

**C.O.D.A.S.**  
**Centro Osservazione e Divulgazione Astronomica Siracusa**

[www.codas.it](http://www.codas.it)

# Uno sguardo alla visione



*Marco Onorati*

© Copyright 2007<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Documento protetto da diritti d'autore contro la modifica.

## *Prefazione*

L'osservazione del cielo stellato è, senza dubbio, un'esperienza che affascina tutti. Ancor di più colpisce e interessa chi, per diletto, si dedica all'osservazione astronomica con particolare dedizione. E se la vista del cielo stellato a occhio nudo è un evento già di per sé meraviglioso, la conoscenza delle leggi dell'ottica ci permette di poter assistere a spettacoli indescrivibili.

D'altra parte, domandarsi quali proprietà del nostro sistema visivo e del nostro cervello siano coinvolte nell'osservazione e nell'analisi della volta stellata e nel piacere che essa genera è una curiosità che intriga nondimeno. Si tratta, forse, del completamento di un viaggio, quello compiuto dall'informazione portata dalla luce emessa da un corpo celeste e che, raggiunto il nostro occhio, completa il suo percorso raggiungendo il nostro cervello e venendo percepita.

Il filo conduttore di questo articolo sarà, infatti, quello di fornire una spiegazione dei fatti che avvengono nel nostro occhio e nel nostro cervello, posti di fronte ad un'immagine visiva. In secondo luogo, lo sforzo sarà anche quello di fornire delle cognizioni di base per poter, nella pratica, sfruttare al meglio le nostre capacità visive nell'osservazione astronomica.

Le pagine che seguono sono dei cenni sulla neurofisiologia della visione, un'elaborazione degli appunti tratti dal corso di "Neurobiologia", tenuto dal Prof. Lamberto Maffei, e dal corso "Dalla Neurofisiologia alla Percezione", tenuto dalla Prof.ssa Nicoletta Berardi, organizzati presso la Scuola Normale Superiore di Pisa. Il mio primo ringraziamento è quindi rivolto a loro.

Un'immensa gratitudine va, inoltre, a Diego Barucco, che mi ha spinto e sostenuto in questa "impresa" di cercare di raccontare la Neurofisiologia della visione ai non esperti...

Un grazie va, ovviamente, a tutti gli amici del CODAS che permettono, grazie alla loro passione, la realizzazione di grandi opportunità scientifiche in quel di Siracusa.

*Marco Onorati*

## Indice

1. <b>Uno sguardo alla visione</b>	3
2. <b>L'occhio</b>	7
<i>Movimenti oculari</i>	
<i>La retina</i>	
10	
<i>Struttura della retina</i>	
<i>Approfondimento: Biochimica della fototrasduzione</i>	
<i>Le altre tappe nella retina</i>	
<i>La fovea dell'uomo</i>	
<b>La visione dei colori</b>	24
<i>Teoria tricromatica</i>	
<i>Effetto Purkinje</i>	
<i>Combinazione additiva e sottrattiva dei colori</i>	
<i>Difetti nella visione dei colori</i>	
<i>Il colore nel cervello</i>	
<b>Adattamento al buio</b>	30
3. <b>Le vie visive centrali</b>	33
<b>La corteccia visiva</b>	35
<i>Area Visiva primaria</i>	
<i>Visione della profondità.</i>	
<i>Le altre cortecce visive</i>	
<b>Il cervello emotivo</b>	39
<i>Il pensiero visivo</i> 41	
4. <b>Lecture consigliate e testi di riferimento</b>	43
5. <b>Glossario</b>	44

## 1. Uno sguardo alla visione

Il mondo dell'uomo è un mondo principalmente visivo. Ci appare così reale che, abitualmente, non ci soffermiamo sul fatto che esso derivi da processi cerebrali di grande complessità.

La catena di eventi che portano alla percezione visiva è innescata dai fotoni che raggiungono l'occhio, formando un'immagine rimpicciolita e rovesciata sulla retina. Il segnale stimola i fotorecettori che generano un segnale elettrico, propagato attraverso i neuroni lungo le vie neurali dall'occhio fino al cervello, innescando una cascata di eventi che si conclude nella corteccia cerebrale generando l'immagine visiva.

La corretta descrizione di questi eventi è relativamente recente. Ad esempio, gli antichi Greci credevano che lo stimolo visivo procedesse non dagli oggetti verso l'occhio, ma viceversa, dall'occhio verso gli oggetti. Oggi sappiamo molto sui meccanismi mediante i quali si formano le immagini retiniche e su come le informazioni sono elaborate nelle stazioni visive superiori. Ma le fasi ultime, con cui si manifesta il miracolo del vedere, sono largamente sconosciute. Per esempio, la percezione visiva è spesso paragonata all'operazione di una macchina fotografica. Le lenti dell'occhio mettono a fuoco un'immagine invertita sulla retina, ma l'analogia finisce qui, perchè non spiega ciò che il sistema visivo realmente fa, cioè creare una percezione tridimensionale del mondo che è differente dalle immagini bidimensionali proiettate sulla retina. Inoltre, quando ci muoviamo, l'illuminazione dell'ambiente cambia, la dimensione, la forma, la luminosità delle immagini proiettate sulla retina cambiano anch'esse, ma spesso noi non percepiamo i cambiamenti nell'oggetto osservato. Per esempio, quando un amico si avvicina verso di noi, noi non percepiamo l'amico ingrandirsi (come accade all'immagine retinica), ma venirci incontro.

I meccanismi alla base della visione sono aperti a varie ipotesi, raggruppate in due principali teorie della visione: il costruttivismo e la *Gestalt*. Secondo la prima teoria, elaborata dai filosofi empiristi John Locke e George Berkeley, la percezione è un processo atomistico dove singoli elementi sensoriali, come forma, colore, lucentezza, vengono assemblati in un processo additivo. Tale teoria è stata ripresa nell'Ottocento da Helmholtz, precisando che la costruzione dell'immagine avviene per confronto dinamico fra l'informazione sensoriale proveniente dall'occhio e le immagini precedentemente percepite e conservate in memoria. Secondo questa teoria, quindi, per vedere è necessario aver imparato a vedere. Anche se nella comune esperienza la nostra percezione sembra immediata, per immagini complesse questo non è vero, ma lo diventa grazie all'apprendimento. Per esempio, il meccanismo per prove ed errori si evince osservando l'immagine non strutturata (Fig. 1) formata da una distribuzione di macchie bianche e nere. Dopo aver riconosciuto l'immagine, riosservandola, il riconoscimento è quasi immediato, grazie all'apprendimento.



Fig. 1: riuscite a scorgere un cane che beve? (da Illusioni, Idea libri, Milano 1993)

Il punto di vista moderno è che la percezione sia più un processo olistico, di insieme, piuttosto che additivo. La teoria della *Gestalt* (configurazione, forma) elaborata da Koffka, Wertheimer e Köhler, sostiene che la percezione derivi non già dalle proprietà di quell'elemento, ma da un'interazione contestuale degli attributi presenti nella stessa immagine. L'elaborazione che il sistema visivo compie è soggetta a precise regole computazionali, cioè leggi innate di organizzazione. Gli psicologi della *Gestalt* hanno postulato la presenza di principi di organizzazione percettiva per spiegare perchè certe percezioni sono più probabili di altre. Per esempio, in Fig. 2, i punti neri in (a) si organizzano in linee verticali secondo il principio di prossimità (sono più vicini fra loro lungo la verticale). In (b) formano linee orizzontali. In (c) i pallini formano linee verticali per il principio di somiglianza, più forte del principio di prossimità.

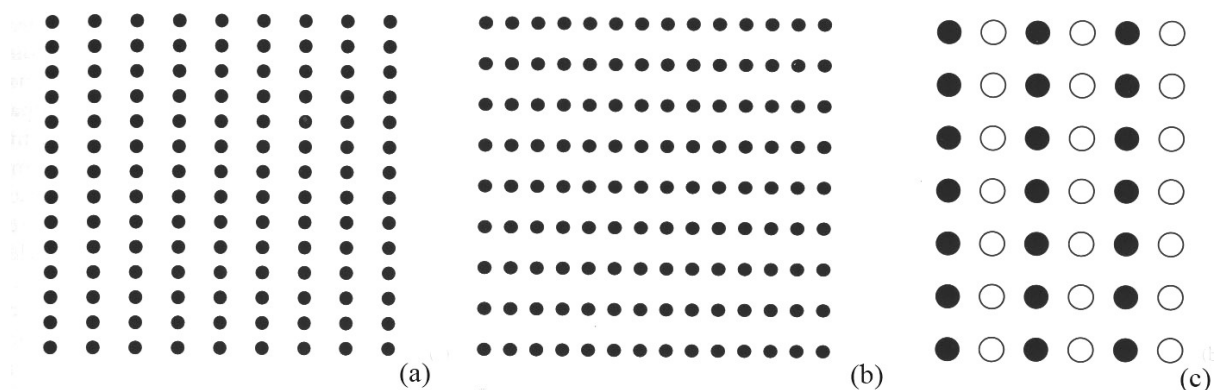


Fig. 2: disposizione di punti illustranti i principi di prossimità (a, b) e somiglianza (c).

Un altro principio importante è quello utilizzato per estrarre un oggetto visivo da uno sfondo. Il nostro occhio è finalizzato a selezionare un oggetto e fissarvi l'attenzione. Il resto diventerà, almeno momentaneamente, sfondo. Secondo il costruttivismo, in questo caso si formerebbero due percetti, entrambi ugualmente probabili, ma che si escludono a vicenda. Un esempio classico è il vaso di Rubin (Fig. 3), in cui è possibile riconoscere due volti di profilo, oppure un vaso, ma mai contemporaneamente. Un altro esempio si può osservare in Fig. 4, in cui è possibile riconoscere una donna allo specchio o un teschio.



Figg. 3 e 4: vaso di Rubin (a sinistra). Immagine della vanità (donna allo specchio) o teschio? (a destra) (da [www.illuweb.it](http://www.illuweb.it))

Le illusioni, inganni in cui è possibile trarre il sistema visivo, illustrano come il nostro cervello applica certe assunzioni riguardo al mondo visivo. Per esempio, il *filling-in* (riempimento) è illustrato bene dal famoso triangolo di Kanizsa (Fig. 5), in cui un triangolo è prontamente visto nell'immagine, sebbene le linee del triangolo non esistano affatto, ma siano create da un'operazione di inferenza dagli altri elementi presenti nell'immagine.

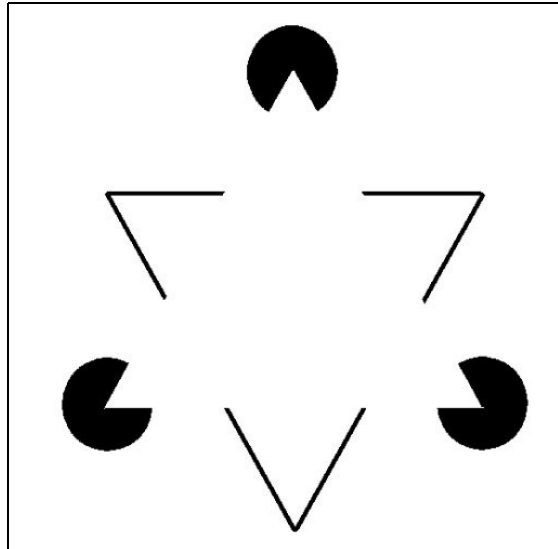


Fig. 5: triangolo di Kanizsa

Anche le relazioni spaziali ci aiutano nell'interpretazione di un'immagine, per esempio comparando la taglia di un oggetto con lo sfondo. Spostando un oggetto dal suo sfondo si può evidenziare questo principio (Fig. 6).

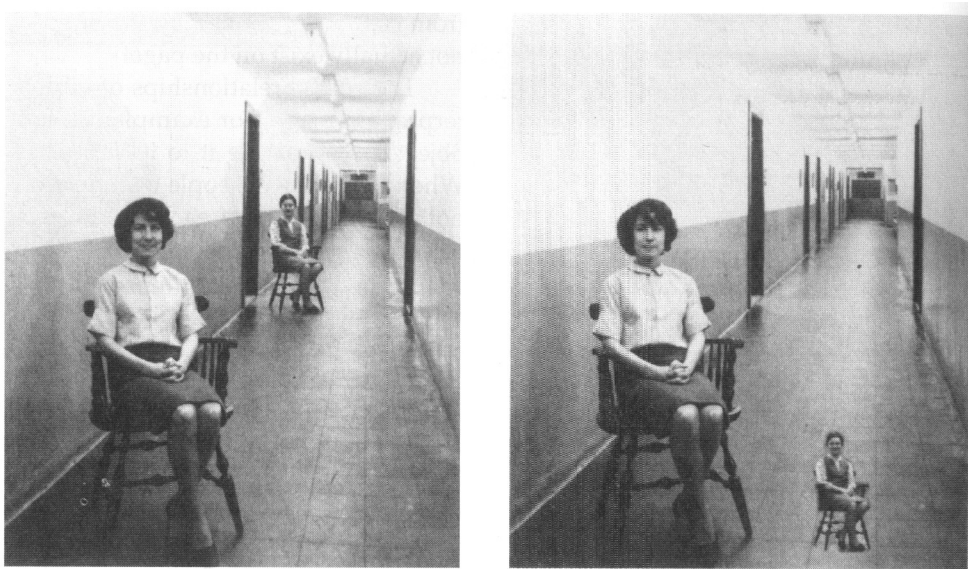
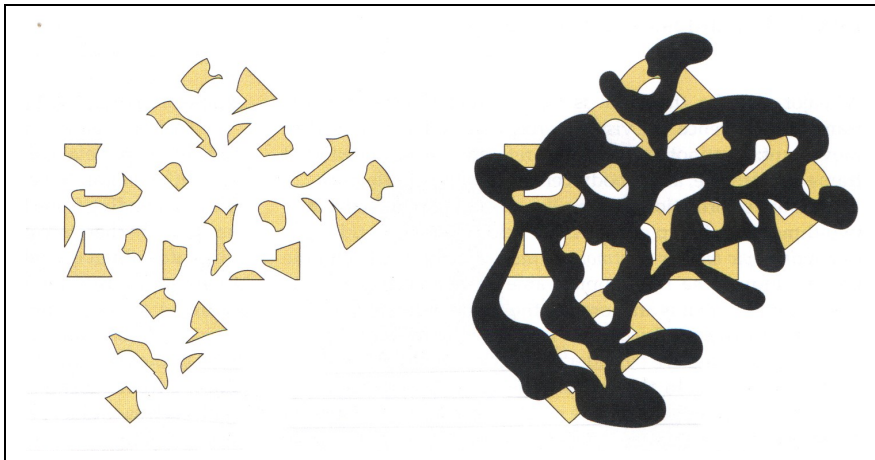


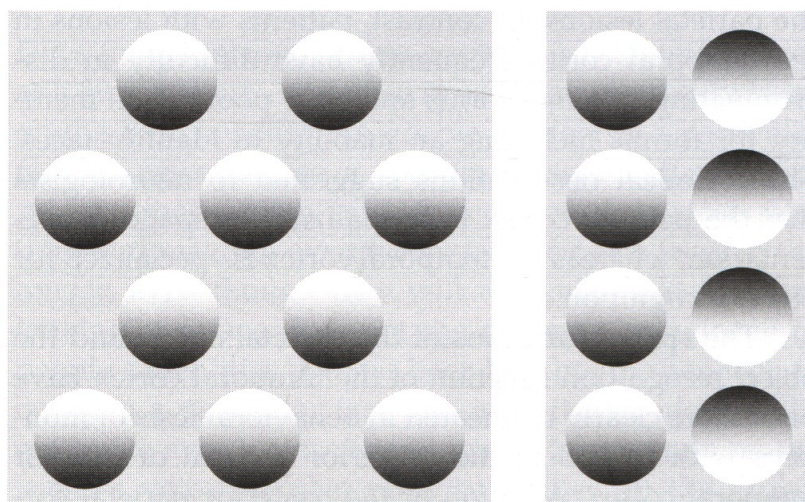
Fig. 6: la grandezza di un oggetto viene comparata in prospettiva con gli oggetti che stanno intorno. *Sinistra*: entrambe le donne sembrano essere delle stesse dimensioni. *Destra*: l'immagine della seconda donna, in lontananza, è stata ritagliata ed incollata accanto alla donna in primo piano. La seconda donna sembra più piccola e non più distante (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Un altro principio è fondamentale nel costruire una scena visiva coerente: gli oggetti più vicini coprono quelli più lontani. Solo grazie a questo principio riusciamo a vedere un altrimenti scorrelato insieme di forme (Fig. 7).



**Fig. 7:** l'insieme di forme sulla sinistra non è riconoscibile. Solo grazie alla sovrapposizione è possibile identificare un insieme di lettere "B" (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

In ultima analisi, bisogna considerare che la percezione è basata sull'inferenza sulla natura e sull'ambiente in cui il nostro cervello si è sviluppato. Un esempio è dato dall'interpretazione delle forme in base alle ombre (Fig. 8). Quando una forma circolare è illuminata dall'alto essa appare convessa come l'esterno di una sfera, altrimenti appare concava. Si potrebbe ipotizzare che questa assunzione del nostro sistema visivo sia basata sul fatto che esiste una sola sorgente luminosa nel nostro ambiente naturale, cioè il Sole, posizionato sempre superiormente agli oggetti illuminati.



**Fig. 8:** le forme illuminate dall'alto, a sinistra, appaiono convesse. Le forme a destra appaiono convesse (prima colonna) o concave (seconda colonna) (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

## 2. L'occhio

Iniziamo l'analisi del nostro sistema visivo descrivendo il primo organo deputato all'analisi dell'immagine: l'occhio.

L'occhio è un organo sferoidale, racchiuso dalla sclera (tessuto connettivo) - che anteriormente forma la cornea, trasparente - e dalla coroide, tessuto vascolarizzato. Lo strato più interno è rappresentato dalla retina, suddivisa in retina neurale ed epitelio pigmentato.

L'occhio è diviso in due camere: il *segmento anteriore*, che va dalla cornea alla lente (diviso a sua volta in camera anteriore e posteriore dall'iride), riempito dall'umor acqueo e il *segmento posteriore*, formato dal corpo vitreo (Fig.9).

