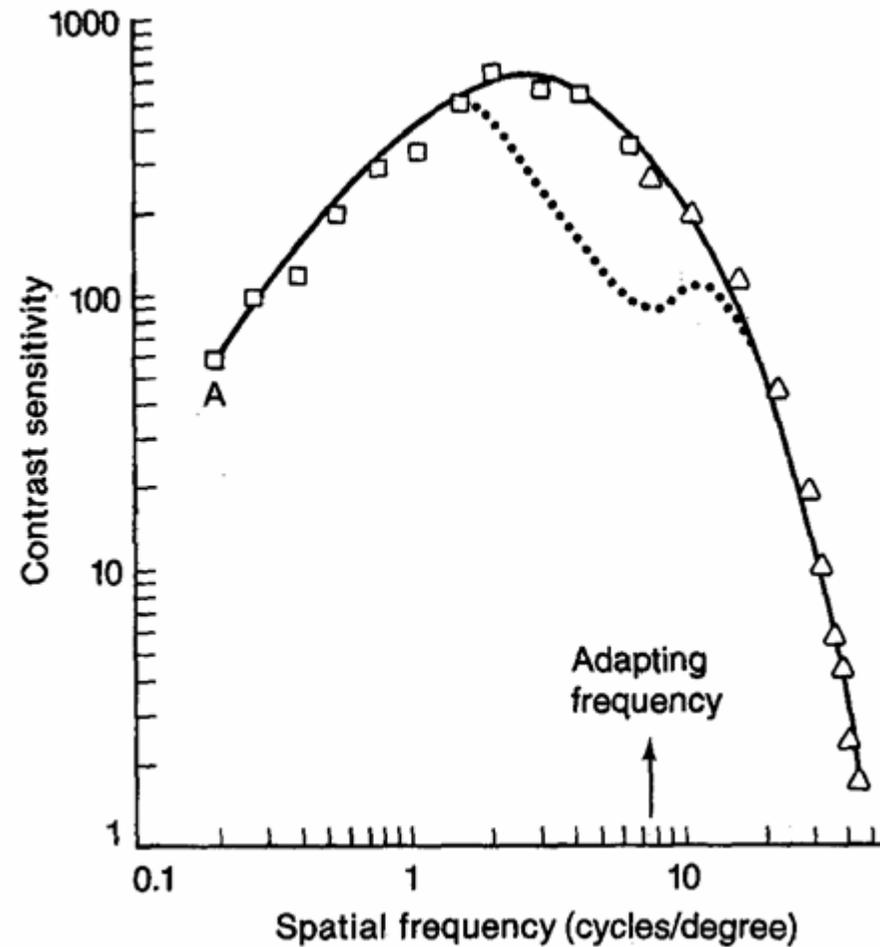


Low SF

High SF

## La curva di sensibilità al contrasto

...produce una diminuzione di sensibilità, ma solo per quella determinata frequenza spaziale (e quelle immediatamente vicine), non per le altre, come evidenziato dal grafico.

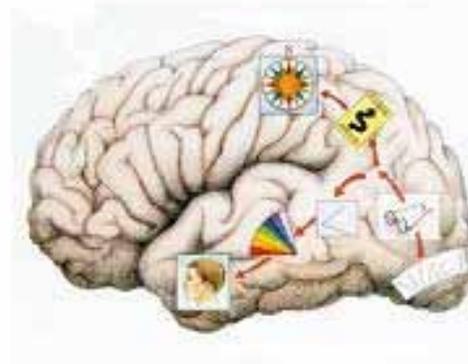


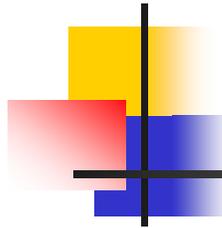
# Tipi di cellule e campi recettivi di V1

Accanto alle cellule semplici che rispondono a barre con particolari orientamenti, in corteccia visiva primaria abbiamo anche le **cellule complesse** che rispondono a barre orientate in movimento.

La corteccia visiva primaria proietta a sua volta ad aree visive superiori. Proseguendo nella gerarchia delle vie visive i campi recettivi dei neuroni diventano sempre più complessi, sino ad arrivare a neuroni che rispondono selettivamente per categorie di stimoli.

What and where pathways





# L'udito

---

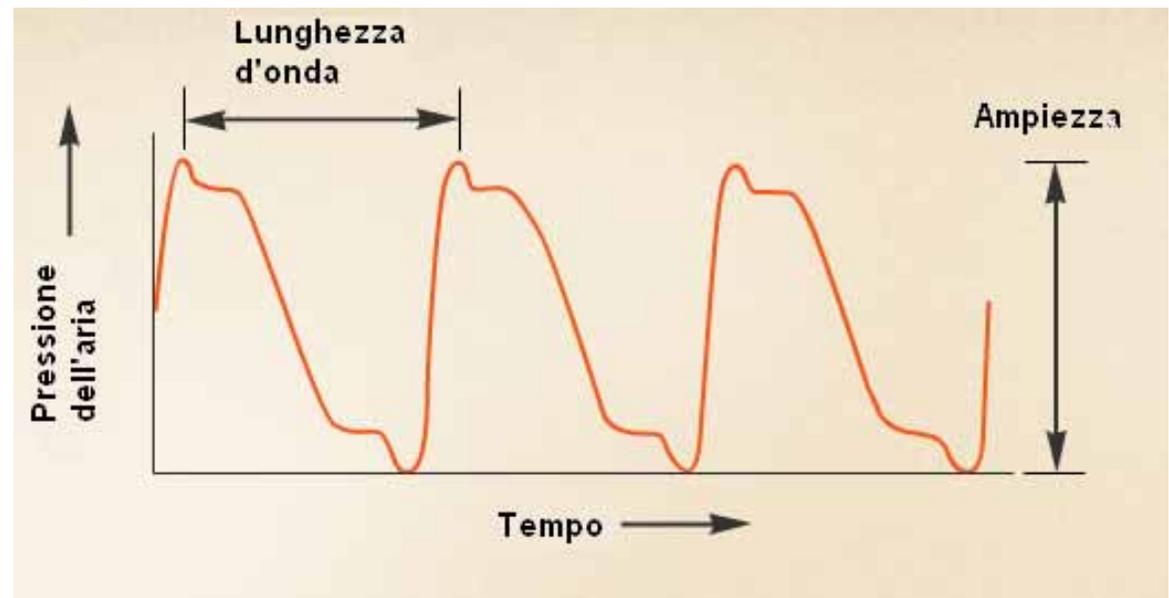
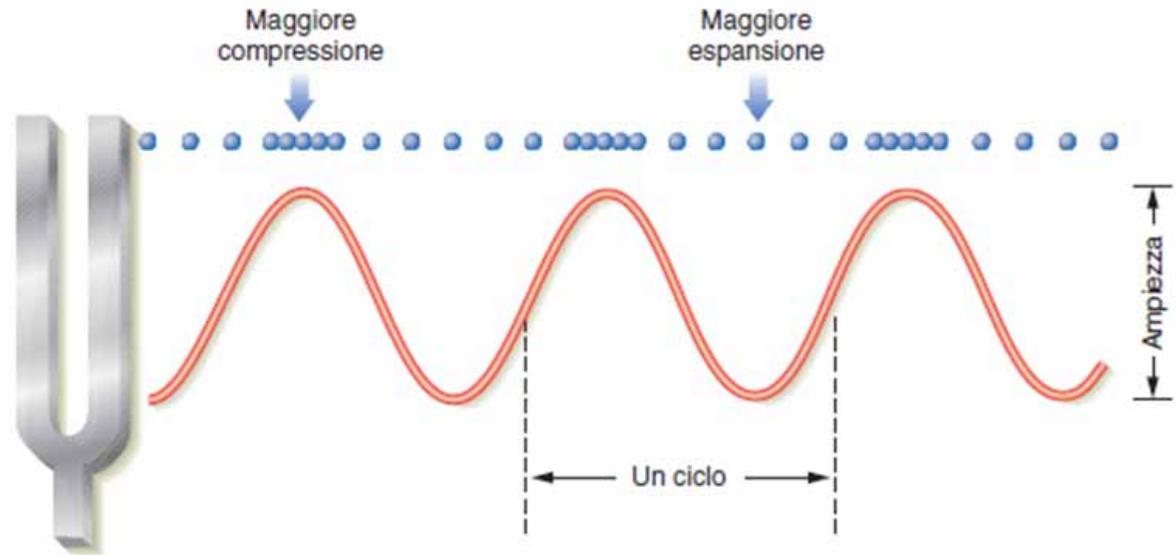
## **Obiettivi della lezione:**

1. Le tre proprietà del suono e gli aspetti della sensazione uditiva che questi vanno ad influenzare.
2. Le capacità dell'udito
3. L'elaborazione dell'informazione nell'orecchio

# L'udito

Suono = serie di onde pressorie. Caratterizzate da lunghezza d'onda e ampiezza.

La maggior parte dei suoni sono costituiti da un mix di lunghezze d'onda diverse. Il suono varia anche in purezza (come la tinta di colore).





