

■ UNA CARRELLATA

La percezione visiva è l'esito di complesse interazioni tra molte delle parti in cui è suddiviso l'encefalo. Aree separate del lobo occipitale e parti dei lobi parietale e temporale operano in collaborazione reciproca per fornire un quadro unitario degli oggetti che fanno parte dell'ambiente. Altri centri utilizzano le informazioni fornite dalla retina per eseguire operazioni di tipo riflesso come quelle consistenti nel regolare le dimensioni della pupilla e nel dirigere gli occhi verso gli oggetti che suscitano interesse. Ma ci sono anche altri sottosistemi visivi che utilizzano le informazioni fornite dalla retina per governare i comportamenti che sono legati al ciclo notte-giorno (luce-buio). Le vie e le strutture che mediano queste svariate funzioni sono inevitabilmente piuttosto varie. Di queste, la via ottica principale – che dalla retina giunge alla porzione dorsale del nucleo genicolato laterale del talamo e alla corteccia visiva primaria – è la più importante ed è anche quella che è stata meglio chiarita. In corrispondenza di ciascuna stazione della via ottica principale si trovano singoli neuroni specificamente preposti al compito di estrarre dagli stimoli i diversi tipi di informazioni visive, quali contrasto, colore, forma, movimenti, per poi codificare tutte le informazioni ricavate. La visione normale, dunque, dipende dall'integrità di questa proiezione.

■ PROIEZIONI CENTRALI DELLE CELLULE GANGLIARI DELLA RETINA

Tutte le vie ottiche che si dirigono all'encefalo nascono dagli assoni delle cellule gangliari che escono dalla retina passando per una regione circolare della sua parte nasale detta **papilla del nervo ottico** (o **papilla ottica**, o **disco ottico**), dove si uniscono a fascio formando il nervo ottico. Questa regione della retina, dal momento che non contiene fotorecettori, è insensibile alla luce, motivo per cui viene chiamata anche **macchia cieca**, o **macula cieca**, e produce il fenomeno percettivo noto appunto come «macchia cieca» o «punto cieco» (Scheda 11.1). All'esame della retina con l'oftalmoscopio la papilla del nervo ottico si riconosce facilmente come un'area circolare biancastra; è inoltre riconoscibile come il punto da cui l'arteria e la vena oftalmiche entrano nell'occhio (o ne fuoriescono) (figura 11.1). Il disco ottico non è soltanto una componente fondamentale della retina; il suo aspetto può costituire un prezioso indicatore del livello della pressione all'interno del cranio. Lo spazio subaracnoideo che circonda il nervo ottico si continua con quello dell'encefalo; di conseguenza è possibile ipotizzare la presenza di un aumento della pressione endocranica – un sintomo di seri disturbi neurologici – qualora si

SCHEDA 11.1

LA MACCHIA CIECA

Se una persona ha un difetto del campo visivo (chiamato scotoma) derivante da una lesione della retina o delle vie ottiche centrali, si è facilmente portati a supporre che questa persona ne sia perfettamente consapevole. Quando però il difetto interessa una regione periferica del campo visivo, allora lo scotoma passa spesso inosservato fino a quando non si verifica un incidente che magari porta a scoprire il deficit sensoriale in maniera drammatica. Ma c'è di più: tutti quanti abbiamo uno scotoma fisiologico della cui esistenza non ci accorgiamo assolutamente: si tratta di un vuoto, una zona cieca in ciascuno dei nostri campi visivi monoculari, la cui ubicazione corrisponde al punto in cui si trova la papilla del nervo ottico (la regione priva di recettori attraverso la quale il nervo ottico esce dall'occhio; vedi figura 11.1).

Per riuscire a trovare la «macchia cieca» (punto cieco) dell'occhio destro, chiudete l'occhio sinistro e fissate lo sguardo sulla X che si trova in fondo a questa pagina tenendo il libro davanti a una distanza di circa 30-40 centimetri. Fatto questo, prendete una matita con la mano destra e, senza smettere di fissare la X, spostate lentamente la matita verso la X partendo dal lato destro della pagina. A un certo punto vedrete «scompare» la punta della matita; segnate questo punto e continuate a spostare la matita verso sinistra fino a quando vedrete ricomparire la punta della matita; tracciate un altro segno. I confini della macchia cieca lungo l'asse verticale si possono individuare nello stesso modo, muovendo la matita in su e in giù, in modo

tale che la linea del percorso compiuto dalla matita venga a trovarsi tra i due segni orizzontali tracciati. Per controllare la veridicità del fatto che le informazioni provenienti dalla regione dello spazio visivo delimitata dai segni tracciati non vengono effettivamente percepite, mettete una moneta all'interno dell'area delimitata dai segni di cui sopra. Quando fissate la X con entrambi gli occhi e poi chiudete l'occhio sinistro, la moneta scompare.

Come possiamo essere ignari di un difetto così rilevante nel campo visivo (tipicamente di circa $5^\circ \times 8^\circ$)? Lo scotoma creato dalla papilla del nervo ottico nasce dal settore nasale della retina di ciascun occhio. Quando sono aperti entrambi gli occhi, naturalmente, le informazioni relative alla regione corrispondente dello spazio visivo sono rese disponibili dal settore temporale della retina dell'altro occhio. Ma questo fatto non spiega come mai la macchia cieca non venga scoperta quando uno dei due occhi è chiuso. Quando si osserva la realtà in prospettiva monoculare, è chiaro che il sistema visivo provvede a «colmare» la parte mancante della scena ricorrendo alle informazioni fornite dalle regioni circostanti la papilla del nervo ottico. Per rendervi conto di questo fenomeno, osservate che cosa succede quando una matita o qualche altro oggetto si trova in qualunque punto all'interno della rappresentazione della papilla del nervo ottico che avete tracciato. La cosa straordinaria è che la matita appare completa! Registrazioni elettrofisiologiche hanno dimostrato che i neuroni

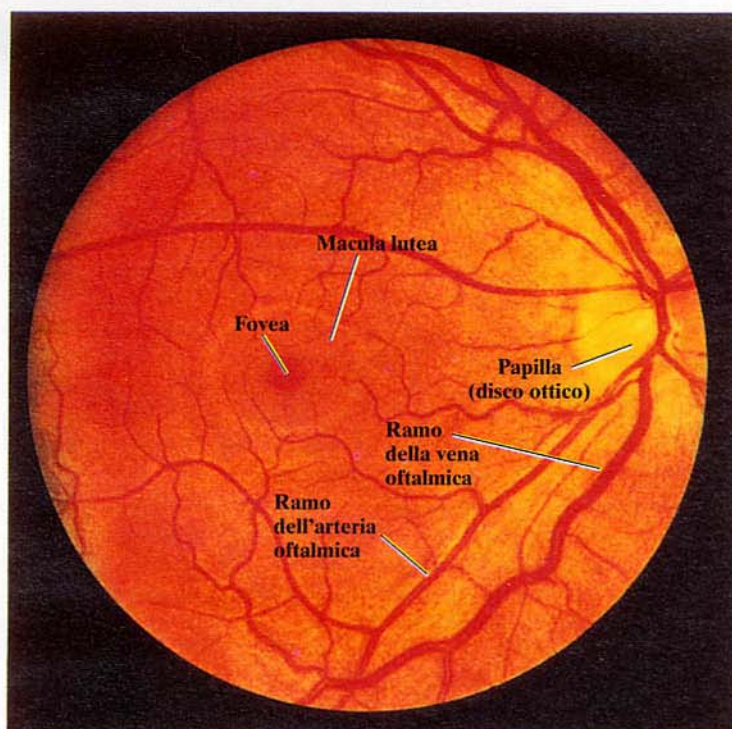
della corteccia visiva i cui campi recettivi si trovano nell'area di rappresentazione della papilla del nervo ottico possono essere attivati stimolando le regioni circostanti la papilla del nervo ottico dell'occhio controllato. È possibile che il processo in virtù del quale il sistema visivo «colma il vuoto» creato dal fenomeno della macchia cieca si basi su meccanismi corticali che integrano le informazioni provenienti da punti diversi del campo visivo. Ma è anche possibile, come osservò Hermann von Helmholtz nel diciannovesimo secolo, che questa parte dell'universo visivo venga semplicemente ignorata. In questo quadro teorico la matita si fonde con la macchia cieca perché tutta la parte rimanente della scena (quella tutt'intorno alla zona del vuoto) finisce per «scivolare cadendo addosso» al punto cieco.

Bibliografia

- FIORANI, M., ROSA, M. G. P., GATTASS, R., ROCHA-MIRANDA, C. E. (1992). Dynamic surrounds of receptive fields in striate cortex: A physiological basis for perceptual completion? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 8547-8551.
- GILBERT, C. D. (1992). Horizontal integration and cortical dynamics. *Neuron* 9: 1-13.
- HELMHOLTZ, H. VON (1968). *Helmholtz's Treatise on Physiological Optics*, Volumi I-III, a cura di J. P. C. SOUTHALL. New York, Dover Publications, Vol. III, pp. 204 e ss.
- RAMACHANDRAN, V. S., GREGORY, T. L. (1991). Perceptual filling in of artificially induced scotomas in human vision. *Nature* 350: 699-702.



Figura 11.1 La superficie retinica dell'occhio destro vista con l'oftalmoscopio. La papilla del nervo ottico è la regione in cui gli assoni delle cellule gangliari escono dalla retina e vanno a formare il nervo ottico; è inoltre caratterizzata dall'ingresso nell'occhio e dall'uscita da esso, rispettivamente, dell'arteria e della vena oftalmiche che irrorano la retina. La macula lutea è riconoscibile come una zona di colorito giallognolo posta al centro degli assi ottici (la papilla del nervo ottico si trova nel versante nasale della retina); la macula è la regione della retina dove l'acuità visiva raggiunge i massimi livelli. La fovea è una piccola depressionione (del diametro di circa 1,5 mm) che si trova al centro della macula lutea (vedi cap. 10).



osservi un rigonfiamento edematoso della papilla del nervo ottico (fenomeno noto come papilledema, o edema della papilla).

Gli assoni delle cellule gangliari del nervo ottico, seguendo un percorso diretto, si dirigono al chiasma ottico, che si trova alla base del diencefalo. Negli esseri umani numerose fibre (circa il 60%) si incontrano e si incrociano nel chiasma ottico, mentre le altre (il 40%) si dirigono all'encefalo proseguendo sullo stesso lato. Una volta superato il chiasma, gli assoni delle cellule gangliari di ciascun lato formano il **tratto ottico**. Pertanto ciascun tratto ottico, a differenza del nervo ottico, contiene fibre provenienti da entrambi gli occhi. Il parziale incrocio (decussazione) degli assoni delle cellule gangliari all'altezza del chiasma ottico fa sì che le informazioni provenienti da punti corrispondenti delle due retine possano essere elaborate approssimativamente dalla medesima sede corticale in ciascuno dei due emisferi (di questo importante argomento ci occuperemo più approfonditamente nel paragrafo seguente).

Gli assoni delle cellule gangliari del tratto ottico raggiungono diverse strutture del diencefalo e del mesencefalo (figura 11.2). Nel diencefalo il loro principale bersaglio è il **nucleo genicolato laterale** del talamo. I neuroni del nucleo genicolato laterale, analogamente a quanto fanno i loro omologhi delle vie talamiche in rapporto ad altri sistemi sensoriali, inviano i propri assoni alla corteccia cerebrale tramite la capsula interna. Questi assoni passano attraverso una parte della capsula interna detta **radiazione ottica** e terminano nella **corteccia visiva primaria** (o **corteccia striata**) (area 17 di Brodmann), che si trova in buona parte lungo la scissura calcarina che delimita il lobo occipitale. La corteccia striata viene spesso indicata con il simbolo V1 per analogia con altre cortecce sensoriali primarie quale la S1 (corteccia somatosensoriale primaria) e la A1 (corteccia uditiva primaria). La **via retino-genicolo-striata**, detta anche **via ottica principale**, è in gran parte responsabile di quella che viene considerata la funzione visiva. Di conseguenza, lesioni che interessino qualunque punto situato lungo il percorso di questa via ottica si traducono in gravi danni alla vista.

Un secondo importante bersaglio degli assoni delle cellule gangliari della reti-

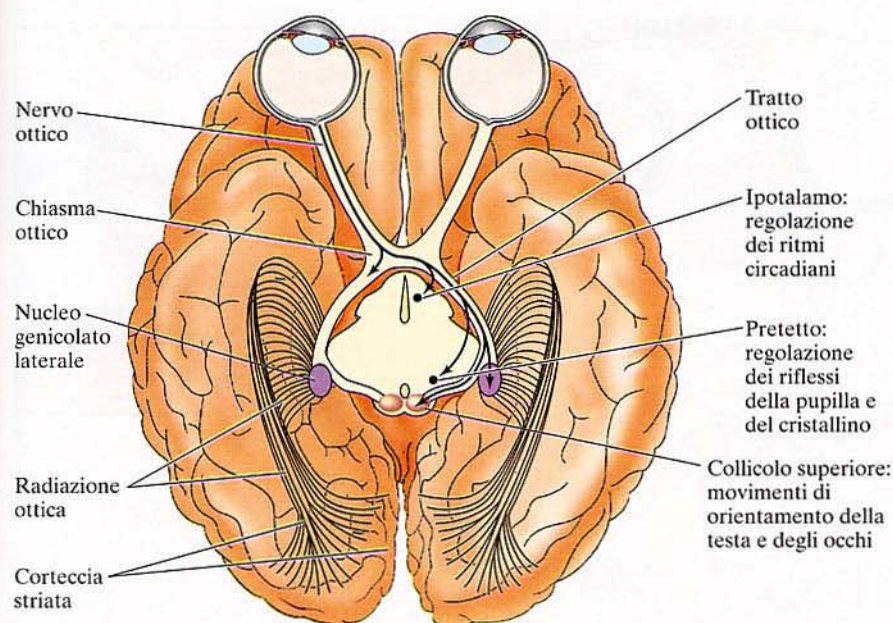


Figura 11.2 Proiezioni centrali delle cellule gangliari della retina. Gli assoni delle cellule gangliari terminano nel nucleo genicolato laterale del talamo, nel collicolo superiore, nel pretetto e nell'ipotalamo. Per motivi di chiarezza espositiva vengono evidenziati, tra gli assoni che si incrociano nel chiasma ottico, soltanto quelli dell'occhio destro.

na è un aggregato di neuroni situato tra il talamo e il mesencefalo in una regione chiamata **pretetto**. Per quanto le sue dimensioni siano scarse in confronto a quelle del nucleo genicolato laterale del talamo, il pretetto è particolarmente importante quale centro di coordinazione del **riflesso pupillare alla luce** (o reazione della pupilla alla luce); questo riflesso consiste in una diminuzione del diametro della pupilla che si verifica in seguito alla stimolazione della retina con un fascio di luce (figura 11.3). La prima parte della via ottica responsabile del riflesso pupillare alla luce è costituita da una proiezione bilaterale dalla retina al pretetto. I neuroni del pretetto, a loro volta, proiettano al **nucleo accessorio di Edinger-Westphal** (o nucleo accessorio del nervo oculomotore, o nucleo oculomotore accessorio), un gruppo di cellule nervose intimamente legato al nucleo del terzo nervo cranico nel mesencefalo. Il nucleo accessorio di Edinger-Westphal contiene i neuroni pregangliari del sistema nervoso parasimpatico; gli assoni inviati da questi ultimi attraverso il terzo nervo cranico vanno a terminare sui neuroni del ganglio ciliare. I neuroni del ganglio ciliare innervano il muscolo costrittore dell'iride, il quale, quando si attiva, ha l'effetto di fare diminuire il diametro della pupilla. Una luce vivace che colpisca l'occhio conduce a un aumento dell'attività dei neuroni del pretetto, dei neuroni del nucleo accessorio di Edinger-Westphal, nonché dei neuroni del ganglio ciliare, il che finisce per determinare un restringimento della pupilla.