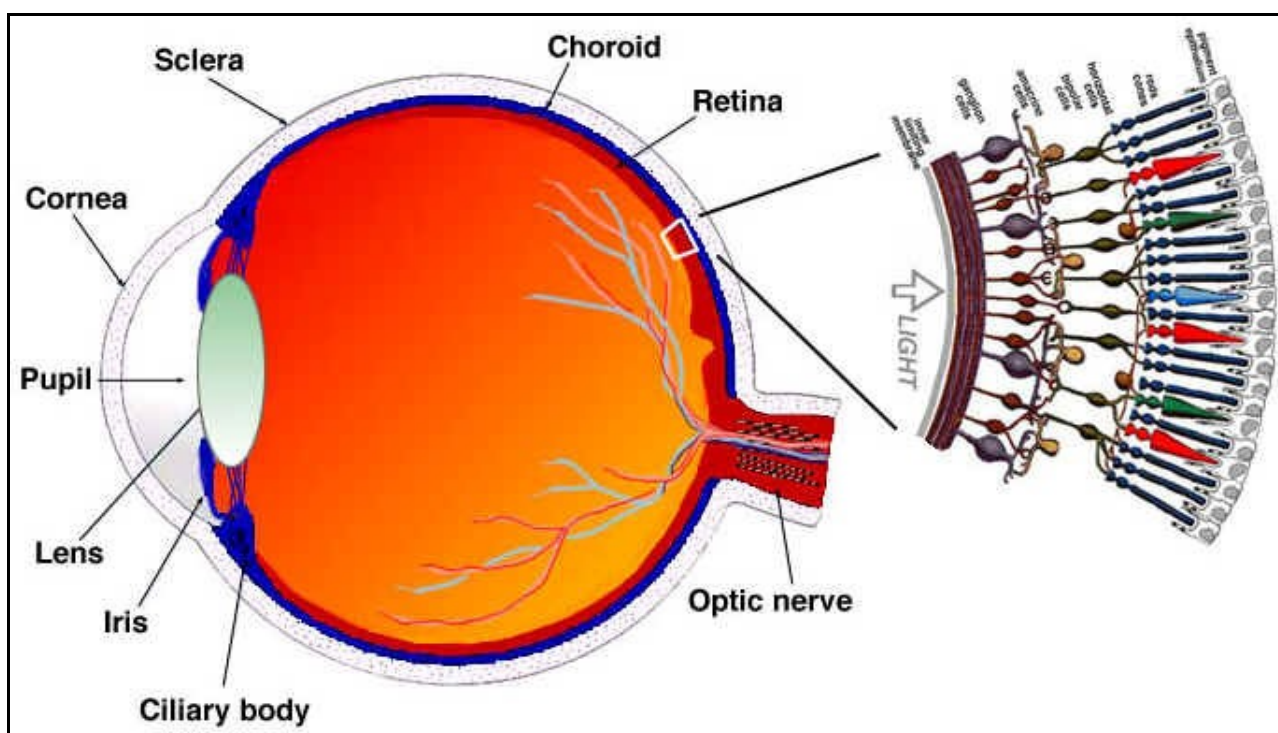


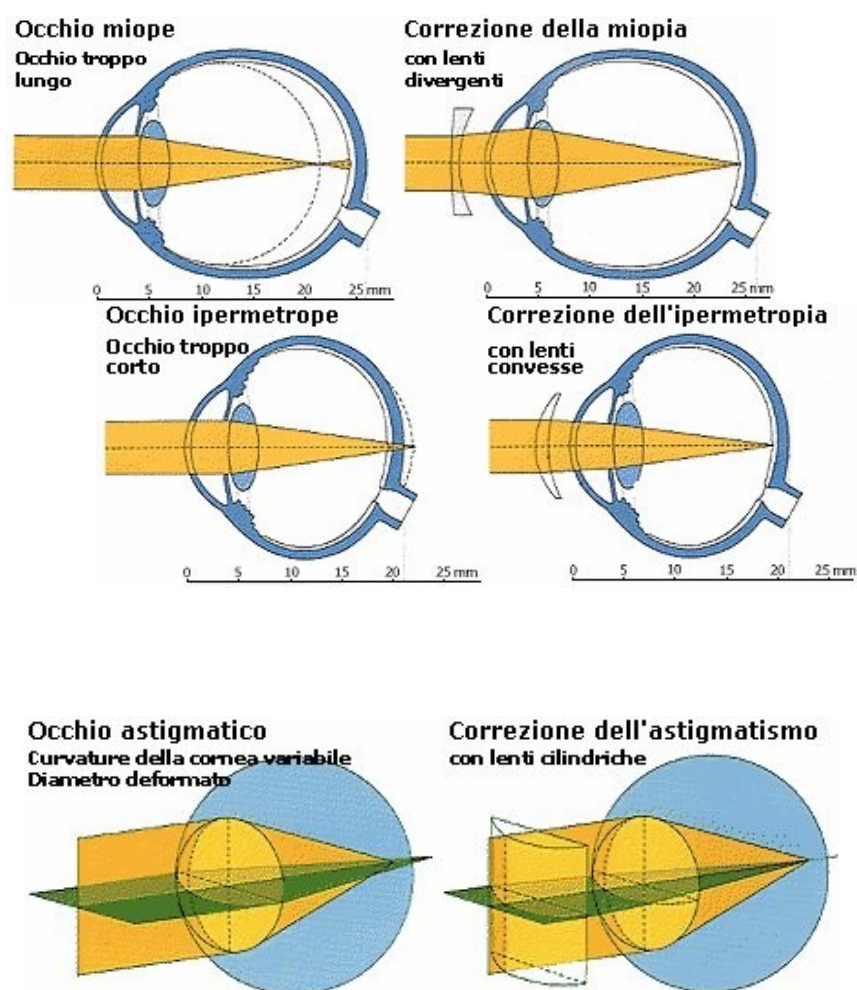
Fig. 9: Struttura anatomica dell'occhio umano (da [www.webvision.med.utah.edu/](http://www.webvision.med.utah.edu/)).

L'occhio è un organo che assolve a tre funzioni, per il corretto funzionamento della retina, la più importante struttura dell'occhio:

1. nutrimento (la retina deve ricevere una continua irrorazione sanguigna);
2. stabilità meccanica: il rivestimento esterno dell'occhio è inestensibile e all'interno, grazie alla secrezione di umor acqueo, si ha una pressione intraoculare di 10-20 mm Hg (valori superiori possono causare il glaucoma);
3. sistema diottrico: l'occhio umano è un sistema diottrico di grande potenza (circa 60 diottrie), rappresentato dalla cornea (40 diottrie) e dalla lente o cristallino (circa 22 diottrie, ma il valore diminuisce con l'età). L'immagine prodotta è reale, rimpicciolita ed invertita. L'occhio a riposo mette a fuoco oggetti distanti. Per la visione di oggetti vicini è necessaria l'accomodazione, operata dalla lente (la cornea ha un potere diottrico fisso). La lente è una struttura plastica, rivestita da una capsula elastica che, a riposo (visione remota) è tenuta in tensione da legamenti circolari (zonule ciliari). Per la visione da vicino la lente accomoda



grazie alla contrazione dei muscoli ciliari che consentono il rilassamento delle zonule ciliari, permettendo alla lente di acquisire una forma più convessa. In un occhio normale (emmetrope) l'immagine si forma sui fotorecettori della retina. L'occhio ipermetrope è troppo corto e l'immagine di un oggetto si forma al di là della retina (avviene l'accomodazione per oggetti lontani, ma per una buona visione da vicino occorrono lenti convergenti). D'altra parte, nell'occhio miope l'immagine si forma prima della retina, perchè l'occhio è troppo lungo o perchè la cornea è troppo convessa o la lente è troppo rifrangente. La visione da lontano è cattiva (corretta da lenti divergenti), ma quella da vicino è mantenuta. Infine, l'astigmatismo è causato da alterazioni della curvatura dei sistemi diottrici, per cui ci sono più fuochi (aberrazione sferica). Tale anomalia può essere corretta da opportune lenti cilindriche (Fig.10). Infine, la presbiopia è una perdita di elasticità del cristallino, dovuta all'età, che si manifesta con una difficoltà di accomodazione per gli oggetti vicini.



**Fig. 10:** anomalie di rifrazione e messa a fuoco nell'occhio e correzione con opportune lenti (da [www.ofal.it/difetti.htm](http://www.ofal.it/difetti.htm)).

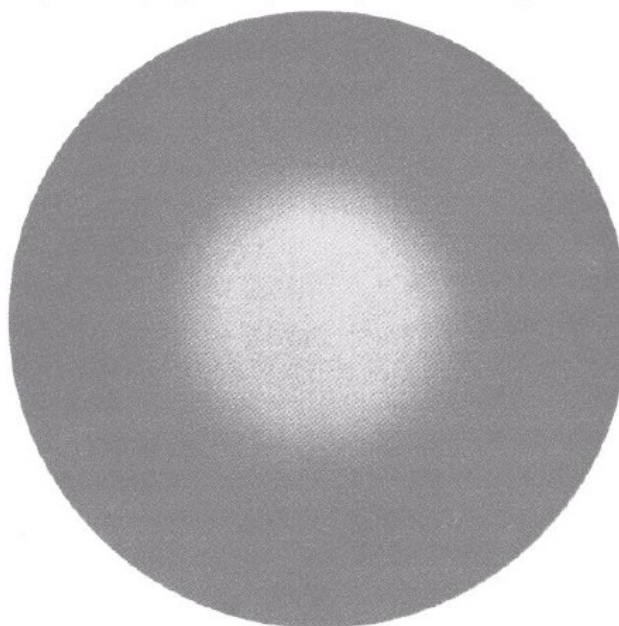
L'iride è un diaframma variabile che svolge diverse funzioni: si dilata (midriasi) aumentando la quantità di luce che entra nell'occhio (in condizioni di bassa luminosità). Quando si costringe (miosi) aumenta la profondità di campo e minimizza l'aberrazione ottica. Il diametro della pupilla va da 2 a 8 mm. Al di sotto di 2 mm c'è diffrazione della luce. Si riteneva che la pupilla fosse un regolatore per il

passaggio della luce (come un diaframma), ma in realtà il suo contributo è modesto: solo un fattore 16 contro  $10^6$  nel campo di intensità luminosa. Pertanto, il ruolo principale della pupilla è quello di correggere l'aberrazione sferica del cristallino (non ha difetti nella sua parte centrale).

### *Movimenti oculari*

Quando fissiamo un oggetto vicino, tre eventi avvengono simultaneamente: convergenza, accomodamento e costrizione della pupilla. Il significato adattativo di questo riflesso è ovvio: la convergenza previene la diplopia (visione doppia degli oggetti), l'accomodazione permette la messa a fuoco dell'immagine sulla retina, mentre la reazione pupillare elimina la luce diffusa, aumentando la profondità di campo e l'acuità visiva. L'accomodazione e la convergenza sono riflessi strettamente legati fra loro, mentre la reazione pupillare è più indipendente, nel senso che la convergenza / accomodazione è sempre seguita dalla miosi, mentre la sola risposta pupillare non è necessariamente seguita dal riflesso accomodazione / convergenza.

Oltre a ciò, l'occhio compie dei movimenti allo scopo di evitare l'adattamento della retina: un occhio tenuto fermo, dopo 15-20 secondi, comincia a non vedere. Scompaiono prima i bordi, i colori, il bianco-nero diventa grigio... (si può dimostrare bloccando la trasmissione neuromuscolare con un veleno, il curaro, ma anche tenendo lo sguardo fisso con un occhio e cercando di fermarlo premendo leggermente con un dito). Questo fenomeno può essere anche verificato osservando la Fig. 11, con un solo occhio, cercando di tenere lo sguardo il più possibile immobile al centro: dopo circa trenta secondi scomparirà la parte chiara del cerchio, che riapparirà non appena muoviamo lo sguardo.

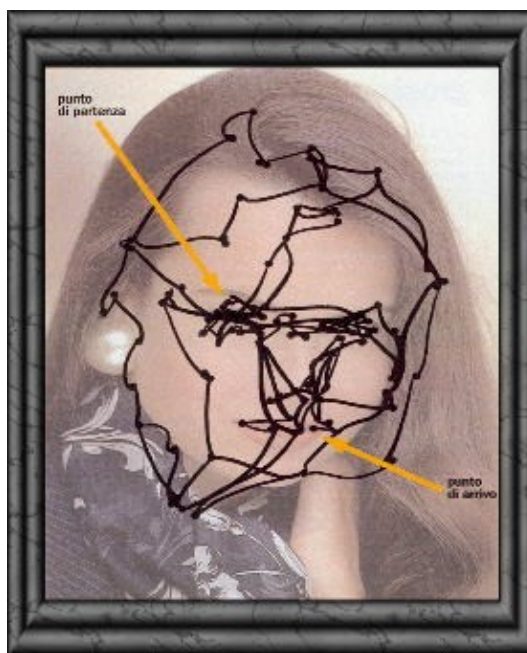


**Fig. 11:** Scomparsa della percezione di un'immagine stazionaria (v. testo)

I movimenti che l'occhio compie sono distinti in volontari, di inseguimento, lenti ed involontari. Tra i movimenti involontari bisogna ricordare i movimenti saccadici (l'occhio si sposta da una parte

all'altra, rapidamente, cambiando il punto di fissazione), il tremore (movimenti rapidissimi) e *drift* (lenti: dopo un po' lo sguardo si abbassa).

I movimenti saccadici hanno lo scopo di esplorare un'immagine, facendo cadere il punto di fissazione sulla parte centrale della retina (fovea), la nostra zona ad alta risoluzione. Osservando questi movimenti ci si accorge che l'esplorazione di una scena visiva ha un substrato comune nei diversi individui. Il nostro occhio è infatti finalizzato ad analizzare le derivate nello spazio, cioè i punti di rottura dell'immagine.



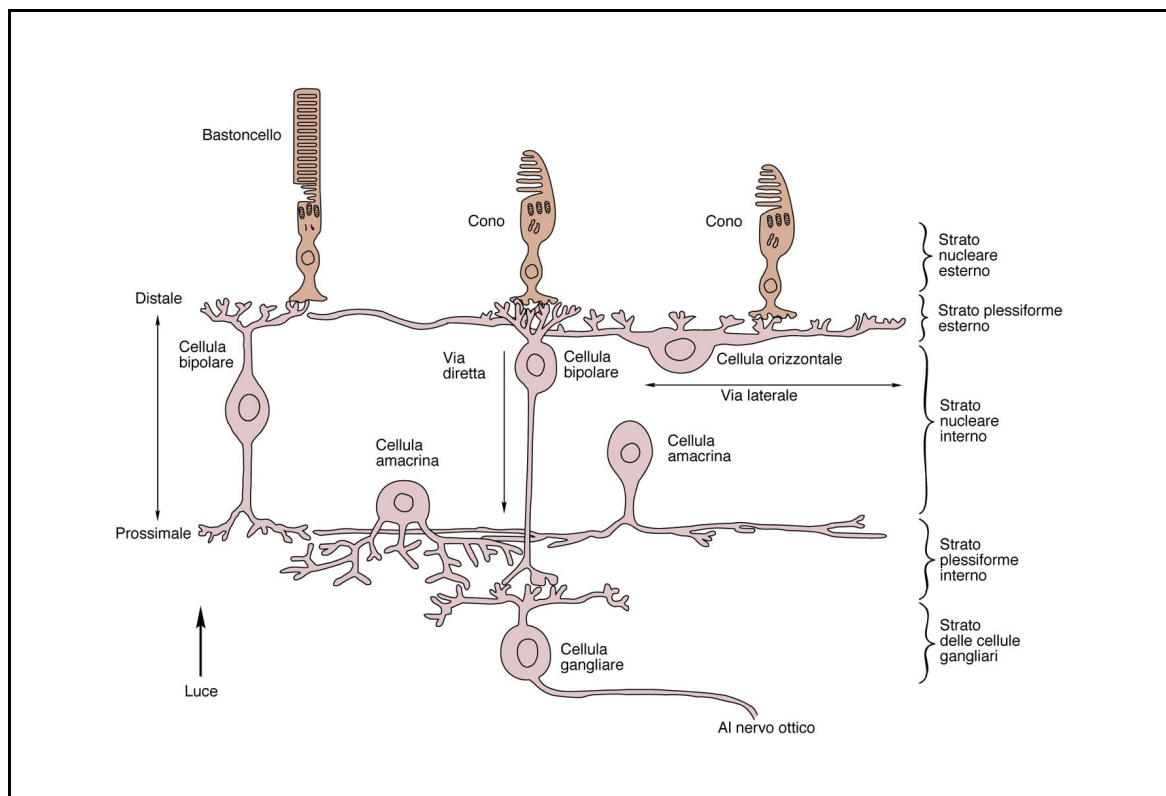
**Fig. 11:** L'occhio si sposta continuamente in un alternarsi di saccadi e pause di fissazione e segue percorsi precisi: osservando un volto, per esempio, lo sguardo si sofferma sugli occhi, sulla bocca e sul naso. Successivamente esplora i contorni del viso fermandosi pochissimo sulle guance e fronte. Un tracciato che quasi ridisegna il volto osservato e che ha il punto di partenza e di arrivo sui lineamenti più importanti (occhi o bocca) (da [www.illuweb.it/vista/th02.jpg](http://www.illuweb.it/vista/th02.jpg)).

## *La retina*

La retina è la sede in cui avviene la fototrasduzione e la prima codificazione del mondo visivo, in quanto trasforma le immagini ottiche in impulsi nervosi, che sono poi convogliati lungo il nervo ottico fino ai centri visivi superiori. E' qualcosa di più di una serie di cellule fotosensibili, infatti molti aspetti dello stimolo visivo vengono esaltati, mentre altri sono minimizzati, effettuando così una prima elaborazione.

Nella retina si trovano cellule nervose e gliali. Le cellule nervose possono essere divise in tre classi principali: fotorecettori (coni e bastoncelli), interneuroni (cellule orizzontali, bipolari e amacrine) e cellule gangliari. La glia è costituita dalle cellule della glia di Müller. Oggi, in realtà, si conoscono più di cinquanta sottotipi cellulari, con una molteplicità di compiti diversi.

Fotorecettori, bipolari e gangliari formano la via diretta della retina, mentre le orizzontali e le amacrine formano un circuito laterale che modula il segnale che passa nella via diretta (Fig. 12).



**Fig. 12:** struttura schematica della retina (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Le cellule della retina sono distribuite in una struttura laminare, in cui è possibile riconoscere fondamentalmente tre strati nucleari (che contengono i corpi cellulari delle cellule retiniche), separati da strati, denominati plessiformi, formati dalle arborizzazioni di tali cellule. La retina neurale è giustapposta all'epitelio pigmentato della retina, costituito da un solo piano di cellule pigmentate nere (per la presenza di granuli di melanina), le cui parti apicali si prolungano in numerose frange, che si interdigitano tra i segmenti esterni dei fotorecettori.

L'epitelio pigmentato riveste un ruolo importante nella visione, in quanto assorbe le radiazioni luminose spurie; ha anche un ruolo di nutrimento e metabolico nei confronti dei fotorecettori, assorbendo (per fagocitosi) i segmenti esterni dei fotorecettori stessi, assicurandone così il rinnovo continuo; interviene, infine, nel processo di fototrasduzione, riciclando i pigmenti visivi.

### ***Struttura della retina***

Analizziamo adesso più in dettaglio come la retina è organizzata. Da un punto di vista istologico, è possibile individuare diversi strati.

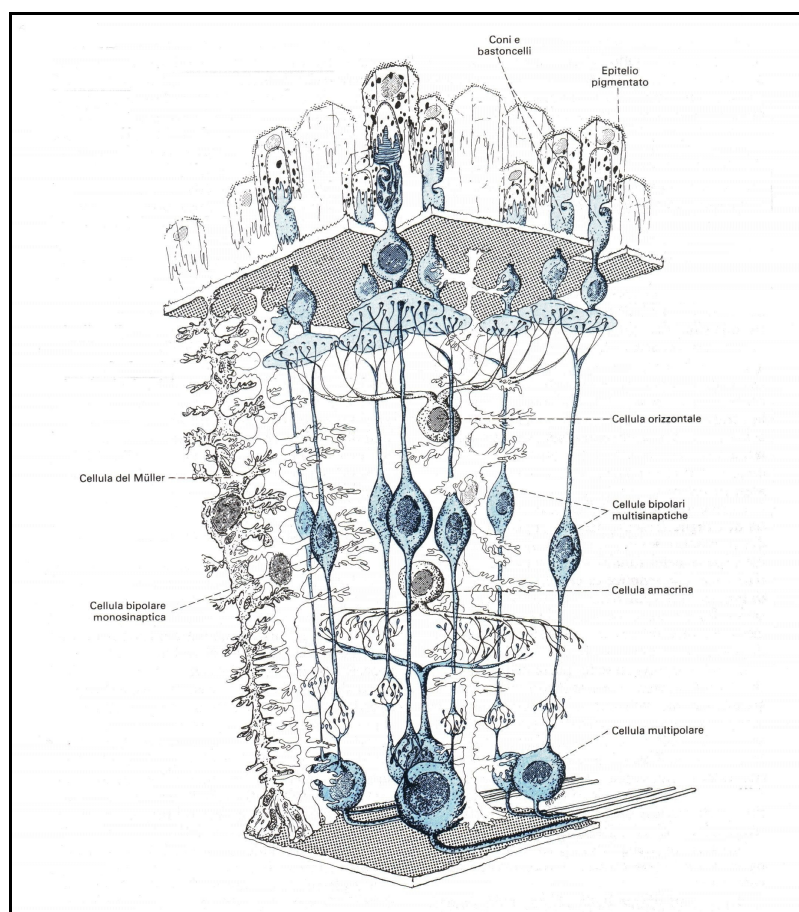
*Lo strato nucleare esterno* è costituito dai corpi cellulari dei fotorecettori. I coni hanno un segmento esterno di forma conica, ad apice appuntito, mentre i bastoncelli hanno un segmento esterno cilindrico. Il segmento esterno è collegato a quello interno tramite un peduncolo (ciglio) cui segue un corpo nucleare, collegato al piede sinaptico.