# L'udito

---

## **Caratteristica fisica del suono**

Ampiezza

Lunghezza d'onda o frequenza

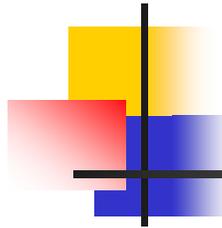
Purezza o mix di onde

## **→ Caratteristica percettiva**

→ Volume

→ Tono

→ Timbro



# L'udito

---

## **Caratteristica fisica del suono**

Ampiezza

Lunghezza d'onda o frequenza

Purezza o mix di onde

## **→ Caratteristica percettiva**

→ Volume

→ Tono

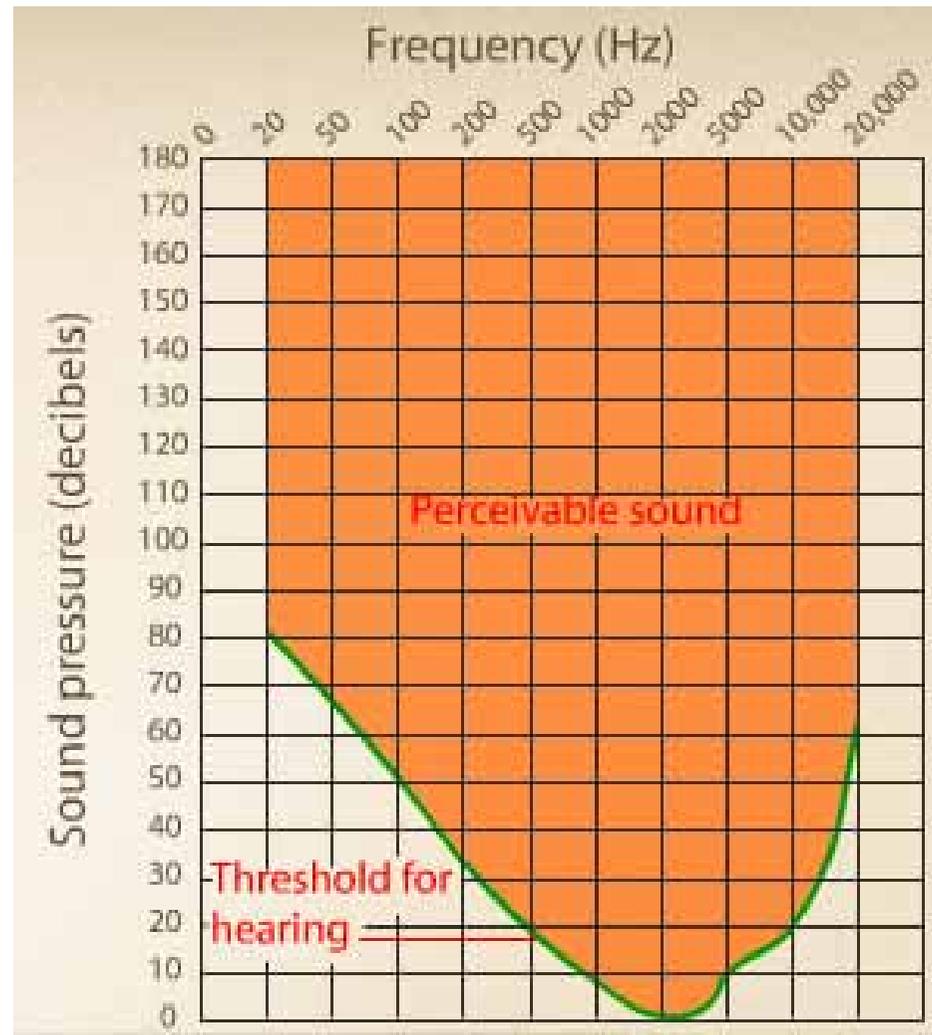
→ Timbro

# L'udito: la curva tonale

Frequenze più alte → tono più alto

Frequenze più basse → tono più basso

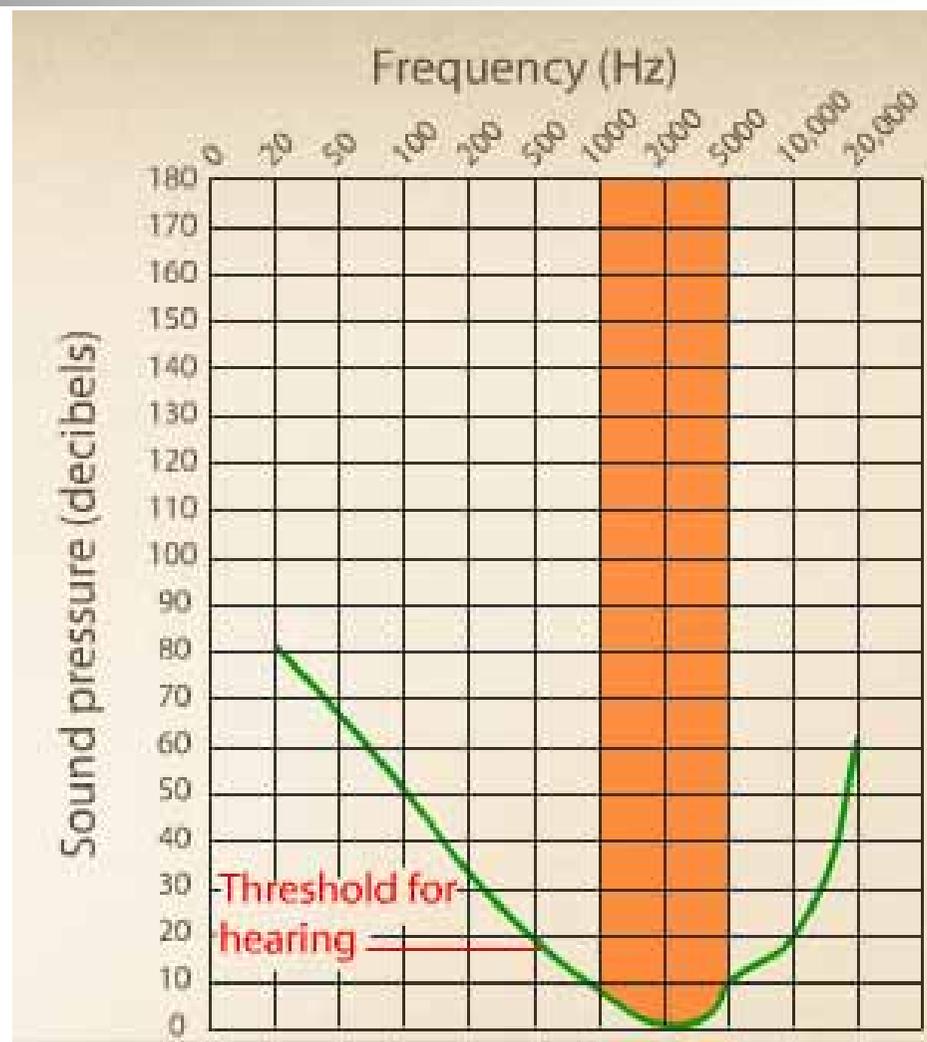
Quali sono le frequenze che possiamo udire?  
Abbiamo la stessa soglia assoluta per tutte le frequenze?



## L'udito: il range di > sensibilità

La curva tonale ci descrive come varia la nostra soglia in funzione della frequenza del suono.

In particolare, la soglia assoluta più bassa (quindi la sensibilità più elevata) per l'uomo è tra i 1000 e i 5000 Hz, ovvero le frequenze intermedie, mentre siamo meno sensibili per le frequenze più alte o più basse.





# L'udito

---

## **Caratteristica fisica del suono**

Ampiezza

Lunghezza d'onda o frequenza

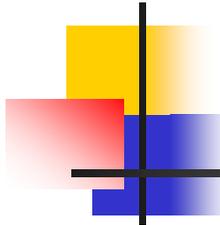
Purezza o mix di onde

## **→ Caratteristica percettiva**

→ Volume

→ Tono

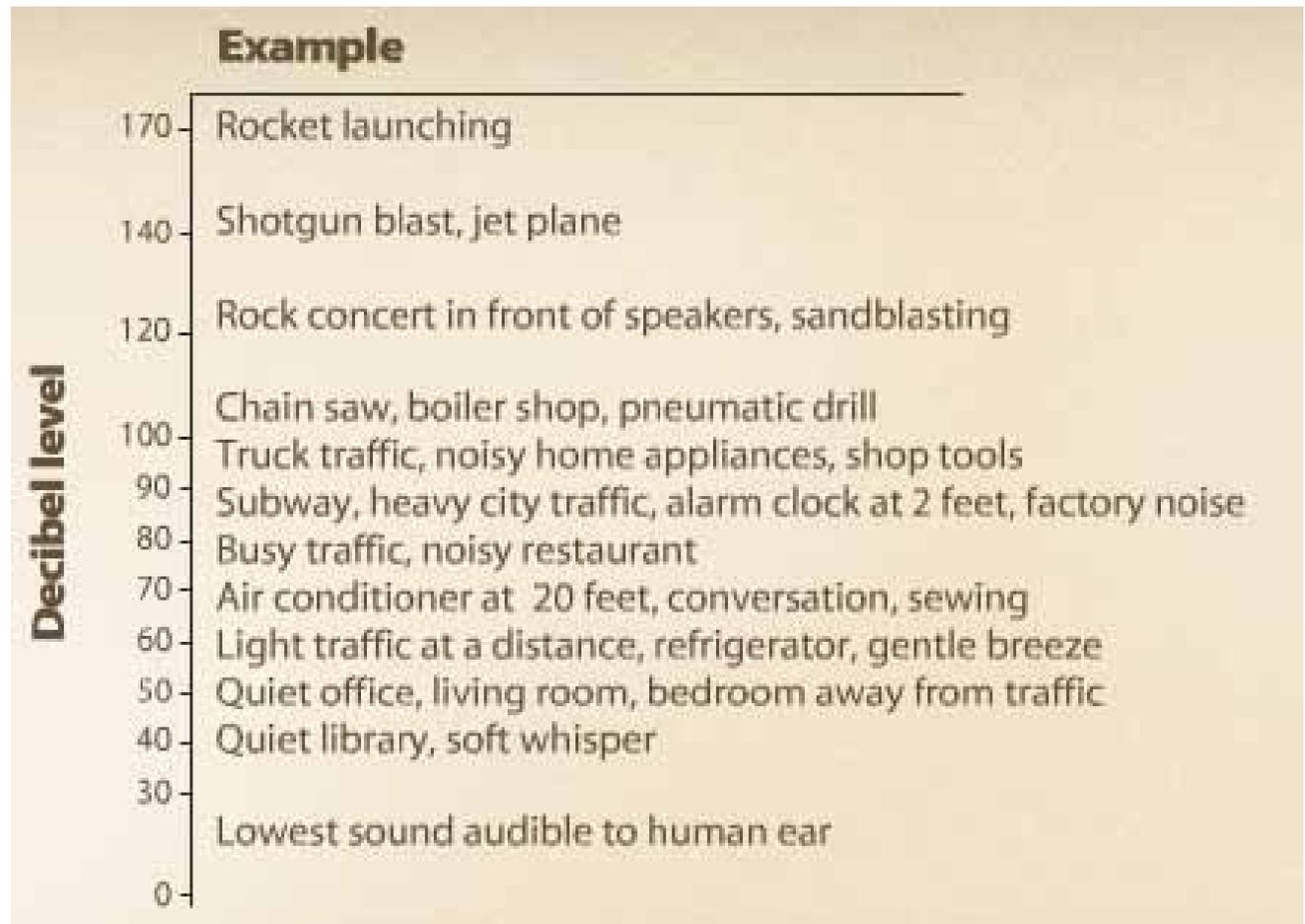
→ Timbro



# L'udito: il volume

Ampiezze maggiori  
→ volume più  
elevato

L'ampiezza, ovvero  
l'intensità del suono,  
viene normalmente  
misurata in decibel.  
In generale, il  
volume percepito  
raddoppia ad ogni  
aumento di 10  
decibel.



## L'udito: il volume

Un volume molto elevato può mettere a rischio il sistema uditivo.

La soglia per il dolore nell'essere umano è intorno ai 120 decibel ed è relativamente indipendente dalle frequenze. Anche brevi esposizioni a suoni oltre i 120 decibel possono essere dolorosi e possono danneggiare il sistema uditivo.





# L'udito

---

## **Caratteristica fisica del suono**

Ampiezza

Lunghezza d'onda o frequenza

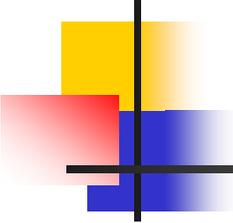
Purezza o mix di onde

## **→ Caratteristica percettiva**

→ Volume

→ Tono

→ Timbro



## L'udito: il volume

---

La purezza vs. complessità del suono influenza il timbro percepito.



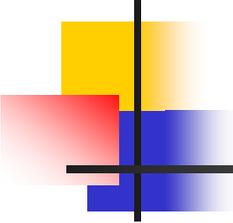
Violoncello



Clarinetto



Oboe

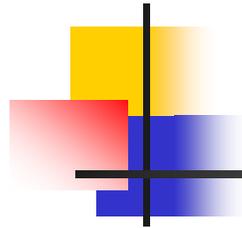


## L'udito: il volume

---

Anche a parità di frequenza o lunghezza d'onda e di volume, possiamo avere timbri diversi.





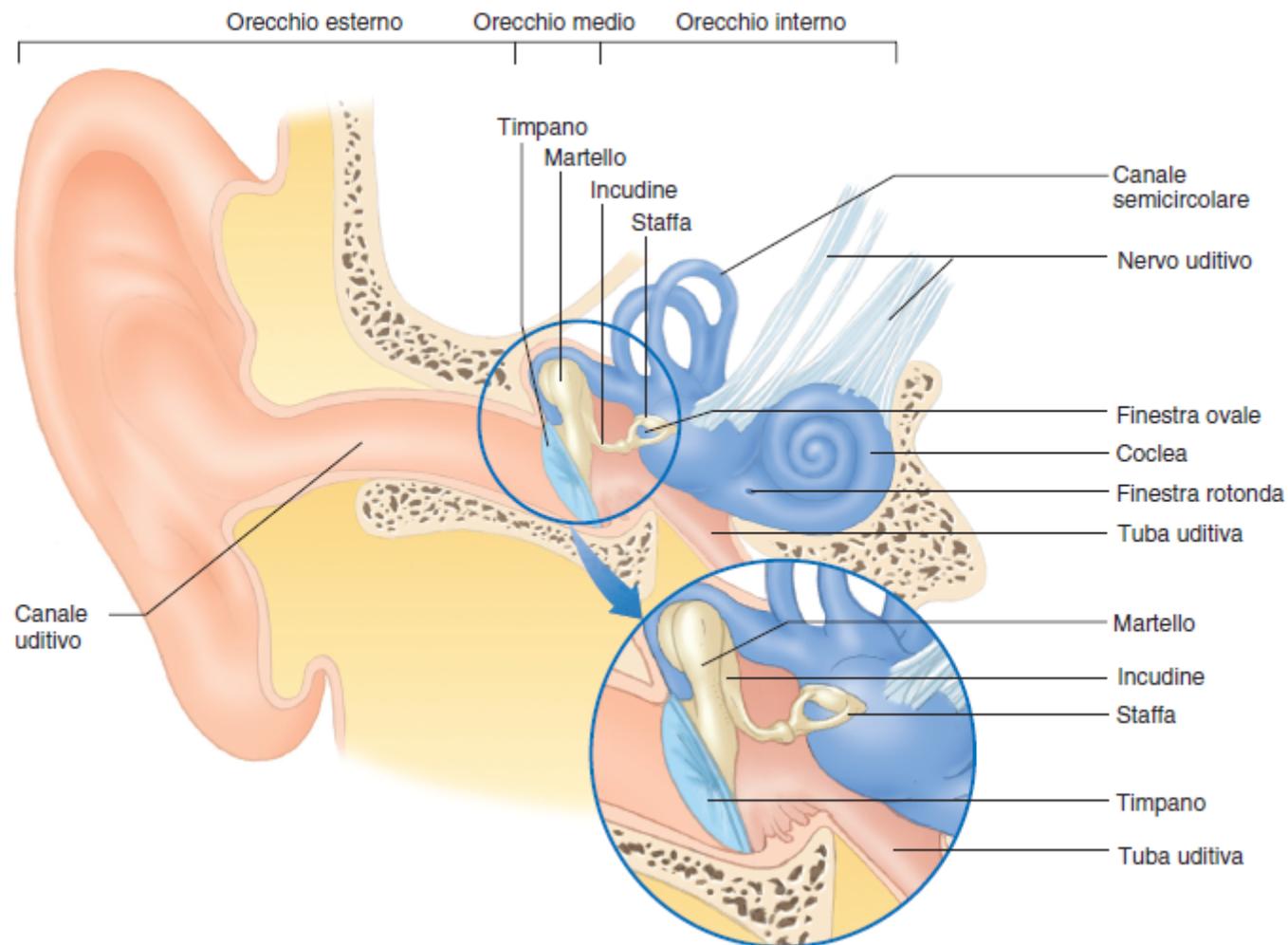
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

---

Come accade per l'occhio, anche le orecchie convogliano l'energia dello stimolo sensoriale verso dei recettori.