Il riflesso pupillare, oltre a svolgere il suo normale ruolo di regolatore della quantità di luce che entra nell'occhio, costituisce un importante strumento diagnostico che consente al medico di controllare l'integrità dell'apparato sensoriale visivo, le efferenze motorie alla muscolatura pupillare, nonché le vie centrali che mediano il riflesso pupillare. In condizioni normali le pupille dei due occhi rispondono entrambe in maniera identica, a prescindere da quale sia l'occhio stimolato; in altri termini, la luce che colpisce un occhio esercita un'azione costrittiva sia sull'occhio stimolato (risposta diretta) sia sull'occhio non stimolato (risposta consensuale; vedi figura 11.3). Il confronto tra le risposte dei due occhi si rivela spesso utile per localizzare una lesione. Ad esempio, una risposta diretta nell'occhio sinistro senza una risposta consensuale nell'occhio destro induce a ipotizzare l'esistenza di qualche problema a carico delle efferenze motorie all'occhio destro, forse un danno al terzo nervo cranico. Se non si riesce a suscitare una risposta (né diretta né indiretta) alla stimolazione dell'occhio sinistro, ma entrambi gli

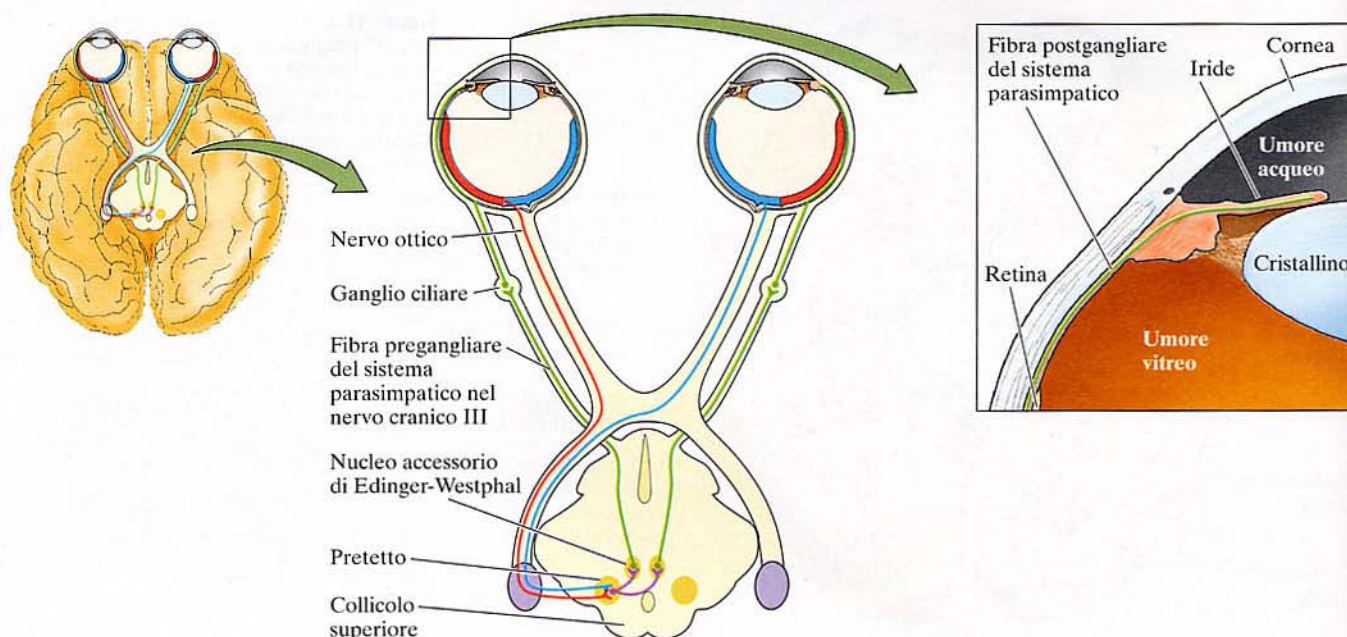


Figura 11.3 I circuiti responsabili del riflesso pupillare alla luce. In questa via figurano proiezioni bilaterali dalla retina al pretetto e proiezioni dal pretetto al nucleo accessorio di Edinger-Westphal. I neuroni del nucleo accessorio di Edinger-Westphal terminano nel ganglio ciliare, mentre i neuroni del ganglio ciliare innervano i muscoli costrittori della pupilla. Si noti che questi assoni afferenti attivano, per il tramite dei neuroni del pretetto, entrambi i nuclei accessori di Edinger-Westphal.

occhi reagiscono normalmente alla stimolazione dell'occhio destro, si è indotti a ipotizzare una lesione a carico delle afferenze sensoriali provenienti dall'occhio sinistro, forse del nervo ottico di sinistra.

Vi sono altri due importanti bersagli degli assoni delle cellule gangliari retiniche. Uno è il **nucleo soprachiasmatico** dell'ipotalamo, un piccolo gruppo di corpi cellulari che si trova alla base del diencefalo (vedi figura 26.7, p. 525). La **via retino-ipotalamica** è il percorso tramite il quale le variazioni dei livelli di luce influenzano l'ampio spettro delle funzioni viscerali che si modificano in sintonia con il ciclo notte-giorno (luce-buio) (vedi cap. 26). L'altro bersaglio è il **collicolo superiore**, una struttura sporgente, visibile sulla superficie dorsale del mesencefalo (vedi figura 1.12, p. 18). Il collicolo superiore coordina i movimenti della testa e degli occhi (vedi cap. 19).

■ LA RAPPRESENTAZIONE RETINOTOPICA DEL CAMPO VISIVO

I rapporti spaziali presenti tra le cellule gangliari della retina rimangono tali anche nei loro bersagli centrali. Le strutture visive centrali, pertanto, rivelano una rappresentazione ordinata, o mappa topografica, dello spazio visivo. Un dato importante è il fatto che le informazioni provenienti dalla metà sinistra del campo visivo vengono rappresentate nella metà destra dell'encefalo e viceversa. Per potere capire i fondamenti nervosi di questa organizzazione occorre pensare al modo in cui le immagini si proiettano sulle due retine e a quali sono le parti delle due retine che si incrociano nel chiasma ottico.

Ciascun occhio vede una parte dello spazio visivo che definisce il suo **campo visivo** (figura 11.4a). A fini descrittivi possiamo dire che ciascuna retina e il corrispondente campo visivo si dividono in quadranti. Vista in questo schema, la superficie della retina viene suddivisa da una linea verticale e una linea orizzontale che si intersecano al centro della fovea (figura 11.4b). La linea verticale divide la retina nel **settore nasale** e in quello **temporale**, mentre la linea orizzontale divide la retina nel **settore superiore** e in quello **inferiore**. Per quanto riguarda lo spazio visivo, due linee corrispondenti, una verticale e una orizzontale, si intersecano in corrispondenza del **punto di fissazione** (il punto dello spazio visivo al quale la fo-

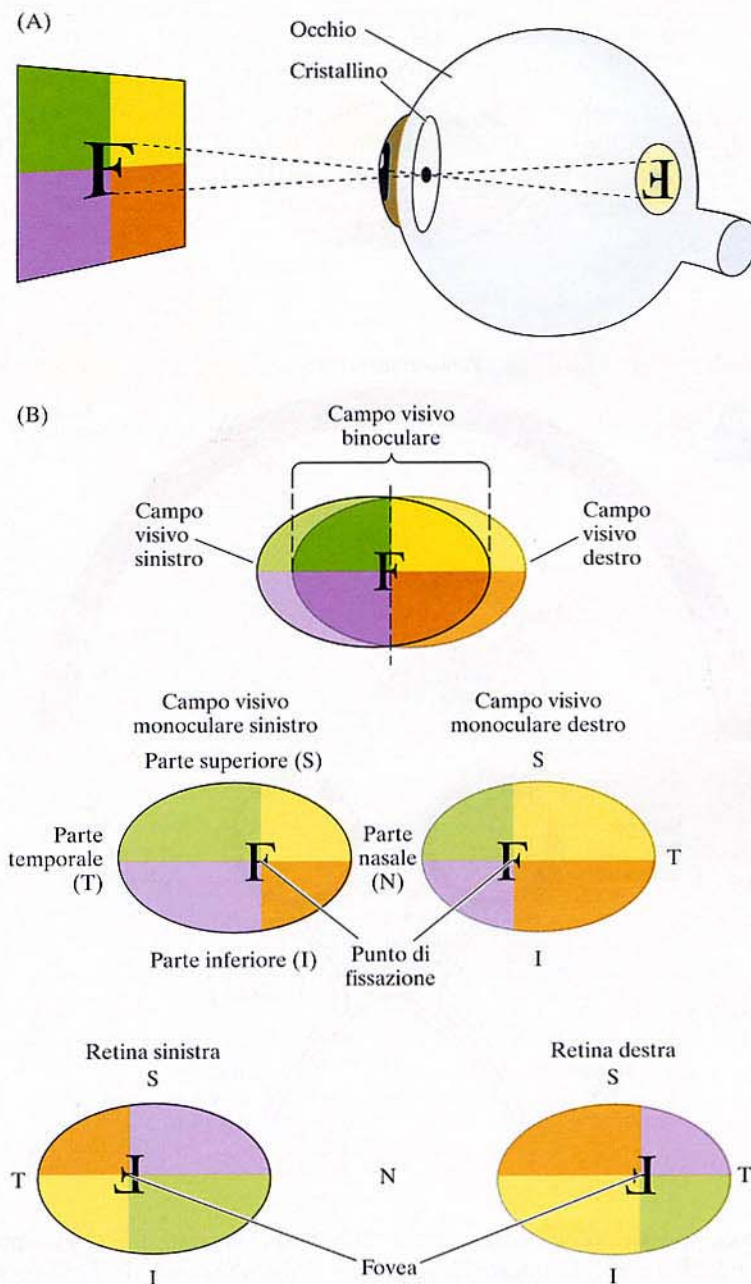
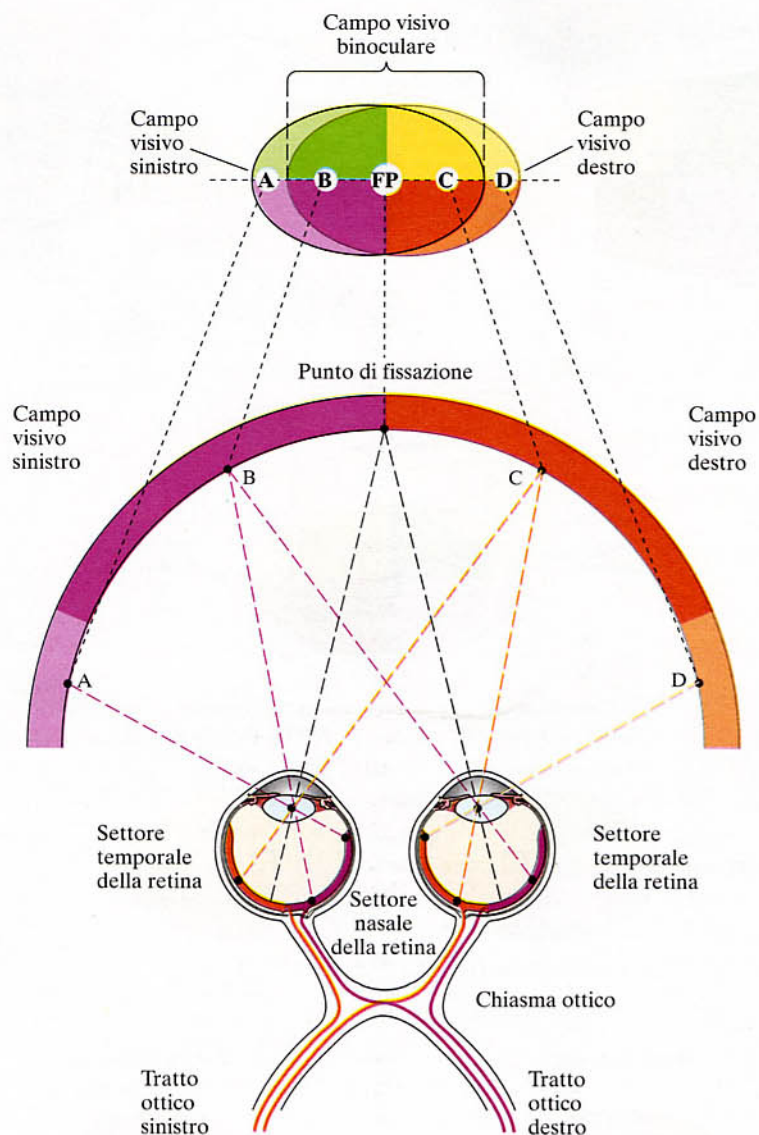


Figura 11.4 Proiezione dei campi visivi sulla retina sinistra e sulla retina destra. (A) Proiezione di un'immagine sulla superficie della retina. Il passaggio dei raggi di luce attraverso gli elementi ottici dell'occhio si traduce in immagini che sulla superficie della retina risultano capovolte e presentano un'inversione destra/sinistra. (B) I quadranti di ciascuna retina e il loro rapporto con l'organizzazione dei campi visivi monoculari e binoculari, come si osservano dalla superficie posteriore degli occhi. Le linee verticali e orizzontali tracciate attraverso il centro della fovea definiscono i quadranti di ciascuna retina (in fondo alla figura). Linee analoghe tracciate in corrispondenza del punto di fissazione definiscono i quadranti del campo visivo (parte centrale della figura). I colori utilizzati nella figura segnano le corrispondenze tra i quadranti delle retine e i quadranti del campo visivo. Nella parte in alto della figura è illustrata la sovrapposizione dei due campi visivi monoculari.

vea è allineata) e definiscono i quadranti del campo visivo. Il passaggio della luce attraverso gli elementi ottici dell'occhio fa sì che, sulla superficie della retina, le immagini degli oggetti che si trovano nel campo visivo risultino capovolte e presentino un'inversione destra/sinistra. Di conseguenza gli oggetti situati nella parte temporale del campo visivo vengono visti dalla parte nasale della retina, mentre gli oggetti situati nella parte superiore del campo visivo vengono visti dalla parte inferiore della retina. (Per comprendere la figura 11.4b può essere utile guardare la superficie posteriore di entrambe le retine, insieme ai corrispondenti campi visivi proiettati rispettivamente su ciascuna delle due).

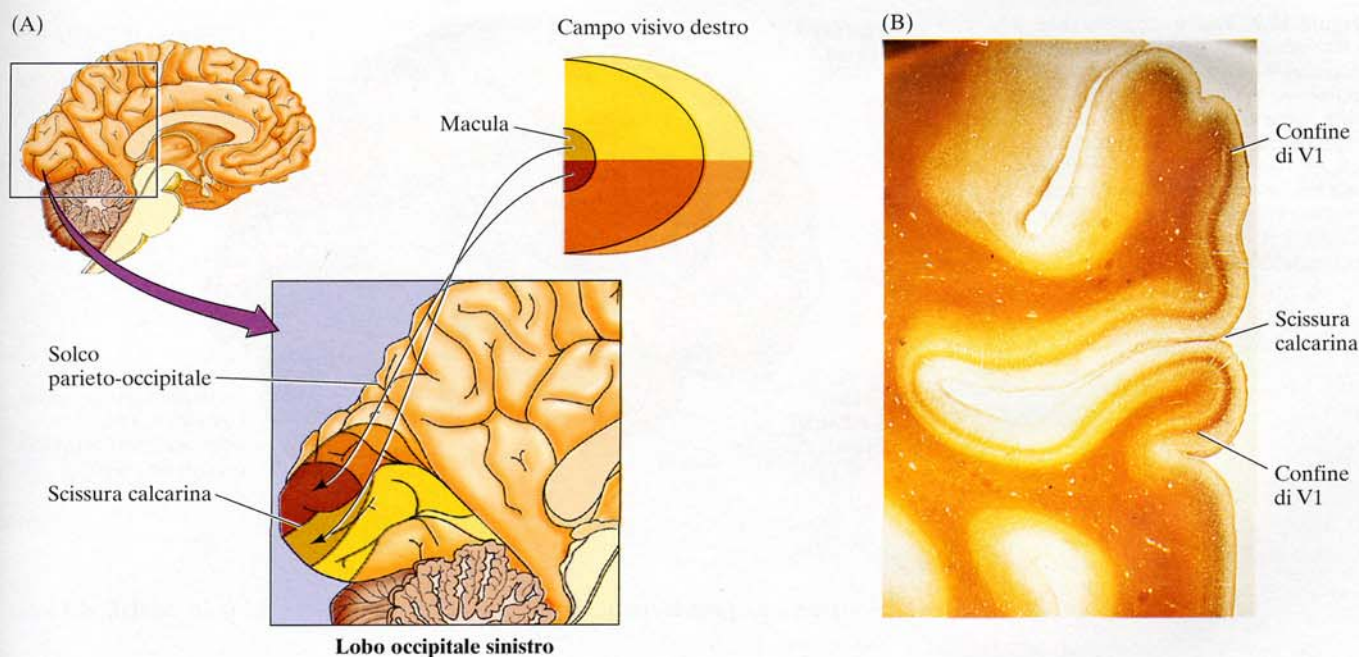
Quando sono aperti entrambi gli occhi, le due fovee sono normalmente allineate a un solo bersaglio dello spazio visivo, il che fa sì che i campi visivi di entrambi gli occhi si sovrappongano ampiamente (vedi figura 11.4b e figura 11.5).