*Lo strato nucleare interno* è costituito dai corpi cellulari di diversi tipi di cellule nervose: orizzontali, bipolari ed amacrine. Le cellule orizzontali, occupanti i piani più superficiali di tale strato, sono cellule ovoidali, ad asse maggiore orizzontale. I loro prolungamenti si ramificano nel soprastante strato plessiforme, dove prendono contatto con i fotorecettori. Le cellule bipolari sono cellule

allungate che prendono contatto da una parte con i fotorecettori, mentre dalla parte opposta inviano l'assone negli strati sottostanti. Le cellule amacrine sono voluminosi neuroni associativi.

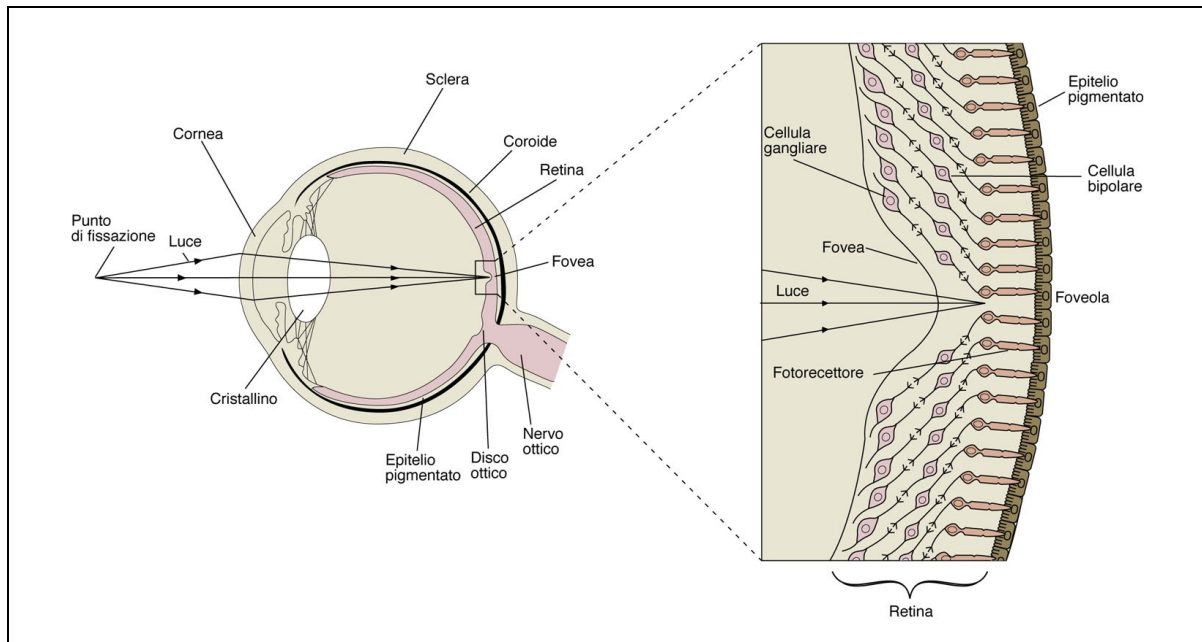
Lo strato delle cellule gangliari è formato dai corpi cellulari di tali cellule. Sono cellule ovoidali, multipolari: dal loro polo profondo danno origine ad un assone, che scende obliquamente e converge verso il disco ottico. Fuoriescono poi dalla sclera ed acquisiscono un rivestimento di mielina, formando così il nervo ottico.

La retina forma così una struttura tridimensionale altamente organizzata (Fig. 13) e tale architettura permette di svolgere, con un eccellente grado di efficienza, la funzione cui è preposta. Una peculiarità della retina è che riesce a condensare tale complessità in un piccolo spazio, attuando una miniaturizzazione spinta, principalmente per due ragioni: le cellule sono stipate per aumentare al massimo l'acuità visiva e lo spessore deve essere il minimo possibile, per consentire alla luce di attraversarlo e raggiungere i coni e i bastoncelli (che, nei Vertebrati, hanno un orientamento invertito rispetto alla direzione di provenienza della luce, come mostrato in Fig. 9). Per far questo, i neuroni retinici risultano più piccoli della maggior parte delle altre cellule nervose: se i loro corpi cellulari avessero le dimensioni medie degli altri neuroni, l'occhio umano avrebbe una grandezza decuplicata.



**Fig. 13:** ricostruzione tridimensionale della retina (modificato da Balboni et al., 1993)

Nella retina si trova una regione, denominata fovea (fossetta), in cui i corpi cellulari dei neuroni retinici si scansano lateralmente, permettendo ai fotorecettori sottostanti di ricevere la luce nel modo meno distorto possibile (Fig. 14). Questo avviene soprattutto nella regione centrale della fovea, la foveola. La fovea rappresenta il nostro sistema ad alta risoluzione: infatti, noi muoviamo costantemente gli occhi affinché l'immagine venga proiettata sulla fovea. La fovea occupa circa 300  $\mu\text{m}$  sulla retina e corrisponde a circa  $1^\circ$  di angolo visivo (noi riusciamo a vedere quasi  $180^\circ$ ).



**Fig. 14:** rappresentazione della fovea nella retina (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

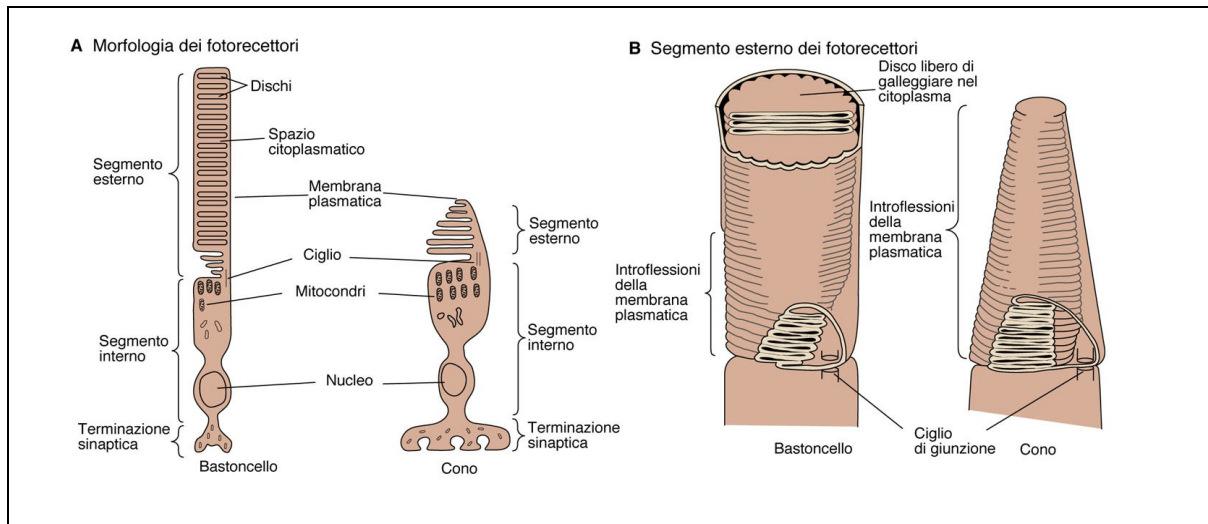
### ***Approfondimento: Biochimica della fototrasduzione***

La fototrasduzione è la trasduzione di un segnale luminoso in un segnale biologico. Il sistema visivo è in grado di rispondere ad un'ampia varietà di livelli di energia, da  $10^{-5}$  a  $10^6$  lux (lumen/m<sup>2</sup>), ammettendo un intervallo di  $10^{11}$  di variazione nell'energia di ingresso.

Per gestire un così grande intervallo di luminosità esistono due pellicole che rispondono alla luce in modo differenziale, cioè due tipi di fotorecettori: coni e bastoncelli. I coni sono deputati alla visione diurna, cromatica, mentre i bastoncelli alla visione crepuscolare e notturna, non distinguendo i colori. Sono formati da un segmento esterno, ricco di invaginazioni di membrana, contenenti fotopigmento (nei bastoncelli ci sono dischi immersi nel citosol, impilati), collegato tramite un ciglio ad un segmento interno, un corpo cellulare, cui segue un piede sinaptico. I segmenti esterni sono rivolti verso l'epitelio pigmentato della retina (Fig. 15).

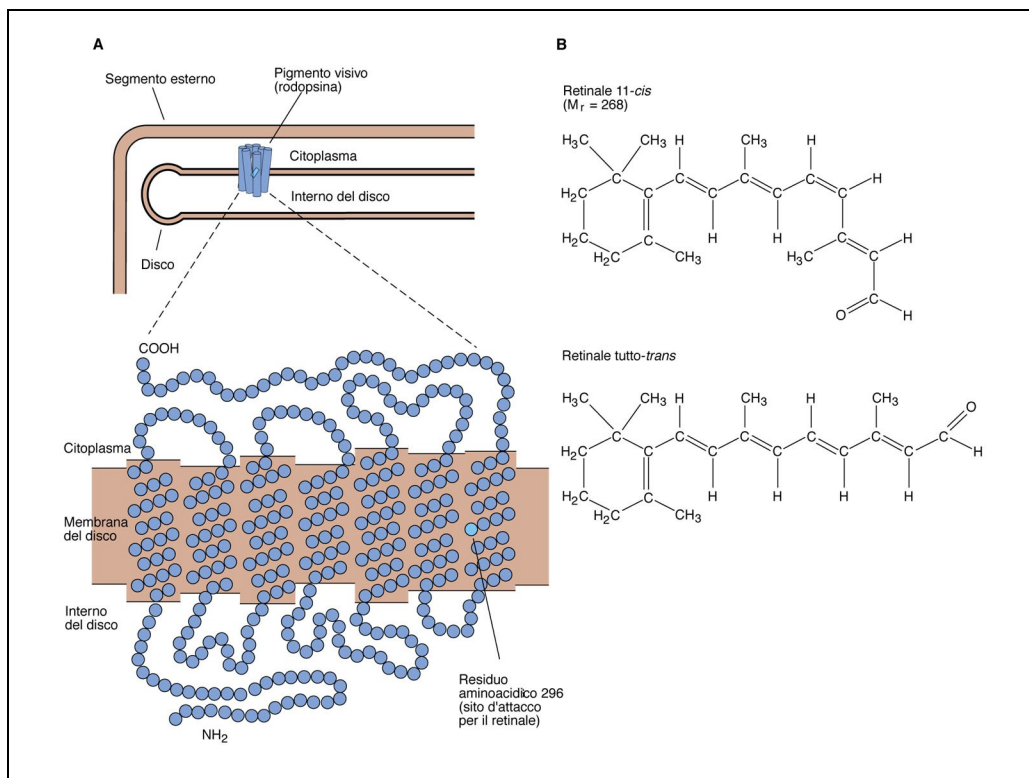
Come un fotone, percepito da un fotorecettore, sia catturato e convertito in un segnale elettrico e trasmesso poi al cervello è descritto minuziosamente dalla biochimica.

La biochimica della visione è più facilmente studiabile nei bastoncelli, con un solo tipo di pigmento e più numerosi dei coni (che presentano invece tre pigmenti diversi, sensibili a tre lunghezze d'onda  $\lambda$  della luce diverse).



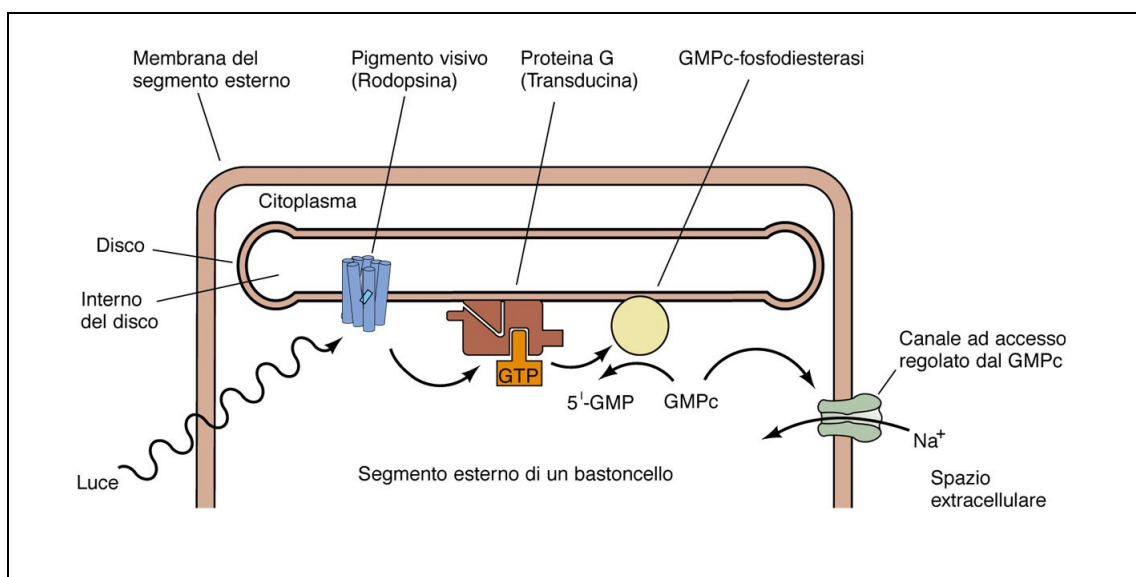
**Fig. 15:** morfologia dei fotorecettori (A) e struttura del segmento esterno (B) (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Il pigmento dei bastoncelli è la rodopsina, composta da una proteina, l'opsina, cui è legato un gruppo prostetico, l'11-cis-retinale, l'aldeide della vitamina A (Fig. 16).



**Fig. 16:** Struttura e localizzazione della rodopsina (A) e struttura del retinale (B) (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Lo stimolo luminoso è catturato dalla rodopsina (è sufficiente un singolo fotone) che funziona come un'antenna. Un elettrone del retinale si eccita, con transizione di orbitale  $\pi^* \leftarrow \pi$ , rendendo possibile la rotazione intorno al legame  $C_{11}=C_{12}$ , formando l'isomero tutto-trans-retinale (Fig. 16) che non si adatta più alla tasca nell'opsina in cui si trovava; l'opsina va incontro ad una serie di modificazioni conformazionali, fino allo stadio di metarodopsina II, con emivita di un minuto, durante il quale interagisce con una molecola detta transducina, dopodichè si rompe il legame con il retinale. La transducina viene attivata, interagendo così con un enzima, la cGMP-fosfodiesterasi, che converte cGMP (guanosina monofosfato ciclico, una piccola molecola messaggero nella cellula) in 5'-GMP (guanosina monofostato) (Fig. 17). Tale evento rappresenta il primo messaggio intracellulare della fototrasduzione. Il cGMP tiene infatti aperti alcuni canali ionici di membrana al buio, nel segmento esterno, mantenendo il fotorecettore depolarizzato a  $-30\text{mV}$ , che rappresenta il potenziale di membrana a riposo del fotorecettore (cioè la differenza di potenziale che esiste ai capi della membrana cellulare del fotorecettore). La rodopsina è un pigmento molto ben congegnato, infatti ha un'efficienza quantica ( $n^\circ$  fotoni emessi/ $n^\circ$  fotoni assorbiti) del 60% ed ha un basso rumore di fondo (ha una bassa probabilità di attivazione spontanea, di circa  $10^{-12} \text{ s}^{-1}$ ). Tuttavia, considerando che un bastoncello ha  $10^8$  molecole di rodopsina, la probabilità è di circa un'attivazione spontanea ogni 5 minuti per bastoncello (occorre considerare inoltre che abbiamo circa 120 milioni di bastoncelli, nella nostra retina). Normalmente, però, non vediamo con un singolo bastoncello. Solo quando ci adattiamo al buio, dopo almeno 20 minuti, vediamo dei piccoli lampi di luce (fosfeni), perchè abbiamo raggiunto la massima sensibilità e vediamo le scariche spontanee.

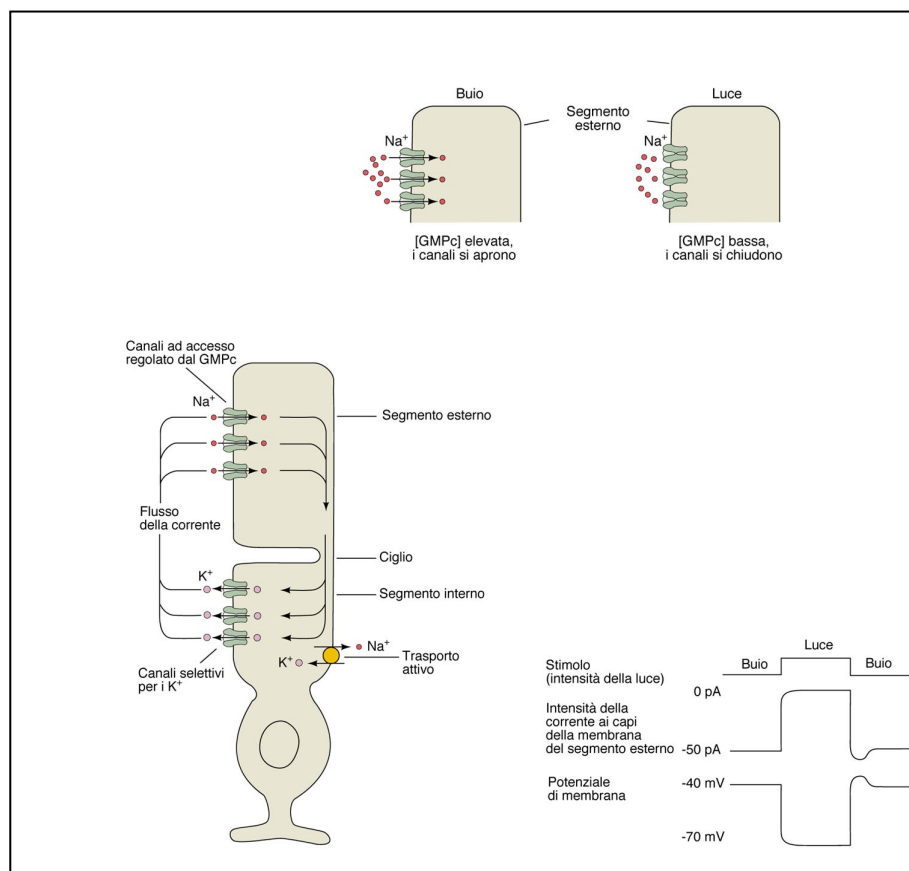


**Fig. 17:** Schema dei processi biochimici nella fototrasduzione nel bastoncello (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

La diminuzione della concentrazione del cGMP causa la chiusura dei canali e l'iperpolarizzazione del fotorecettore fino a  $-70 \text{ mV}$  (Fig. 18). Si interrompe così il rilascio di neurotrasmettitore (glutammato) da parte dei fotorecettori.

Quindi, riassumendo, la luce che colpisce il fotorecettore induce degli eventi biochimici che bloccano il rilascio di neurotrasmettitore dal fotorecettore stesso, che viene altrimenti rilasciato al buio in modo continuo. È interessante osservare che questo meccanismo è inverso a quanto avviene normalmente nei neuroni, che si trovano ad un potenziale di riposo di  $-70 \text{ mV}$  e che si depolarizzano in risposta ad uno stimolo.