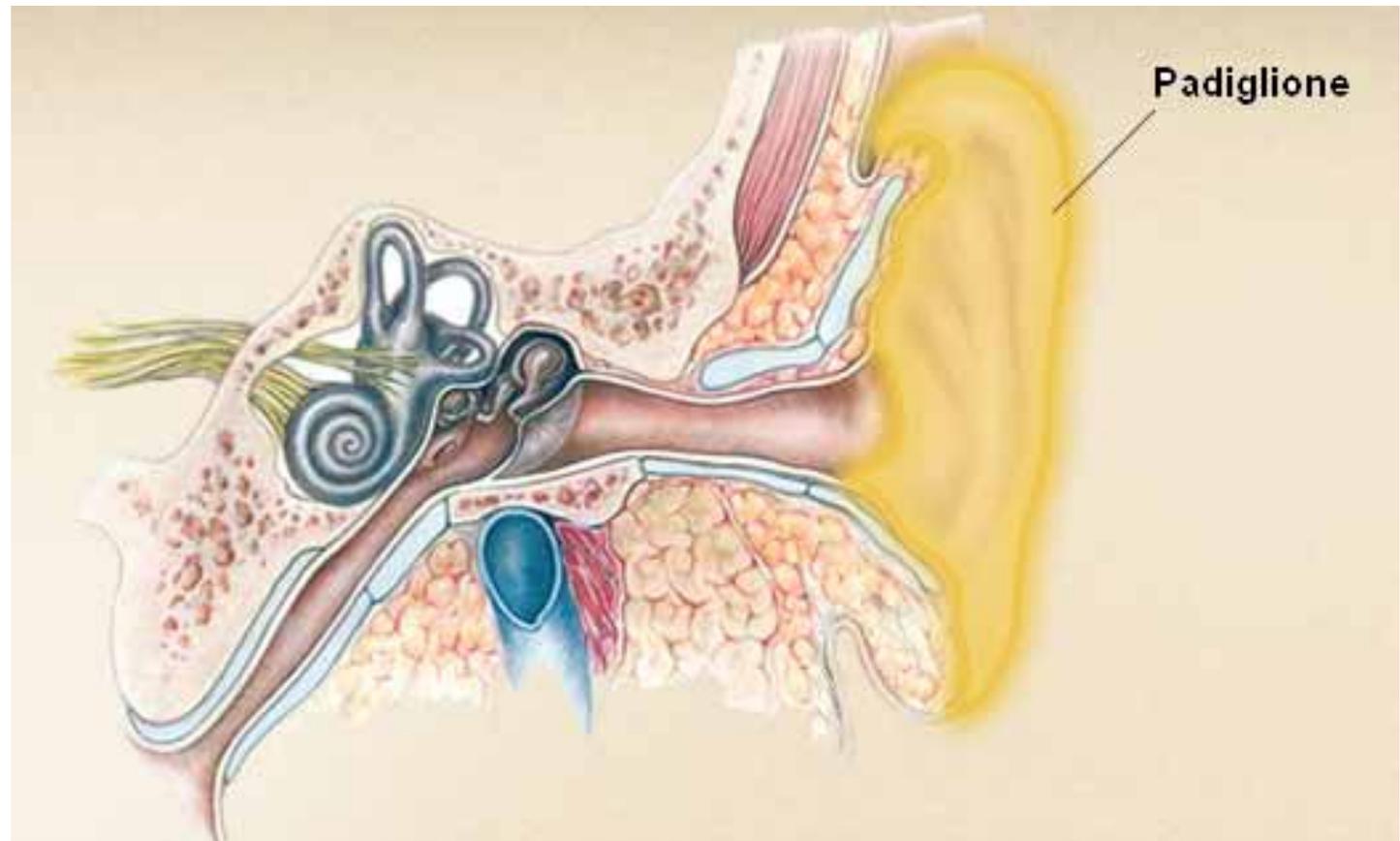
L'orecchio umano può essere suddiviso in tre parti:  
orecchio esterno, medio ed interno.

# L'elaborazione sensoriale nell'orecchio



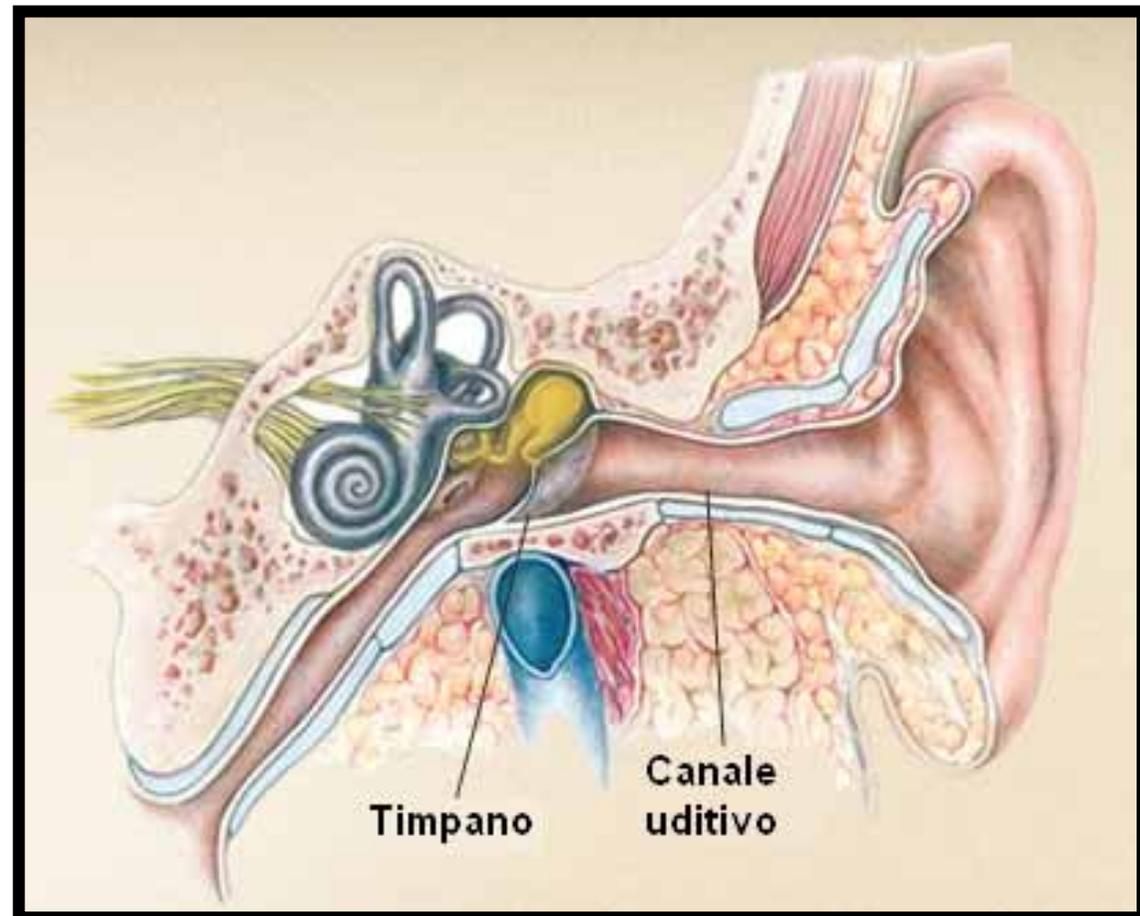
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

L'orecchio esterno è composto principalmente dal padiglione auricolare, che convoglia il suono verso l'orecchio medio.



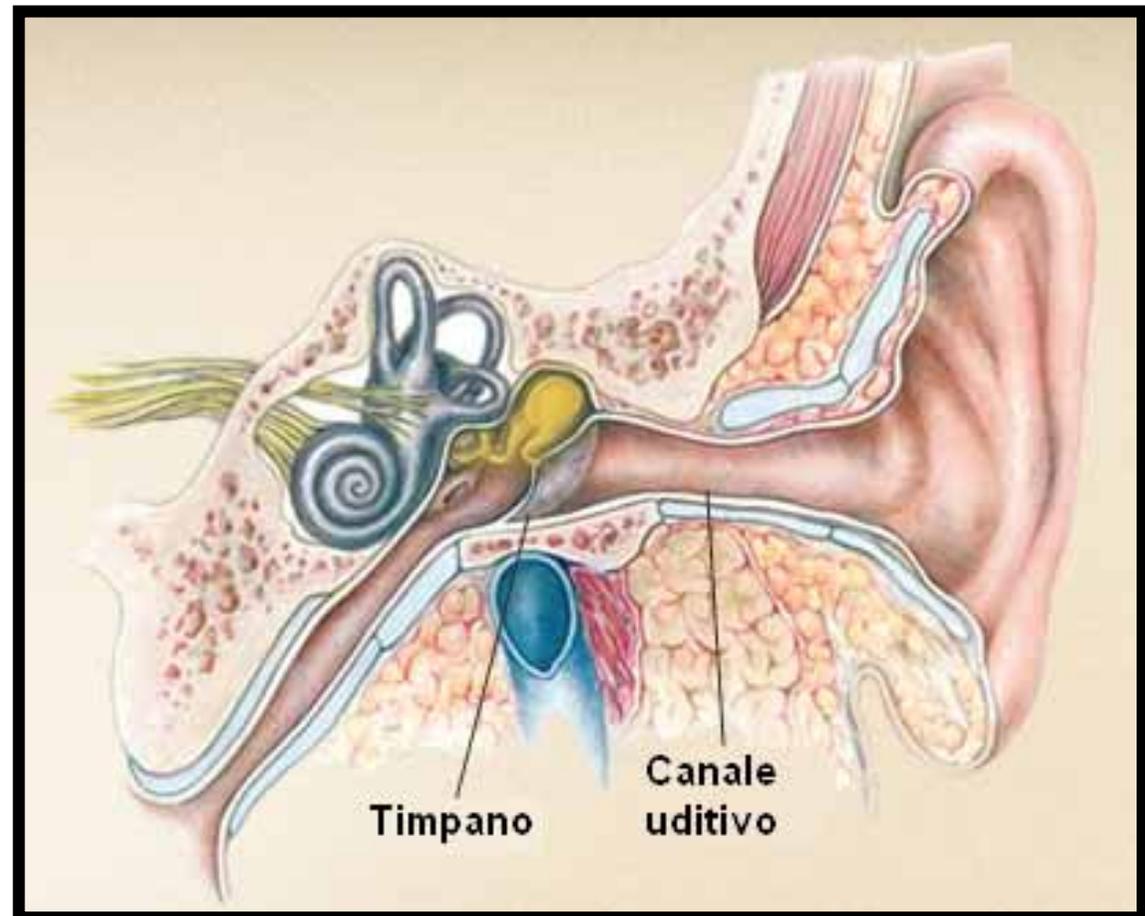
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

Le onde sonore convogliate dal padiglione viaggiano attraverso il canale uditivo sino al timpano, una sottile membrana tesa che vibra in risposta alle onde sonore.



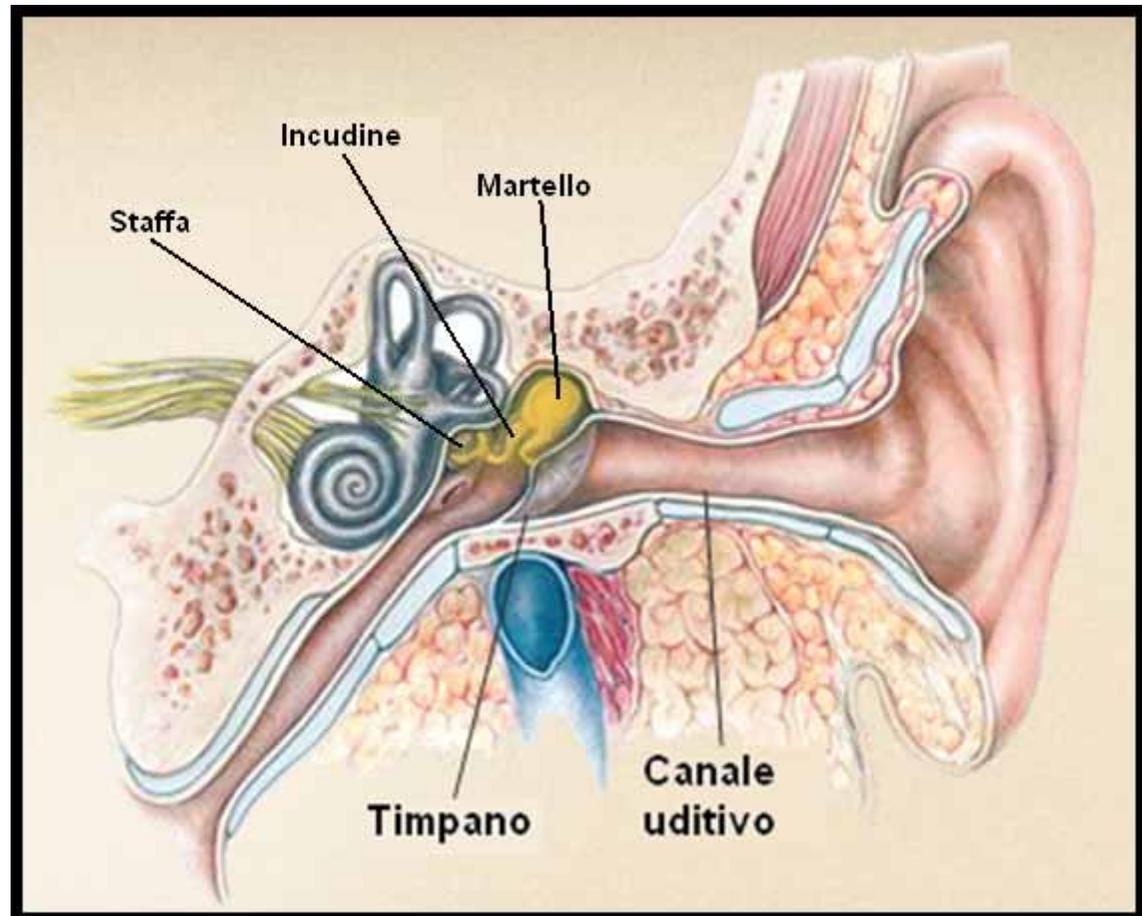
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

Nell'orecchio medio le vibrazioni del timpano sono trasferite verso l'interno attraverso una concatenazione di tre ossicini situati nell'orecchio medio:



## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

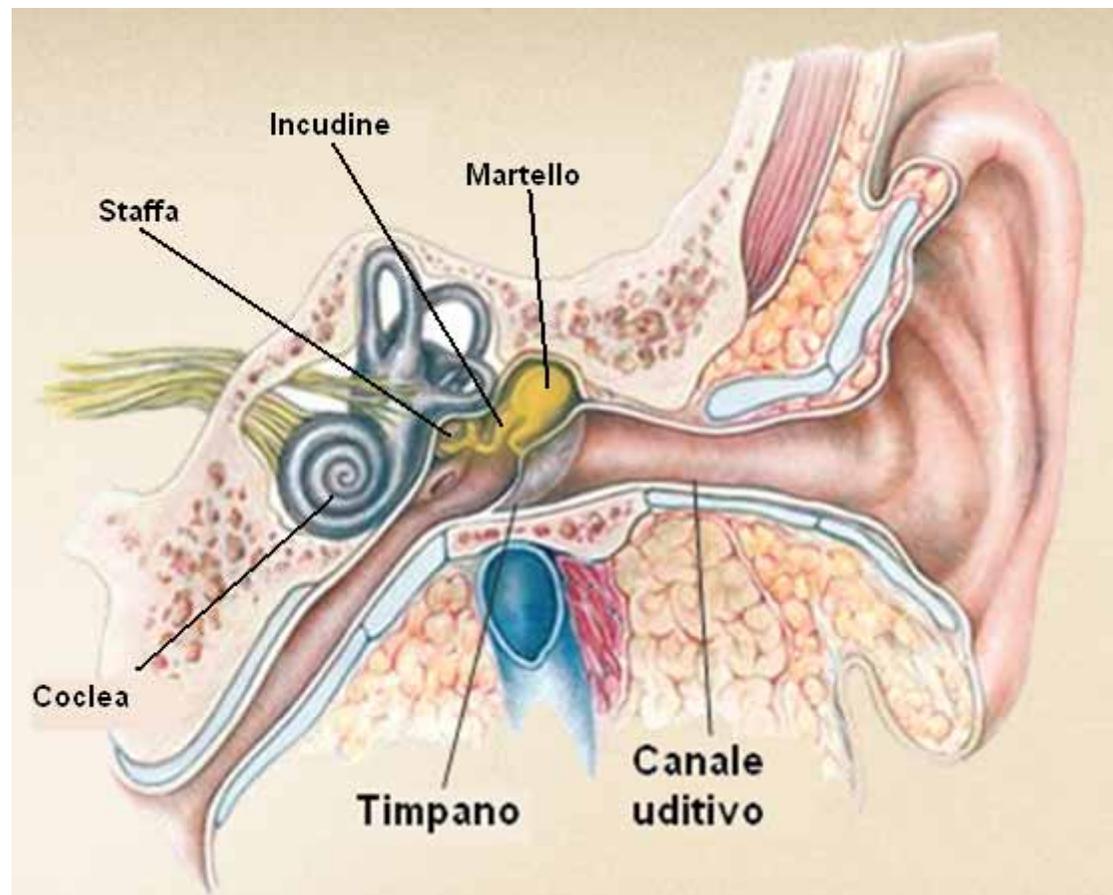
Il martello, l'incudine e la staffa.  
Questi ossicini funzionano come una leva che serve per amplificare i piccoli cambiamenti di pressione dell'aria.



## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

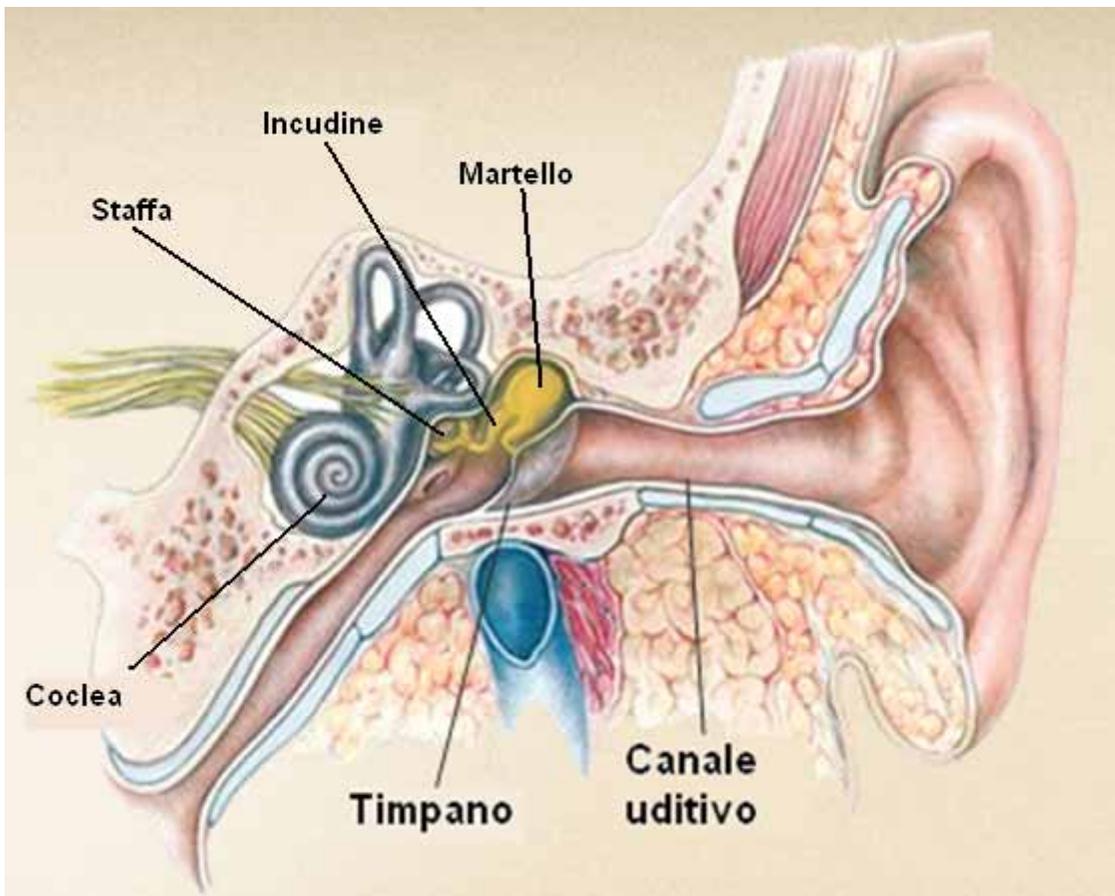
Nell'orecchio interno è contenuta la coclea, un tubicino arrotolato su se stesso a forma di conchiglia che contiene un fluido ed i recettori uditivi.

Il suono entra nella coclea attraverso la finestra ovale, che si trova adiacente alla staffa ricevendo le sue vibrazioni.



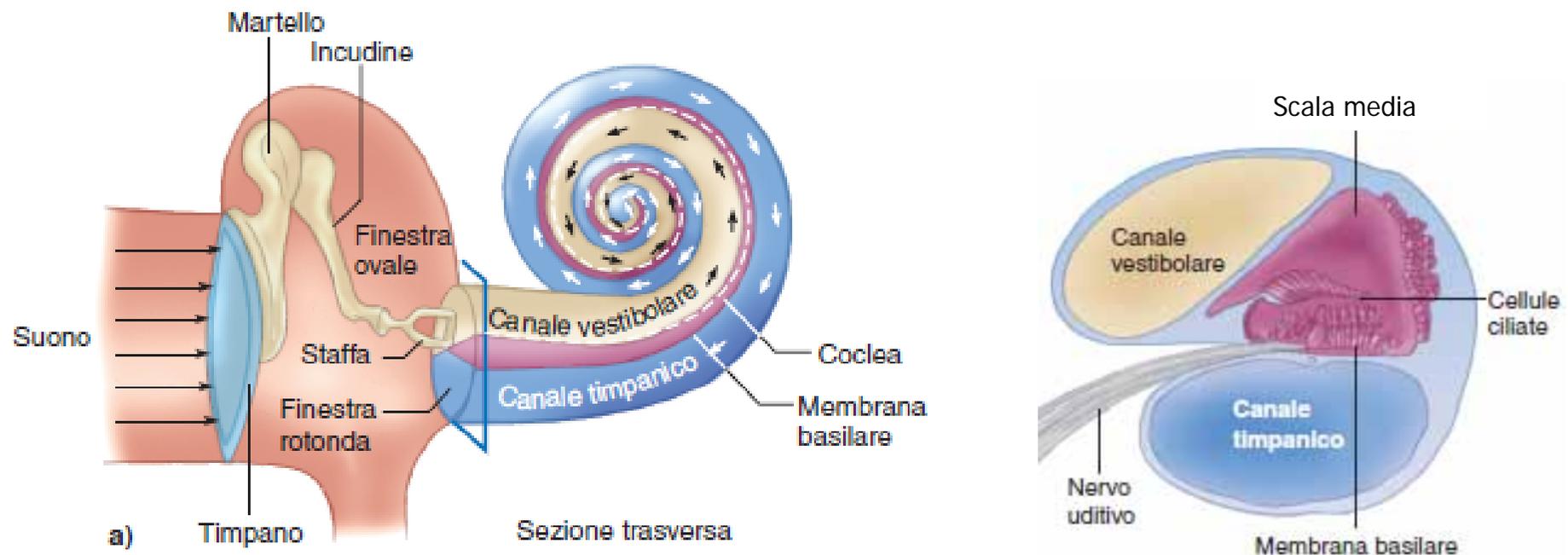
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

Il tessuto neurale ed i recettori dell'orecchio si trovano all'interno della coclea.