Figura 11.5 La proiezione del campo visivo binoculare sulle due retine e il suo rapporto con l'incrociarsi delle fibre nel chiasma ottico. Le immagini dei punti che si trovano nella porzione binoculare del campo visivo sinistro (come il punto B) cadono sul settore nasale della retina dell'occhio sinistro e sul settore temporale della retina dell'occhio destro. Le immagini dei punti che si trovano nella porzione binoculare del campo visivo destro (come il punto C) cadono sul settore nasale della retina dell'occhio destro e sul settore temporale della retina dell'occhio sinistro. Le immagini dei punti che si trovano nelle porzioni monoculari dei campi visivi sinistro e destro (come i punti A e D) cadono, rispettivamente, sul settore nasale della retina dell'occhio sinistro e sul settore nasale della retina dell'occhio destro. Gli assoni delle cellule gangliari del settore nasale della retina si incrociano nel chiasma ottico, fenomeno che non si verifica nel caso degli assoni del settore temporale della retina. Di conseguenza le informazioni provenienti dal campo visivo sinistro vengono convogliate nel tratto ottico destro, mentre le informazioni provenienti dal campo visivo destro vengono convogliate nel tratto ottico sinistro.



Questo **campo visivo binoculare** è costituito da due emicampi visivi simmetrici (il sinistro e il destro). L'emicampo binoculare sinistro comprende il campo visivo nasale dell'occhio destro e il campo visivo temporale dell'occhio sinistro; l'emicampo binoculare destro comprende il campo visivo nasale dell'occhio sinistro e il campo visivo temporale dell'occhio destro. Ad eccezione dell'estrema periferia del campo visivo, che viene vista soltanto da un occhio o dall'altro, tutti i punti di ciascun emicampo visivo vengono visti da entrambi gli occhi; pertanto quasi tutti i punti dello spazio visivo si trovano nel campo visivo nasale di un occhio e nel campo visivo temporale dell'altro occhio. Le porzioni monoculari del campo visivo vengono viste dalla parte più mediale del settore nasale della retina di ciascun occhio, che non ha alcun equivalente temporale nell'altro occhio (la forma della faccia e del naso impediscono alla parte laterale più temporale della retina di vedere questa porzione del campo).

Le cellule gangliari che si trovano nel settore nasale di ciascuna retina danno origine ad assoni che si incontrano e si incrociano nel chiasma ottico, mentre quelle che si trovano nel settore temporale della retina danno origine ad assoni che rimangono sullo stesso lato (figura 11.5). Il confine tra le cellule gangliari che proiet-

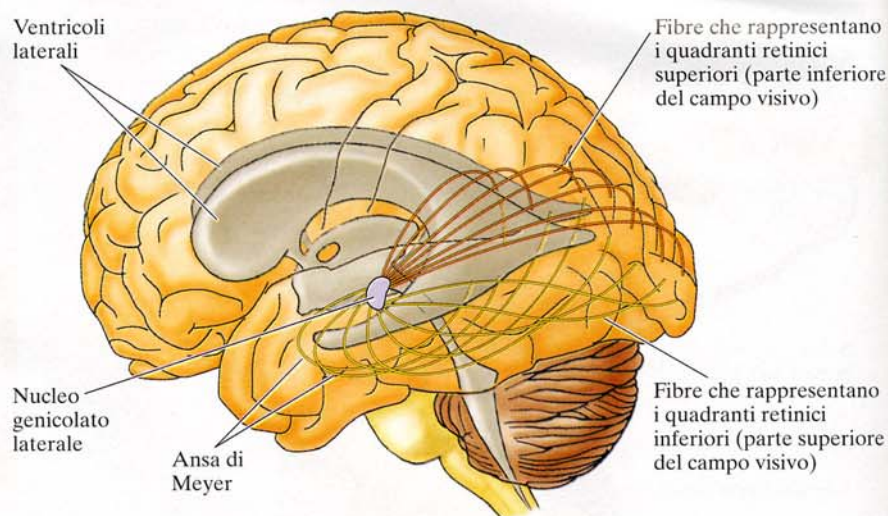


tano controlateralmente e quelle che proiettano omolateralmente (la linea di decussazione) è una linea che percorre l'intero centro della fovea e definisce la linea di demarcazione tra la metà nasale e quella temporale di ogni retina. Le immagini degli oggetti che si trovano nell'emicampo visivo sinistro (come ad esempio il punto B della figura 11.5) cadono sul settore nasale della retina dell'occhio sinistro e sul settore temporale della retina dell'occhio destro e gli assoni delle cellule gangliari di queste regioni delle due retine proiettano al tratto ottico destro. Le immagini degli oggetti che si trovano nell'emicampo visivo destro (come ad esempio il punto C della figura 11.5) cadono sul settore nasale della retina dell'occhio destro e sul settore temporale della retina dell'occhio sinistro; gli assoni delle cellule gangliari di queste regioni proiettano al tratto ottico sinistro. Come si è già osservato, le immagini degli oggetti che si trovano nelle porzioni monoculari degli emicampi visivi (i punti A e D della figura 11.5) vengono viste solamente dall'estrema periferia del settore nasale della retina di ciascun occhio; gli assoni delle cellule gangliari di queste regioni (come per il resto del settore nasale della retina) proiettano al tratto ottico controlaterale.

Gli assoni delle cellule gangliari del tratto ottico, quando raggiungono il nucleo genicolato laterale del talamo, terminano ivi in modo ordinato creando una mappa topografica dell'emicampo controlaterale (anche se in questo nucleo restano in strati separati, ciascuno dei quali è in rapporto esclusivo, rispettivamente, con l'occhio destro o con l'occhio sinistro; vedi figura 11.14). I neuroni del nucleo genicolato laterale, a propria volta, conservano questa organizzazione topografica anche nelle loro proiezioni alla corteccia striata (figura 11.6). La fovea è rappresentata nella parte posteriore della corteccia striata, mentre le regioni più periferiche della retina sono rappresentate in parti progressivamente più anteriori della corteccia striata. Il quadrante superiore del campo visivo è rappresentato sotto la scissura calcarina, mentre il quadrante inferiore del campo visivo è rappresentato sopra la scissura calcarina. Come nel caso del sistema deputato alla sensibilità somatica, la quantità di area della corteccia visiva (corteccia striata) dedicata a ogni singola area della superficie sensoriale non è uniforme, ma riflette la densità dei recettori e delle fibre sensoriali presenti nella regione periferica. Pertanto, come avviene per la rappresentazione della regione della mano nella corteccia somatosensoriale, la rappresentazione della fovea nella corteccia striata è spropor-

Figura 11.6 L'organizzazione retinotopica della corteccia striata nel lobo occipitale sinistro. (A) La corteccia visiva primaria occupa una gran parte del lobo occipitale. L'area della visione centrale (la fovea) è rappresentata lungo una parte sproporzionatamente grande della porzione caudale del lobo occipitale, mentre la visione periferica è rappresentata più anteriormente. Il quadrante superiore del campo visivo è rappresentato sotto la scissura calcarina, mentre il quadrante inferiore del campo visivo è rappresentato sopra la scissura calcarina. (B) Microfotografia di una sezione frontale della corteccia striata umana, che evidenzia la caratteristica fascia di fibre mieliniche, o stria, che dà il nome a questa regione della corteccia. È indicata la scissura calcarina sulla superficie mediale del lobo occipitale. (B: Per gentile concessione di Tim Andrews e Dale Purves.)

Figura 11.7 Tragitto compiuto dalla radiazione ottica per giungere alla corteccia striata. Gli assoni che si incaricano di trasportare le informazioni inerenti alla parte superiore del campo visivo, prima di raggiungere il lobo occipitale, si inflettono descrivendo un'ampia curva (ansa di Meyer) mentre passano accanto al corno laterale del ventricolo del lobo temporale. Gli assoni che invece trasportano le informazioni relative alla parte inferiore del campo visivo viaggiano nel lobo parietale.



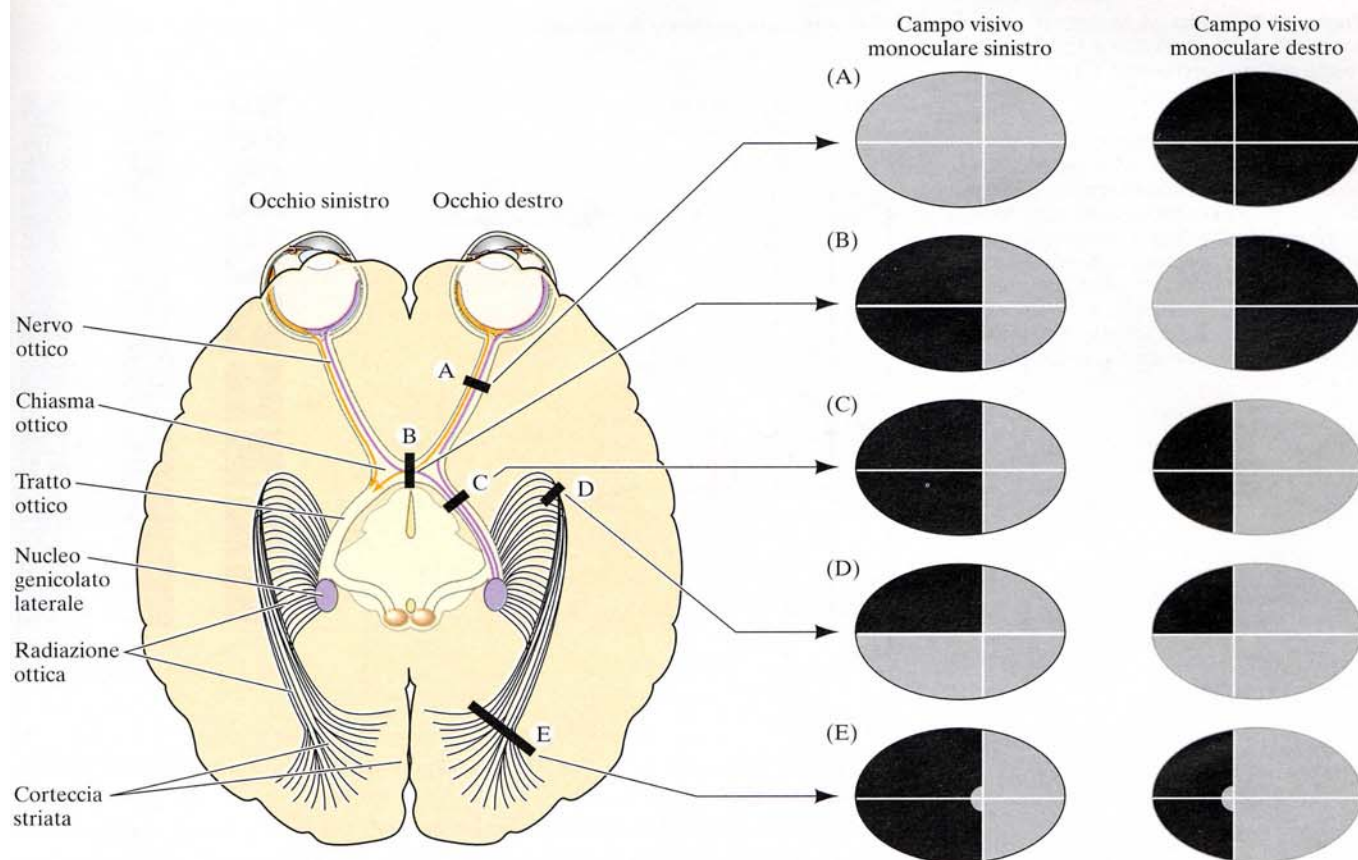
zionatamente grande, in quanto occupa la maggior parte del polo caudale del lobo occipitale.

Una organizzazione topografica approssimativa sussiste anche nel caso delle proiezioni dei neuroni del nucleo genicolato laterale alla corteccia striata. Alcune di queste fibre assoniche della radiazione ottica si inflettono descrivendo un'ampia curva («ansa») mentre passano accanto al corno laterale del ventricolo del lobo temporale lungo il tragitto che compiono per giungere alla corteccia striata; si tratta di un'anomalia conosciuta sotto il nome di **ansa di Meyer** (figura 11.7). Il gruppo di fibre che forma l'ansa di Meyer trasmette le informazioni inerenti alla parte superiore del campo visivo controlaterale. Parti più mediali della radiazione ottica, che passano sotto il lobo parietale, trasmettono le informazioni relative alla porzione inferiore del campo visivo controlaterale.

■ I DEFICIT DEL CAMPO VISIVO

Un'ampia varietà di patologie della retina o di strutture ancora più centrali possono causare deficit del campo visivo limitati a specifiche regioni dello spazio visivo. Dal momento che i rapporti spaziali che caratterizzano le retine rimangono gli stessi anche nelle strutture visive centrali, un'accurata mappatura dei campi visivi è spesso in grado di indicare la precisa localizzazione di una lesione neurologica. I deficit del campo visivo relativamente estesi vengono chiamati **anopsie** (mentre quelli più circoscritti sono detti scotomi; vedi Scheda 11.1); in combinazione con vari prefissi, il termine «anopsia» indica la specifica regione del campo visivo interessata dalla perdita della funzione visiva (figura 11.8).

Una lesione a carico della retina o di uno dei nervi ottici prima che raggiunga il chiasma ha come conseguenza una perdita di visione limitata all'occhio di origine. Per contro, una lesione a carico della regione del chiasma ottico – o di una struttura ancora più centrale – sfocia in tipi specifici di difetti che interessano i campi visivi di entrambi gli occhi. Lesioni a carico delle strutture fondamentali legate al chiasma ottico, tra cui il tratto ottico, il nucleo genicolato laterale, la radiazione ottica e la corteccia visiva, provocano deficit circoscritti all'emicampo visivo controlaterale. Ad esempio, l'interruzione del tratto ottico destro provoca una perdita di visione nel campo visivo sinistro (ossia, cecità nel settore temporale del campo visivo dell'occhio sinistro e nel settore nasale del campo visivo dell'occhio destro). Dato che questo danno interessa parti corrispondenti del campo visivo di ciascun occhio, si verifica una perdita completa della vista nella regione colpita del



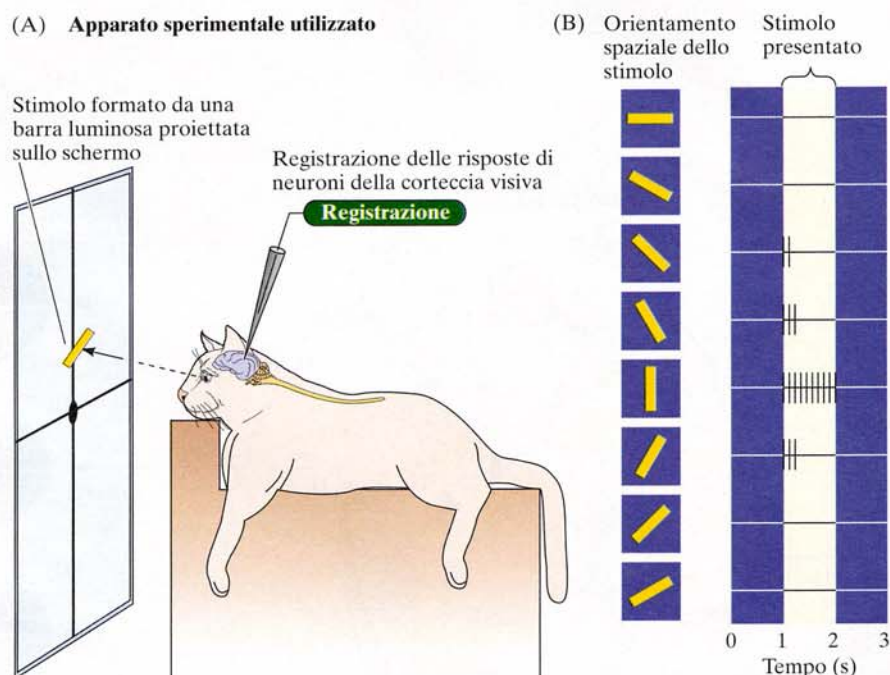
campo visivo binoculare, ragione per cui questo disturbo viene chiamato *emianopsia omonima* (in questo caso si tratta di emianopsia omonima sinistra).