**Fig. 18:** I canali ionici, in risposta alla luce, cambiano il potenziale di membrana dei fotorecettori (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

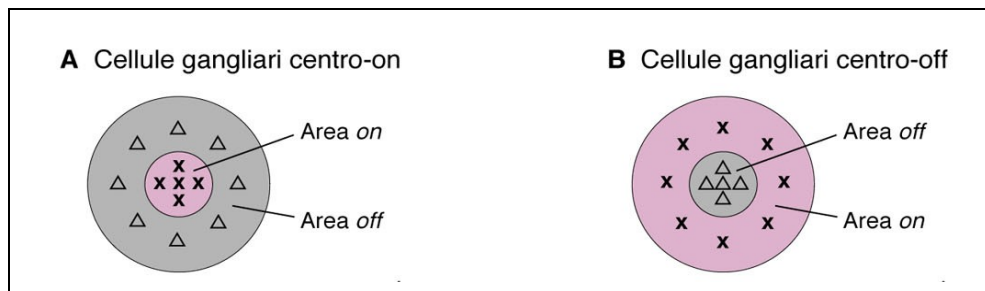
*Adattamento alla luce:* i bastoncelli si adattano alla luce grazie al calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Come abbiamo visto, alla luce si chiudono i canali ionici (anche per il  $\text{Ca}^{2+}$ ) e la concentrazione di  $\text{Ca}^{2+}$  all'interno dei fotorecettori diminuisce. In questo modo si attiva un enzima chiave, la guanilato ciclasi, che sintetizza cGMP ed alcuni canali si aprono, diminuendo l'iperpolarizzazione e permettendo così l'adattamento del fotorecettore alla luce. L'adattamento alla luce si ha in una decina di secondi. È interessante osservare che occorrono 500 ms (cioè 0.5 s) perché il bastoncello possa ripristinare la sua capacità di risposta, mentre un cono impiega 100 ms: questo fenomeno è alla base della persistenza dell'immagine sulla retina: non siamo cioè in grado di discriminare immagini che oscillano con frequenze superiori a 40 Hz (considerando 100 ms: 10 Hz, ma riusciamo a vedere durante la fase di recupero).

### *Le altre tappe nella retina*

Dopo che il fotone è stato catturato e la sua presenza rivelata dal fotorecettore tramite il blocco del rilascio del neurotrasmettitore (glutammato), tale informazione è analizzata dagli altri neuroni retinici)

La codificazione dell'informazione visiva nella retina ha cominciato ad essere compresa nel 1952, con una serie di esperimenti sulle cellule gangliari. È stata registrata l'attività elettrica delle singole

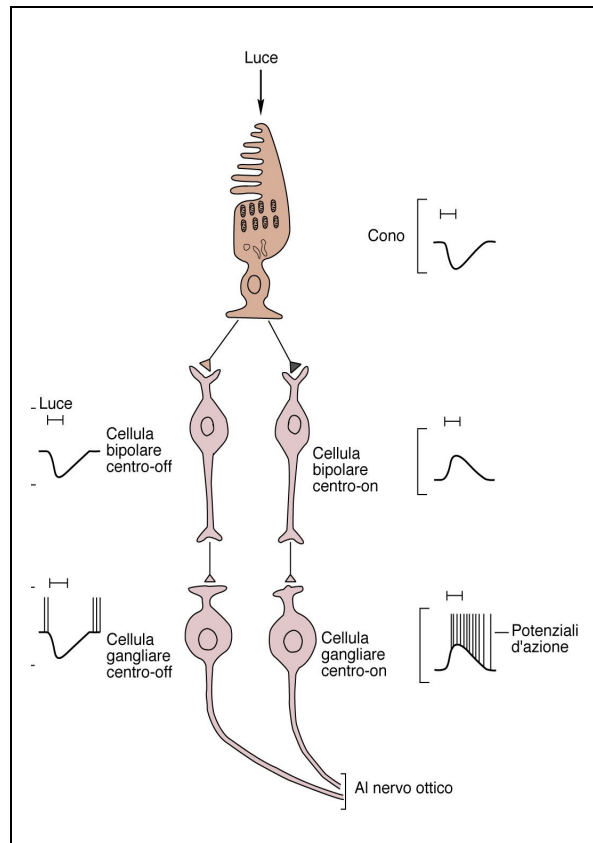
cellule, notando che queste originavano una scarica continua di potenziali d'azione, la cui frequenza era modificata dalla luce. Ogni cellula gangliare risponde ad una precisa area del campo visivo, che è il suo campo recettivo, circolare, con antagonismo centro-periferia e concentrico (Fig. 19). Furono individuati due tipi di gangliari: quelle che vengono stimulate quando si illumina il centro del loro campo recettivo (centro-on) e quelle che sono invece inibite quando si illumina il centro (centro-off). Inoltre, il centro del campo recettivo agisce in opposizione alla periferia, cioè le gangliari centro-on vengono stimulate quando si illumina il centro e inibite se si illumina la periferia (viceversa per le gangliari centro-off).



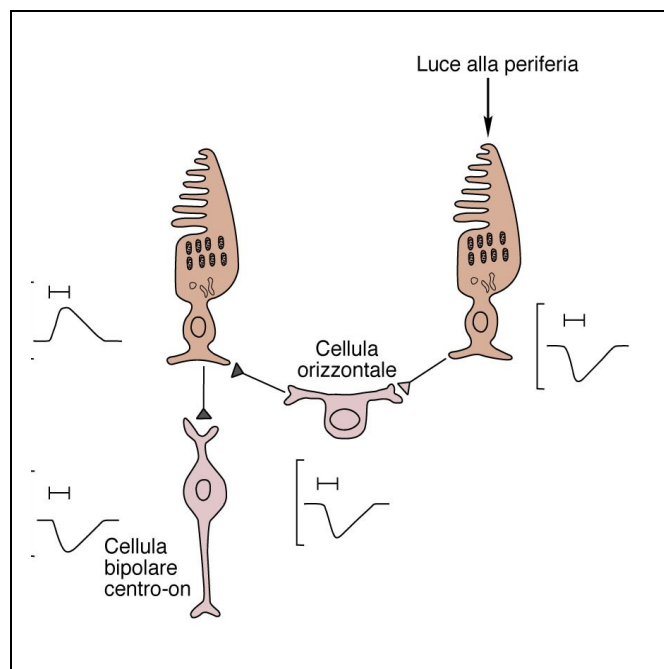
**Fig. 19:** Rappresentazione del campo recettivo di una cellula gangliare centro-on (A) e centro-off (B) (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

La spiegazione dell'antagonismo centro-periferia si è avuta quando si è capito che le cellule gangliari ereditano tale comportamento dalle cellule bipolari dello stesso tipo. Inoltre, è stato dimostrato che le proprietà antagonistiche centro-periferia delle cellule bipolari sono dovute all'azione delle cellule orizzontali (che collegano gruppi di fotorecettori tra loro): la stimolazione di un fotorecettore della periferia inibisce, grazie all'azione di queste cellule, quello del centro del campo recettivo (Figg. 20 e 21).

Le cellule amacrine, invece, regolano il comportamento delle cellule gangliari che danno una risposta transitoria alla luce, come quelle a selettività direzionale.

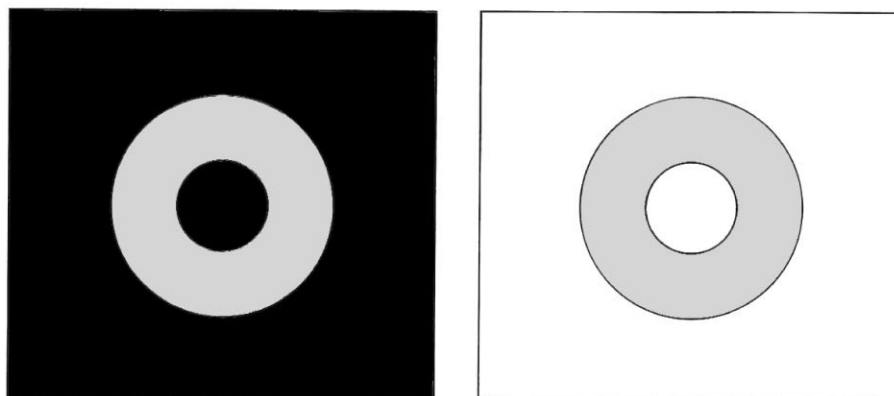


**Fig. 20:** Segnale di un cono nel centro del campo recettivo. Quando un cono è iperpolarizzato dalla luce, la bipolare centro-on e centro-off hanno una risposta opposta, e tale risposta è comunicata alle gangliari (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).



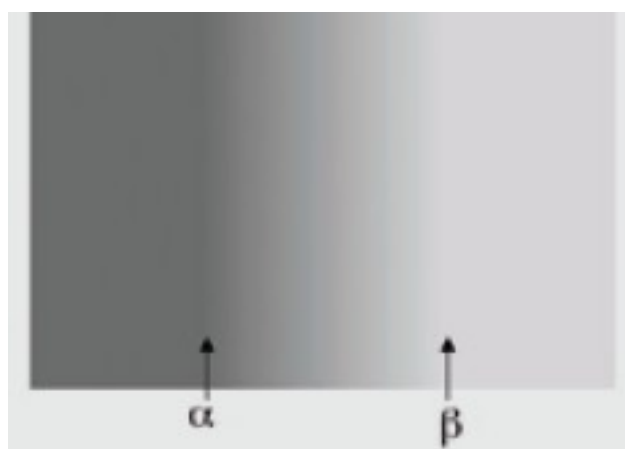
**Fig. 21:** Segnale di un cono nella periferia del campo recettivo. Quando un cono della periferia è iperpolarizzato dalla luce, la cellula orizzontale inibisce il cono nel centro del campo recettivo, connesso con la bipolare (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

La presenza dell'antagonismo centro-periferia nella retina è un meccanismo generale per aumentare il contrasto in un'immagine visiva. Il nostro occhio, infatti, è disegnato non per misurare le intensità assolute di luminosità, ma i valori relativi degli stimoli provenienti da diverse zone del campo visivo, cioè i contrasti (le derivate della luce e non i valori assoluti dell'intensità). Per questo motivo, quanto chiaro-scuro vediamo in una regione del campo visivo, non dipende solo dall'intensità dello stimolo fisico, ma anche dal contesto. Per questo motivo, due aree fisicamente uguali possono apparire l'una più chiara dell'altra se circondate rispettivamente da uno sfondo più scuro o più chiaro (Fig. 22).



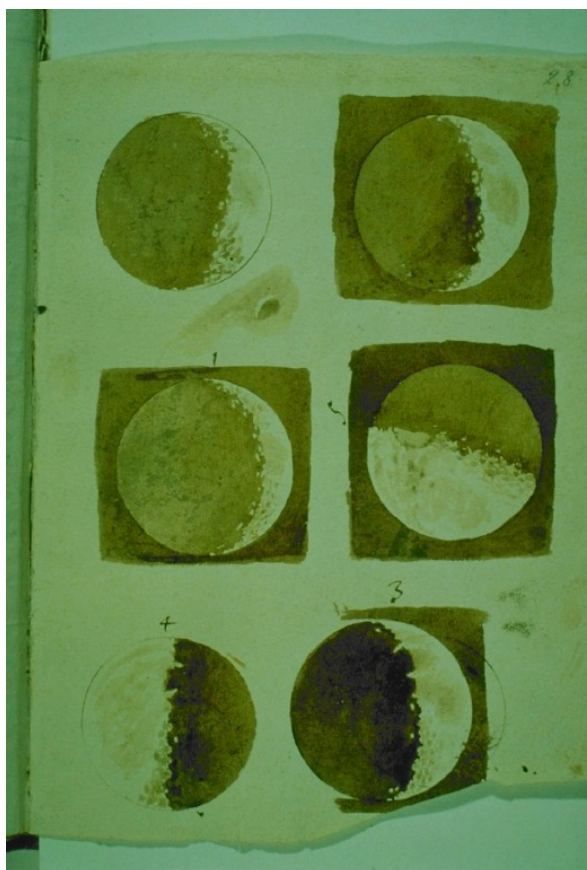
**Fig. 22:** Contrasto simultaneo. Le due corone grigie sono fisicamente uguali, tuttavia quella circondata da uno sfondo più scuro (sinistra) appare più chiara di quella circondata da uno sfondo più chiaro (destra).

Gli effetti percettivi di contrasto dipendono anche da quanto è netto il contorno tra un'area chiara ed una scura. Contorni sfumati possono rendere meno vistoso il contrasto. Quasi a compensare la mancanza di nettezza di un contorno si verifica un altro fenomeno soggettivo, le cosiddette bande di Mach (Fig. 23), cioè righe chiare e scure che si percepiscono lungo i bordi di una penombra. Tale fenomeno rende più appariscente la separazione tra una regione chiara ed una scura, creando un contorno laddove fisicamente non esiste. Questo fenomeno consiste in un'esaltazione del contrasto ai bordi, che cambia la luminanza percepita (brillanza), dovuto proprio alle caratteristiche delle cellule retiniche (antagonismo centro-periferia).



**Fig. 23:** Bande di Mach. La variazione di luminanza è uniforme. Le linee chiara e scura ( $\alpha$  e  $\beta$ ) indicate dalle frecce non sono fisicamente presenti, ma sono un fenomeno puramente soggettivo.

*La forma creata dalle ombre.* Mentre l'accostamento di aree chiare e scure serve soprattutto ad esaltare le differenze di luminosità, le ombreggiature, con il passaggio sfumato di luminosità, possono creare il miracolo di far nascere una forma solida, trucco ben noto nella pittura. Grazie a questo cognizione, Galileo Galilei seppe dare la corretta interpretazione delle ombre nelle immagini della Luna viste per la prima volta al telescopio, di cui riprodusse stupendi disegni (Fig. 24). Come descritto nel "Sidereus Nuncius", egli scorse delle ombre sulla superficie lunare che spiegò come monti e crateri (*altissima montium iuga e cavitates*). Galileo distinse correttamente tra irregolarità concave e convesse della superficie della Luna a seconda delle ombreggiature che presentavano e dalla posizione delle zone più chiare e più scure rispetto alla direzione di provenienza della luce del Sole.

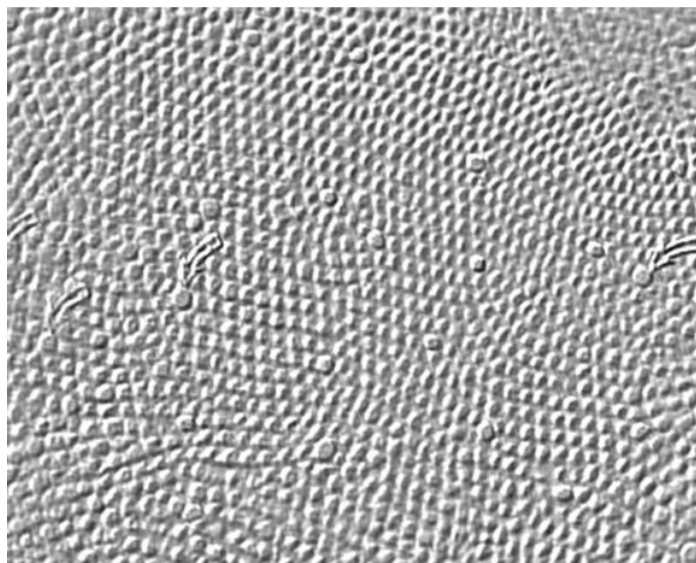


**Fig 24:** Con le sue accuratissime osservazioni della Luna, Galileo smantella una delle assolute certezze dell'epoca, cioè che il nostro satellite fosse una sfera perfetta e uniforme. L'esagerazione nella dimensione dei crateri da lui disegnati aveva un preciso scopo didattico, per far meglio comprendere i giochi di luci e di ombre causati dalla illuminazione del Sole sui rilievi e le depressioni della superficie lunare. "E sulla Terra, prima che si levi il Sole, mentre ancora l'ombra occupa le pianure, le cime dei monti più alti non sono forse illuminate dai raggi solari?" (*Biblioteca Nazionale di Firenze*).

### *La fovea dell'uomo*

La fovea rappresenta la zona ad alta risoluzione della nostra retina, in cui si trovano soltanto coni. In questa regione i fotorecettori sono disposti in modo ordinato come le cellette d'ape (mosaico esagonale). Tra una fila di fotorecettori e la successiva c'è una distanza di  $2,4 \mu\text{m}$  ed in base a questa distanza si può parlare di campionamento dell'immagine, importante per determinare la risoluzione spaziale del nostro sistema visivo. I fotorecettori formano un reticolo (Fig. 25), con una data

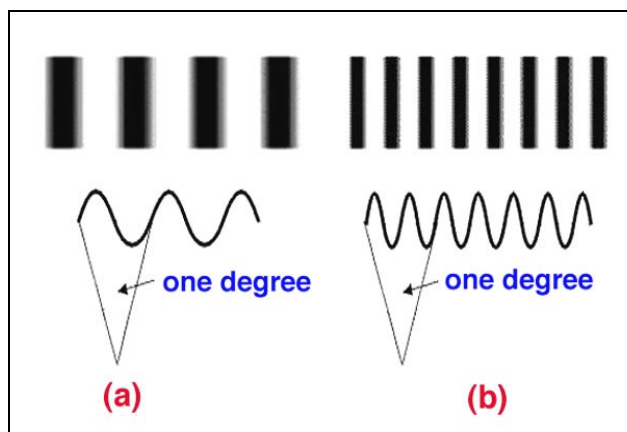
frequenza spaziale (frequenza di campionamento), che determina la frequenza campionabile dalla nostra retina. Al di sopra della frequenza del reticolo si formano aberrazioni.



**Fig 25:** Sezione trasversale della fovea in cui i coni formano un mosaico regolare (le frecce indicano coni blu) (da [www.webvision.med.utah.edu/](http://www.webvision.med.utah.edu/)).

In particolare, per il Teorema di Nyquist, per campionare correttamente un insieme di dati la cui frequenza spaziale massima è  $f/2$ , occorre una frequenza di campionamento doppia ( $f$ ). Da opportuni calcoli, si trova che il periodo del mosaico formato dai fotorecettori nella fovea è  $T=0.5$  secondi d'arco (frequenza= 120 cicli/grado), da cui segue che l'acuità visiva dell'uomo è 60 cicli/grado ( $2T$ ), che corrispondono ad 1 primo. La frequenza spaziale si definisce come il numero di cicli per grado di angolo visivo al livello dell'occhio dell'osservatore. Classicamente si può misurare l'acuità visiva angolare usando dei reticoli formati da barre chiare e scure (reticoli di contrasto) (Fig. 26). Questa misura indica in pratica la distanza minima per cui due oggetti sono percepiti come distinti. Due punti, per esempio due stelle che formano un sistema binario, per essere distinti devono distare almeno  $1'$ .

Il minimo visibile rappresenta invece le dimensioni minime di un oggetto che possa essere ancora percepito. Per un punto (o linea) nero su sfondo chiaro il minimo è dell'ordine di  $14''$  d'arco (o  $1''$ ).

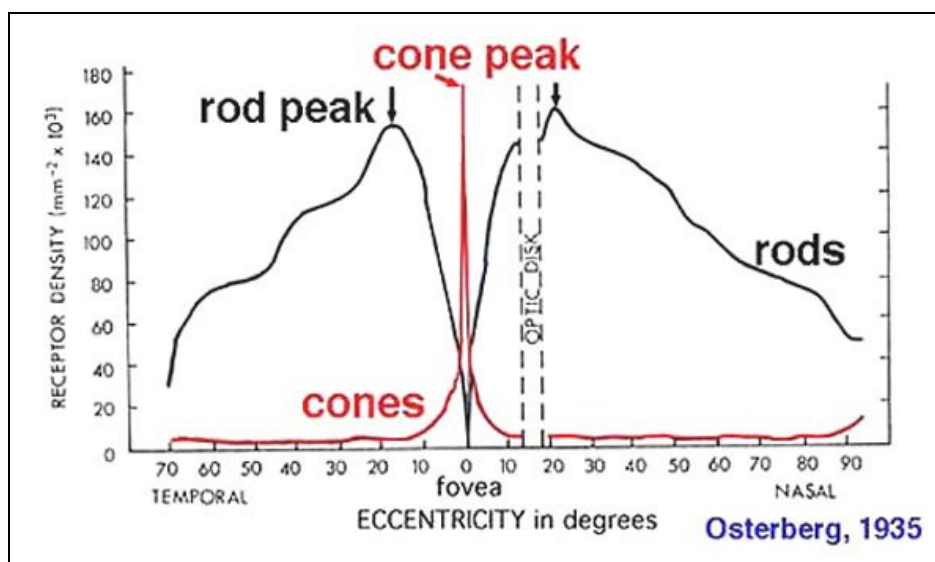


**Fig 26:** La frequenza spaziale è una misura del numero di cicli sottesi da un grado di angolo visivo. Il reticolo in (a) ha una frequenza di 1 ciclo/grado, mentre il reticolo in (b) di 2 cicli/grado (da [www.webvision.med.utah.edu/](http://www.webvision.med.utah.edu/)).