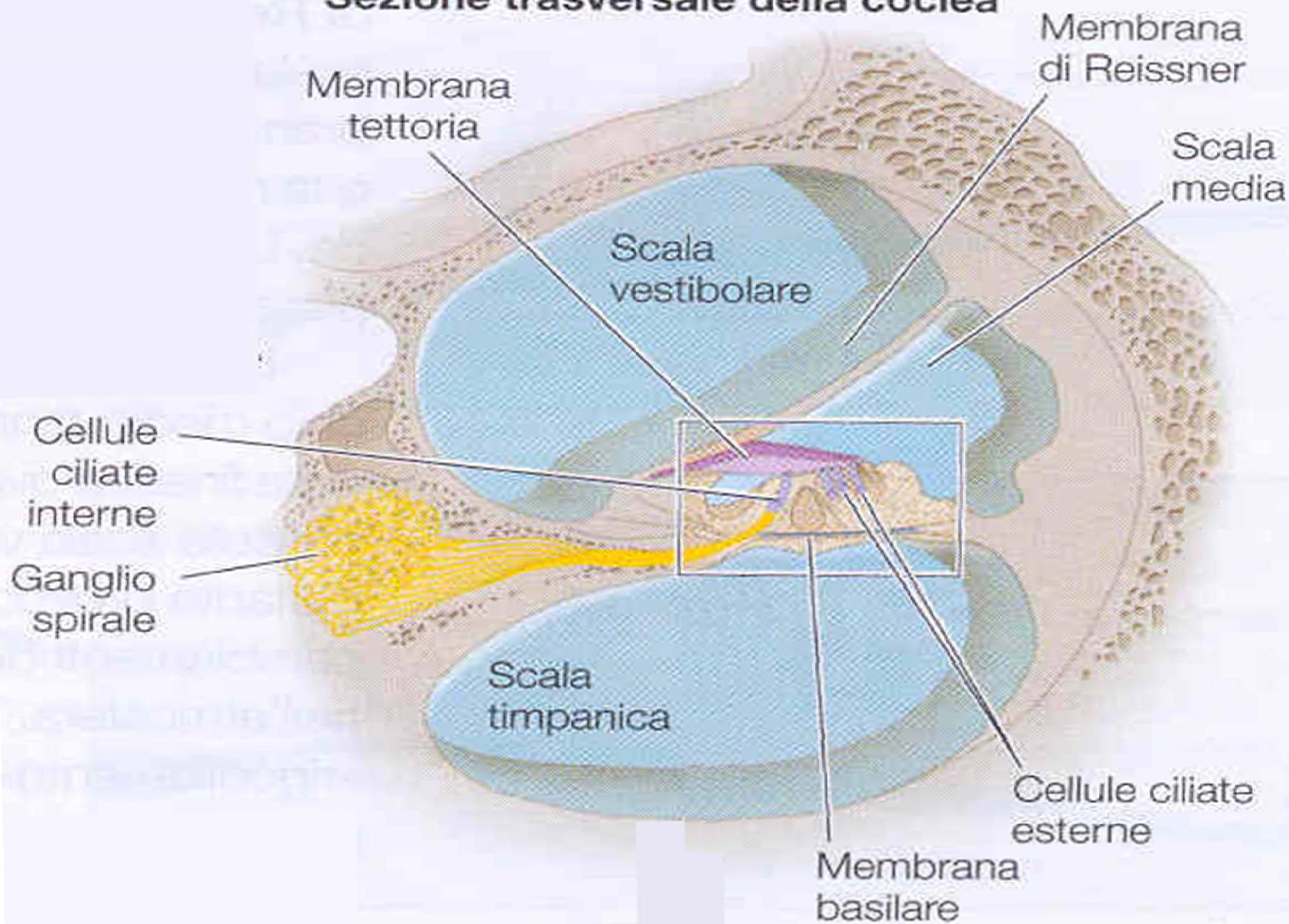


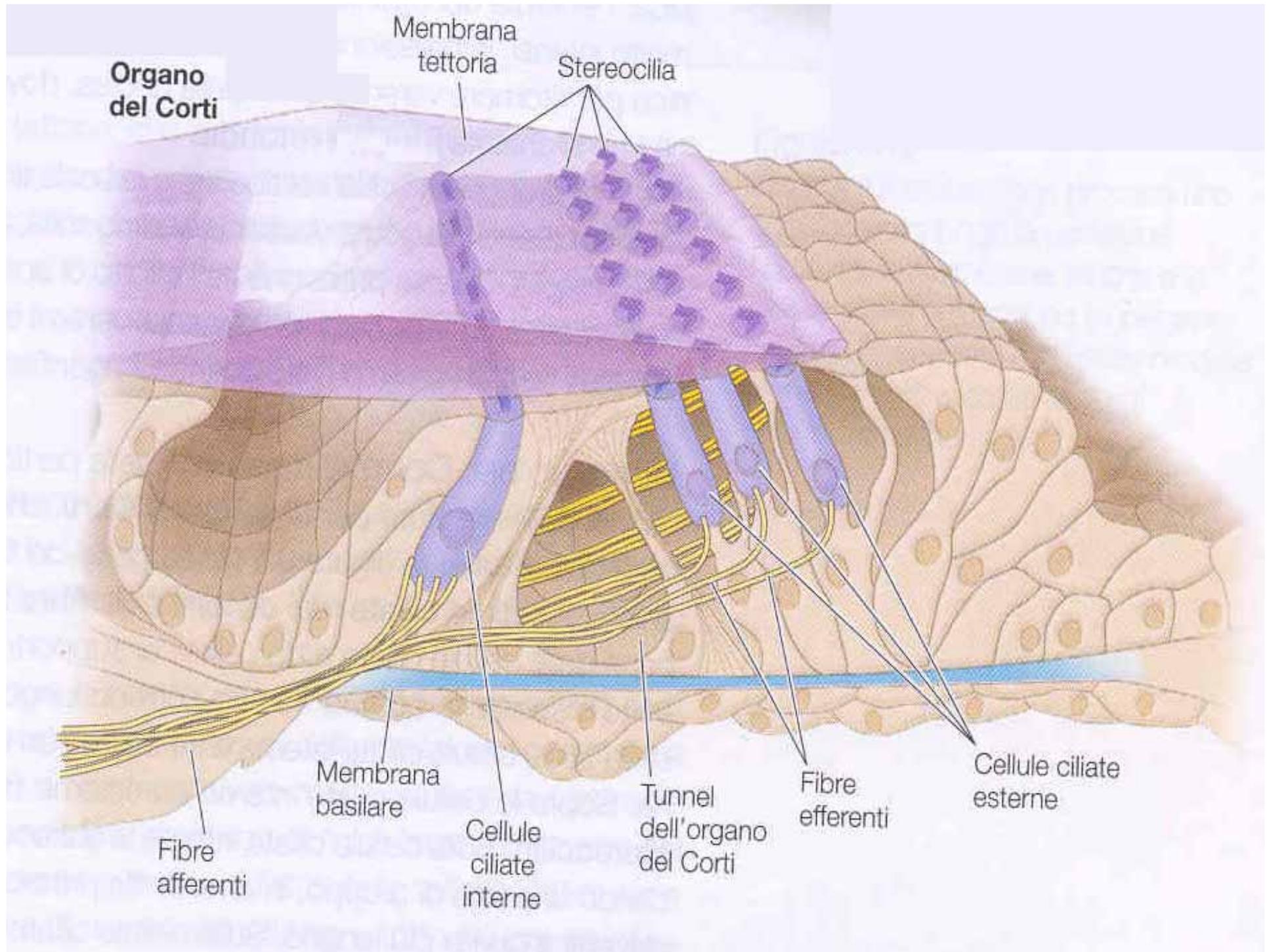
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

La coclea è costituita da 3 canali: canale vestibolare, scala media e canale timpanico. Tra la scala media ed il canale timpanico è presente una struttura chiamata organo del Corti, costituita dalle cellule ciliate (i recettori uditivi) ed inserita tra 2 membrane: la membrana basilare e la membrana tettoria.



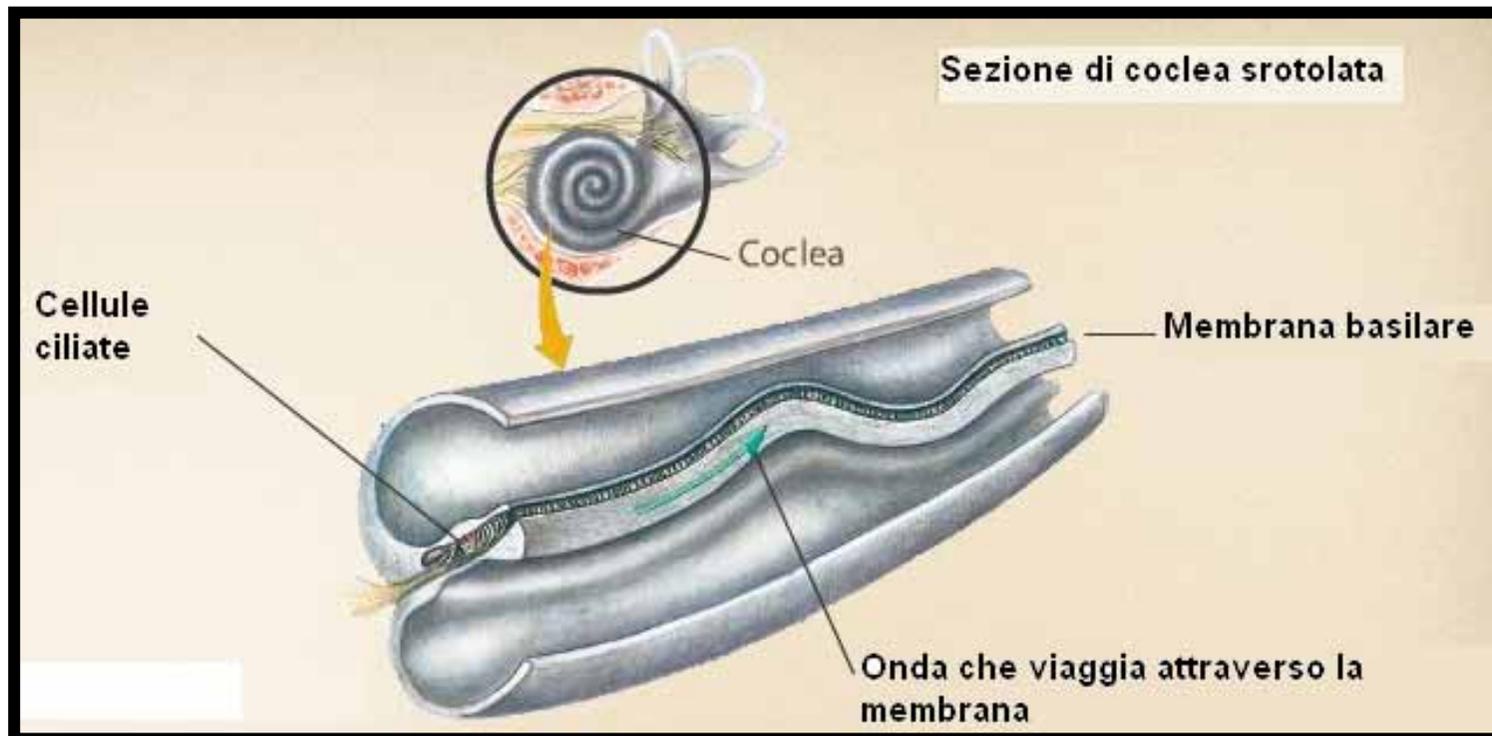
## Sezione trasversale della coclea





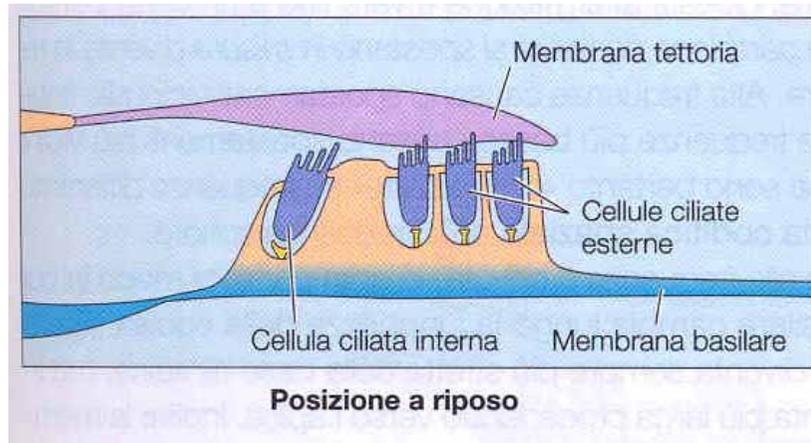
## L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

Le onde pressorie nel fluido che riempie la coclea producono oscillazioni che viaggiano sotto forma d'onda lungo la membrana basilare, stimolando così le cellule ciliate, che convertono lo stimolo fisico in impulsi neurali.

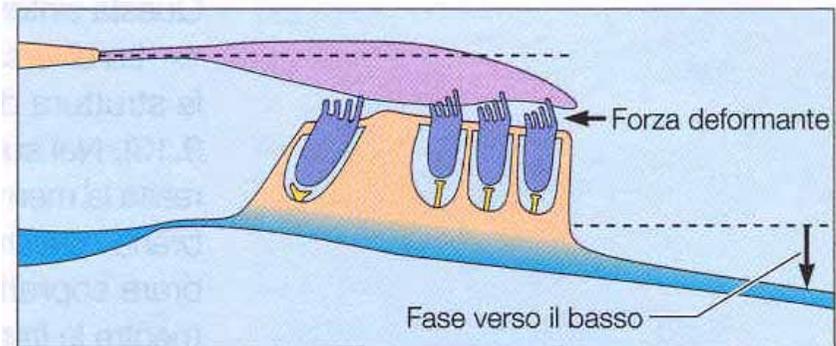
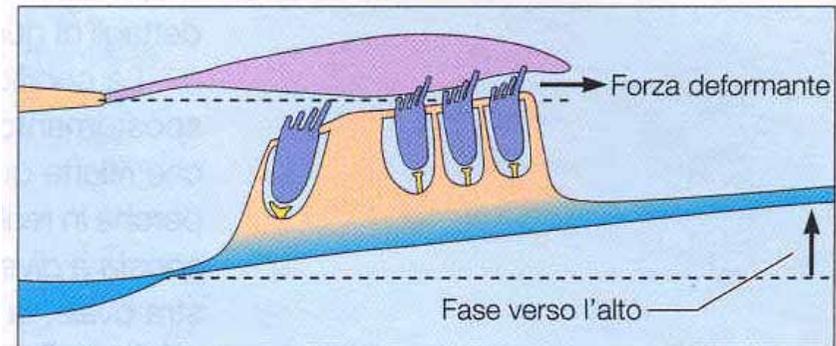


# L'elaborazione sensoriale nell'orecchio

Quando una vibrazione provoca uno spostamento lungo la coclea, la membrana basilare si piega e costringe le cellule ciliate, incastrate tra membrana basilare e tettoria, a piegarsi in direzioni opposte.