Per contro, le lesioni del chiasma ottico provocano deficit del campo visivo che interessano parti non corrispondenti del campo visivo di ciascun occhio. Ad esempio, una lesione a carico della parte centrale del chiasma ottico, comunemente associata a tumori dell'ipofisi, può colpire le fibre crociate provenienti dalla metà nasale della retina di ciascun occhio ma lasciare intatte le fibre non crociate provenienti dai quadranti temporali delle due retine. La perdita di visione che ne consegue è circoscritta al settore temporale del campo visivo di ciascun occhio ed è conosciuta con il nome di *emianopsia bitemporale*; viene chiamata anche *emianopsia eteronima* per sottolineare il fatto che non si sovrappongono le parti che si perdono del campo visivo di ciascun occhio. Chi è affetto da questo disturbo è in grado di vedere in ambedue i settori, destro e sinistro, del campo visivo di ciascun occhio, a condizione che entrambi gli occhi siano aperti. La perdita di visione interessa, invece, tutte le informazioni relative alle parti più periferiche di entrambi i campi visivi (che vengono viste solamente dal settore nasale delle due retine).

È raro che le lesioni a carico delle strutture visive centrali interessino la totalità delle strutture in questione; di conseguenza i difetti visivi associati a una lesione del chiasma, del tratto ottico, della radiazione ottica o della corteccia visiva sono in genere più limitati di quelli illustrati nella figura 11.8. Questa precisazione vale a maggior ragione per le lesioni localizzate in un punto situato lungo la radiazione ottica, che decorre sotto i lobi temporale e parietale nel suo tragitto dal nucleo genicolato laterale fino alla corteccia striata (vedi figura 11.7). Se il danno interessa parti del lobo temporale e coinvolge l'ansa di Meyer, spesso la conseguenza è una quadrantanopsia omonima superiore; lesioni a carico della parte di radiazio-

Figura 11.8 Deficit del campo visivo derivanti da lesioni in punti diversi lungo il percorso della via ottica principale. La sezione sulla sinistra illustra l'organizzazione fondamentale della via ottica principale e indica la sede di varie lesioni. Le due sezioni sulla destra illustrano i deficit del campo visivo associati a ciascuna lesione. (A) Perdita della funzione visiva nell'occhio destro. (B) Emianopsia bitemporale (eteronima). (C) Emianopsia omonima sinistra. (D) Quadrantanopsia superiore sinistra. (E) Emianopsia omonima sinistra in cui viene «risparmiata la visione maculare».

Figura 11.9 I neuroni della corteccia visiva rispondono in modo selettivo al tipo di orientamento spaziale dello stimolo presentato. (A) Un animale anestetizzato viene equipaggiato con lenti a contatto che servono a fare in modo che i suoi occhi si concentrino su uno schermo sul quale si possono proiettare delle immagini; un elettrodo extracellulare registra le risposte dei neuroni della corteccia visiva. (B) I neuroni della corteccia visiva rispondono regolarmente in maniera decisamente intensa a una barra luminosa il cui orientamento spaziale ha uno specifico angolo di inclinazione, mentre rispondono debolmente – o addirittura non rispondono affatto – ad altri tipi di orientamento dello stimolo.

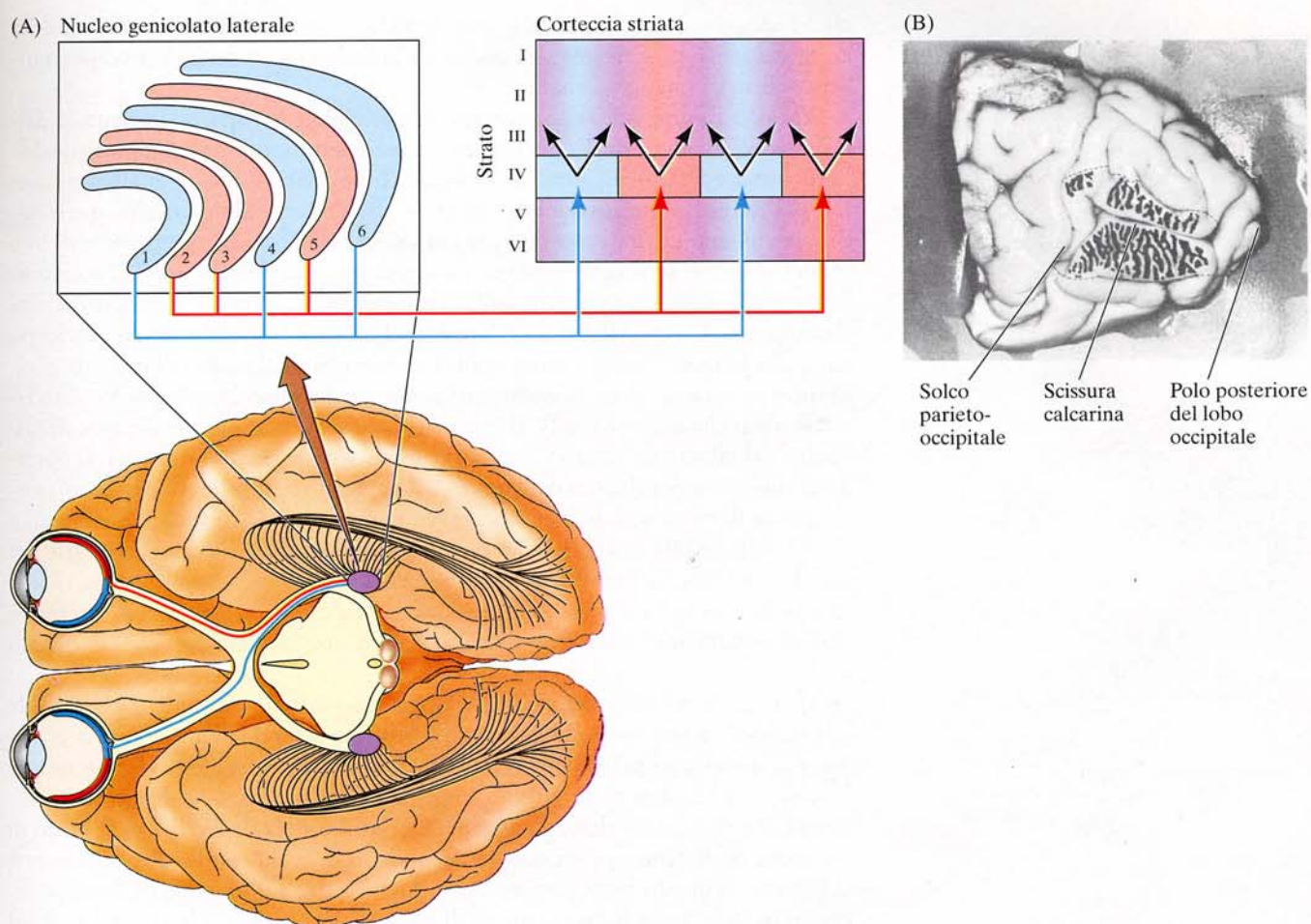


ne ottica che decorre sotto il lobo parietale danno origine a una quadrantanopsia omonima inferiore.

Lesioni a carico delle strutture visive centrali possono portare anche a un fenomeno noto come deficit della funzione visiva in cui viene «risparmiata la visione maculare»: si ha una perdita di visione in vaste aree del campo visivo ma con l'eccezione della visione foveale. Il fenomeno della visione maculare che rimane indenne si osserva molto spesso nei casi di lesione della corteccia, ma può anche essere una delle caratteristiche di un danno che interessi qualunque punto situato lungo l'intero percorso delle vie ottiche. Anche se sono state proposte diverse teorie per spiegare questo fenomeno, a tutt'oggi non si conoscono affatto i motivi che stanno alla base di questa preservazione selettiva.

■ L'ORGANIZZAZIONE FUNZIONALE DELLA CORTECCIA STRIATA

La scoperta di Stephen Kuffler che i campi recettivi delle cellule gangliari della retina presentano una struttura centro-periferia che comunica all'encefalo le informazioni inerenti ai contrasti di luminosità (vedi cap. 10) condusse David Hubel e Torsten Wiesel alla decisione di studiare i tipi di informazione raccolti da strutture visive più centrali. Da un'analisi delle proprietà dei campi recettivi dei neuroni del nucleo genicolato laterale del talamo emersero, sorprendentemente, scarse differenze rispetto a quanto era già stato messo in evidenza circa le proprietà dei campi recettivi delle cellule gangliari della retina. Nella corteccia striata, però, i fasci di luce puntiformi che si erano rivelati tanto efficaci nelle prove di stimolazione dei neuroni della retina e del nucleo genicolato laterale del talamo risultavano ampiamente inefficaci. Invece i neuroni corticali dei gatti e delle scimmie rispondevano in modo piuttosto intenso a stimoli costituiti da una barra luminosa in campo scuro o da una barra scura in campo luminoso, oppure da un bordo che come una linea di demarcazione separa un'area illuminata da un'area buia, ma solamente se le barre o i bordi presentati avevano un ben preciso orientamento nello spazio e se lo stimolo formava la sua immagine entro i confini del campo recettivo dei neuroni corticali in esame (figura 11.9). Inoltre ciascuna cellula corticale



rispondeva in massimo grado a una gamma ristretta di tipi di orientamento spaziale degli stimoli presentati (l'orientamento preferito dalla cellula). Se ne deduce, perciò, che tutti i tipi di orientamento spaziale presenti nelle scene visive sono codificati nell'attività di popolazioni distinte di **neuroni caratterizzati da specifiche preferenze di orientamento spaziale**.

Hubel e Wiesel scoprirono inoltre che all'interno di una classe di neuroni che preferiscono il medesimo orientamento spaziale si distinguono alcuni sottotipi che presentano sottili differenze gli uni dagli altri. Ad esempio, i campi recettivi di alcune cellule, che i due studiosi chiamarono **cellule semplici**, si rivelano composti da zone a risposta «on» e zone a risposta «off», le une separate spazialmente dalle altre, come se i centri «on» e «off» delle cellule gangliari della retina legate a questi neuroni fossero disposti in raggruppamenti paralleli separati. Altri neuroni, che vennero chiamati **cellule complesse**, presentano una commistione di risposte «on» e risposte «off» in tutto il campo recettivo, come se ricevessero i loro segnali da varie cellule semplici. Un'analisi ulteriore condusse a scoprire la presenza di neuroni corticali sensibili alla lunghezza di una barra luminosa che venga spostata attraverso il loro campo recettivo; la frequenza delle risposte di questi neuroni diminuisce quando la lunghezza della barra luminosa supera un determinato limite. Hubel e Wiesel diedero a questi neuroni il nome di **cellule ipercomplesse**. Altre cellule ancora rispondono in maniera selettiva alla direzione in cui si muove un bordo che separi un'area illuminata da un'area buia che viene spostato attraverso il loro campo recettivo. Per quanto i meccanismi che presiedono a queste risposte selettive non siano stati ancora pienamente chiariti, sussistono ben pochi dubbi

Figura 11.10 L'integrazione dei segnali delle vie provenienti dai due occhi si verifica a partire dalla corteccia striata. (A) Il nucleo genicolato laterale del talamo riceve gli assoni da entrambi gli occhi, ma al suo interno queste fibre terminano in strati separati (vedi anche figura 11.14). In molte specie, tra cui la maggior parte dei primati, le fibre provenienti dai due occhi restano separate nelle colonne a dominanza oculare dello strato IV della corteccia, principale bersaglio degli assoni del nucleo genicolato laterale. I neuroni dello strato IV inviano i loro assoni ad altri strati della corteccia; è a questo stadio che le informazioni provenienti dai due occhi convergono su singoli neuroni. (B) Organizzazione delle colonne a dominanza oculare nella corteccia striata umana. Disposizione alterna delle colonne nello strato IV della corteccia: a una colonna costituita da neuroni attivati dai segnali provenienti dall'occhio destro si alterna una colonna formata da neuroni attivati dai segnali provenienti dall'occhio sinistro, e così via proseguendo. Questa disposizione a colonne alterne è stata ricostruita sulla base di sezioni di tessuto e proiettata su una fotografia della parete mediale del lobo occipitale.

circa l'idea che la specificità delle proprietà del campo recettivo dei neuroni della corteccia striata (e non solo) sia essenziale ai fini della capacità di percepire i diversi aspetti di una scena visiva.

Un'altra caratteristica che permette di distinguere le risposte dei neuroni della corteccia striata da quelle dei neuroni di precedenti stazioni di elaborazione della via ottica è il fatto che si tratta di risposte **binoculari**. Il nucleo genicolato laterale del talamo riceve sì assoni da entrambi gli occhi, ma al suo interno questi assoni terminano in strati separati, per cui i singoli neuroni hanno risposte di tipo monoculare, nel senso che vengono attivati dai segnali provenienti dall'occhio sinistro o dai segnali provenienti dall'occhio destro, ma non da quelli provenienti da entrambi gli occhi (figura 11.10; vedi anche figura 11.14). In alcune specie, tra cui molti primati (ma non tutti), le fibre provenienti dall'occhio destro e da quello sinistro restano separate, entro certi limiti, anche oltre il nucleo genicolato laterale, dato che nello strato IV della corteccia visiva gli assoni dei neuroni di tale nucleo del talamo terminano in colonne separate a disposizione alterna, le cosiddette **colonne a dominanza oculare** (vedi il paragrafo seguente). Oltrepassato questo punto della via ottica, i segnali provenienti dai due occhi vengono integrati a livello delle cellule. Di conseguenza i neuroni corticali, nella maggior parte dei casi, hanno campi recettivi a risposta binoculare e questi campi sono quasi identici, in quanto hanno le stesse dimensioni, la medesima forma, le stesse preferenze di orientamento e all'incirca la medesima posizione nel campo visivo di ciascun occhio.

Il fatto che a livello della corteccia striata si verifichi una integrazione delle informazioni provenienti dai due occhi costituisce il fondamento di uno degli indizi più importanti per la percezione della profondità, ossia per la **visione stereoscopica**. Poiché i due occhi vedono la realtà sotto un'angolazione leggermente diversa l'uno rispetto all'altro, gli oggetti che si trovano davanti o dietro al piano di fissazione proiettano a punti non corrispondenti delle due retine. Per convincervi di persona di questo fatto, portate una delle due mani a un braccio di distanza, tenete il braccio teso e fissate la punta di un dito. Continuate a fissare il dito e nel frattempo, con l'altra mano, prendete una matita e tenetela a circa metà distanza. A questa distanza l'immagine della matita si forma su punti non corrispondenti delle due retine e, di conseguenza, la percepirete come due matite distinte (si tratta di un fenomeno chiamato **visione doppia**, o **diplopia**). Se adesso iniziate a muovere la matita avvicinandola lentamente al dito (il punto di fissazione), le due immagini della matita finiranno per fondersi finché vedrete una sola matita davanti al dito. Così, per un piccolo tratto su ciascuno dei due lati del piano di fissazione, dove la disparità tra le diverse modalità di visione dei due occhi rimane modesta, si percepisce una sola immagine e la disparità tra i due modi di vedere la realtà viene interpretata come profondità (figura 11.11).

Anche se i fondamenti neurofisiologici della visione stereoscopica non sono stati ancora pienamente chiariti, le proprietà del campo recettivo di alcuni neuroni della corteccia striata li rendono buoni candidati al ruolo di neuroni preposti al compito di raccogliere le informazioni inerenti alla profondità. Diversamente da molte cellule a risposta binoculare il cui campo recettivo viene attivato dalla stessa regione dello spazio visivo, questi neuroni hanno un campo recettivo a risposta monoculare che è leggermente spostato, per cui la cellula viene attivata in massimo grado da stimoli che cadono su parti non corrispondenti delle due retine. Alcuni neuroni (**far cells**) si attivano in risposta alle disparità tra le immagini dei punti che si trovano oltre il piano di fissazione (cioè in posizione più lontana rispetto a chi osserva), mentre altri neuroni (**near cells**) rispondono alle disparità tra le immagini dei punti che si trovano davanti al piano di fissazione (cioè in posizione più vicina a chi osserva). Si ritiene che siano le specifiche caratteristiche dell'attività di queste diverse classi di neuroni che danno origine alla tipica sensazione di profondità, nella percezione degli oggetti, data dalla visione stereoscopica (Scheda 11.2).