Nella fovea si trovano solo coni per il rosso e per il verde (v. paragrafo “Il colore”), mentre quelli per il blu, che rappresentano meno del 10% dei coni nella retina, sono rarissimi nella fovea (3%). Ciò compensa il problema dell’aberrazione cromatica prodotta dal cristallino. Infatti, noi siamo miopi per il blu (1,5 diottrie) e ipermetropi per il rosso e l’assenza di coni blu nella fovea elimina il problema della distorsione (*aliasing*) perchè con sfocatura non la notiamo.

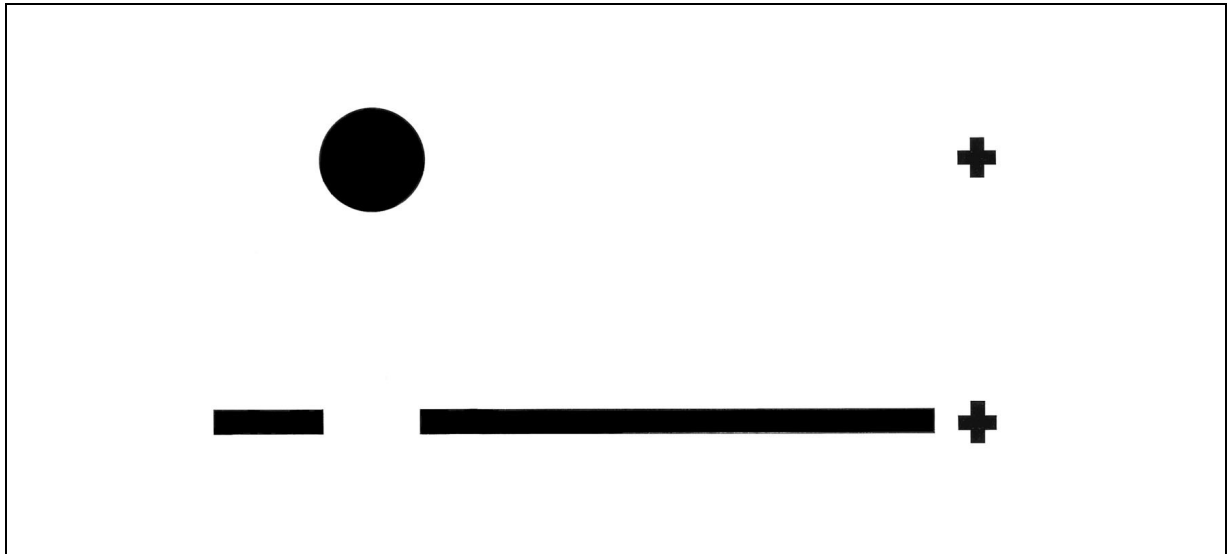
I bastoncelli, invece, sono presenti nella periferia della retina, ma sono assenti dalla fovea per non interrompere il mosaico formato dai coni. La distribuzione dei fotorecettori nella retina appare come in Fig. 27.

In virtù di questa disposizione, si possono spiegare alcune proprietà della nostra visione. Mediante la nostra fovea, in un ambiente ben illuminato, siamo in grado di discernere i dettagli fini. Tuttavia, la sensibilità di questo sistema è scarsa con luce modesta. In questa situazione, interviene il sistema dei bastoncelli, localizzati nella regione più periferica della retina: l’analisi dei dettagli è bassa, ma la sensibilità a bassi livelli di luce è grande. Questo è il motivo per cui, durante un’osservazione a occhio nudo della volta celeste non siamo in grado di distinguere oggetti celesti poco luminosi, come nebulose o ammassi stellari, se li fissiamo attentamente. Tuttavia, facendo cadere la loro immagine sulla parte più periferica della retina, siamo in grado di vederli più distintamente (grazie sia ai bastoncelli, ma anche ai coni presenti nella regioni extrafoveale).



**Fig 27:** Distribuzione dei fotorecettori nella retina. I coni (*cones*) hanno la massima densità nella fovea, per poi diminuire verso la periferia, al contrario dei bastoncelli (*rods*) che sono presenti nelle regioni extrafoveali. In corrispondenza del disco ottico (*optic disk*) non si trovano fotorecettori.

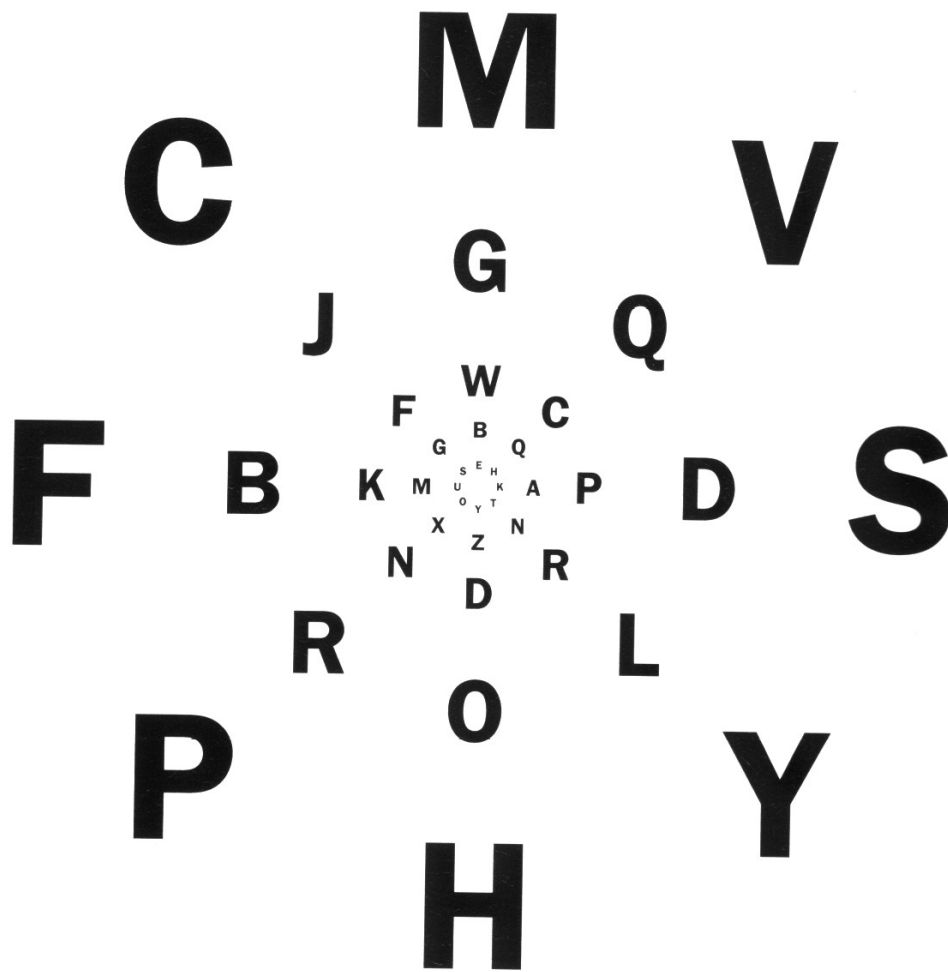
Come mostrato in Fig. 27, c’è una regione della retina in cui non si trovano fotorecettori: il disco ottico. Questa regione rappresenta il punto in cui i prolungamenti (assoni) delle cellule gangliari escono dalla retina (nella porzione nasale), formando il nervo ottico, che poi raggiunge i centri visivi cerebrali. In realtà, per quanto questa regione sia cieca, noi non notiamo, nel nostro campo visivo, uno scotoma (macchia cieca), grazie al fatto che guardiamo con due occhi. Infatti, le due macchie cieche non sono corrispondenti nelle retine dei due occhi. D’altra parte, guardando con un solo occhio, subentra il fenomeno del *filling-in*: riempiamo tale regione del campo visivo con le informazioni circostanti, grazie ai micromovimenti compiuti costantemente dall’occhio, come già descritto precedentemente. E’ possibile evidenziare la presenza della macchia cieca osservando la Fig. 28. La macchia cieca dimostra cosa le persone cieche percepiscono: non l’oscurità, ma il nulla.



**Fig 27:** E' possibile evidenziare la macchia cieca dell'occhio sinistro chiudendo il destro e fissando attentamente con l'occhio sinistro la croce superiore. Mantenendosi ad una distanza opportuna (circa 40 cm dallo schermo), avvicinandosi o allontanandosi lentamente, il cerchio a sinistra nero scomparirà. In questa posizione il cerchio nero occuperà il disco ottico. Fissando adesso la croce inferiore, l'interruzione nella linea nera cadrà nel disco ottico e la linea apparirà continua (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

*Rapporto di magnificazione:* la fovea rappresenta la nostra "lente di ingrandimento" nel nostro sistema visivo (Fig. 28). E' interessante osservare che per questo motivo, circa i 2/3 della corteccia visiva sono dedicati all'elaborazione dell'informazione che proviene dalla fovea, rispetto all'intera retina. Il rapporto di magnificazione sta proprio ad indicare lo spazio di corteccia visiva dedicato all'elaborazione di 1° di angolo visivo. Per la fovea, tale spazio risulta ingigantito rispetto alle regioni periferiche della retina.





**Fig 28:** Le lettere alfabetiche rappresentate hanno dimensioni corrispondenti alle variazioni di acuità visiva dalla fovea verso la periferia della retina. Fissando il centro della figura in modo che le lettere più piccole risultino appena leggibili, altrettanto risulteranno (non muovendo lo sguardo dal centro dell'immagine) le lettere via via più grandi e periferiche (da *Arte e Cervello* di L. Maffei e A. Fiorentini).

### ***La visione dei colori***

Il colore è uno degli aspetti più attraenti dell'ambiente che ci circonda e riveste per noi un ruolo fortemente emotivo. Tuttavia, il colore di una luce di un corpo non è una proprietà intrinseca di quella luce o di quel corpo, ma un aspetto che il nostro sistema visivo attribuisce loro. A tal proposito, Galileo affermava nel *Saggiatore* che i colori, come i sapori e gli odori “*tengano solamente lor residenza nel corpo sensitivo, sì che rimosso l'animale, siane levate ed annichilite tutte queste qualità*”.

Newton intuì che la luce bianca è una radiazione complessa. Egli, tramite un prisma, dimostrò infatti che facendo passare un raggio solare attraverso un prisma, la luce si disperde nelle sue componenti, dando luogo ad uno spettro continuo (Fig. 29).



**Fig. 29:** Newton compie l'esperimento di dispersione della luce (da [www.wilsonsalmanac.com](http://www.wilsonsalmanac.com)).

Il colore è il risultato di processi che avvengono nel nostro occhio e nel nostro cervello, è una qualità delle nostre sensazioni, anche se dipende dalle proprietà fisiche della sorgente che illumina e dei corpi che vengono illuminati. Ciò è confermato dal fatto che, per vedere i colori, occorre un livello di illuminazione abbastanza alto. In un ambiente in penombra i colori risultano attenuati o del tutto assenti. La nostra capacità di vedere i colori è affidata ai coni.

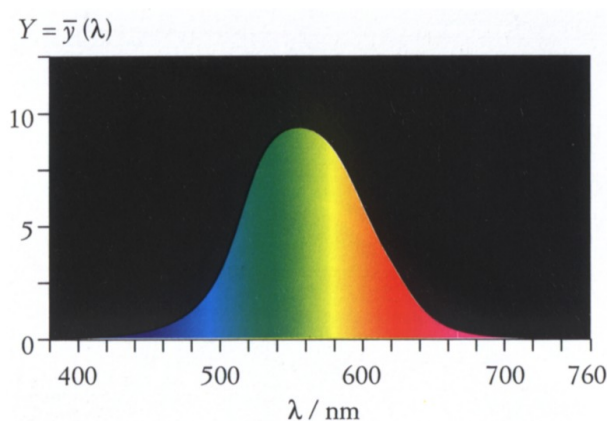
Esistono tre regni della luce, in cui utilizziamo differientemente i due sistemi, rappresentati dai coni e dai bastoncelli:

*fotopico*: visione diurna, mediata dai soli coni (i bastoncelli sono saturati);

*mesopico*: luce crepuscolare e chiaror di luna, in cui partecipano sia i coni che i bastoncelli;

*scotopico*: visione notturna, con luce debolissima, mediata dai soli bastoncelli.

Il nostro occhio è sensibile ad una gamma di lunghezze d'onda della luce, che va dai 400 nm ai 700 nm, tuttavia la sensibilità alle diverse lunghezze d'onda è diversa; in particolare, la massima sensibilità si ritrova a 550 nm (Fig. 30), che corrisponde al verde-giallo.



**Fig. 30:** Sensibilità del nostro occhio lungo lo spettro del visibile (da *Arte e Cervello* di L. Maffei e A. Fiorentini).

Nello spettro Newton identificò sette colori (rosso, arancione, giallo, verde, blu, indaco e violetto) - anche se il nostro occhio è in grado di riconoscere circa 250 sfumature diverse - e dedusse che il bianco è la risultante dell'unione di questi sette colori. I colori spettrali sono tutti colori saturi.

Il colore può essere definito da tre parametri: tinta o tonalità (cioè la lunghezza d'onda), la saturazione (percentuale di colore saturo rispetto al bianco) ed intensità (della luce).

I colori spettrali non esauriscono tutta la gamma dei colori saturi. Già Newton aveva osservato che, se si isolano le due radiazioni estreme dello spettro (rosso e violetto) e si riuniscono, si ottiene il porpora. E' possibile così rappresentare (Fig. 31) in un cerchio l'insieme dei colori saturi (spettrali + porpora).

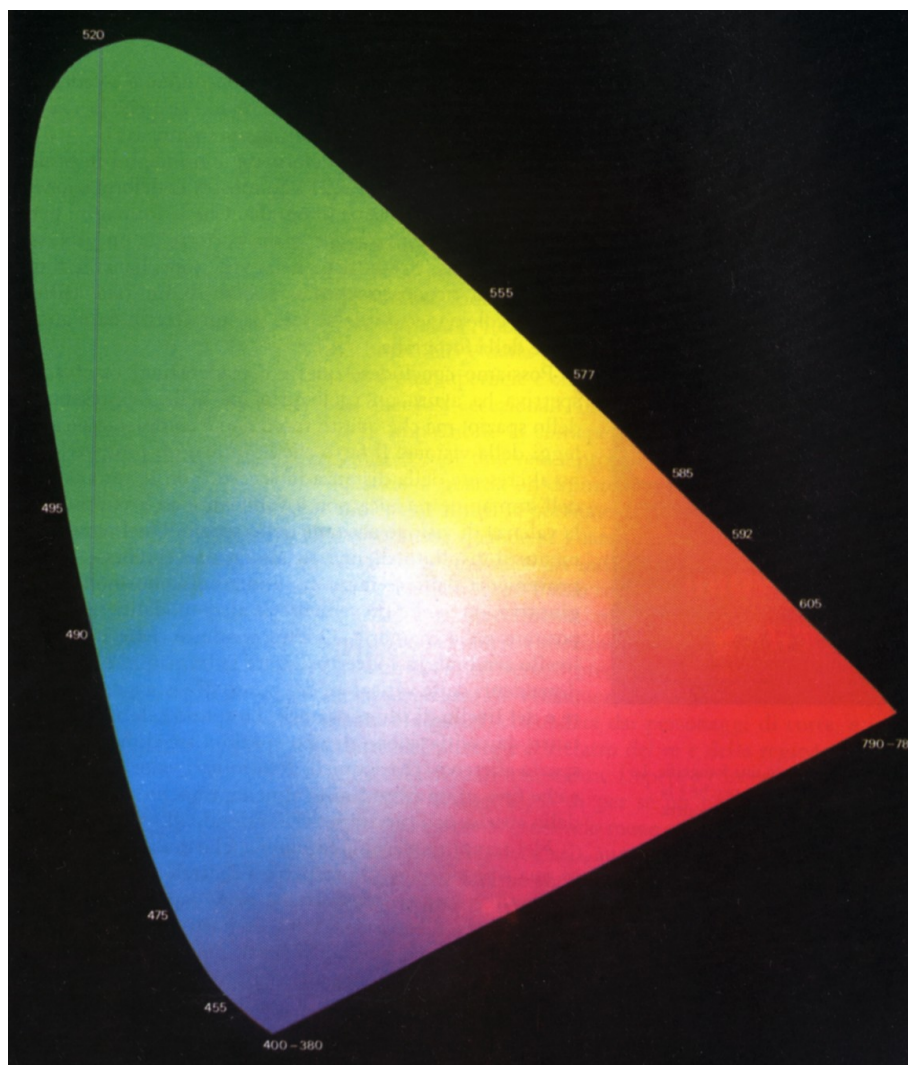


**Fig 31:** Cerchio dei colori spettrali e porpora. Muovendosi in senso antiorario, si passa dal rosso al giallo, fino al violetto, ritornando al rosso attraverso il porpora (da *Arte e Cervello* di L. Maffei e A. Fiorentini).

Dato che il colore può essere caratterizzato da tre parametri (tinta, saturazione ed intensità), il sistema è definito trivariante e si parla di sintesi tricroma. E' possibile eguagliare un qualunque colore con soli tre colori provenienti da sorgenti monocromatiche, dette primarie, variandone opportunamente la percentuale. In questo modo è possibile ottenere tutti i colori meno quelli spettrali che sono saturi.

Infine, due colori si dicono complementari se, sommati in modo opportuno, danno il bianco. Per esempio, in Fig. 31 i colori diametralmente opposti sono complementari.

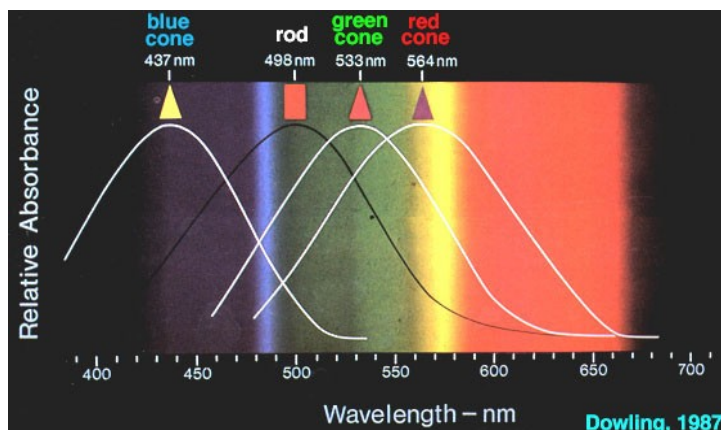
E' possibile rappresentare in un triangolo tutti i colori saturi, il bianco più tutti i colori non saturi: sul perimetro sono rappresentati i colori dello spettro più il porpora, al centro è rappresentato il bianco. I punti a varia distanza dal centro rappresentano i colori non saturi (Fig. 32). Analizziamo di seguito alcune delle maggiori proprietà della visione dei colori.



**Fig 32:** Triangolo dei colori (da *Arte e Cervello* di L. Maffei e A. Fiorentini).

### *Teoria tricromatica*

Già all'inizio dell'Ottocento il fisico inglese Thomas Young (che scoprì la teoria ondulatoria della luce e decifrò la Stele di Rosetta) formulò l'ipotesi che la nostra visione fosse tricromatica, cioè che affinché il nostro occhio potesse discriminare i colori delle varie regioni dello spettro, fossero sufficienti tre sole sensazioni distinte, risultanti dalla stimolazione della retina da parte di tre colori puri (rosso, verde e violetto). Tale teoria fu ripresa successivamente da Helmholtz, secondo cui ognuno dei tre meccanismi doveva essere sensibile a tutte le radiazioni dello spettro, ma in modo differenziale. L'ipotesi tricromatica di Young-Helmholtz ha trovato conferma solo nel 1964, quando si è dimostrato che nella retina esistono tre tipi di coni che contengono sostanze fotosensibili diverse. I tre pigmenti assorbono in percentuali diverse le radiazioni dello spettro, ma la loro sensibilità è massima ad una precisa lunghezza d'onda (Fig. 33). In particolare, i coni L (dall'inglese *long*, perchè sensibili a  $\lambda$  lunghe, detti impropriamente coni rossi) hanno un massimo di sensibilità a 564 nm, i coni M (da *medium*, o coni verdi) hanno un massimo di assorbimento a 533 nm. Infine, i coni S (da *short*, o coni blu), hanno sensibilità massima a 437 nm. La rodopsina, cioè il pigmento dei bastoncelli, ha invece un massimo di assorbimento a 498 nm.