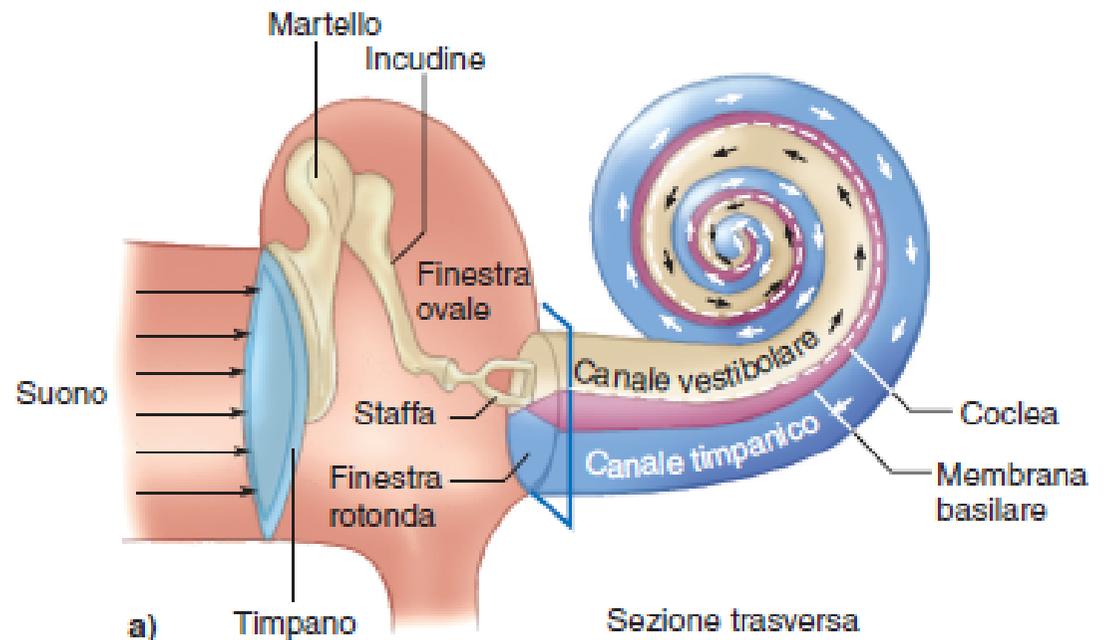


Vibrazione indotta dal suono



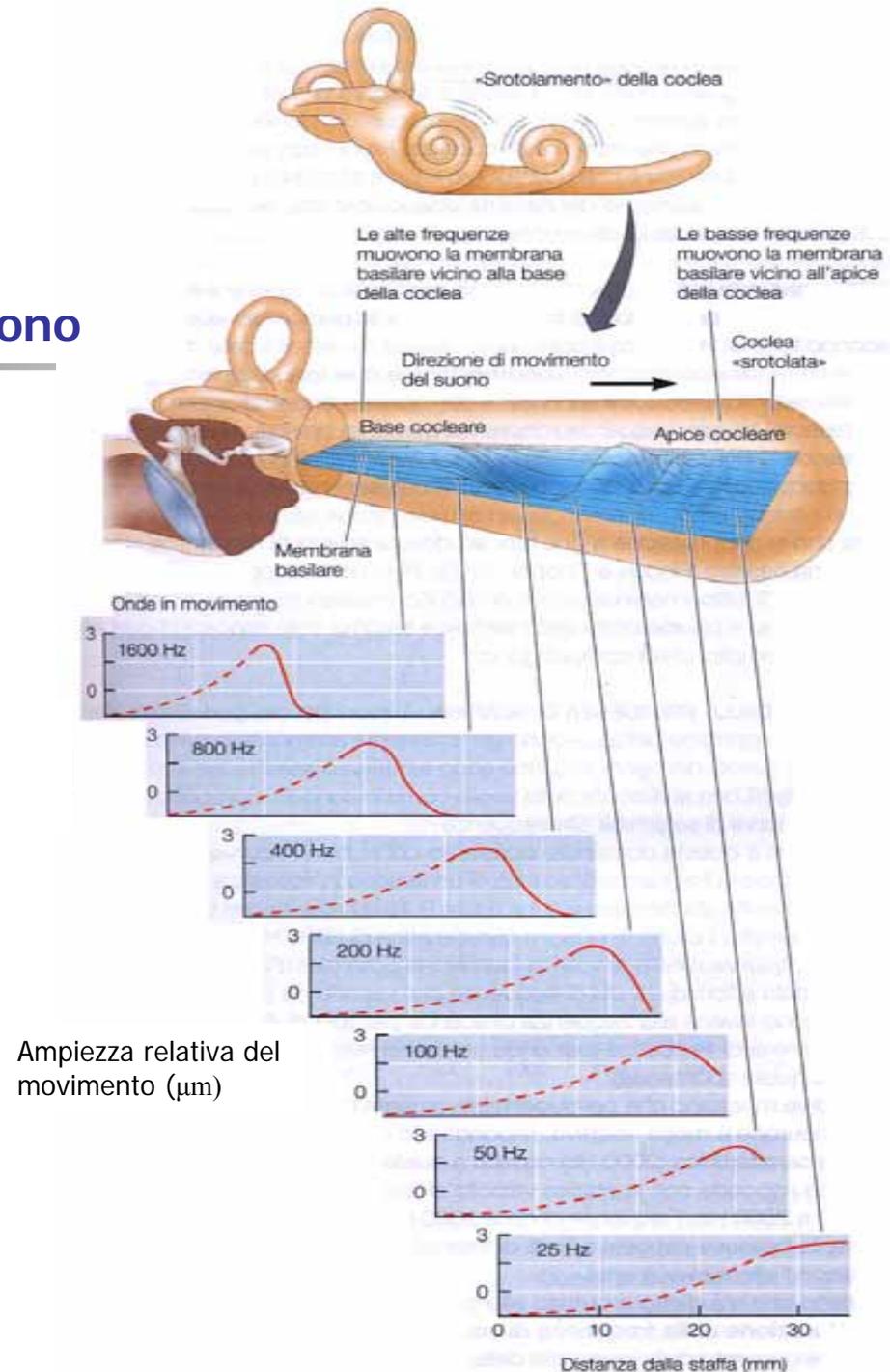
## Codifica della frequenza/tono

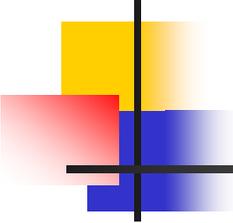
Tutta la membrana basilare si muove per la maggior parte delle frequenze, ma la posizione di massimo movimento dipende dalla frequenza dell'onda sonora.



## Codifica della frequenza/tono

L'estremità più stretta della membrana basilare in corrispondenza della base è più rigida e sensibile alle alte frequenze, mentre la parte più larga e flessibile vicino all'apice è più sensibile alle basse frequenze. In questa figura la coclea è raffigurata come se fosse srotolata. Nei grafici in basso sono raffigurate le forme delle onde di diversa frequenza che viaggiano attraverso essa.





## Codifica della frequenza/tono

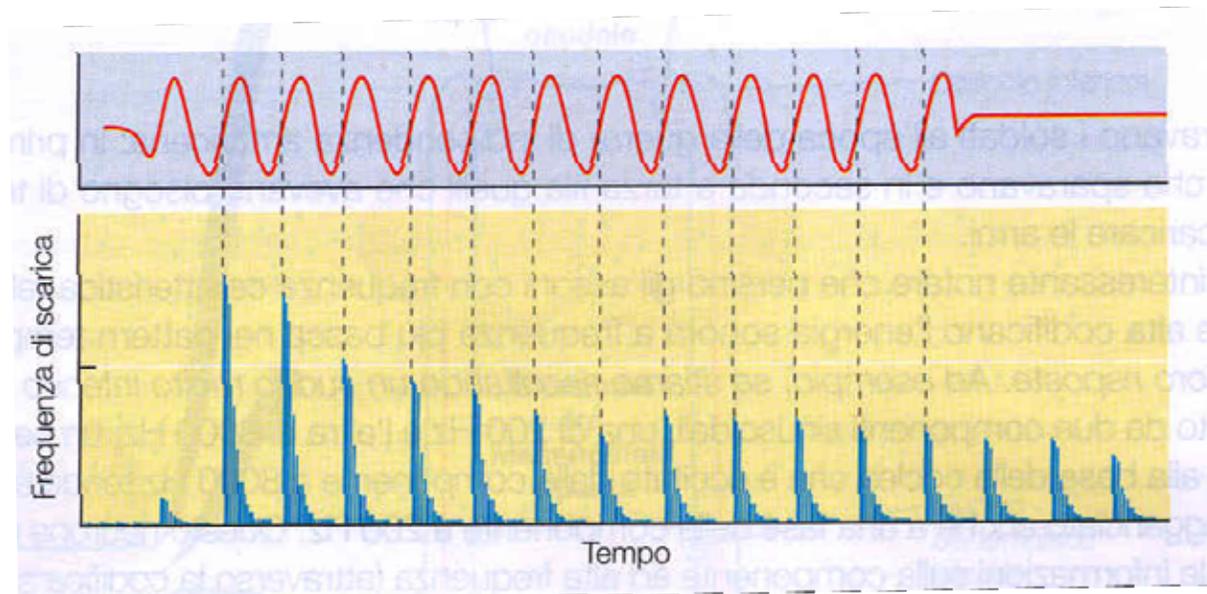
---

Questo principio di codifica spaziale della percezione del tono, non spiega la codifica dei suoni a bassa frequenza sotto ai 50 Hz: in questo intervallo tutte le parti della membrana basilare vibrano allo stesso modo, tuttavia noi siamo in grado di distinguere frequenze siano a 20 Hz.

## Codifica della frequenza/tono

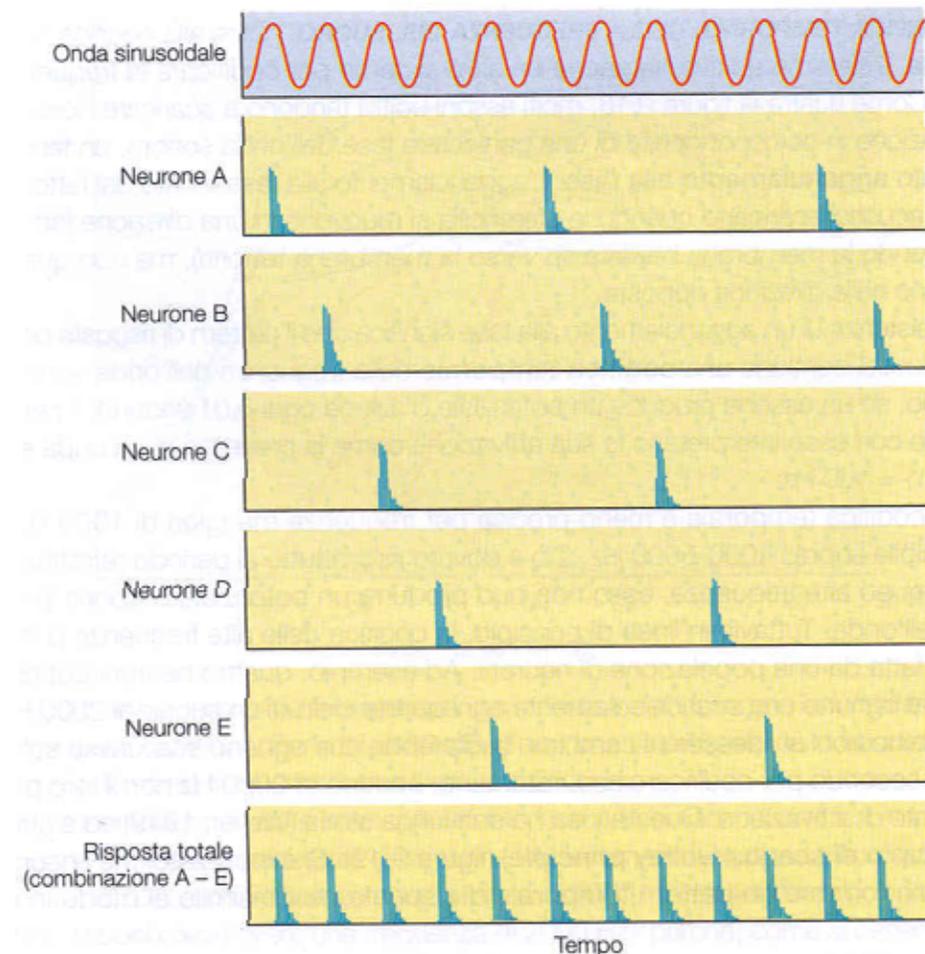
E' possibile che al di sotto dei 50 Hz entri in gioco una codifica temporale della percezione del tono, secondo cui il ritmo delle vibrazioni (la frequenza dell'onda sonora) determina il ritmo di scarica del nervo acustico.

Es: Un suono a 30 Hz fa scaricare il nervo acustico con una frequenza di 30 Hz, ovvero 30 impulsi al secondo.



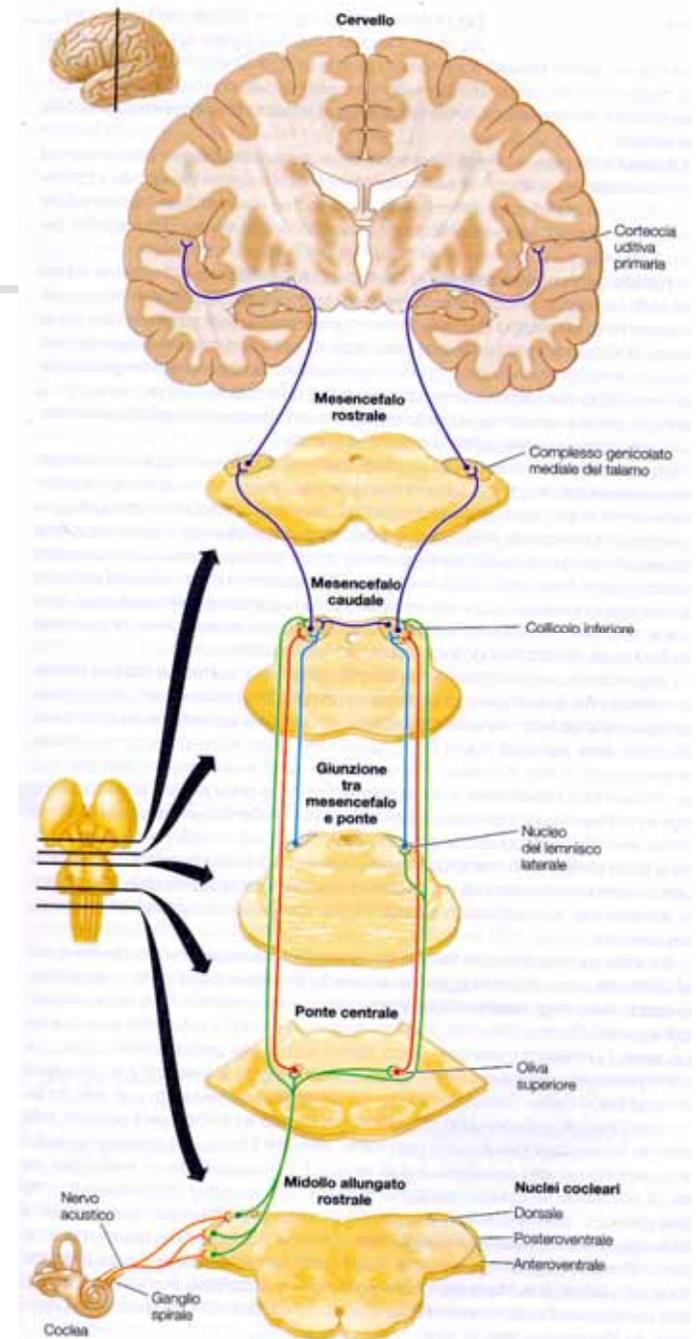
## Codifica della frequenza/tono

E' possibile che anche nella codifica di frequenze più elevate siano coinvolti entrambi i meccanismi. La codifica temporale potrebbe infatti essere basata sul cosiddetto «principio di scarica»: anche se un neurone non può produrre una scarica per ogni ciclo di un tono ad alta frequenza, più fibre nervose uditive insieme potrebbero fornire una codifica temporale della frequenza se vi sono più neuroni (A, B, C, D, E) che rispondono a periodi differenti dell'onda sinusoidale.



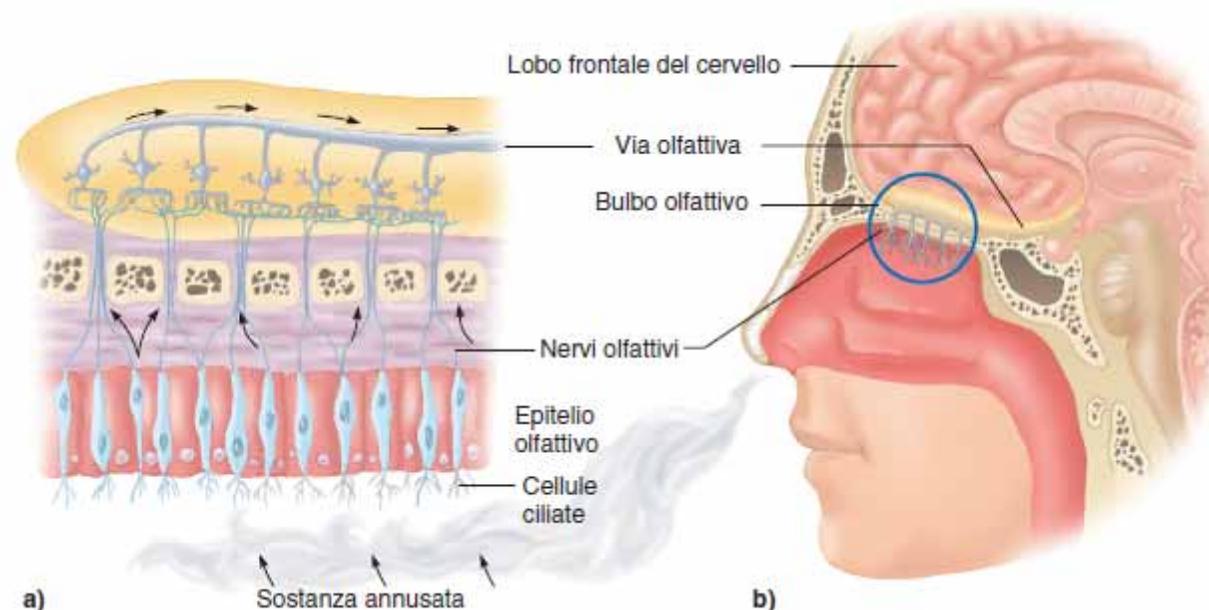
# Vie uditive

Similmente a quanto avviene lungo le vie visive per il contrasto, anche per le vie uditive abbiamo il fenomeno dell'inibizione laterale (neuroni con frequenze diverse si inibiscono a vicenda), già a livello del nucleo cocleare. Già a livello dell'oliva superiore alcuni neuroni proiettano alla parte opposta del cervello: la maggior parte delle informazioni che arriva al collicolo inferiore proviene dall'orecchio controlaterale.