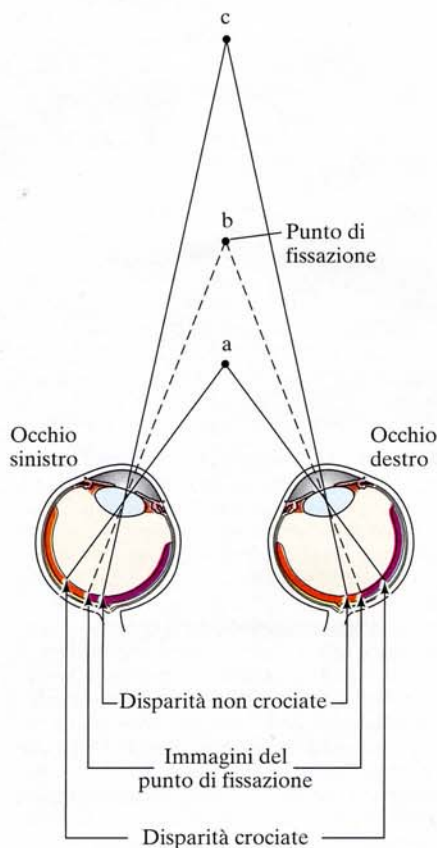
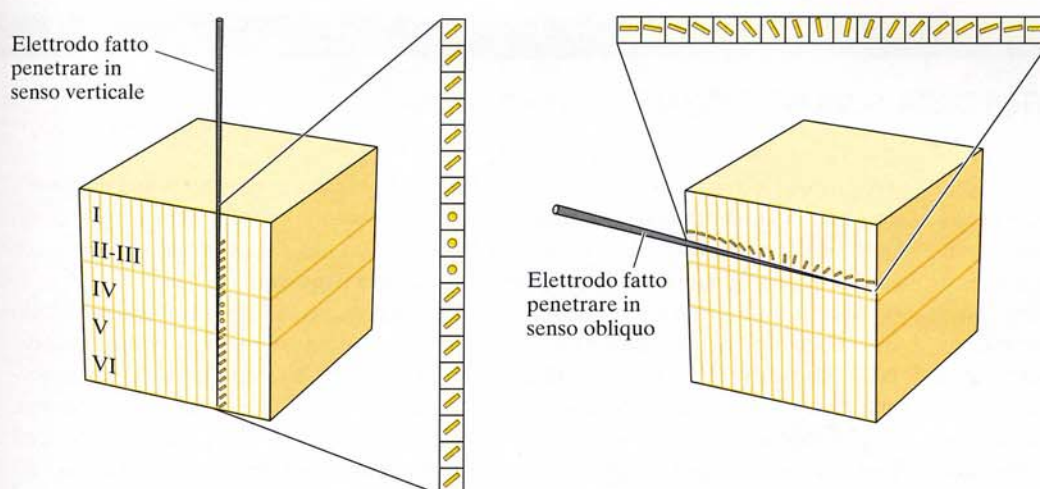


Figura 11.11 I fenomeni di disparità binoculare sono il fondamento della visione stereoscopica. Quando gli occhi fissano il punto b, le immagini dei punti che si trovano oltre il piano di fissazione (punto c) o davanti al punto di fissazione (punto a) si formano su punti non corrispondenti delle due retine. Quando queste disparità sono di entità modesta, le immagini si fondono e l'encefalo interpreta le disparità come differenze di profondità. Quando invece l'entità delle disparità è maggiore, viviamo l'esperienza della visione doppia.



La conservazione delle risposte di tipo binoculare nei neuroni corticali è subordinata alla condizione che l'attività dei due occhi sia normale durante il periodo iniziale della vita postnatale (vedi cap. 21). Qualsiasi cosa finisca per creare uno squilibrio nell'attività dei due occhi – ad esempio, un difetto del cristallino di un occhio o un anormale allineamento degli occhi durante la prima infanzia (strabismo) – rischia di causare una riduzione permanente della capacità di un occhio di lavorare con i neuroni corticali e di compromettere, pertanto, la capacità di utilizzare le informazioni date dalla disparità binoculare come indizio di profondità. È essenziale, pertanto, riuscire a scoprire e correggere il più presto possibile i problemi della vista nella prima infanzia al fine di garantire la disponibilità di una normale funzione visiva in età matura.

■ L'ORGANIZZAZIONE COLONNARE DELLA CORTECCIA STRIATA

Una caratteristica peculiare dell'organizzazione funzionale della corteccia striata è costituita da raggruppamenti di neuroni disposti in senso radiale lungo l'intero spessore della corteccia, ciascuno dei quali presenta analoghe modalità di risposta agli stimoli. Ad esempio, tutti i neuroni che si incontrano facendo penetrare nella corteccia striata un elettrodo in senso verticale (cioè facendolo avanzare in direzione perpendicolare alla superficie della corteccia) rivelano preferenze di orientamento analoghe (e quindi fanno parte di una medesima «colonna»). Se invece si fa penetrare un elettrodo lungo un piano obliquo attraverso gli strati della superficie della corteccia, si osservano variazioni sistematiche delle preferenze di orientamento, tali per cui degli spostamenti (dell'elettrodo) di circa un millimetro attraverso la superficie della corteccia sono sufficienti a far incontrare una serie di raggruppamenti di neuroni che presentano l'intera gamma delle preferenze di orientamento possibili (e quindi fanno parte di «colonne» diverse, ciascuna caratterizzata da una specifica preferenza di orientamento) (figura 11.12).

L'organizzazione colonnare della corteccia striata è evidente non solo nelle preferenze di orientamento dei neuroni corticali, ma anche nelle loro risposte binoculari. Benché i neuroni della corteccia striata rispondano in maggioranza a entrambi gli occhi, la forza della loro risposta ai segnali provenienti dall'occhio destro e a quelli provenienti dall'occhio sinistro varia da neurone a neurone. Agli estremi di questo insieme continuo sono presenti neuroni che rispondono quasi esclusivamente ai segnali provenienti dall'occhio sinistro o viceversa ai segnali provenienti dall'occhio destro; nella parte centrale sono presenti neuroni che rispon-

Figura 11.12 Organizzazione delle colonne di neuroni della corteccia striata di una scimmia caratterizzati da specifiche preferenze nei confronti dell'orientamento spaziale degli stimoli. Facendo penetrare nella corteccia striata un elettrodo in senso verticale (cioè in direzione perpendicolare alla sua superficie) tutti i neuroni che si incontrano presentano le stesse preferenze di orientamento (per cui fanno parte di una medesima «colonna»); se invece si fa penetrare un elettrodo in direzione obliqua attraverso gli strati della superficie corticale, via via che si procede con l'elettrodo attraverso la superficie della corteccia si incontrano neuroni che in fatto di preferenze di orientamento presentano differenze sistematiche (per cui fanno parte di «colonne» diverse). Si noti come nello strato IVc della corteccia non esistano cellule caratterizzate da preferenze di orientamento.

SCHEDA 11.2

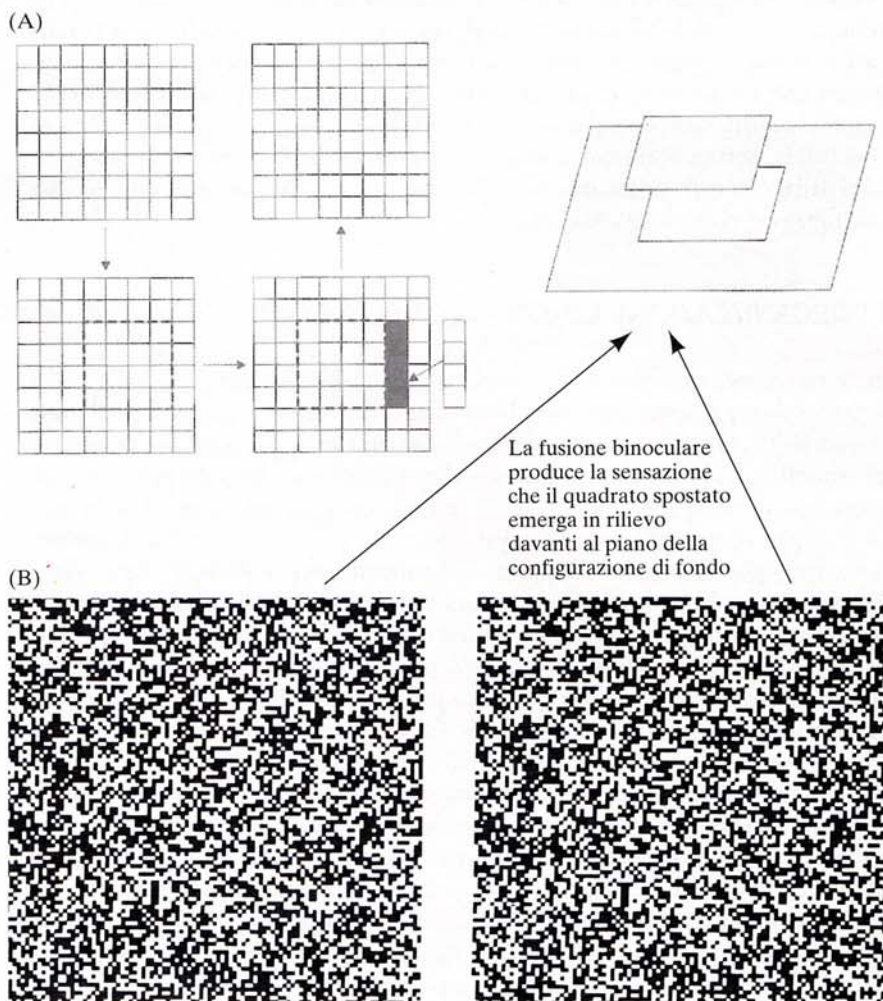
STEREOGRAMMI DI PUNTI A DISTRIBUZIONE CASUALE E SVAGHI AFFINI

Un progresso importante nella conoscenza della visione stereoscopica venne compiuto nel 1959 quando Bela Julesz, che allora lavorava presso i Bell Laboratories di Murray Hill, nello stato del New Jersey (USA), scoprì un modo ingegnoso di dimostrare che la visione stereoscopica è il risultato di un processo di integrazione delle informazioni visive percepite dai due occhi che si svolge senza che prima abbia avuto luogo un qualsivoglia riconoscimento dell'oggetto o degli oggetti che potrebbe emergere da tale processo di integrazione. Ungherese con una formazione in ingegneria e in fisica, Julesz stava lavorando sul problema di come scoprire la presenza di oggetti mimetizzati. Egli suppose che la capacità dell'encefalo di fondere le modalità di visione dei due occhi (lievemente diverse l'una dall'altra) facendo emergere informazioni nuove potesse aiutare a svelare la presenza di qualsiasi oggetto mimetizzato a scopi militari. Julesz si rese inoltre conto che, se la sua ipotesi fosse stata corretta, presentando a entrambi gli occhi di un soggetto una configurazione-stimolo di elementi casuali, il soggetto avrebbe dovuto veder emergere dalla configurazione-stimolo una figura nascosta quando si fosse provveduto a spostare orizzontalmente nel campo visivo di un occhio o dell'altro del soggetto una parte della configurazione altrimenti identica in ogni suo punto. Uno spostamento orizzontale in una direzione avrebbe prodotto l'impressione che l'oggetto nascosto comparisse emergendo in rilievo davanti al piano della configurazione di fondo, mentre uno spostamento nell'altra direzione avrebbe fatto comparire l'oggetto nascosto dietro al piano della configurazione di fondo. Nella figura accanto è illustrata una figura di questo tipo, chiamata stereogramma di punti a distribuzione casuale, insieme alla procedura utilizzata per la sua realizzazione. Le due immagini si possono fondere facilmente in uno stereoscopio (un visore munito di lenti appaiate come il noto Viewmaster®, uno stereoscopio giocattolo), ma si possono fon-

dere anche facendo semplicemente divergere gli occhi. Per la maggior parte delle persone il modo più facile per riuscirci è quello di immaginare di dirigere lo sguardo direttamente «attraverso» la figura; dopo diversi secondi, nel corso dei quali l'encefalo si sforza di afferrare il senso di quello che gli si sta presentando, le due immagini giungono a fondersi, e a quel punto appare la figura nascosta (in questo caso, un quadrato che occupa la parte centrale della figura) che emerge e viene percepita in rilievo rispetto al piano della restante im-

agine fusa. Lo stereogramma di punti a distribuzione casuale viene ampiamente utilizzato nelle ricerche sulla stereoscopia da oltre trent'anni.

Un derivato molto interessante dello stereogramma di punti a distribuzione casuale e che da tempo conosce una straordinaria diffusione è l'autostereogramma. La possibilità di creare autostereogrammi venne scoperta per la prima volta nel diciannovesimo secolo dal fisico britannico Sir David Brewster. Mentre stava contemplando una carta da parati in stile vittor-



riano dai motivi decorativi ripetuti ma sfalsati, Brewster si accorse che, quando questi motivi si fondevano, egli percepiva la presenza di due piani diversi. I numerosissimi autostereogrammi che oggi giorno si possono vedere nei manifesti, nei libri e persino sui giornali sono parenti prossimi dello stereogramma di punti a distribuzione casuale, in quanto attualmente si ricorre ai computer per potere sfalsare l'una rispetto all'altra configurazioni di informazioni ripetitive. Il risultato è che finiscono per emergere piani differenti da ciò che altrimenti appare come una serie di informazioni visive prive di senso (o, a seconda del gusto del suo creatore, una scena apparentemente «normale» in cui le informazioni ripetute e sfalsate sono nascoste). Alcuni autostereogrammi sono fatti in modo tale che la figura nascosta si rivela quando gli occhi divergono, altri invece quando gli occhi convergono. (Guardare un piano più distante rispetto al piano della superficie conduce gli occhi a di-

vergere; guardare un piano che si trova davanti alla figura induce gli occhi a convergere.)

Il fatto che l'autostereogramma sia assunto a forma d'arte molto diffusa va probabilmente attribuito a Chris W. Tyler, studioso di Julesz e di psicofisica della visione, il quale creò i primi autostereogrammi commerciali. Soprattutto in Giappone, dove la diffusione dell'autostereogramma è enorme, numerosi esperti di arti grafiche sono attualmente impegnati a sviluppare ulteriormente questo tipo di immagini. Come per lo stereogramma di punti a distribuzione casuale, anche nel caso dell'autostereogramma all'osservatore non è chiaro ciò che succede quando egli guarda l'autostereogramma. Ciò nonostante, la figura nascosta finisce per emergere, spesso dopo che l'encefalo si è sforzato per vari minuti di afferrare il senso delle informazioni occultate. È probabile che in questo campo saranno presto disponibili ulteriori nuove forme di svago. Ad esempio, si

possono fondere anche le immagini di oggetti in movimento. Nonostante l'insuccesso che nel decennio 1950-59 accolse il cinema tridimensionale (3-D) (una moda resa troppo scomoda dall'esigenza di indossare occhiali con lenti Polaroid), sono comunque innegabili le possibilità di svago che offre la visione delle immagini di oggetti in movimento.

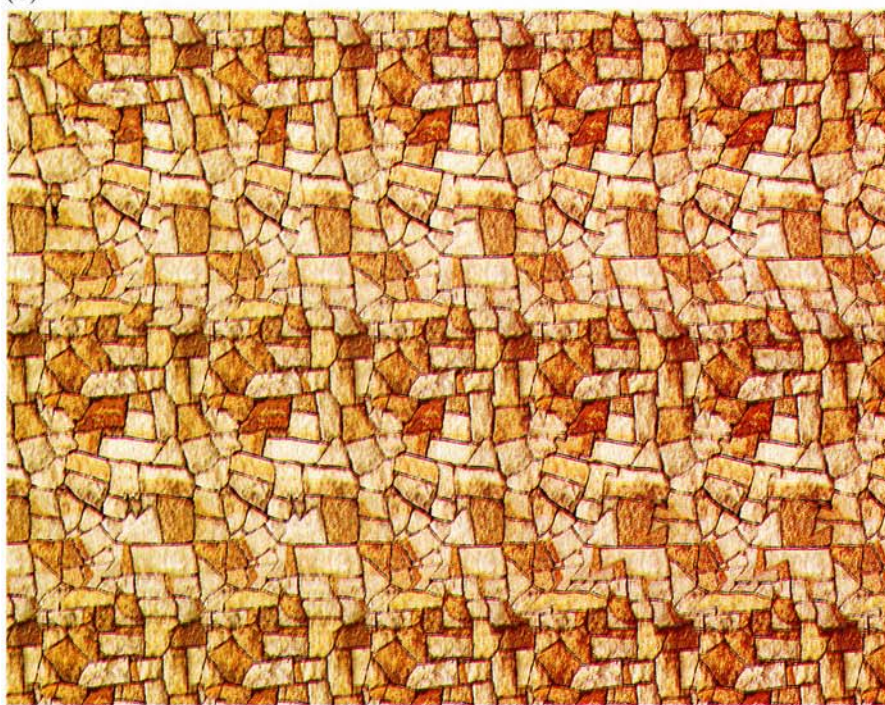
Bibliografia

JULESZ, B. (1971). *Foundations of Cyclopean Perception*. Chicago, The University of Chicago Press.