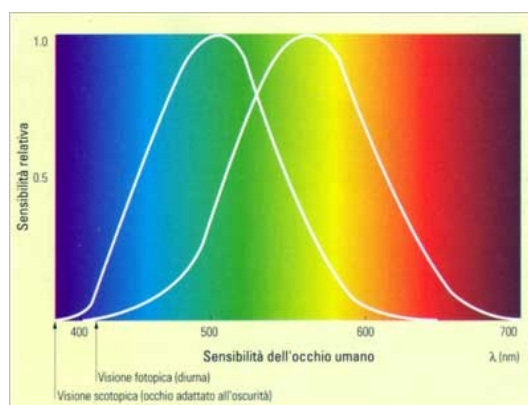


**Fig 33:** Spettro di assorbimento dei coni (in bianco) e dei bastoncelli (in nero).

Quando una radiazione monocromatica incide sulla retina, essa viene assorbita in percentuali diverse dai tre tipi di coni, stimolandoli in modo diverso. E' da notare che i diversi tipi di coni non contribuiscono ugualmente alla sensazione luminosa. Infatti, il massimo di sensibilità luminosa è intorno a 555 nm, intermedia tra i massimi dei coni M ed L. I coni S (meno del 10% del totale) forniscono maggiormente proprietà cromatiche (un effetto di bianco: basta un pizzico di azzurro per togliere ogni contenuto di giallo da un bianco sporco).

### *Effetto Purkinje*

Purkinje, fisiologo di grande bravura, notò che due fiori, uno rosso ed uno blu, che sono egualmente luminosi alla luce del giorno, cambiano di luminosità al crepuscolo, quando la luce diminuisce ed il fiore blu appare più luminoso di quello rosso. Questo effetto è dovuto al fatto che in visione fotopica abbiamo il massimo di sensibilità a 555 nm, mentre in regime scotopico intorno a 510 nm (Fig. 34). Quindi c'è uno spostamento della sensibilità dal giallo-verde di giorno, al verde-blu di notte. Questo effetto è rilevante durante le osservazione astronomiche, per cui la nostra sensibilità si sposta verso la regione blu dello spettro. Per esempio, nelle cosiddette "nebulose ad emissione", una delle righe più vistose, responsabile dei bellissimi colori di celebri nebulose, è la riga H-alfa che ha un colore rosso vivo. Purtroppo, quando poniamo l'occhio direttamente all'oculare del telescopio, in condizioni di bassa luminosità, l'effetto Purkinje tende a privilegiare le lunghezze d'onda corte, ossia la regione verde-azzurra dello spettro dove cade, invece, la riga H-beta, che dà un colore glauco.



**Fig 34:** Curve di sensibilità fotopica e scotopica nell'uomo  
*Combinazione additiva e sottrattiva dei colori*

La presenza di tre tipi di coni è il substrato della tricromaticità della nostra visione diurna ed è alla base della capacità di riprodurre una vasta gamma di colori mediante la sintesi di tre radiazioni primarie, scelte a caso nello spettro. Si parla così di combinazione additiva dei colori: scelte tre primarie, il colore di una qualunque radiazione complessa può venire uguagliato dalla sintesi delle tre primarie regolando le loro intensità relative. Le primarie sono anche dette colori fondamentali.

È interessante notare che la combinazione additiva si riferisce sia ad una sovrapposizione fisica di radiazioni, come ad esempio quando due riflettori proiettano due fasci di colori diversi su una stessa area, sia ad una sovrapposizione nel nostro occhio, come accade quando punti di diversi colori sono così vicini da non poter essere separati. Tale principio è utilizzato nel funzionamento dello schermo di un televisore.

D'altra parte, la combinazione sottrattiva dei colori si ottiene filtrando una radiazione complessa attraverso filtri che lasciano passare solo una parte dello spettro. Ad esempio, vediamo la luce solare gialla se utilizziamo un filtro che lascia passare la radiazione verde e rossa dello spettro. Un esempio di sintesi sottrattiva si ha mescolando inchiostri o pigmenti di colori diversi.

### *Difetti nella visione dei colori*

Alcune persone hanno una visione dei colori difettosa (detta genericamente daltonismo) a causa di mutazioni nei geni delle opsine. Se la mutazione riguarda l'opsina per il rosso, i pazienti sono detti protanopi, mentre se riguarda l'opsina per il verde sono detti deuteranopi. Sono difetti ereditari e colpiscono più frequentemente gli uomini delle donne. Le limitazioni visive sono in parte simili e gli affetti confondono tinte che sono assai diverse per un soggetto normale. Per esempio, la regione dello spettro che contiene la gamma dei colori verde, giallo, arancione a rosso appare come una tinta uniforme, variabile solo in intensità e saturazione.

Esiste un'altra forma di difetto che riguarda l'opsina per il blu (tritanopsia), ma è molto rara.

### *Il colore nel cervello*

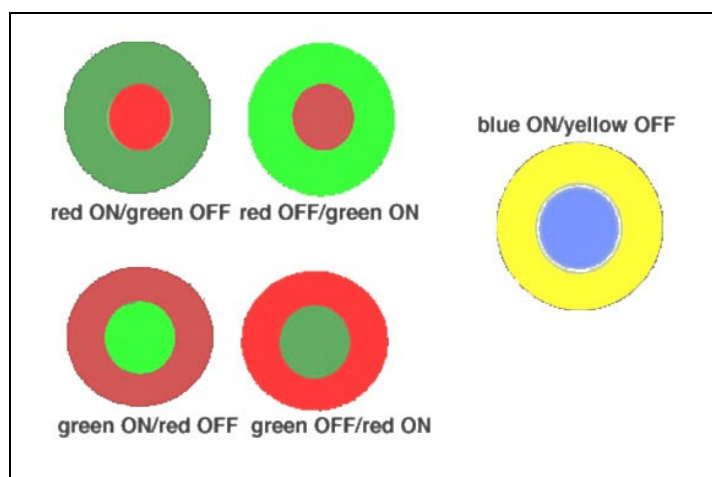
L'esistenza di tre pigmenti nei coni non è in sé sufficiente a spiegare tutti gli aspetti della visione dei colori. Infatti, l'informazione proveniente dai tre tipi di coni non si mantiene separata lungo le vie neurali che collegano la retina al cervello.

Nella retina il colore segue due percorsi:

- via rosso-verde (opponenti)
- via blu-giallo (opponenti).

L'informazione sul colore, captata dai coni, raggiunge, attraverso le cellule bipolari, le cellule gangliari, che si suddividono in due maggiori popolazioni: le gangliari *midget* (o P, così chiamate perché proiettano agli strati parvocellulari del corpo genicolato laterale – v. paragrafi successivi), e gangliari *parasol* (o M, che proiettano agli strati magnocellulari). Le gangliari *parasol* (M) sono importanti per l'analisi del movimento, mentre le *midget* (P) sono importanti per l'analisi del colore e dei dettagli fini di un'immagine. Per esempio, quando scorgiamo un oggetto che si muove, con la cosa dell'occhio, mettiamo in funzione il sistema magnocellulare. D'altra parte, quando osserviamo minuziosamente i dettagli di un'immagine fissa utilizziamo il sistema parvocellulare.

Le cellule P hanno una costituzione centro-periferia opponente per il colore. Per esempio, un tipo di gangliare è eccitata dal rosso nel centro del suo campo recettivo, mentre è inibita dal verde nella periferia (e viceversa). Accanto a queste, si trovano cellule opponenti per il blu-giallo, cioè eccitate al centro dai coni blu e inibite in periferia dai coni verdi e rossi (quelle invertite sono una piccola percentuale) (Fig. 35).



**Fig 35:** Campi recettivi cromaticamente opposti per il rosso-verde e blu-giallo (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Le cellule P non portano informazione cromatica, ma di contrasto chiaro-scuro. Queste tre classi di cellule gangliari opposti (rosso-verde, blu-giallo e chiaro-scuro) rappresentano il substrato fisiologico della teoria dei colori opposti, postulata nel XIX secolo da Hering, secondo la quale esistono dal punto di vista percettivo quattro tinte elementari: rosso, giallo, verde e blu. Inoltre, tale teoria postula che le nostre sensazioni cromatiche risultano dall'azione di meccanismi a due a due opposti.

Le tre vie neurali formate dai tre tipi di cellule gangliari si mantengono separate dalla retina, attraverso le stazioni intermedie, fino alla corteccia visiva. Qui, oltre ai neuroni con le stesse caratteristiche già descritte, si trova un nuovo tipo di cellule doppie opposti. Il loro campo recettivo è diviso in due zone: un disco centrale e un anello che lo circonda, entrambi opposti per il colore ma di segno invertito. Per esempio, il centro è eccitato dal rosso e inibito dal verde, mentre l'anello circostante è eccitato dal verde e inibito dal rosso. Per una cellula di questo tipo lo stimolo ottimale è un disco rosso su fondo verde.

Nella corteccia visiva esiste un'area specializzata per l'analisi del colore (area visiva V4), la cui lesione può condurre ad una cecità per i colori, detta acromatopsia corticale.

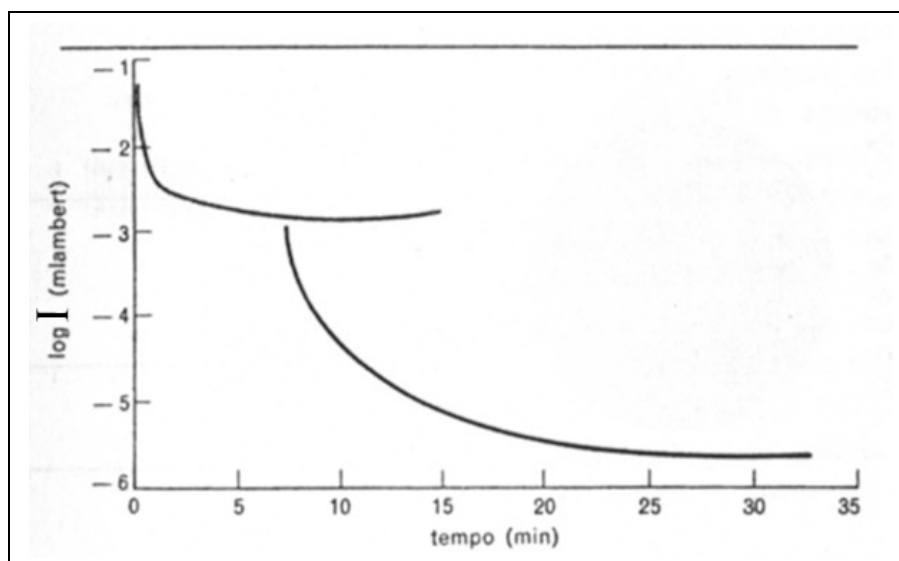
### ***Adattamento al buio***

Per un astrofilo, l'importanza di un luogo privo di luci artificiali e di un periodo di adattamento al buio, prima di iniziare l'osservazione astronomica, è cruciale.

I coni e i bastoncelli hanno la funzione fondamentale di ricevere l'energia luminosa, ma la loro attività dipende dalla quantità di energia. I bastoncelli sono sensibili a piccolissime quantità di energia (fino ad un singolo fotone) e sono attivi nella visione scotopica (notturna), mentre sono saturati alla luce diurna. I coni sono sensibili a livelli superiori di energia (200 fotoni) e sono attivi alla luce fotopica (diurna). A livelli intermedi di illuminazione (visione mesopica) entrambi i sistemi dei coni e dei bastoncelli sono attivi.

Passando dalla luce al buio o viceversa, la retina è sottoposta ad un graduale processo di adattamento. Per esempio, passando da una stanza illuminata ad una buia, dapprima gli oggetti non vengono distinti, ma poi cominciano ad emergere da uno sfondo grigiastro. Mentre il processo di adattamento alla luce è abbastanza rapido, il processo di adattamento al buio è più lento ed è formato da due componenti (Fig. 36). La prima corrisponde ad un rapido adattamento, un veloce aumento di

sensibilità dei coni che raggiunge il valore massimo in circa 7 minuti. La seconda componente rappresenta l'attività dei bastoncelli che diventano sempre più sensibili, fino a raggiungere un valore massimo dopo 30 minuti.



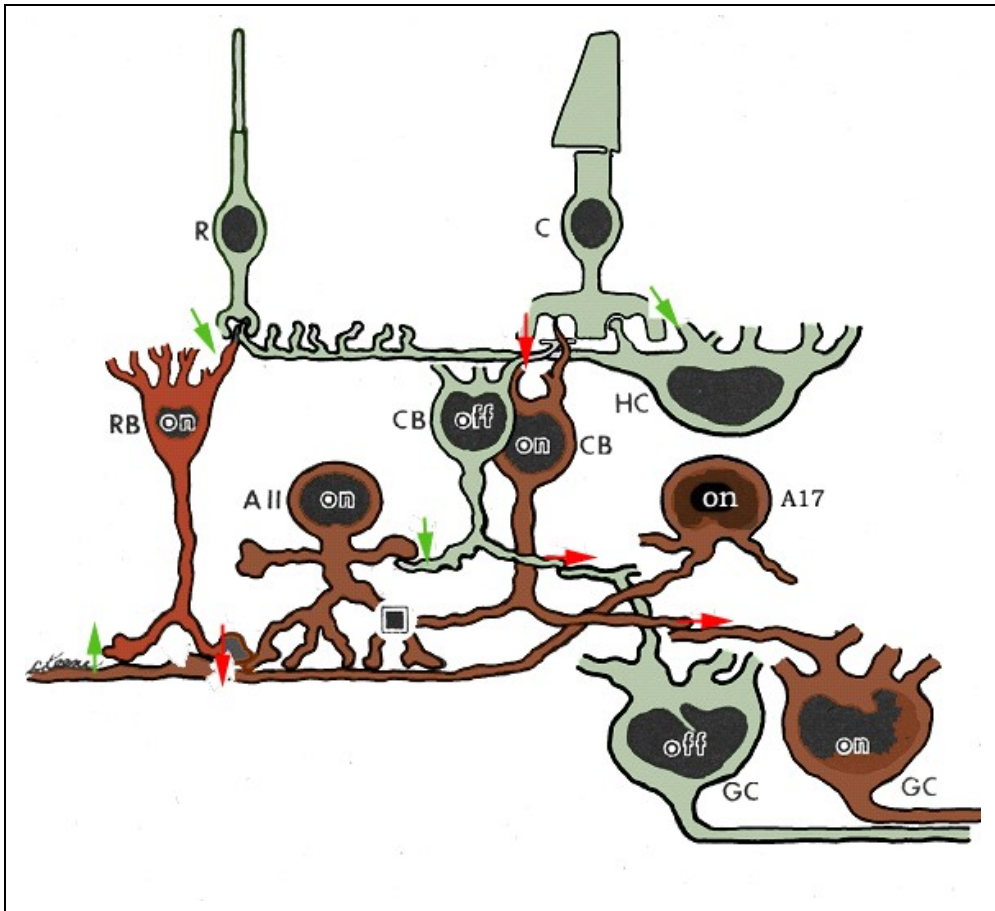
**Fig 36:** Il processo di adattamento al buio ha due componenti: i coni (curva a sinistra) si adattano in circa 7 minuti e i bastoncelli in circa 30 minuti (curva a destra).  $I =$  soglia dell'intensità luminosa. In circa 25 minuti guadagniamo 4 unità logaritmiche (da *La visione* di L. Maffei e L. Mecacci).

Il raggiungimento della massima sensibilità è dovuta alla risintesi di tutte le molecole di fotopigmento, che avviene più rapidamente nei coni che nei bastoncelli.

Inoltre, dopo circa un'ora di adattamento subentra un altro fenomeno, che riguarda la circuiteria retinica. Per comprendere questo processo è necessario accennare alle connessioni che i bastoncelli instaurano con gli altri neuroni. Come abbiamo visto, i coni sono connessi alle cellule bipolari (on e off), che si connettono alle cellule gangliari, le quali inviano gli assoni per formare il nervo ottico. Le cellule orizzontali e le cellule amacrine modulano questa trasmissione verticale. D'altra parte, i bastoncelli sono connessi ad un tipo particolare di cellule bipolari specifiche dei bastoncelli, che non hanno connessioni dirette con le cellule gangliari. Esse, invece, si connettono a speciali cellule amacrine, dette AII, che prendono contatto con le bipolari on e off dei coni (Fig. 37). Oltre a ciò, i bastoncelli hanno delle connessioni dirette con i coni.

In pratica, alla luce crepuscolare i bastoncelli funzionano appoggiandosi direttamente ai coni, mediante le connessioni dirette (dette giunzioni *gap*), mantenendo le caratteristiche di opponenza centro-periferia (on-off). D'altra parte, dopo un'ora o più di adattamento al buio, i bastoncelli, tramite le amacrine AII, inibiscono il segnale off e attivano il segnale on nelle bipolari dei coni, il cui effetto finale nelle cellule gangliari è quello di produrre un segnale senza opponenza centro periferia. In pratica, questo meccanismo di neurodisconnessione produce un segnale solo eccitatorio, eliminando l'inibizione della periferia, meccanismo logico al buio, in cui c'è la necessità di utilizzare al massimo lo scarso segnale luminoso.





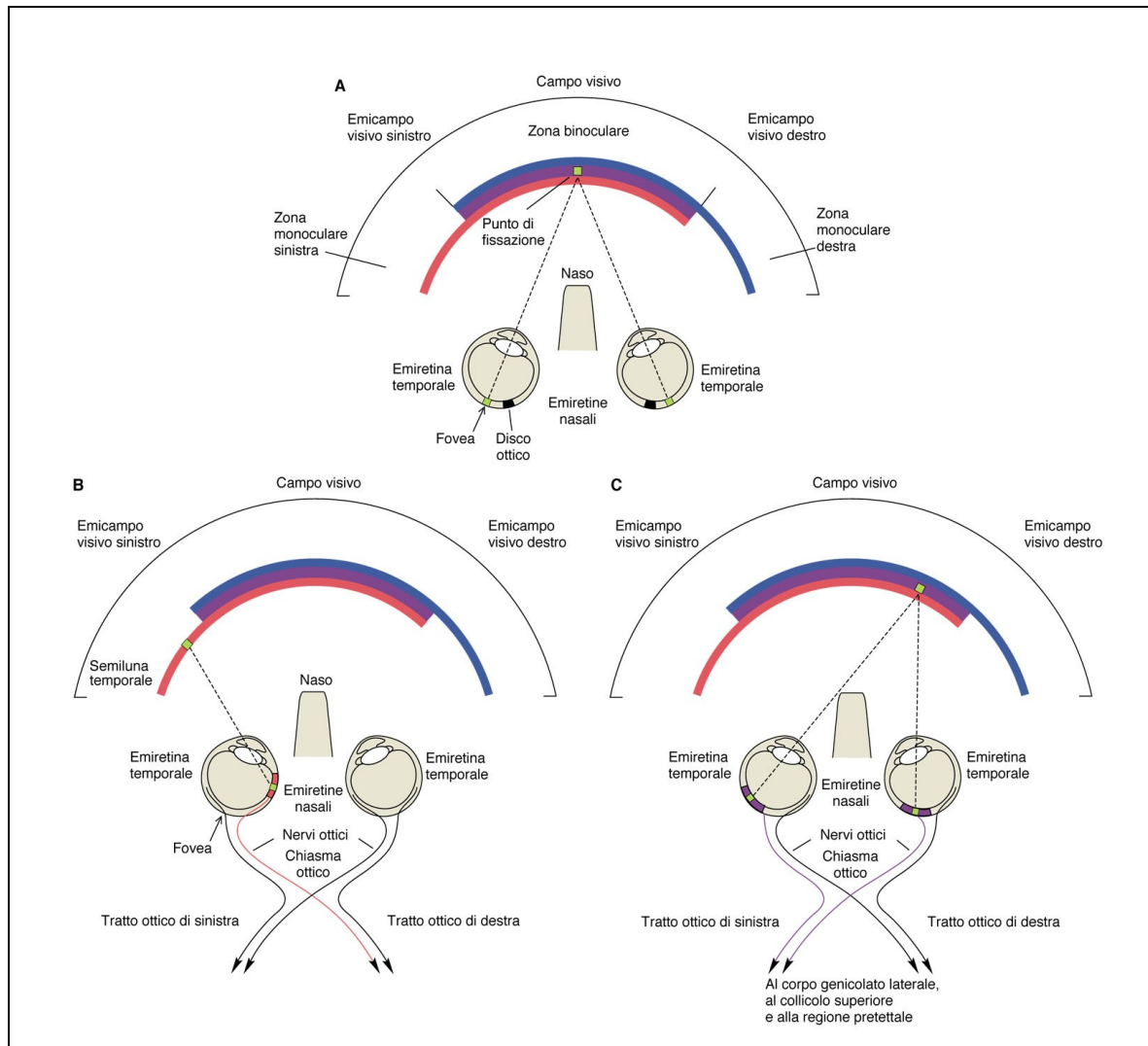
**Fig 37:** Il circuito dei coni e dei bastoncelli. R: bastoncello (rod); C: cono; RB: bipolari dei bastoncelli; CB: bipolari dei coni; HC: cellula orizzontale; GC: cellula gangliare. Le frecce in verde indicano segnali inibitori, mentre le frecce in rosso quelle eccitatorie (concesso dalla Dott.ssa Enrica Strettoi).