# L'olfatto

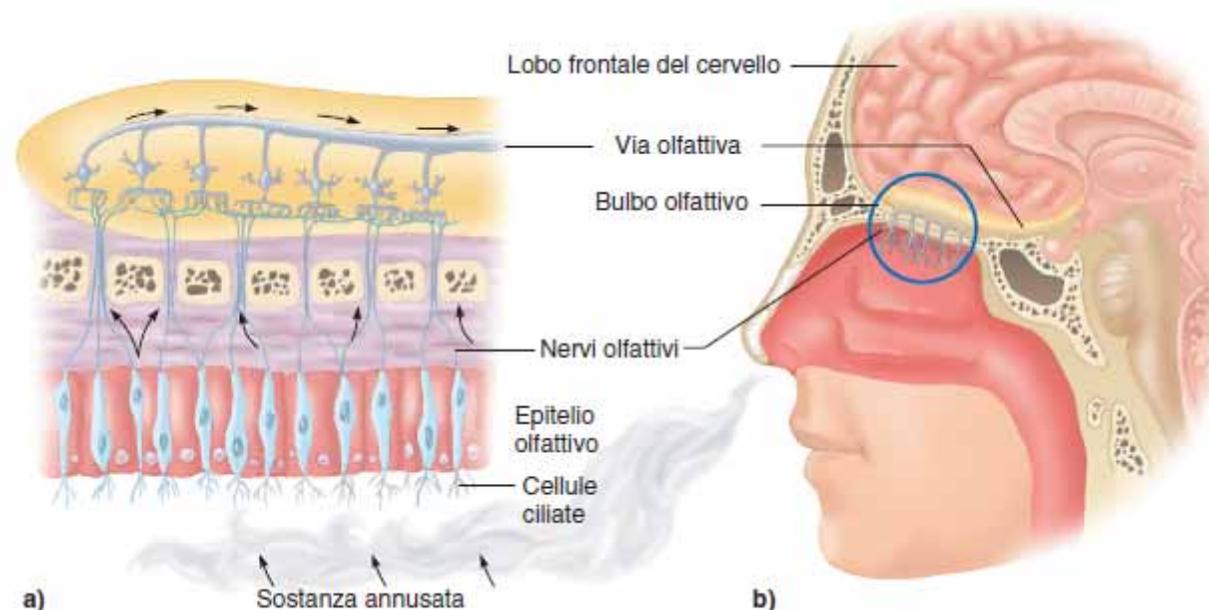
I recettori olfattivi sono situati nella parte superiore della cavità nasale. Le molecole volatili vanno a stimolare le cellule ciliate presenti sull'epitelio olfattivo che rispondono con impulsi elettrici che vengono trasmessi al bulbo olfattivo, e di lì alla corteccia olfattiva nei lobi frontali.

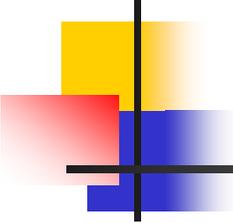


# L'olfatto



Sembra che nell'olfatto siano coinvolti un migliaio di tipi diversi di recettori! Ogni recettore sembra in grado di rispondere a odori differenti, e lo specifico odore viene codificato dal pattern di attivazione di determinati gruppi recettoriali (un po' come accade in un equalizzatore).

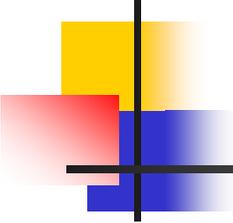




## Gusto e olfatto

---

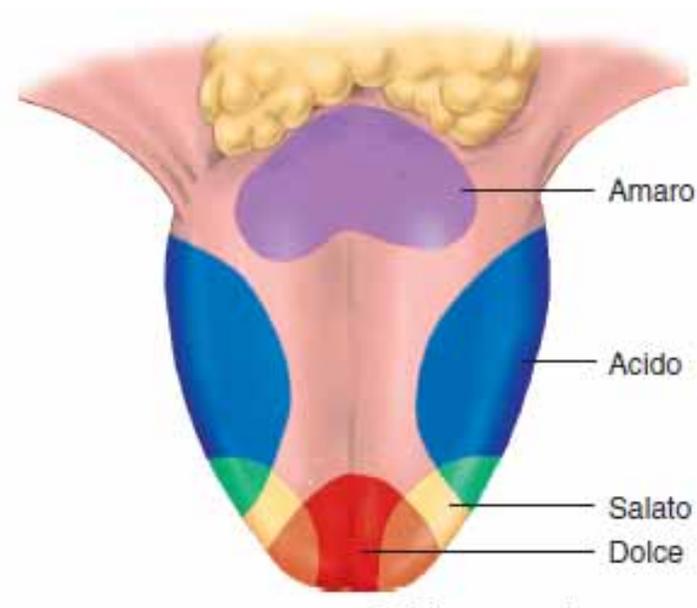
Attribuiamo al gusto una quantità di esperienze che invece sono dovute all'olfatto. Ad esempio il sapore dei cibi è fortemente influenzato dall'olfatto. Infatti quando abbiamo un forte raffreddore i cibi sembrano avere tutti lo stesso sapore, tuttavia riusciamo ancora a distinguere il salato dall'insipido.

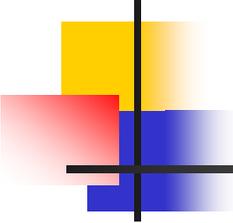


## Il gusto

---

Le papille gustative sulla lingua sono segregate in regioni distinte. Anche le papille gustative sono costituite da strutture simili a ciglia. Quando una sostanza entra in contatto e si legano con le ciglia, queste rispondono con impulsi elettrici.

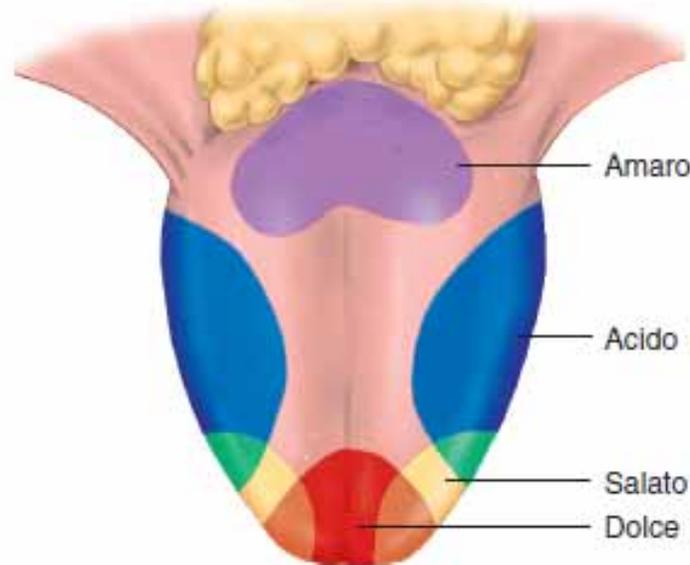


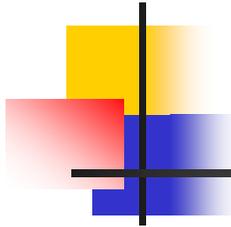


## Il gusto

---

Quindi esistono 4 tipi di fibre nervose che rispondono al gusto. Tutte le fibre rispondono debolmente a tutti i sapori, ma sono più sensibili ad uno dei 4 sapori di base (dolce, salato, acido, amaro). Ancora una volta è il pattern di attivazione di tutte le fibre che determina il gusto percepito. Il gusto, come l'olfatto, sono fortemente influenzati da esperienze passate ed aspettativa.





# Il tatto

---

Non un unico senso ma diversi sensi distinti.

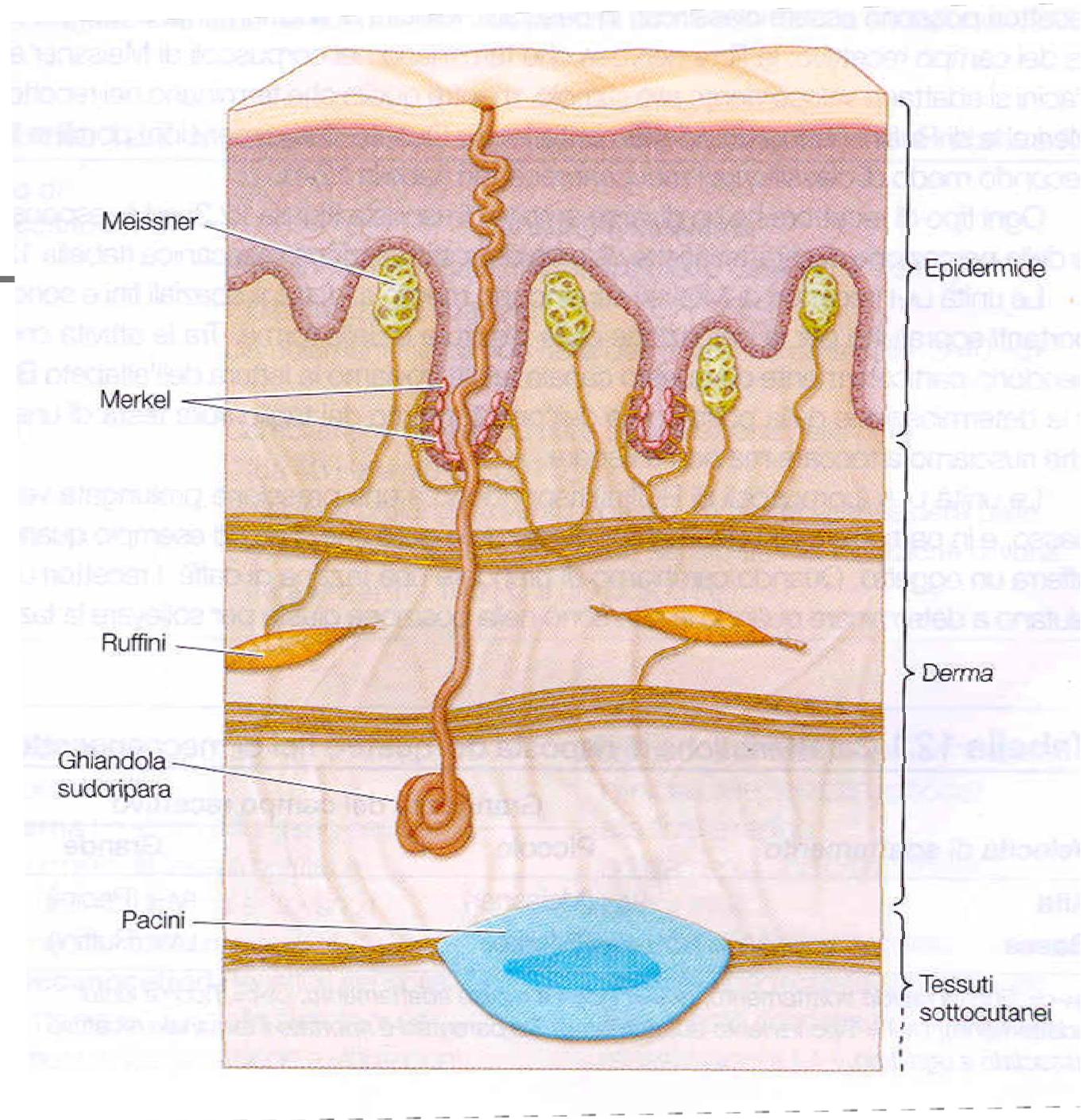
Es: Pressione, propriocezione (cinestesia), temperatura e dolore.

## **Pressione**

I recettori periferici specializzati (meccanocettori) trasformano gli stimoli meccanici applicati alla cute in impulsi nervosi e li trasmettono attraverso le fibre nervose sensitive, ai centri nervosi superiori. Dipendentemente dalla densità dei recettori in una data area cutanea e dalla rappresentazione corticale (nella corteccia somatosensoriale) di quell'area, saremo più o meno sensibili agli stimoli pressori. Es: labbra, naso e guance → più sensibili; alluce → meno sensibile.

# Il tatto

**I meccanocettori.**  
Differiscono nelle dimensioni del campo recettivo (grandi nel Pacini e Ruffini) e nella velocità di adattamento (alta in Meissner e Pacini).