JULESZ, B. (1995). *Dialogues on Perception*. Cambridge, MIT Press.

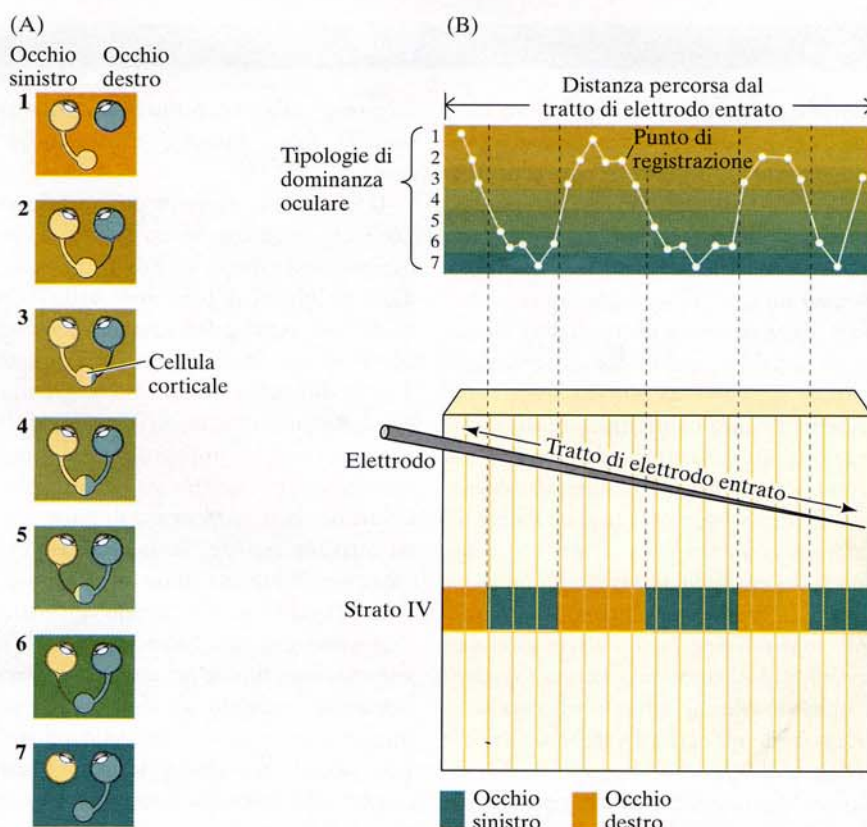
N. E. THING ENTERPRISES (1993). *Magic Eye: A New Way of Looking at the World*. Kansas City, Andrews and McMeel.

(C)



Stereogrammi di punti a distribuzione casuale e autostereogrammi. (A) Per costruire uno stereogramma di punti a distribuzione casuale si crea una configurazione di punti distribuiti a caso che andrà poi presentata a uno dei due occhi. Lo stimolo da presentare all'altro occhio si crea copiando la prima immagine, spostando una determinata sezione lateralmente in senso orizzontale e poi colmando la parte venuta a mancare con una serie di punti distribuiti a caso. (B) Quando le immagini a destra e a sinistra vengono viste simultaneamente, ma in modo indipendente dai due occhi (utilizzando uno stereoscopio o fondendo le immagini facendo convergere o divergere gli occhi), la regione spostata (un quadrato) appare collocata su un piano diverso rispetto a quello su cui sono collocati gli altri punti. (C) Un autostereogramma. La figura nascosta (in questo caso 3 forme geometriche) emerge facendo divergere gli occhi.

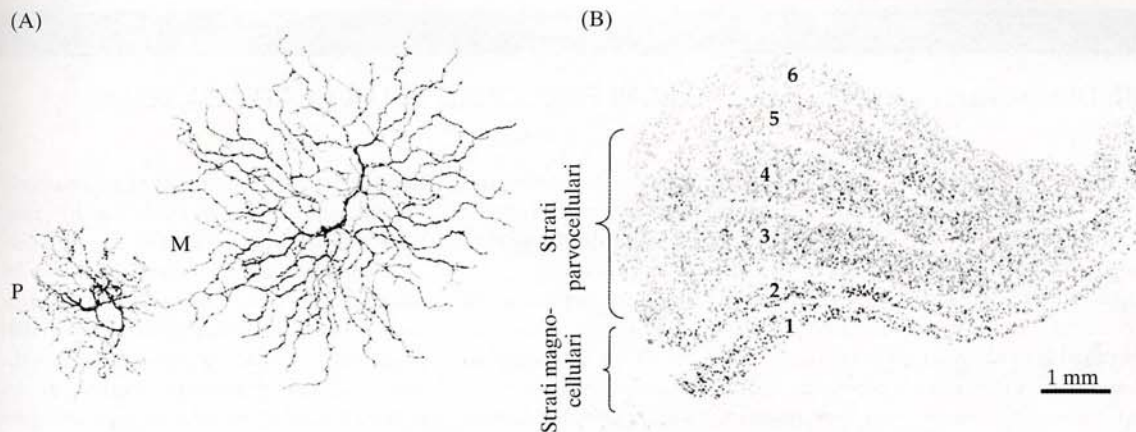
Figura 11.13 Organizzazione colonnare delle preferenze oculari (dominanza oculare). (A) Nei neuroni di tutti gli strati della corteccia striata la forza rispettiva della risposta ai segnali provenienti dai due occhi varia da neurone a neurone: da un tipo di risposta che è sotto l'influenza pressoché completa ed esclusiva dell'occhio sinistro o viceversa dell'occhio destro fino a una risposta che è influenzata in uguale misura da entrambi gli occhi. (B) Se si fa penetrare un elettrodo in direzione obliqua attraverso gli strati della superficie della corteccia, nei neuroni di cui si registrano le risposte si osservano graduali spostamenti della dominanza oculare, nel senso che le risposte dei neuroni via via incontrati rivelano un graduale passaggio da un occhio all'altro in fatto di forza della risposta ai segnali che ricevono rispettivamente dai due occhi. Al contrario, facendo penetrare nella corteccia striata un elettrodo che la attraversi in senso verticale, tutti i neuroni che si incontrano (ad eccezione dei neuroni che si trovano nello strato IV) tendono a presentare lo stesso tipo di dominanza oculare.



dono altrettanto bene ai segnali provenienti da entrambi gli occhi. Anche in questo caso, come per le preferenze di orientamento, quando si fa penetrare un elettrodo nella corteccia visiva in senso verticale si incontrano neuroni le cui risposte sono rivelatrici di analoga preferenza oculare (o analoga dominanza oculare, per definire questo fenomeno con l'espressione comunemente utilizzata); quando invece si fa avanzare l'elettrodo in direzione obliqua, a mano a mano che si sposta l'elettrodo attraverso il piano di superficie della corteccia si incontrano neuroni le cui risposte rivelano graduali mutamenti della dominanza oculare (figura 11.13). Questi mutamenti riflettono il fatto che in seno allo strato IV della corteccia visiva le afferenze provenienti dai due occhi restano separate in colonne a diversa dominanza oculare (vedi figura 11.10).

Può destare sorpresa il fatto di venire a sapere che all'interno della mappa retinotopica dello spazio visivo le proprietà che caratterizzano le modalità di risposta dei neuroni alle diverse caratteristiche degli stimoli (salvo quella inerente alla posizione degli stimoli) sono rappresentate in maniera ordinata. La mappa topografica dello spazio visivo è relativamente grezza; su scala ben più ridotta ogni piccola regione dello spazio visivo è rappresentata all'interno dei campi recettivi di neuroni che sono distribuiti su diversi millimetri della superficie della corteccia. Questa area corticale è più che sufficiente per ospitare le colonne di cellule che sono necessarie ad abbracciare la gamma completa delle preferenze di orientamento e delle preferenze oculari (dominanza oculare) (Scheda 11.3).

Anche se in un primo tempo l'organizzazione modulare della corteccia visiva venne riconosciuta sulla base della scoperta delle colonne a preferenza di orientamento e delle colonne a dominanza oculare, ulteriori ricerche hanno evidenziato che anche le risposte ad altre caratteristiche degli stimoli come il colore, la direzione del movimento, nonché la frequenza spaziale sono distribuite in strutture che si ripetono in modo regolare e che risultano sistematicamente legate l'una al-



l'altra (ad esempio, le colonne a preferenza di orientamento tendono a intersecare ad angolo retto le colonne a dominanza oculare). La corteccia striata è dunque composta da unità che si ripetono in modo regolare, o moduli, che contengono tutti i circuiti di neuroni necessari per analizzare anche una piccola regione dello spazio e riconoscere le svariate caratteristiche degli stimoli presenti in tale regione. Come è stato chiarito nella Scheda 8.2 (p. 163), un'analoga organizzazione colonnare dei circuiti di elaborazione si ritrova anche in diverse altre regioni della corteccia.

■ CORRENTI PARALLELE DI INFORMAZIONI TRASMESSE DALLA RETINA

Le informazioni passate dalla retina alle strutture visive centrali sono state trattate, fino a questo punto, come se derivassero da una popolazione relativamente uniforme di cellule gangliari che presentano una differenza esclusivamente di segno (cellule a centro «on» o cellule a centro «off»). In realtà esistono diverse popolazioni funzionalmente distinte di cellule gangliari della retina, ciascuna delle quali si divide in sottotipi di cellule a centro «on» e cellule a centro «off» distribuite lungo la superficie della retina. Nei primati rivestono particolare interesse due sottotipi, quello delle cellule gangliari P e quello delle cellule gangliari M (così chiamate per via del loro rapporto, rispettivamente, con gli strati parvocellulari e magnocellulari del nucleo genicolato laterale del talamo) (figura 11.14). Le cellule gangliari M, rispetto alle cellule P, hanno corpi cellulari più voluminosi, campi dendritici più grandi e assoni di diametro maggiore. Queste differenze si esprimono nelle proprietà delle loro rispettive modalità di risposta; le cellule gangliari M hanno un campo recettivo più grande di quello delle cellule P e i loro assoni hanno una più elevata velocità di conduzione degli impulsi nervosi.

Le cellule gangliari M e P differiscono le une dalle altre anche per aspetti che non sono così chiaramente legati alla loro rispettiva morfologia. Alla presentazione di stimoli visivi le cellule M rispondono con un'attività transitoria, mentre le cellule P rispondono in maniera prolungata. Ma c'è di più: le cellule gangliari P, a differenza delle cellule M, sono in grado di trasmettere informazioni riguardo ai colori. Le cellule P comunicano informazioni sui colori in quanto il centro e la periferia del loro campo recettivo vengono attivati da classi diverse di coni (da quelli sensibili al rosso, o al verde, o al blu). Ad esempio, in alcune cellule gangliari P il centro del campo recettivo riceve stimoli dai coni sensibili alle lunghezze d'onda elevate (quelle corrispondenti alla frequenza del rosso) e la periferia riceve stimoli dai coni sensibili alle lunghezze d'onda medie (quelle corrispondenti alla frequenza del verde). In altre, invece, il centro del campo recettivo riceve stimoli dai

Figura 11.14 La corrente magnocellulare e la corrente parvocellulare. (A) Rappresentazioni di cellule gangliari M e cellule gangliari P della retina, osservate su vetrini al microscopio dopo colorazione con il metodo di Golgi. Le cellule M hanno un corpo cellulare di notevoli dimensioni e ampie ramificazioni dendritiche che terminano negli strati magnocellulari del nucleo genicolato laterale del talamo. Le cellule P hanno invece corpo cellulare e ramificazioni dendritiche di modesta entità che terminano negli strati parvocellulari del nucleo genicolato laterale del talamo. (B) Microfotografia del nucleo genicolato laterale umano, con evidenziati gli strati magnocellulari e parvocellulari. (B: Per gentile concessione di Tim Andrews e Dale Purves.)

SCHEDA 11.3

NUOVE TECNICHE DI VISUALIZZAZIONE DELLE REGIONI FUNZIONALI DELLA CORTECCIA VISIVA

La recente messa a punto di tecniche di visualizzazione che si avvalgono di parametri ottici ha reso possibile generare immagini con le quali viene visualizzato il modo in cui sono distribuite («mappa» topografica), nell'intera superficie della corteccia visiva, le proprietà che contraddistinguono le modalità di risposta delle cellule corticali alle diverse caratteristiche degli stimoli: ad esempio le diverse preferenze (selettività) di queste cellule nei confronti del tipo di orientamento spaziale o di direzione del movimento di un bordo che separi un'area illuminata da un'area buia, o nei confronti dell'occhio (destro o sinistro) ai cui stimoli rispondere (dominanza oculare). In genere queste metodiche fanno assegnamento su segnali intrinseci (modificazioni della quantità di luce riflessa dalla superficie della corteccia) che sono correlati con i livelli di attività nervosa. Si ritiene che questi segnali abbiano origine, almeno in parte, da mutamenti locali nella proporzione tra ossiemoglobina e desossiemoglobina che accompagna l'attività nervosa (l'ossiemoglobina è la forma di emoglobina che trasporta l'ossigeno, mentre la desossiemoglobina è la forma non ossigenata dell'emoglobina); le aree caratterizzate da maggiore attività presentano un rapporto desossiemoglobina-ossiemoglobina più elevato (vedi anche Scheda 1.5). Dal momento che nel caso della desossiemoglobina lo spettro di assorbimento della luce è spostato verso lunghezze d'onda della luce più corte, quando la superficie della corteccia viene illuminata con una luce rossa (605-700 nm), le regioni corticali attive assorbono più luce rispetto alle aree meno attive. Ricorrendo a una videocamera ad alta sensibilità e calcolando la media dei risultati di svariate prove sperimentali (i cambiamenti sono modesti, 1 o 2 parti per mille),

è possibile visualizzare queste differenze e utilizzarle per tracciare una mappa topografica delle specifiche caratteristiche dei diversi quadri di attività corticale (figura A).

Questo metodo è già stato applicato con successo tanto ad aree striate quanto ad aree extrastriate della corteccia, sia in animali da esperimento sia in soggetti umani sottoposti a interventi neurochirurgici. I risultati ottenuti mettono in luce il fatto che le mappe topografiche delle proprietà che caratterizzano le modalità di risposta delle varie cellule corticali ai diversi stimoli sono un principio generale dell'organizzazione della corteccia. Ad esempio, la mappa delle preferenze di orientamento rivela una continuità di distribuzione tale per cui i punti adiacenti sulla superficie della corteccia tendono a manifestare preferenze di orientamento che cambiano solo molto lievemente. Esistono altri punti, invece, in cui tale continuità si spezza e le preferenze di orientamento mutano costantemente; attorno a questi punti i vari raggruppamenti di neuroni a preferenza di orientamento assumono una disposizione radiale che assomiglia a una girandola e che abbraccia l'intero arco, a 180 gradi, delle possibili preferenze di orientamento spaziale (figura B).