### 3. Le vie visive centrali

Dopo aver descritto ciò che avviene nell'occhio e nella retina, rivolgeremo la nostra attenzione alle stazioni successive che si trovano durante il percorso dell'analisi dell'immagine visiva.

Per chiarezza è conveniente dividere ciascuna retina in due metà, rispetto ad una linea mediana: l'emiretina nasale (cioè quella più prossima al naso) e l'emiretina temporale (cioè la parte più prossima alla tempia).

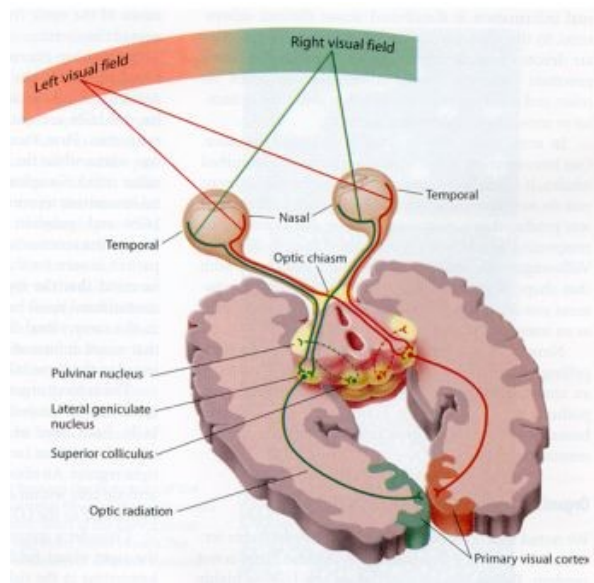
Il campo visivo è ciò che siamo in grado di guardare senza movimenti della testa. Come è possibile osservare in Fig.38, l'emicampo visivo sinistro è proiettato sull'emiretina nasale sinistra e su quella temporale destra e viceversa per l'emicampo destro. La luce che origina dal centro del campo visivo, chiamato binoculare, raggiunge entrambi gli occhi. Inoltre, in ogni emicampo visivo c'è una zona monoculare, in cui la luce emessa da una sorgente luminosa qui posta colpisce solo l'emiretina nasale dell'occhio dello stesso lato (ipsilaterale).



**Fig 38:** Il campo visivo e lo schema delle vie ottiche (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

Gli assoni delle cellule gangliari, attraverso il disco ottico, fuoriescono dalla retina formando il nervo ottico, che raggiunge il chiasma ottico. A questo livello, le fibre provenienti dalle parti nasali della

retina si incrociano, andando verso la parte opposta (contralaterale) del cervello, mentre quelle provenienti dalle regioni temporali proseguono dalla stessa parte (cioè rimangono ipsilaterali). Al di là del chiasma gli assoni continuano nel tratto ottico, che contatta le stazioni successive nel nostro cervello. Con questo arrangiamento gli assoni provenienti dalla parte sinistra di ciascuna retina (emiretina temporale sinistra ed emiretina nasale destra) formano il tratto ottico sinistro, che porta l'informazione proveniente dalla parte destra del campo visivo. D'altra parte, gli assoni provenienti dalle emiretine destre formano il tratto ottico destro, che porta l'informazione del campo visivo sinistro. Queste informazioni rimangono separate negli emisferi sinistro e destro del nostro cervello. Ne deriva che la nostra corteccia cerebrale sinistra vede l'emicampo destro, mentre la corteccia destra vede l'emicampo sinistro (Fig. 39).



**Fig 39:** Schema delle vie visive indicante la proiezione degli emicampi visivi agli emisferi cerebrali (da [www3.hku.hk/philodep/joelau/media/left-right-visual-field.jpg](http://www3.hku.hk/philodep/joelau/media/left-right-visual-field.jpg)).

Analizziamo brevemente il cammino dei tratti ottici nel nostro cervello. Prima di raggiungere la corteccia visiva, si trovano tre stazioni intermedie sottocorticali: il pretetto, il collicolo superiore ed il corpo genicolato laterale (Fig. 40).

Il *pretetto* è una struttura implicata nel mediare il riflesso pupillare. Quando una luce intensa colpisce un occhio, si verifica la costrizione della pupilla dell'occhio illuminato come pure dell'altro occhio. Tale risposta, detta risposta consensuale, è clinicamente importante per determinare eventuali danni al mesencefalo.

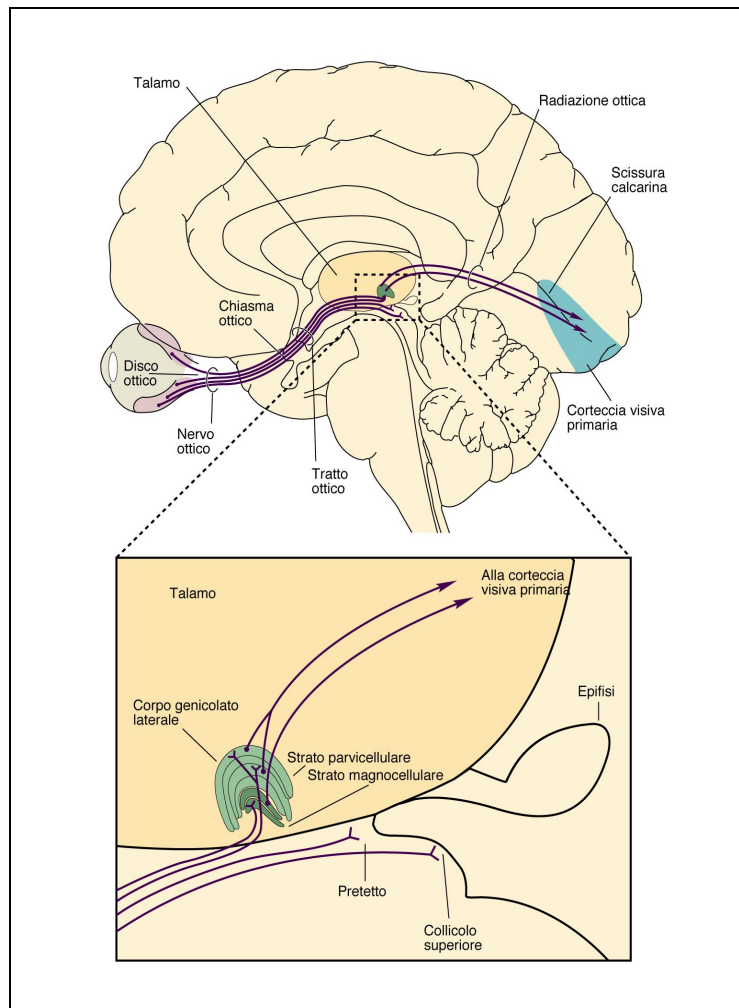
Il *collicolo superiore* riceve informazioni non solo visive, ma anche uditive e somatosensoriali. In questo modo le informazioni provenienti dalle diverse afferenze sensoriali sono allineate fra loro formando una mappa spaziale dettagliata. Inoltre, è da ricordare che il collicolo superiore controlla i movimenti saccadici, cioè quei movimenti che spostano rapidamente lo sguardo da un punto ad un altro nel campo visivo (in pratica, esiste una mappa motoria che è allineata con quella visiva).

La più importante struttura sottocorticale, a cui proietta la gran parte degli assoni retinici, è il *nucleo genicolato laterale* (nel talamo), che poi rimanda le informazioni alla corteccia visiva. Le cellule gangliari della retina innervano il nucleo genicolato in un ordine ben preciso, con una corrispondenza punto a punto, formando quella che viene definita una mappa retinotopica, cioè la fedele rappresentazione del campo visivo (contralaterale, ovviamente) nel genicolato. Il corpo genicolato è

diviso in strati e si possono identificare due strati magnocellulari (a cui proiettano le cellule gangliari M) e quattro strati parvocellulari (a cui proiettano le cellule P).

Le cellule del corpo genicolato mantengono le stesse caratteristiche delle cellule gangliari, con campi recettivi concentrici e organizzazione centro-periferia opponente. Le cellule P rispondono al colore, poco al contrasto, ma sono molto sensibili ai dettagli fini (alte frequenze spaziali). Le cellule M, d'altra parte, non rispondono al colore, ai dettagli fini, ma sono molto sensibili al movimento.

In sostanza, il ruolo del corpo genicolato laterale è quello di esaltare l'analisi già effettuata nella retina, fornendo poi tale informazioni alla corteccia visiva.



**Fig 40:** Diagramma delle proiezioni dalla retina alle aree visive cerebrali (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

### *La corteccia visiva*

Il percorso neurale iniziato nell'occhio termina nella corteccia visiva, situata posteriormente nel nostro cervello, nella parte occipitale. Ad ogni punto del mondo esterno (ovvero della sua immagine proiettata sulla retina) corrisponde una piccola ben determinata porzione della corteccia visiva (Fig.

41). Altrettanto avviene per gli altri sensi, in particolare per il tatto: la pelle del nostro corpo è rappresentata in modo ordinato nella corteccia somatosensoriale. È interessante osservare che circa il 60% della corteccia cerebrale è deputata alla funzione visiva, proprio a testimoniare l'importanza che la vista ricopre nell'Uomo.

La corteccia cerebrale nell'uomo è una struttura spessa 2 mm, organizzata in sei differenti strati (I-VI), formati da neuroni con differenti caratteristiche e funzioni.



**Fig 41:** Nella corteccia visiva si trova una rappresentazione punto a punto dell'immagine retinica (foveale, in questo disegno).

Il cervello crea un vero e proprio mondo visivo tramite una complessa “divisione del lavoro” tra regioni corticali specializzate in diverse funzioni visive. Normalmente non ci accorgiamo dell'attività di queste differenti aree corticali, ma abbiamo solo l'evidenza di un unico percepito.

Esistono differenti aree corticali coinvolte nell'analisi dell'immagine visiva e la prima è rappresentata dalla corteccia visiva primaria, detta anche area V1. Essa contiene una mappa dell'intero campo retinico.

Studi condotti nel passato dimostrarono che lesioni in una zona qualsiasi della via di collegamento tra la retina e l'area V1 provocavano un campo di cecità assoluta. Questo portò Henschen a considerare l'area V1 come l'area della corteccia in cui si ha la visione (che lui chiamò “retina corticale”). Recentemente è stata indagata la funzione delle diverse aree visive. Mentre l'area V2 è una stazione di smistamento delle informazioni, si è dimostrato che le aree V3 e V3A rispondono alla forma ma non al colore, la regione V4 invece è sensibile ai colori e infine che V5 analizza il movimento.

In corteccia visiva compaiono nuove proprietà: selettività per l'orientamento, binocularità e selettività per la direzione dell'orientamento

Questa fu la prima evidenza che il cervello non analizza la visione in un processo seriale, bensì in parallelo, cioè aree diverse analizzano contemporaneamente componenti diverse degli stimoli.

### *Area Visiva primaria*

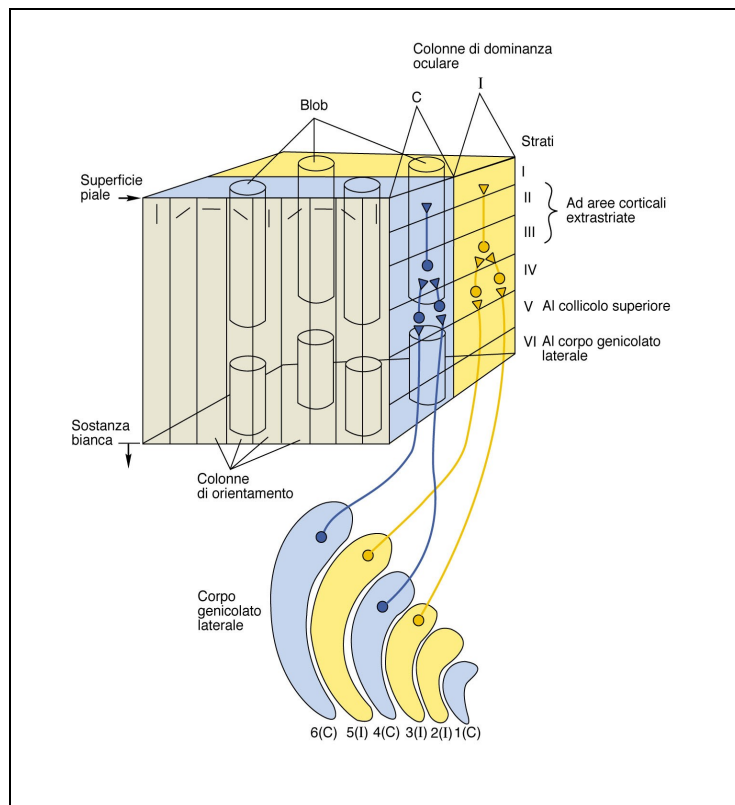
È la prima stazione che riceve input dal corpo genicolato laterale, nello strato IV. Inoltre, nell'area V1 si trovano degli addensamenti intensamente colorati, detti *blob*, in cui si trovano le cellule sensibili al colore, mentre nelle regioni intermedie sono presenti quelle sensibili alla forma.

È interessante osservare che in corteccia visiva compaiono delle caratteristiche nuove nell'analisi degli stimoli visivi. In particolare, esistono tre tipi principali di neuroni, le cellule semplici, le complesse e le ipercomplesse. Le cellule semplici rispondono a barre di luce con uno specifico orientamento. Le cellule complesse vengono invece stimulate dal movimento dello stimolo nel campo

visivo. Infine, le cellule ipercomplesse, dette anche a margine d'arresto, vedono le dimensioni dello stimolo.

La corteccia visiva è organizzata in colonne, di circa 100  $\mu\text{m}$  di larghezza e 2 mm di spessore. Ogni colonna è formata da neuroni che rispondono allo stimolo visivo proveniente dalla stessa posizione del campo visivo e con lo stesso orientamento; spostandosi da una colonna a quella adiacente le cellule rispondono a orientamenti differenti di 6-7°. Inoltre, esiste un sistema di colonne di dominanza oculare che si alterna in corteccia, in cui i neuroni rispondono ad un occhio, all'altro o ad entrambi. Questa caratteristica è importante per la visione binoculare.

Hubel e Wiesel (entrambi premi Nobel per la Fisiologia) introdussero il termine di ipercolonna, per riferirsi ad un insieme di colonne che rispondono a tutti gli orientamenti per una data regione (Fig. 42). Una completa sequenza di colonne di dominanza oculare e di colonne di orientamento si ripete ordinatamente nello spazio, formando una ipercolonna (circa 1  $\text{mm}^2$  di superficie). L'ipercolonna rappresenta così un modulo funzionale per l'analisi di una piccola porzione del campo visivo, in particolare per l'orientamento, colore, binocularità e movimento.

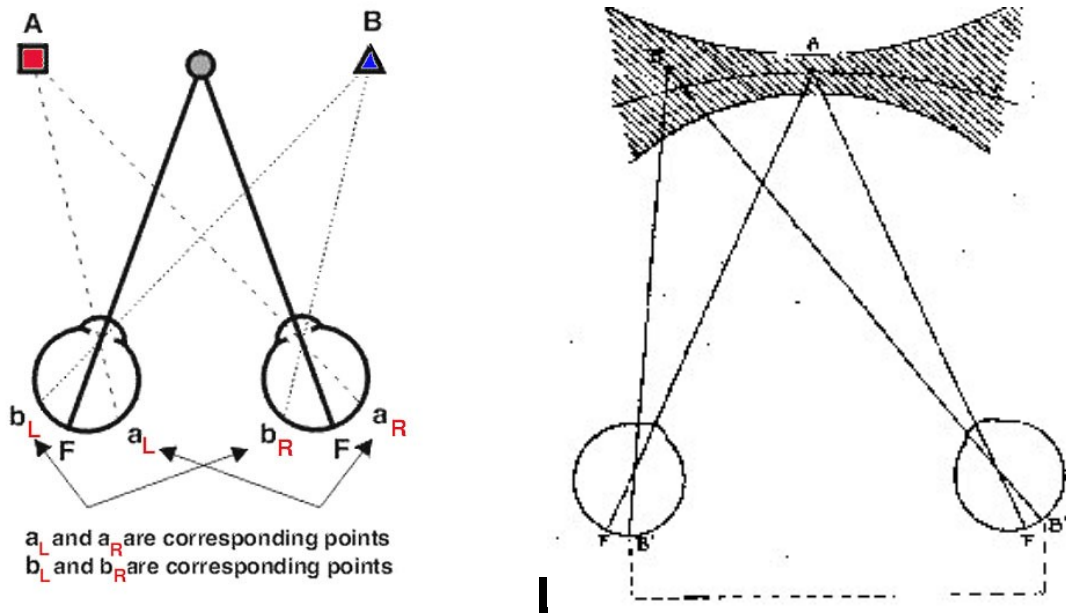


**Fig 42:** Organizzazione schematica di un'ipercolonna, con indicati le colonne di orientamento, di dominanza e i *blob* (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

### *Visione della profondità.*

In corteccia visiva si ha la capacità di analizzare gli stimoli visivi provenienti contemporaneamente dai due occhi, creando il senso della profondità. Il parametro che viene utilizzato è la disparità retinica (Fig. 43): ogni elemento retinico ha un valore spaziale (vede cioè un punto del campo visivo). Un'immagine che si forma nei due occhi è percepita come unica perchè si forma su punti retinici corrispondenti (che guardano verso la stessa direzione visiva). Avviene, in questo modo, un processo

di fusione dell'immagine a livello corticale. Da questa proprietà origina la stereopsi (visione tridimensionale), grazie alla stimolazione simultanea di elementi retinici corrispondenti.

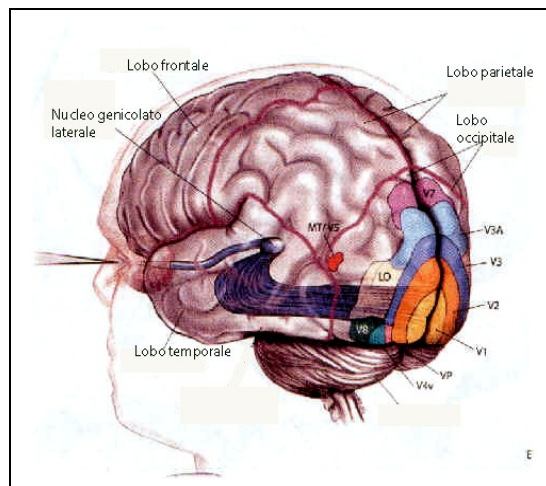


**Fig 43:** Punti retinici corrispondenti (*a sinistra*). Oprotero e area di Panum (in grigio) (*a destra*) (da <http://fc.units.it/ppb/visione/Stereopsi/Stereopsi1.html>).

Si può immaginare una linea quasi circolare, i cui punti formano immagini in punti corrispondenti della retine e vengono visti come singoli. Al di fuori c'è l'area di Panum (Fig. 43), in cui avviene la fusione e si ha ancora stereopsi. Esternamente, non si ha più fusione e si ha la classica visione doppia, confusa (diplopia).