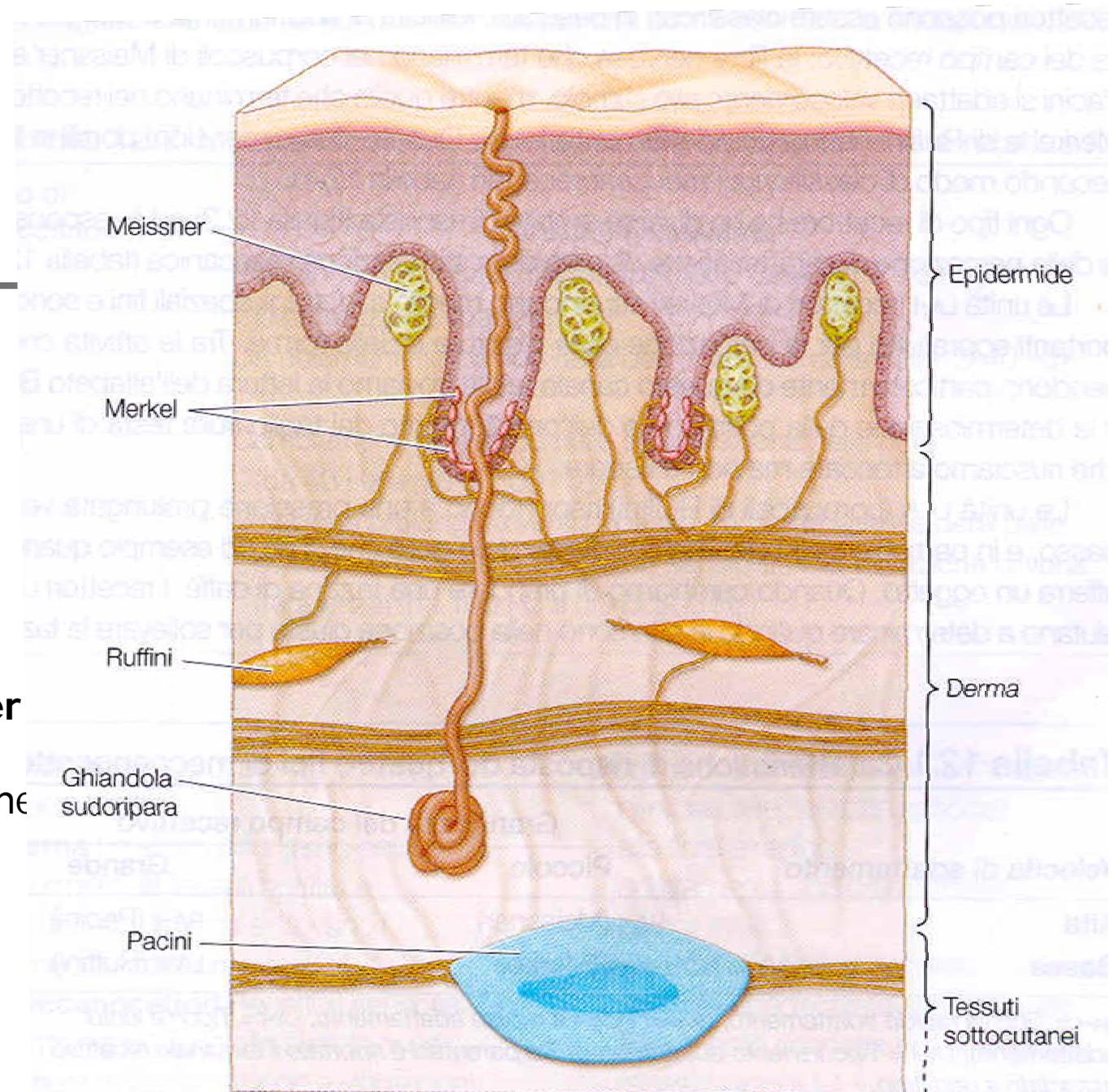
# Il tatto

**Recettori di Merkel:**  
dettagli spaziali fini;

**Corpuscoli di Ruffini:**  
rispondono a pressione  
prolungata;

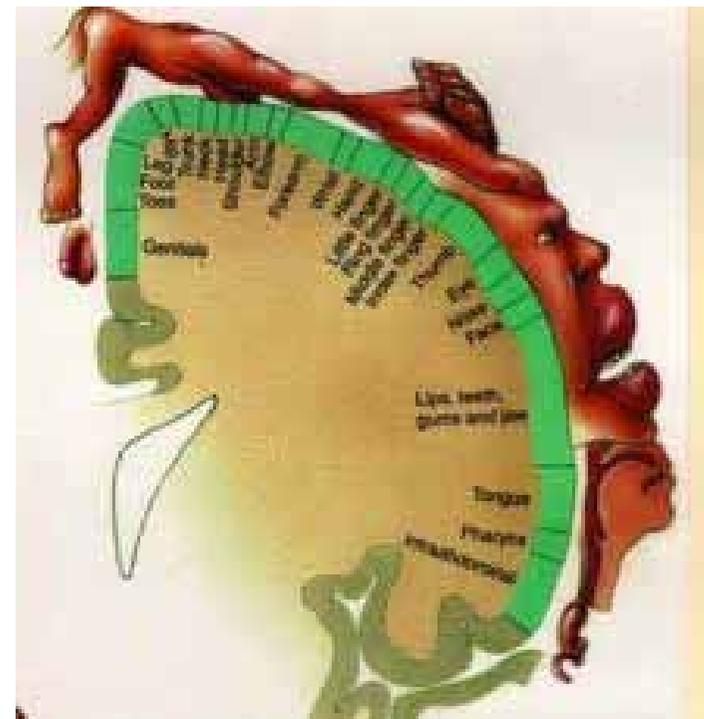
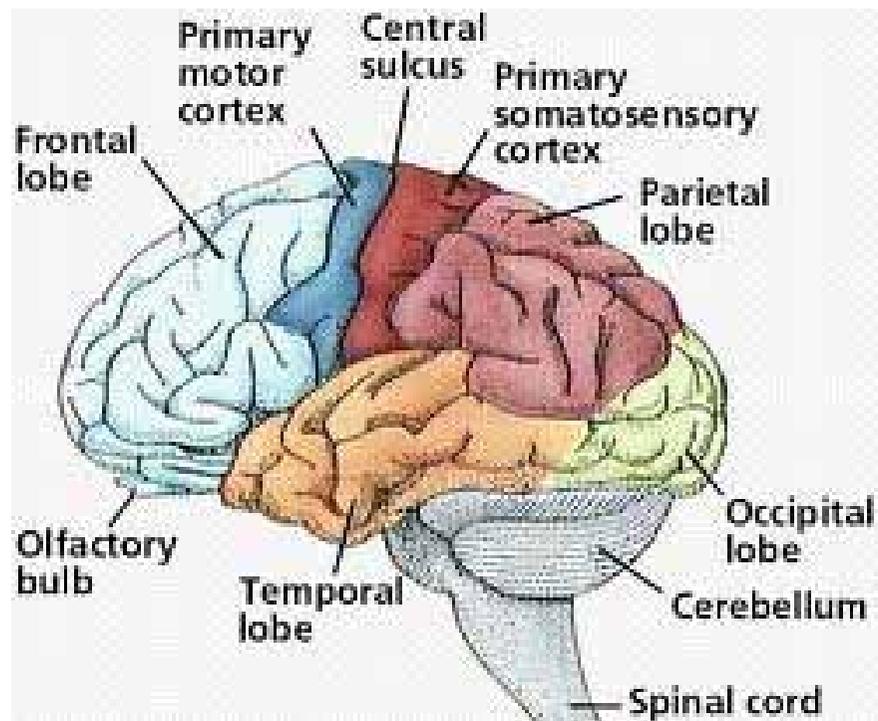
**Corpuscoli di Meissner**  
vibrazioni a bassa  
frequenza (es: tazza che  
ci scivola dalle mani);

**Corpuscoli di Pacini:**  
vibrazioni ad alta  
frequenza (es: zanzara  
che si posa sul braccio).



# Il tatto

La corteccia somatosensoriale e l'homunculus somatosensoriale





## Il tatto

---

### **Propriocezione (cinestesia)**

Altri tipi di meccanocettori si trovano all'interno dei muscoli, tendini e articolazioni. Sono i recettori cinestesici che ci informano della posizione relativa degli arti.

Ad esempio, l'angolo formato da un arto in un'articolazione è percepito soprattutto da recettori chiamati fusi muscolari, che rilevano la velocità con cui cambia la lunghezza delle fibre muscolari.

I recettori nei tendini segnalano la tensione dei muscoli e quelli nelle articolazioni entrano in gioco quando l'arto è piegato di un angolo limite.

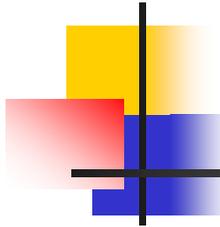


## Il tatto

---

### **Temperatura**

I termorecettori sono terminazioni libere sottocutanee. Abbiamo recettori per il caldo e recettori per il freddo. I recettori per il freddo si attivano però anche con temperature molto elevate ( $>45^\circ$ ).



# Il tatto

---

## **Dolore**

Abbiamo diversi tipi di recettori per il dolore (nocicettori): meccanici, termici (Per temperature  $> 45^\circ$  o  $< 15^\circ$ ), chimici.

A cosa servono? Evitare danni gravi all'organismo, senza nocicettori non saremmo in grado di sentire gli oggetti pericolosamente caldi o affilati e rischieremmo di perdere in poco tempo le dita!

Siamo in grado di reagire ad uno stimolo dolorifico prima che questo arrivi al nostro cervello, attraverso un riflesso.

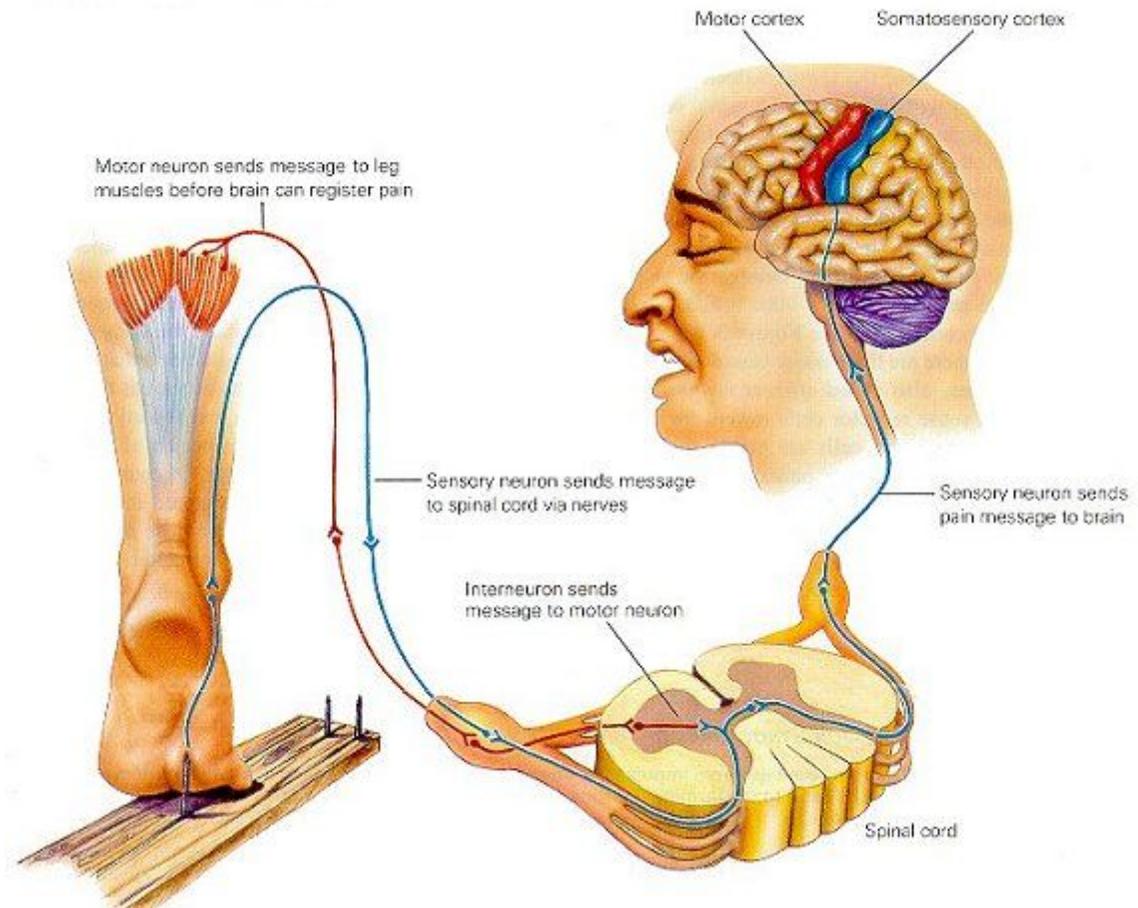
# Il tatto

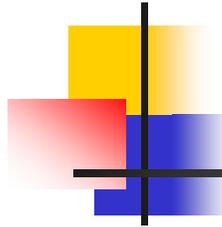
## Dolore

Siamo in grado di reagire ad uno stimolo dolorifico prima che questo arrivi al nostro cervello, attraverso un riflesso.

### THE PAIN WITHDRAWAL REFLEX

The pain withdrawal reflex shown here involves only three neurons: a sensory neuron, a motor neuron, and an interneuron.





# Il tatto

---

## **Dolore**

Le esperienze dolorifiche sono mediate da diversi meccanismi fisiologici e cognitivi.

Analgesia → causata dagli oppiacei endogeni che bloccano il rilascio o l'assorbimento dei neurotrasmettitori coinvolti nella percezione del dolore a livello centrale (es: soldati che non sentono il dolore delle loro ferite fino a che non finisce lo stress). Morfina, cocaina e codeina hanno effetti simili mentre l'ibuprofene agisce a livello dei nocicettori.

Il dolore può essere anche acuito attraverso una reazione emotiva al dolore, ovvero attraverso il ricordo o l'immaginare il dolore prima di provarlo (es: dal dentista).

# L'equilibrio

I recettori per l'equilibrio si trovano, come per l'udito, nell'orecchio interno.