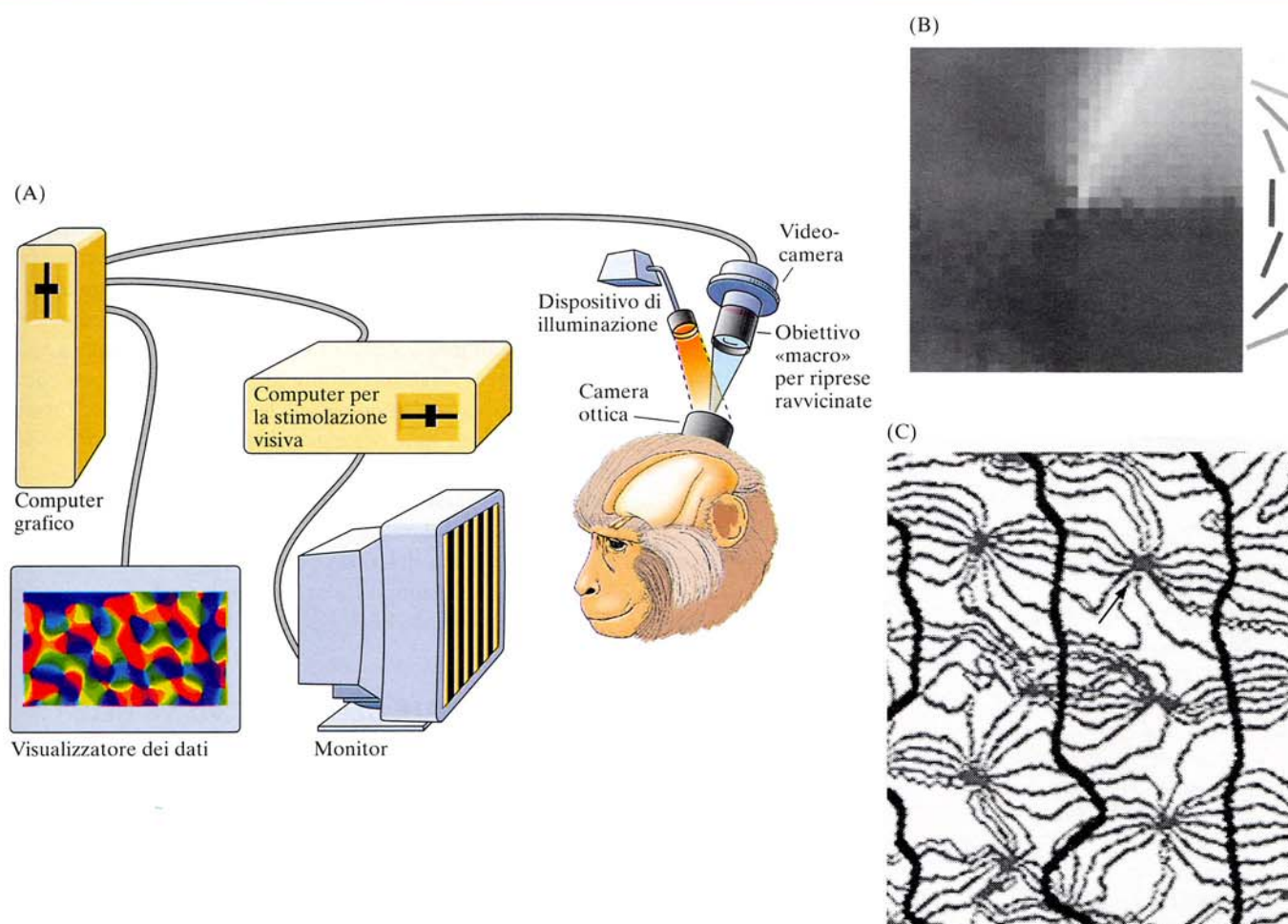
Questa tecnica di grande efficacia può essere utilizzata anche per stabilire in che modo ciascuna delle mappe topografiche delle diverse proprietà che caratterizzano le modalità di risposta delle cellule corticali ai vari tipi di stimoli è organizzata in rapporto alle altre. Da un confronto tra la mappa dei raggruppamenti di neuroni a preferenza oculare (dominanza oculare) e la mappa dei raggruppamenti di neuroni a preferenza di orientamento, per esempio, emerge che il «perno» di ognuna delle strutture a girandola si tro-

va generalmente al centro dei raggruppamenti di neuroni a dominanza oculare e che i profili di ciascuna delle colonne di neuroni a preferenza di orientamento che si irradiano dal centro di ogni struttura a girandola decorrono in senso ortogonale rispetto ai profili delle colonne di cellule a dominanza oculare (figura C). È stata dimostrata l'esistenza di una relazione ordinata anche tra mappa delle preferenze di orientamento e mappa delle preferenze di direzione. Si ritiene che queste relazioni sistematiche tra le mappe topografiche delle varie regioni funzionali che coesistono all'interno della corteccia visiva primaria svolgano il compito di assicurare che vengano analizzate, per tutte le regioni dello spazio visivo, tutte le possibili combinazioni di caratteristiche degli stimoli (orientamento, direzione, dominanza oculare, frequenza spaziale)

Bibliografia

- BLASDEL, G. G., SALAMA, G. (1986). Voltage sensitive dyes reveal a modular organization in monkey striate cortex. *Nature* 321: 579-585.
- BONHOEFFER, T., GRINVALD, A. (1993). The layout of iso-orientation domains in area 18 of the cat visual cortex: Optical imaging reveals a pinwheel-like organization. *J. Neurosci.* 13: 4157-4180.
- BONHOEFFER, T., GRINVALD, A. (1996). Optical imaging based on intrinsic signals: The methodology. In *Brain Mapping: The Methods*, a cura di A. TOGE. New York, Academic Press.
- OBERMAYER, K., BLASDEL, G. G. (1993). Geometry of orientation and ocular dominance columns in monkey striate cortex. *J. Neurosci.* 13: 4114-4129.
- WELIKY, M., BOSKING, W. H., FITZPATRICK, D. (1996). A systematic map of direction preference in primary visual cortex. *Nature* 379: 725-728.

coni sensibili alle lunghezze d'onda corrispondenti alla frequenza del verde, mentre la periferia del campo riceve stimoli dai coni sensibili alle lunghezze d'onda corrispondenti alla frequenza del rosso. Di conseguenza le cellule P sono sensibili alle differenze tra la lunghezza d'onda della luce che colpisce il centro del loro campo recettivo e quella della luce che colpisce la periferia del campo. Sebbene anche le cellule gangliari M ricevano stimoli dai coni, sia il centro sia la periferia del loro campo recettivo non fanno alcuna differenza tra i tipi di coni dai quali ricevono stimoli: il centro e la periferia del campo recettivo di ogni cellula M vengono at-



(A) Tecnica della visualizzazione in base a parametri ottici. Viene utilizzata una videocamera ad alta sensibilità per registrare le modificazioni di assorbimento della luce che hanno luogo via via che l'animale osserva i vari stimoli che gli vengono presentati su un monitor. Le immagini vengono digitalizzate (cioè tradotte in forma digitale affinché possano essere lette da un computer) e memorizzate in un computer al fine di costruire, e confrontare tra loro, mappe dei diversi quadri di attività corticale e delle specifiche caratteristiche di ciascuno. (B) Mappe topografiche delle preferenze di orientamento nella corteccia visiva ricavate tramite immagini generate con tecniche di visualizzazione che si avvalgono di parametri ottici. Ogni colore rappresenta l'angolo di inclinazione dello stimolo presentato (in questo caso un bordo che separa un'area illuminata da un'area buia) che si è rivelato maggiormente efficace nell'attivare i neuroni presenti in un determinato punto. Le preferenze di orientamento mutano in continuazione, assumendo la forma di una struttura radiale che ruota come attorno al perno di una girandola. (C) Confronto, operato mediante immagini ottenute con metodiche di visualizzazione che si avvalgono di parametri ottici, tra mappa delle preferenze di orientamento e mappa delle preferenze oculari (dominanza oculare) nella corteccia visiva delle scimmie. Le linee nere spesse rappresentano i confini tra le colonne a dominanza oculare. Le linee grigie sottili rappresentano i profili di ciascuno dei raggruppamenti ad analoga preferenza di orientamento, che convergono al centro delle strutture a girandola (freccia). I profili delle colonne ad analoga preferenza di orientamento, in genere, intersecano ad angolo retto i profili delle colonne a dominanza oculare. (B: Bonhoeffer e Grinvald, 1993; C: Obermeyer e Blasdel, 1993.)

tivati indifferente da tutti i tipi di coni. Le cellule M, di conseguenza, sono per lo più insensibili alle differenze tra la lunghezza d'onda della luce che colpisce il centro del loro campo recettivo e quella della luce che colpisce la periferia del campo e pertanto non sono in grado di trasmettere le informazioni di questo genere alle strutture visive centrali che sono deputate a ricevere tali informazioni.

Le cellule gangliari M e P terminano in strati diversi del nucleo genicolato laterale del talamo (figura 11.14b). Gli strati del nucleo genicolato laterale si distinguono non solo per le fibre, differenti, che ricevono dall'uno o dall'altro oc-

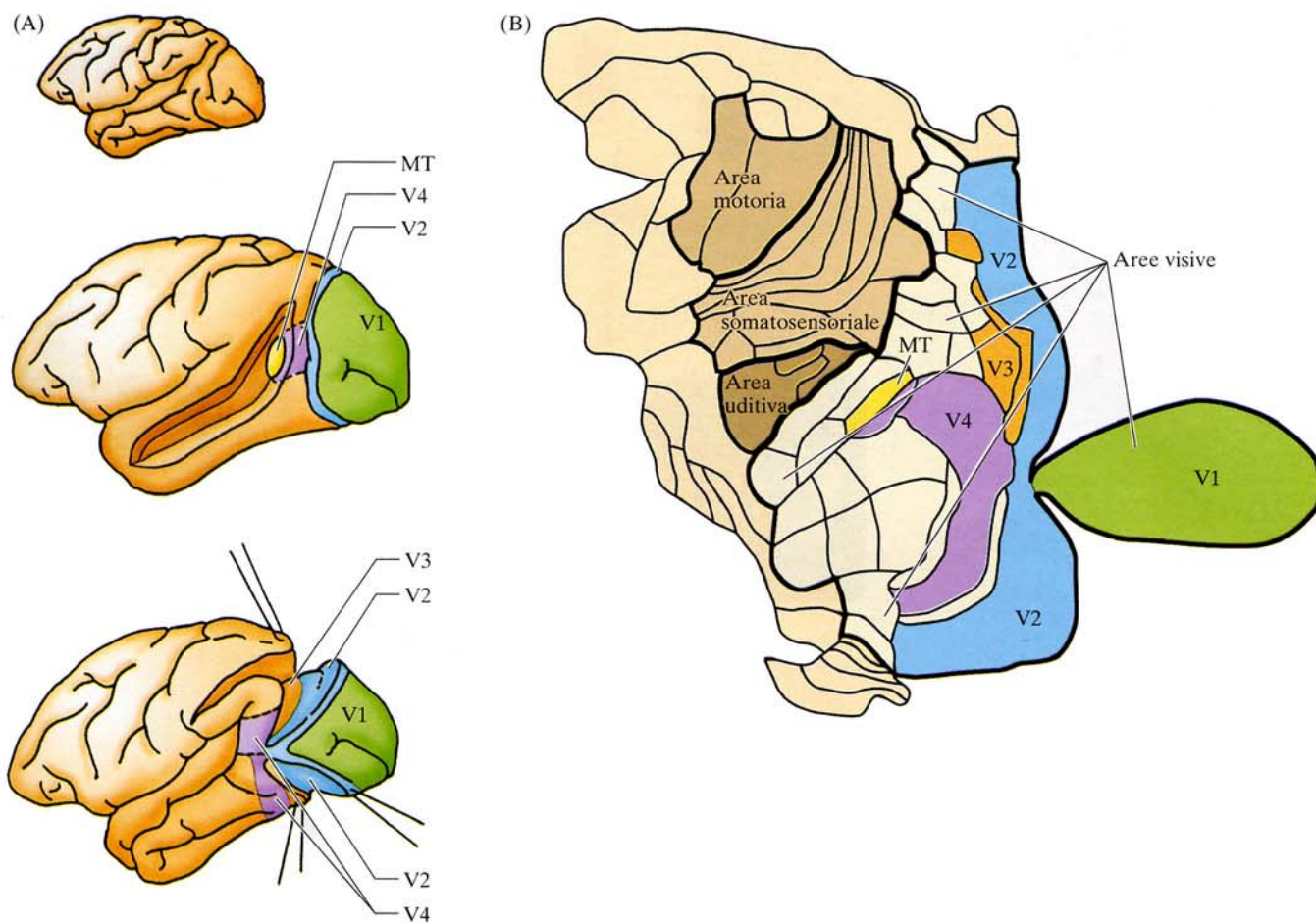
chio, ma anche per le dimensioni delle cellule interessate: le cellule M terminano negli **strati magnocellulari** del nucleo genicolato laterale, mentre le cellule P terminano negli **strati parvocellulari** (vedi figura 11.14b). Dal momento che queste due vie restano separate nel nucleo genicolato laterale e almeno negli stadi iniziali dell'elaborazione corticale, vengono spesso utilizzati i termini **corrente magnocellulare** e **corrente parvocellulare** per definire le vie che comunicano le informazioni derivanti dai due diversi tipi di cellule gangliari.

Queste differenze tra le proprietà che caratterizzano le modalità di risposta delle cellule gangliari M e quelle delle cellule gangliari P inducono a ritenere che la corrente magnocellulare e la corrente parvocellulare concorrano in modi differenti alla percezione visiva. Questa idea è stata messa alla prova sperimentalmente esaminando le capacità visive delle scimmie dopo avere provveduto a danneggiare selettivamente gli strati magnocellulari o quelli parvocellulari del nucleo genicolato laterale. Le lesioni a carico degli strati magnocellulari hanno scarsi effetti sulla acuità visiva o sulla visione cromatica, ma riducono nettamente la capacità di percepire gli stimoli che si muovono rapidamente. Per contro, le lesioni a carico degli strati parvocellulari non hanno alcun effetto sulla percezione del movimento, ma compromettono in modo grave l'acuità visiva, ed eliminano pressoché interamente la percezione dei colori. Queste osservazioni fanno pensare che le informazioni visive comunicate dalla corrente parvocellulare siano cruciali per la visione a elevata risoluzione, ossia per analisi dettagliata della forma degli oggetti, delle loro dimensioni e dei loro colori; la corrente magnocellulare comunica informazioni che sono essenziali per analizzare il movimento degli oggetti nello spazio.

■ L'ORGANIZZAZIONE FUNZIONALE DELLE AREE VISIVE DELLA CORTECCIA EXTRASTRIATA

Studi anatomici ed elettrofisiologici condotti sulle scimmie hanno portato alla scoperta di una moltitudine di aree dei lobi occipitale, parietale e temporale che intervengono nei processi di elaborazione delle informazioni visive (figura 11.15). Ognuna di queste aree contiene una mappa topografica dello spazio visivo e ciascuna deve la propria attivazione, in gran parte, alla corteccia visiva primaria. Le proprietà che caratterizzano le modalità di risposta dei neuroni presenti in alcune di queste aree fanno ritenere che il ruolo specifico di tali neuroni sia quello di elaborare i diversi aspetti della scena visiva. Ad esempio, l'**area medio-temporale** (MT) della corteccia visiva contiene neuroni che, a prescindere dalla colonna di appartenenza, rispondono selettivamente alla direzione di uno stimolo in movimento costituito da un bordo che separa un'area illuminata da un'area buia. Per contro, i neuroni di un'altra area corticale, quella chiamata **V4** (area visiva quarta), rispondono selettivamente al colore di uno stimolo visivo a prescindere dalla direzione del movimento dello stimolo. Queste osservazioni fisiologiche sono suffragate da alcuni dati di tipo comportamentale: lesioni a carico dell'area MT provocano danni specifici alla capacità delle scimmie di percepire la direzione del movimento di una configurazione di stimoli, mentre altri aspetti della percezione visiva rimangono intatti.