Oltre alla disparità retinica, il nostro sistema visivo utilizza altri indizi per analizzare la profondità, quali la parallasse da movimento (quando ci muoviamo, gli oggetti più vicini scorrono più velocemente di quelli lontani), la grandezza relativa e le leggi della prospettiva lineare.

### Le altre cortecce visive



**Fig 44:** Mappa delle cortecce visive nell'Uomo.

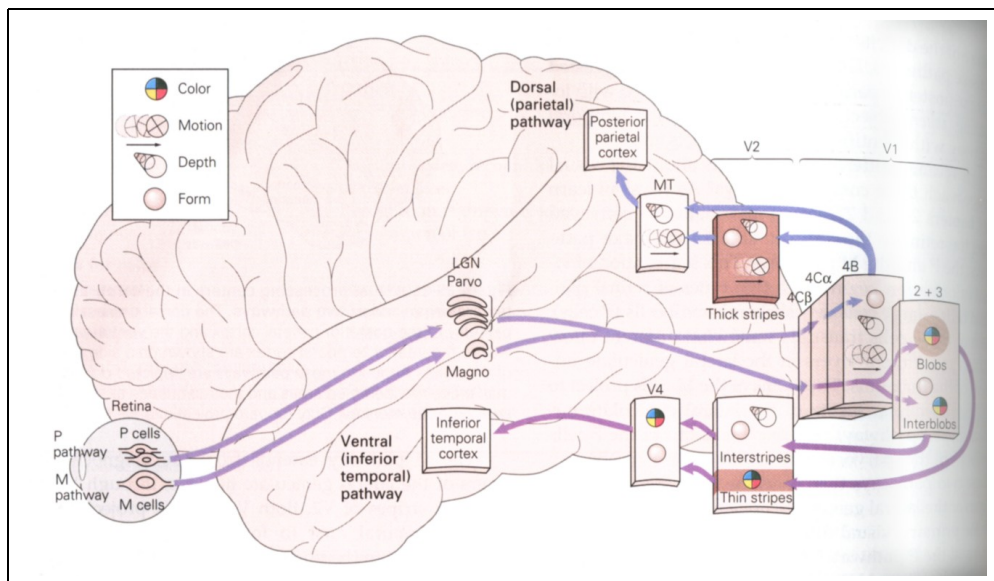
La corteccia V1 proietta all'area V2, da cui partono due vie, una ventrale, verso le zone temporali (V3 e V4), per l'analisi del "cosa"; l'altra via è dorsale, verso l'area V5 (detta MT: medio-temporale), per l'analisi del "dove" (Figg. 44 e 45).

L'area V2 ha una struttura particolare, infatti è formata da strisce spesse e sottili separate da regioni intermedie (pallide). Le cellule sensibili ai colori si raggruppano nelle strisce sottili, quelle che reagiscono al movimento si trovano nelle strisce spesse, infine quelle sensibili alla forma stanno sia nelle strisce spesse che nelle pallide. Da qui le informazioni vengono smistate: alla corteccia V3 per la forma dinamica, alla V4 per il colore e alla V5 per il movimento.

Le funzioni delle diverse aree corticali sono evidenziabili in quei casi in cui, purtroppo, alcuni soggetti sono vittime di lesioni cerebrali specifiche.

Per esempio, lesioni nell'area V4 producono acromatopsia, i cui malati vedono solo sfumature di grigio, in più (a differenza del daltonismo) non ricordano i colori visti prima della lesione. Lesioni nell'area V5 invece provocano acinetopsia, per cui i pazienti non percepiscono il movimento: un oggetto immobile viene correttamente percepito, ma svanisce non appena si muove.

Nell'uomo, inoltre, è stata identificata una regione responsabile del riconoscimento dei volti, nella corteccia infero-temporale. Danni in quest'area, infatti, causano una patologia, indicata col nome di prosopagnosia, per cui le persone affette non sono in grado di riconoscere una persona dal volto e spesso non riconoscono nemmeno se stessi allo specchio.



**Fig 45:** Mappa delle vie visive nella corteccia cerebrale (da Schwartz, Kandel, Jessel, 1991).

### *Il cervello emotivo*

Un'esperienza estetica, come la contemplazione di un paesaggio, di un cielo stellato o di un'opera d'arte coinvolge strutture cerebrali che non è facile identificare. A tale scopo è forse opportuno menzionare la struttura generale del nostro Sistema Nervoso Centrale che può essere considerato, per



i nostri intenti, come formato da tre parti: la parte più antica è rappresentata dal midollo spinale e dal tronco dell'encefalo (il cosiddetto cervello rettiliano). Esso controlla il comportamento istintivo e molte funzioni vitali, come la respirazione o la frequenza cardiaca. Il secondo cervello (detto paleocervello) comprende l'ipotalamo e il sistema limbico, che controllano attività che soddisfano i bisogni dell'individuo. Queste strutture sovrintendono alla sfera emotiva, al comportamento aggressivo e sessuale. Infine, il terzo cervello è rappresentato dalla neocorteccia, responsabile delle attività cerebrali più "nobili" dell'uomo, comprese quelle razionali (Fig. 46).

Per quanto concerne la sfera del piacere, lo schema funzionale proposto è che il sistema limbico riceva numerose afferenze dalla corteccia (fra cui quella visiva). Stimolazioni esterne provenienti dai sensi (ma anche interne, derivanti dall'attività intellettuale) possono modulare l'attività di questi centri del piacere, generando così umori ed emozioni.

Il sistema nervoso, per comunicare, utilizza mediatori chimici. L'ipotalamo, in particolare, utilizza soprattutto la dopamina e la noradrenalina, che sono considerati pertanto come i "mediatori del piacere". Vi sono numerose sostanze che aumentano gli effetti della noradrenalina nel sistema nervoso, come le anfetamine e la cocaina. Le sostanze oppiacee (tra cui la morfina) sono quelle che, di gran lunga, sono in grado di produrre sensazioni di piacere nel senso più ampio della parola.

Recentemente sono state scoperte in molte zone del cervello sostanze dette endorfine (simili per struttura alla morfina) che agiscono sugli stessi recettori e producono attenuazione del dolore e uno stato di euforia. E' interessante osservare che il sistema limbico è ricco di recettori per queste sostanze, le quali una volta assunte o prodotte dal nostro cervello sono in grado di produrre alterazioni del nostro stato emotivo.

Uno stimolo complesso, sia sensoriale che culturale o intellettuale, può così determinare un senso di piacere che pervade tutto il corpo. In un'esperienza di tal genere è possibile distinguere due stadi: il primo è caratterizzato dal desiderio e dall'eccitazione di esperire (che sia una poesia, una volta stellata, un rapporto sessuale, un concerto), forse controllato dall'azione della noradrenalina e della dopamina sul sistema limbico. Il secondo stadio, che segue la fine dell'esperienza, è caratterizzato da una sorta di grazia e quiete spirituale (la cosiddetta *mors post coitum*), indotto dall'azione delle endorfine.

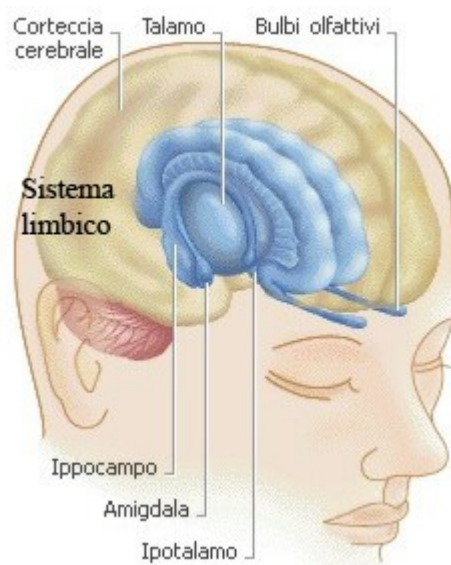


Fig 46: Struttura generale del Sistema Nervoso Centrale.

### *Il pensiero visivo*

In questa breve descrizione del mondo visivo abbiamo seguito il percorso che i fotoni compiono attraversando il sistema ottico del nostro occhio, raggiungendo la retina, la prima sede in cui l'informazione energetica viene tradotta in un linguaggio biologico. Nella retina avviene anche la prima analisi dell'immagine, come l'esaltazione dei contrasti, la discriminazione dei colori. Tale informazione viene ulteriormente raffinata nel nucleo genicolato laterale, prima di raggiungere la corteccia visiva, in cui differenti aree svolgono un'analisi in parallelo delle diverse qualità e aspetti dell'immagine visiva.

Tuttavia, se le attuali conoscenze ci permettono di descrivere il processo della visione in modo analitico, cioè guardando alle singole funzioni svolte dalle diverse stazioni nervose, d'altra parte non sappiamo ancora compiere il passo successivo che consiste nel capire la *sintesi* che il nostro cervello compie quando raggiungiamo la coscienza della percezione del mondo visivo. Noi, infatti, non vediamo singoli aspetti del mondo esterno, come i bordi di un oggetto, i colori di uno sfondo o il contrasto, bensì percepiamo il tutto come reale.

L'analisi in parallelo che avviene nelle nostre corteccie genera, infatti, il problema di dove avvenga la *grande sintesi* in cui si compie il miracolo del vedere. Da un punto di vista anatomico, infatti, non esiste una singola area corticale in cui convergono tutte le altre. L'integrazione deve quindi avvenire con una diversa logica. Ci sono estese interazioni nelle vie visive in quasi tutti i livelli corticali ed i livelli inferiori. Ciò suggerisce che non esiste un luogo per la grande sintesi ma che la sintesi avvenga grazie ad un dialogo lungo le vie visive a tra le vie visive.

Prima di concludere, possiamo indugiare in qualche riflessione. Senza ombra di dubbio si può affermare che la visione è il più potente sistema sensoriale che ci permette di conoscere il mondo. Recentemente, molti psicologi hanno rivalutato la funzione della visione anche rispetto al linguaggio, nella conoscenza e nello sviluppo della cultura e della Scienza. Il linguaggio verbale è sicuramente uno strumento potente, per l'Uomo, nella comunicazione e nella trasmissione della cultura. La visione, però, sarebbe il sistema cognitivo da cui deriva l'informazione più originale, archetipica, codificata poi dal linguaggio. A tal proposito, è interessante osservare quali sono i processi che avvengono durante la scrittura di parole udite. Lo stimolo uditivo raggiunge l'orecchio, va all'area uditiva e in un'area specializzata (area di Wernicke), dove è riconosciuta come parola. Attraverso il giro angolare lo stimolo uditivo viene trasmesso all'area associativa visiva e la parola può essere scritta. Viceversa, nella lettura di una parola scritta, l'informazione passa dall'area visiva all'area di Wernicke e quindi all'area di Broca, che comanda l'articolazione della parola (fonazione). Questo percorso evidenzia la stretta correlazione tra i due sistemi e l'estrazione del significato da uno stimolo verbale mediato dalle aree visive.

Anche la nascita della scrittura presenta un notevole interesse. Alle origini della scrittura, infatti, oggetti, persone, fatti, venivano indicati con i rispettivi disegni (pittogrammi) o con disegni di altri oggetti che avevano qualche relazione con essi (ideogrammi). L'alfabeto cinese si basa ancor oggi sugli ideogrammi, mentre la maggior parte dei sistemi di scrittura occidentali si basa sui fonemi, che risalgono in parte a preesistenti ideogrammi, proprio a testimoniare l'origine visiva nella storia della lingua e del linguaggio.

Infine, è interessante osservare come la potenza dell'immagine visiva sia testimoniata dalla storia delle grandi scoperte scientifiche. Einstein affermò più volte di aver usato scarsamente il pensiero verbale nell'intuire le sue teorie scientifiche. Il pensiero produttivo deriverebbe infatti da immagini mentali, che solo dopo vengono tradotte in linguaggio verbale. E' noto l'esempio della scoperta della struttura del benzene, da parte del grande chimico Kekulé, che affermò di averla vista in sogno. Come pure ai due premi Nobel Watson e Crick apparve improvvisamente davanti agli occhi la struttura del DNA.

Tuttavia, come ha osservato il Prof. Lamberto Maffei, il nostro sistema visivo ha dei punti deboli (come sanno bene anche i pubblicitari...). Mentre la comunicazione uditiva e il linguaggio verbale

hanno come parametro fondamentale la dimensione temporale e possiamo sottoporli al vaglio della critica, la comunicazione visiva è senza tempo, immediata e raggiunge il suo fine prima di poterla sottoporre a critica ed analisi.

***Lecture consigliate e testi di riferimento***

*La visione, dalla neurofisiologia alla psicologia.* Lamberto Maffei e Luciano Mecacci. Edizioni scientifiche e tecniche. Mondadori.

*Principi di Neuroscienze.* Eric R. Kandel, James H. Schwartz e Thomas M. Jessel. McGraw-Hill.

*Arte e Cervello.* Lamberto Maffei e Adriana Fiorentini. Zanichelli.

**Glossario** (tratto da *Glossario di Biologia, Gli Spilli*)

**Assone:** prolungamento di un neurone che trasmette l'impulso nervoso in senso centrifugo, dal corpo cellulare ad un organo effettore o all'encefalo, connettendosi ad un altro tipo cellulare o ad un neurone.

**Bastoncello:** recettore fotosensibile presente nella retina; contiene il pigmento rodopsina, grazie al quale permette la visione notturna.

**Binoculare, visione:** modalità visiva tipica degli animali dotati di occhi frontali, capaci di proiettare simultaneamente sulla retina di entrambi gli occhi un'immagine a fuoco dello stesso oggetto; permette una visione tridimensionale e una migliore valutazione delle distanze.

**Biochimica:** disciplina che studia la chimica degli esseri viventi; riguarda la composizione, la funzione e le trasformazioni chimiche delle sostanze che compongono gli organismi viventi e sono implicate nel metabolismo.

**Calcio:** elemento chimico essenziale per gli organismi viventi. Negli animali è un importante costituente delle ossa e dei denti; è inoltre coinvolto nella contrazione muscolare, nella segnalazione nervosa e in numerosi processi cellulari.

**Catecolammine:** composti chimici prodotti dal sistema nervoso e dalla porzione midollare della ghiandola surrenale, con funzione di neurotrasmettitori e ormoni. Le più importanti sono adrenalina e noradrenalina, che innescano nell'organismo attività fisiologiche utili nella reazione allo stress.

**Cellula:** unità strutturale e funzionale degli organismi viventi. Ogni cellula è delimitata da una membrana plasmatica che racchiude un materiale fluido detto citoplasma, nel quale sono immersi strutture e organuli diversi a seconda del tipo di cellula (tipicamente: nucleo, mitocondri, reticolo endoplasmatico, apparato di Golgi).

**Cervello:** parte più evoluta dell'encefalo dei vertebrati; suddiviso in due emisferi, è formato da uno strato esterno di sostanza grigia, la corteccia cerebrale, che riveste la sostanza bianca. La corteccia cerebrale, responsabile di complessi processi di integrazione, è diversamente sviluppata nelle diverse classi di vertebrati. Nei mammiferi e nell'uomo in particolare, raggiunge il suo massimo sviluppo grazie a numerose e profonde circonvoluzioni.

**Cono:** recettore fotosensibile presente nella retina; contiene il pigmento conopsina e sono particolarmente importanti nella visione diurna e cromatica.

**Dendrite:** sottile diramazione del corpo cellulare di un neurone, che trasmette l'impulso nervoso in senso centripeto, dall'esterno verso il corpo cellulare.

**Depolarizzazione:** riduzione della differenza di potenziale elettrico esistente ai due lati della membrana plasmatica di una cellula nervosa (o muscolare). La depolarizzazione di un neurone avviene durante il passaggio del potenziale d'azione lungo l'assone quando sta trasmettendo l'impulso.

**Endorfine:** sostanze coinvolte nella regolazione della percezione del dolore e del piacere.

**Enzima:** proteina con funzione di catalizzatore nelle funzioni biologiche. E' in grado di accelerare una reazione, trovandosi inalterato alla fine della reazione stessa.

**Gene:** unità fondamentale dell'informazione biologica; è un segmento di DNA che contiene l'informazione per la sintesi di un RNA, che può dare origine ad una catena polipeptidica (proteina) specifica.

**Guaina mielinica:** rivestimento, costituito da sostanza grassa, che avvolge gli assoni della maggior parte dei neuroni, facilitandone l'isolamento elettrico per migliorare la conduzione nervosa.

**Melanina:** gruppo di pigmenti responsabili del colore di occhi, peli e pelle nei mammiferi.

**Nervo:** struttura anatomica formata da fasci di assoni, accompagnati da vasi sanguigni, racchiusi da una guaina di tessuto connettivo.

**Neurone:** unità anatomica e funzionale del sistema nervoso, specializzata nella trasmissione dell'impulso nervoso. I neuroni sono formati da un corpo cellulare, contenente il nucleo, dai dendriti e dall'assone, che si espande in terminazioni dette bottoni sinaptici, attraverso i quali l'impulso viene trasmesso ad un neurone adiacente. I neuroni del sistema nervoso centrale possono essere afferenti, se

trasportano gli stimoli dalla periferia al centro (per esempio i neuroni sensoriali) o efferenti, se portano gli stimoli dal centro verso la periferia (neuroni motori). I neuroni associativi mettono in contatto diverse aree del sistema nervoso coordinandone l'attività, mentre gli interneuroni trasmettono i segnali all'interno di regioni localizzate nel sistema nervoso centrale.

**Neurotrasmettitore:** sostanza che, attraverso la sinapsi, permette la trasmissione dell'impulso nervoso da un neurone a un altro o ad un organo effetore. Il neurotrasmettitore è liberato dal neurone presinaptico e agisce legandosi a specifici recettori presenti nel neurone postsinaptico.

**Omeostasi:** mantenimento di un ambiente interno relativamente stabile in un organismo; comprende per esempio il controllo della temperatura corporea e della composizione chimica del sangue.

**Potenziale d'azione:** variazione del potenziale di membrana che si verifica durante il passaggio di un impulso nervoso e si genera in seguito ad una temporanea modificazione della permeabilità della membrana cellulare agli ioni sodio e potassio. Il potenziale di riposo è pari a  $-70$  mV; l'arrivo di uno stimolo induce l'apertura dei canali nella membrana che lasciano fluire ioni secondo il gradiente di concentrazione, provocando una riduzione della differenza di potenziale elettrochimico ai due lati della membrana (depolarizzazione). Se lo stimolo è sufficientemente forte da depolarizzare la membrana fino ad un valore soglia di  $-50$  mV, si genera un potenziale d'azione e la membrana dell'assone continua a depolarizzarsi finché la differenza di potenziale è pari a  $30$  mV. Questa inversione di polarità si propaga molto velocemente lungo la membrana cellulare fino a raggiungere le terminazioni dell'assone (bottoni sinaptici), producendo il rilascio del neurotrasmettitore qui presente. Il potenziale di riposo viene rapidamente ripristinato, attraverso la fase di ripolarizzazione, seguita dall'iperpolarizzazione, una condizione in cui il potenziale di membrana è più negativo rispetto al potenziale di riposo.

**Recettore:** proteina localizzata sulla superficie cellulare in grado di riconoscere e legare molecole specifiche come ormoni e neurotrasmettitori.

**Sinapsi:** giunzione tra due neuroni o tra un neurone ed un organo effetore, a livello della quale si ha la trasmissione dell'impulso nervoso da una cellula a un'altra. Nelle sinapsi chimiche si ha il rilascio dal neurone presinaptico di neurotrasmettitore, che diffonde attraverso la fessura sinaptica fino a raggiungere i recettori presenti nel neurone postsinaptico. Negli invertebrati e meno comunemente nei vertebrati esistono sinapsi elettriche, in cui la trasmissione di informazione avviene per passaggio di impulsi elettrici.

**Vitamine:** gruppo eterogeneo di composti organici, indispensabili per numerose funzioni biologiche, principalmente come cofattori enzimatici. Sono necessarie in piccole quantità, ma poiché gli animali non sono in grado di sintetizzarne la maggior parte, devono essere assunte con la dieta. Sono generalmente classificate in due gruppi: liposolubili (A, D, E e K) e idrosolubili (complesso B e C).