Se questi sono i risultati di alcuni degli studi condotti sulle aree extrastriate della corteccia delle scimmie, ci si può legittimamente chiedere: esiste un'analogia distribuzione di funzioni nelle aree della corteccia extrastriata dell'encefalo umano? I dati disponibili in proposito sono ancora frammentari, ma l'ipotesi dell'esistenza nell'encefalo umano di una organizzazione simile a quella riscontrata nelle scimmie ben si accorda con la descrizione clinica dei deficit visivi selettivi riscontrati in seguito a lesioni circoscritte del lobo occipitale. Ad esempio, una paziente rimasta vittima di un ictus che aveva danneggiato una regione extrastriata della corteccia occipitale paragonabile all'area MT delle scimmie non era in grado di vedere gli

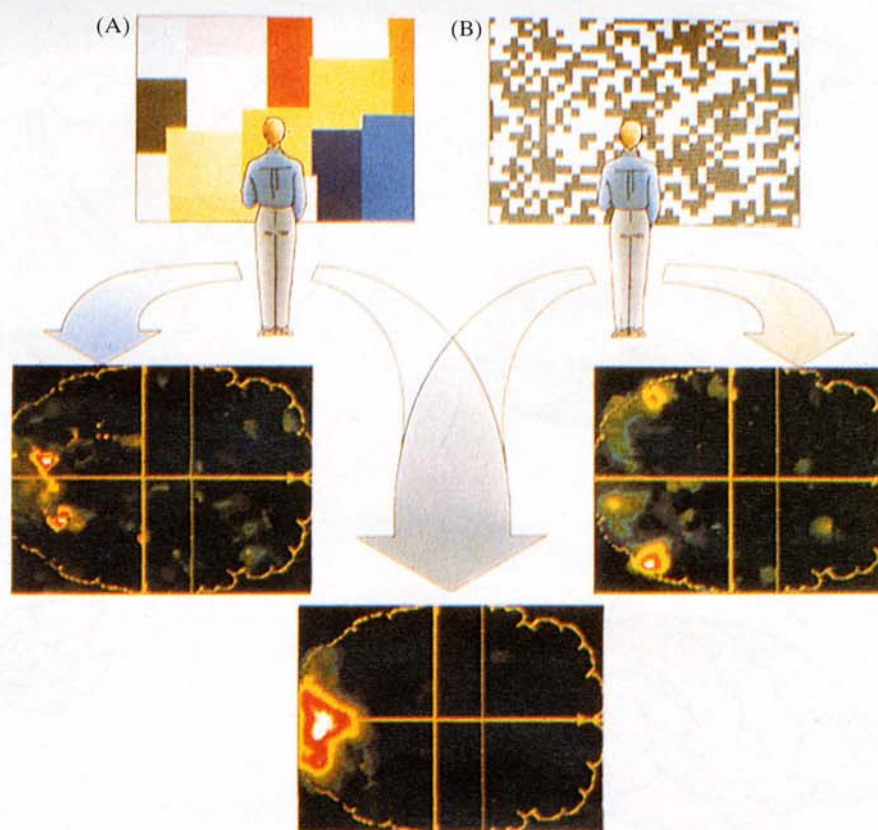


oggetti in movimento. Il neurologo che l'aveva in cura si era accorto che la paziente aveva difficoltà a versare il tè o il caffè in una tazza perché il liquido le dava l'impressione di essere «congelato». Quando lo versava, inoltre, non riusciva a fermarsi al momento giusto perché non era in grado di percepire quando il livello del liquido aveva raggiunto l'orlo della tazza. Questa paziente aveva difficoltà anche a seguire un discorso o una conversazione perché non riusciva a vedere i movimenti della bocca di chi parlava. Attraversare la strada era per lei un'esperienza terrorizzante perché non era in grado di valutare il movimento delle automobili che si avvicinavano. Nelle parole di questa donna, «quando guardo la macchina, inizialmente mi sembra che sia lontana. Ma poi, non appena decido di attraversare la strada, all'improvviso l'auto è vicinissima». La sua capacità di percepire altre caratteristiche della scena visiva, come colori e forma, era però intatta.

Un altro esempio interessante di deficit specifico della visione derivante da lesioni a carico della corteccia extrastriata è la **acromatopsia cerebrale**. Coloro che ne soffrono perdono la capacità di vedere il mondo a colori, mentre restano inalterati altri aspetti della funzione visiva. Nella descrizione di questi soggetti i normali colori di una scena visiva vengono sostituiti da sfumature o gradazioni «sporche» di grigio, dando un'impressione molto simile a quella che dà la visione di un film in bianco e nero. Queste persone sanno quali sono i normali colori degli oggetti: sanno ad esempio che una banana è gialla e che un pomodoro è rosso, ma non sono più in grado di vederli. Pertanto, quando le si invita a disegnare qualche oggetto a memoria, queste persone non hanno alcuna difficoltà a disegnare la forma degli oggetti in questione, ma non sono in grado di colorarli correttamente. È

Figura 11.15 Aree in cui si suddivide la corteccia extrastriata del macaco. (A) Ognuna di queste aree contiene neuroni che rispondono alla stimolazione visiva. Molti di questi neuroni sono nascosti dentro ai solchi, tanto che per portarli allo scoperto è necessario rimuovere la parte di corteccia che li ricopre. Sono evidenziate alcune delle aree della corteccia extrastriata che sono state oggetto degli studi più approfonditi (V2, V3, V4 e MT). V1 è la corteccia visiva primaria; MT è l'area medio-temporale. (B) Aspetto delle aree della corteccia extrastriata e di altre aree della neocorteccia in una veduta a sole due dimensioni della neocorteccia delle scimmie. Esistono almeno 25 aree la cui funzione è prevalentemente o esclusivamente visiva, nonché altre 7 aree che svolgerebbero un ruolo nei processi di elaborazione visiva.

Figura 11.16 Confronto tra mappe topografiche delle regioni funzionali della corteccia extrastriata di soggetti umani che osservano configurazioni di stimoli visivi colorati (A) e configurazioni di stimoli visivi in movimento (B). Queste immagini di sezioni orizzontali della corteccia, ottenute mediante tomografia a emissione di positroni (PET) (vedi Scheda 1.5, p. 32) mettono in evidenza che gli stimoli visivi colorati e quelli in movimento attivano parti diverse della corteccia extrastriata.



importante distinguere questo disturbo dai difetti della visione cromatica dovuti all'assenza congenita di uno o più pigmenti dei coni della retina (vedi Scheda 10.3, p. 194). Nell'acromatopsia i tre tipi di coni funzionano normalmente; è una lesione a carico di specifiche aree della corteccia extrastriata che rende il soggetto incapace di utilizzare le informazioni fornite dalla retina.

Recenti studi condotti su esseri umani mediante la tecnica della risonanza magnetica funzionale, un metodo d'indagine per immagini (vedi Scheda 1.3, p. 22, e Scheda 1.5, p. 32) hanno ulteriormente suffragato l'idea che aree distinte della corteccia extrastriata elaborino le informazioni relative ai colori e ai movimenti. Ad esempio, diversi soggetti normali vennero invitati a esaminare un collage a colori e un collage nel quale i colori erano stati sostituiti con varie gradazioni di grigio. Quando vennero confrontate le caratteristiche specifiche dei quadri di attività corticale relativi a queste due diverse situazioni stimolo, emerse che una particolare area della corteccia extrastriata (il lobulo fusiforme, o giro fusiforme) veniva attivata dal collage a colori, ma non da quello a gradazioni di grigio. I neuroni della corteccia striata risultarono ugualmente attivi in queste due diverse situazioni stimolo. In un altro esperimento diversi soggetti vennero invitati a guardare una configurazione di stimoli immobili a forma quadrangolare (in bianco e nero) e una diversa configurazione di stimoli a forma quadrangolare che si muovevano in modi completamente casuali. La distribuzione dei tipi di attività dei neuroni all'interno della corteccia extrastriata in queste due differenti situazioni si rivelò del tutto diversa da quella riscontrata negli esperimenti con gli stimoli a colori; il punto centrale di attività risultava maggiormente laterale, concentrato in un'area situata in corrispondenza del punto di congiunzione tra il lobo occipitale e il lobo temporale (figura 11.16).

I dati emersi sulle connessioni anatomiche tra le aree visive e sulle differenze

tra le proprietà elettrofisiologiche delle modalità di risposta dei neuroni ha prodotto vasti consensi intorno all'idea che le aree della corteccia extrastriata siano organizzate in due sistemi separati che forniscono informazioni alle aree corticali di associazione dei lobi temporale e parietale (vedi cap. 24). Uno di questi due sistemi, quello che porta dalla corteccia striata al lobo temporale (compresa l'area V4), è chiaramente responsabile della forma di visione caratterizzata da elevata risoluzione e del riconoscimento degli oggetti. Il secondo sistema, quello che porta dalla corteccia striata al lobo parietale (compresa l'area medio-temporale), è responsabile degli aspetti spaziali della funzione visiva, quali ad esempio l'analisi dei movimenti e la percezione dei rapporti tra le diverse posizioni degli oggetti presenti nella scena visiva (figura 11.17). Questa idea generale è stata suffragata dalle osservazioni di Mortimer Mishkin e dei suoi colleghi, che hanno messo a confronto gli effetti delle lesioni a carico della corteccia parietale e della corteccia infero-temporale sulla capacità delle scimmie di svolgere compiti i quali richiedono una funzione visiva che consente l'analisi degli elementi spaziali e il riconoscimento degli oggetti. Lesioni a carico della corteccia parietale danneggiano gravemente la capacità degli animali di distinguere gli oggetti in base alla loro posizione, mentre hanno scarsi effetti sulla loro capacità di svolgere compiti in cui è necessario il riconoscimento degli oggetti. Per contro, lesioni della corteccia infero-temporale danneggiano in modo grave la capacità di eseguire compiti di riconoscimento ma non incidono in alcun modo sulla capacità di analisi degli elementi spaziali della scena visiva. Questi deficit sono notevolmente simili ai segni e ai sintomi riscontrati in soggetti umani a seguito di lesioni a carico dei lobi parietale e temporale (vedi cap. 24).

Qual è, dunque, il rapporto tra queste vie ottiche extrastriate «di ordine superiore» e le correnti magnocellulare e parvocellulare legate alla corteccia visiva primaria? Non molto tempo fa si ipotizzava che queste vie intracorticali fossero semplicemente una continuazione delle vie genicolo-striate, cioè che la corrente magnocellulare fornisse afferenze alla via parietale e che la corrente parvocellulare fornisse afferenze alla via temporale. Studi recenti, tuttavia, hanno messo in luce che la situazione è più complicata. La via temporale ha chiaramente accesso alle informazioni convogliate sia dalla corrente magnocellulare sia dalla corrente parvocellulare ed è possibile che la via parietale, anche se è dominata dalle afferenze che riceve dalla corrente magnocellulare, riceva afferenze anche dalla corrente parvocellulare. Emerge, pertanto, che l'interazione e la cooperazione tra la corrente magnocellulare e la corrente parvocellulare si esprimono in modalità di percezione visiva estremamente complesse. Ciò nonostante, gli aspetti fondamentali della percezione visiva, come il riconoscimento degli oggetti che si muovono velocemente e la capacità di distinguere i colori, costituiscono contributi specifici delle correnti magnocellulare e parvocellulare.

RIEPILOGO

Le cellule gangliari della retina inviano i loro assoni a diverse strutture visive centrali che svolgono funzioni differenti. Le proiezioni più importanti sono: la proiezione al pretetto che media il riflesso pupillare alla luce, quella all'ipotalamo che presiede alla regolazione dei ritmi circadiani, quella al collicolo superiore che presiede alla regolazione dei movimenti degli occhi e della testa, nonché la proiezione più importante di tutte le altre, quella al nucleo genicolato laterale del talamo, che media la percezione visiva. La proiezione retino-genicolo-striata (la via ottica principale) presenta una disposizione topografica tale per cui le strutture visive centrali contengono una mappa topografica ordinata del campo visivo controlaterale. Eventuali lesioni in qualunque punto lungo la via ottica principale – nervo ottico, tratto ottico, nucleo genicolato laterale, radiazione ottica e corteccia striata –

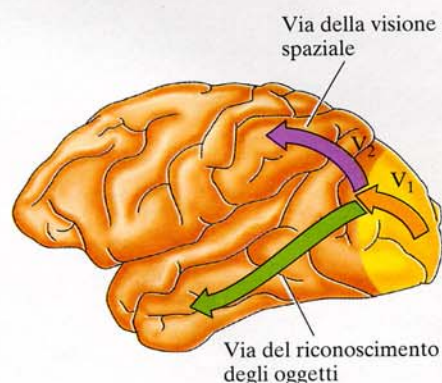


Figura 11.17 Le aree visive situate oltre la corteccia striata sono in linea di massima organizzate in due vie: una via ventrale che porta al lobo temporale e una via dorsale che conduce al lobo parietale. Ciascuna di queste due vie svolge un ruolo importante: la via ventrale nel riconoscimento degli oggetti, la via dorsale nella capacità di analizzare gli elementi spaziali della scena visiva.

hanno come conseguenza una perdita di visione circoscritta a una regione prevedibile dello spazio visivo. In confronto alle cellule gangliari della retina, i neuroni dei livelli superiori della via ottica diventano progressivamente più selettivi in fatto di modalità di stimolazione che occorrono per indurle l'attivazione. Ad esempio, quasi tutti i neuroni della corteccia striata rispondono a stimoli costituiti da una barra luminosa in campo scuro o una barra scura in campo luminoso, oppure da un bordo che separi un'area luminosa da un'area buia, ma solamente se le barre o i bordi presentati hanno un ben preciso orientamento nello spazio e se lo stimolo forma la sua immagine entro i confini del campo recettivo dei neuroni corticali in causa; alcuni di questi neuroni rispondono selettivamente alla lunghezza dello stimolo presentato, altri a una specifica direzione del movimento dello stimolo. Per di più, un punto dello spazio visivo viene analizzato da un determinato gruppo di neuroni corticali, ciascuno dei quali è specializzato nell'identificazione di un numero limitato di aspetti tra quelli presenti nello stimolo visivo. I circuiti nervosi della corteccia striata, inoltre, provvedono a integrare le informazioni provenienti dai due occhi; quasi tutti i neuroni corticali (ad eccezione di quelli dello strato IV, i cui assoni terminano in colonne separate, ciascuna delle quali è in rapporto con uno solo dei due occhi) hanno risposte di tipo binoculare. La convergenza binoculare è indispensabile per l'identificazione della disparità binoculare, la quale è una componente importante della percezione della profondità. Infine, il sistema visivo presenta, in notevole misura, modalità parallele di funzionamento che iniziano dalla retina. Classi separate di cellule gangliari della retina alimentano gli strati magnocellulare e parvocellulare del nucleo genicolato laterale; queste correnti funzionali sono specializzate: la corrente magnocellulare nell'identificazione degli stimoli che si muovono rapidamente e la corrente parvocellulare nella percezione dei colori e nell'acuità visiva. Questa divisione delle funzioni continua anche nelle vie che dalla corteccia striata conducono alle aree extrastriate e di associazione dei lobi temporale e parietale. Le aree temporali inferiori della corteccia sono particolarmente importanti per il riconoscimento degli oggetti, mentre le aree del lobo parietale sono essenziali per la capacità di comprendere le relazioni spaziali tra gli oggetti presenti nel campo visivo.

LETTURE CONSIGLIATE

Rassegne

- CHAPMAN, B., STRYKER, M. P. (1992). Origin of orientation tuning in the visual cortex. *Current Biology* 2: 498-501.
- DEYOE, E. A., VAN ESSEN, D. C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends Neurosci.* 11: 219-226.
- FELLEMAN, D. J., VAN ESSEN, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex* 1: 1-47.
- HORTON, J. C. (1992). The central visual pathways. In *Adler's Physiology of the Eye*, a cura di W. M. HART. St. Louis, Mosby Yearbook.
- HUBEL, D. H., WIESEL, T. N. (1977). Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proc. R. Soc. (Lond.)* 198: 1-59.
- LIVINGSTON, E. M., HUBEL, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth:

anatomy, physiology, and perception. *Science* 240: 740-749.

- MAUNSELL, J. H. R. (1992). Functional visual streams. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2: 506-510.
- SCHILLER, P. H., LOGOTHETIS, N. K. (1990). The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system. *Trends Neurosci.* 13: 392-398.
- UNGERLEIDER, J. G., MISHKIN, M. (1982). Two cortical visual systems. In *Analysis of Visual Behavior*, a cura di D. J. INGLE, M. A. GOODALE e R. J. W. MANSFIELD. Cambridge, MIT Press, pp. 549-586.

Lavori originali importanti

- HUBEL, D. H., WIESEL, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 160: 106-154.

HUBEL, D. H., WIESEL, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 195: 215-243.

ZEKI, S. (1974). Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. *J. Physiol. (Lond.)* 236: 549-573.

ZIHL, J., CRAMON, D., VON N. MAI, D. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain* 106: 313-340.

Libri

- HUBEL, D. H. (1988). *Eye, Brain, and Vision*. New York, Scientific American Library. [Trad. it. *Cervello, occhio e visione*. Zanichelli, Bologna, 1989.]
- ZEKI, S. (1993). *A Vision of the Brain*. Oxford, Blackwell Scientific Publications.