

# Visione

## ASPETTI ANATOMICI E BIOCHIMICI

Il sistema visivo umano è costituito dalle formazioni periferiche dei *bulbi oculari* e dagli apparati ad essi accessori: l'*apparato locomotore del bulbo* e l'*apparato lacrimale*; al livello superiore, il sistema visivo centrale e i suoi meccanismi sono estremamente complessi e interessano la maggior parte dell'encefalo. Il bulbo oculare risiede nella cavità orbitale cranica e si affaccia all'esterno del corpo umano con la cornea, anche se è coperto per gran parte dalle palpebre e dall'epidermide facciale; esso ha il compito di focalizzare l'immagine sulla retina. In questa risiedono i recettori visivi (coni e bastoncelli) i quali effettuano un processo di fototrasduzione sia della luminosità che del colore. L'informazione visiva viene passata ad uno strato di cellule orizzontali e bipolari che effettuano un'integrazione mediata e differenziale. Questo strato di cellule passa il segnale ad un altro gruppo di cellule amplificatrici: le cellule gangliari ed amacrine, le quali lo convogliano nelle fibre nervose del nervo ottico (II nervo cranico) e quindi lo passano al cervello.

### L'occhio

L'occhio o bulbo oculare presenta (in vivo) una forma sferoidale ed ha una notevole consistenza elastica, in esso si possono considerare due punti particolari detti poli: il *polo anteriore* o *vertice* che corrisponde al centro del settore corneale e il *polo posteriore* che coincide con il punto in cui l'asse ottico raggiunge la superficie della retina (non coincide col punto di uscita del nervo ottico).

Dal punto di vista dell'architettura (figura XI.1), l'occhio è costituito da una parete membranosa cava all'interno della quale risiedono porzioni fluide (*l'umore vitreo* e *l'umore acqueo*) e la lente (il *cristallino*) per la messa a fuoco. La parete è formata da tre membrane con alte qualità meccaniche: la *tonaca fibrosa*, la *tonaca vascolare* e la *tonaca nervosa*. La *tonaca fibrosa* o *sclera* ha una natura connettivale e in corrispondenza della zona esposta all'ambiente esterno si differenzia

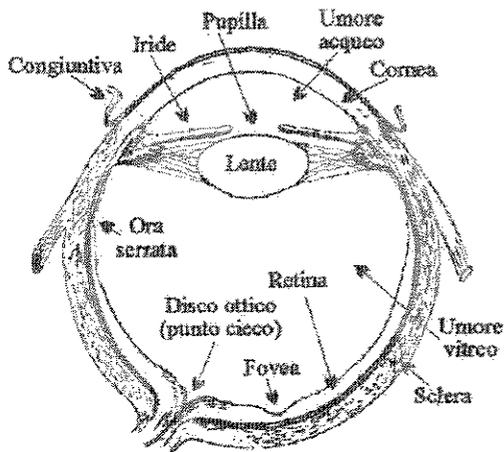


FIGURA XI.1 Disegno schematico del bulbo oculare.

sistema visivo (figura XI.1).

Al limite tra sclera e cornea la tonaca vascolare si ispessisce formando una serie di sporgenze verso l'interno del bulbo, dette *processi ciliari* (nel complesso il gruppo di sporgenze viene chiamato *corpo ciliare*), il primo processo è più lungo e costituisce l'*iride* (figura XI.2). Il *corpo ciliare* è costituito da 70 processi ciliari che corrono radialmente in direzione della pupilla, essi sono sottili nel tratto iniziali e poi si allargano a formare una corona; essi sono separati da infossature dalle quali sporgono in direzione del cristallino una successione di fibre, chiamate *fibre della zonula* (nel complesso esse prendono nome di *zonula*) che tengono sospesa la lente al centro dell'iride. In queste cavità risiedono i *muscoli ciliari* che rendono possibile l'accomodamento della lente e quindi la messa a fuoco attraverso trazione e rilascio della zonula stessa. L'*iride* ha la forma di disco con un diametro medio di 12 mm ed ha un aspetto spugnoso, la faccia esposta alla cornea è visibile, è colorata ed ha una serie di creste, le quali risultano più evidenti se la pupilla è contratta e meno evidenti quando è dilatata, segno del fatto che l'iride si dilata e contrae con un meccanismo a "soffietto".

Dal punto di vista anatomico, funzionale e biochimico i componenti dell'occhio vengono suddivisi in due categorie: i *mezzi preretinali* che caratterizzano il sistema ottico e i *mezzi retinali* che caratterizzano la parte recettiva del sistema visivo. Come già accennato i primi sono legati essenzialmente alla tonaca fibrosa e agli elementi che riempiono il bulbo

diventando trasparente e dando vita alla cornea. La *tonaca vascolare* è uno strato connettivale ricco di vasi e di elementi pigmentati che permettono l'oscuramento del bulbo, essa copre il bulbo escluso la cornea. La *tonaca nervosa* rappresenta l'organo nervoso nel quale sono presenti i recettori visivi, essa è legata al nervo ottico in corrispondenza del *disco ottico* o *punto cieco*; è presente solo nella zona posteriore del bulbo oculare e presenta nella zona centrale un infossamento del tessuto nervoso, chiamato *fovea*, tale zona è un punto di addensamento dei recettori per dare la massima risoluzione spaziale consentita dal

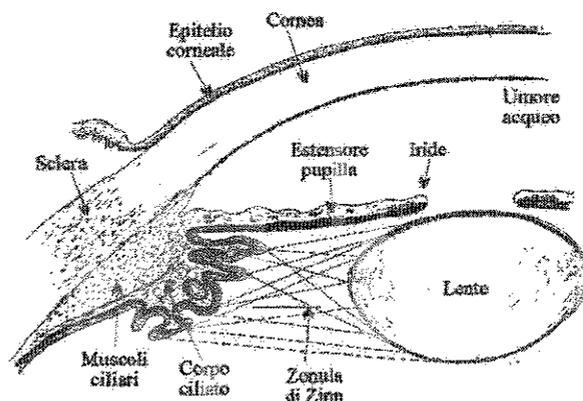


FIGURA XI.2 Disegno ingrandito della cavità anteriore del bulbo. Si mettono in evidenza iride, corpo ciliato, zonula e cristallino.

nervoso, mentre i secondi si identificano con la

tonaca nervosa.

## I mezzi preretinali

La funzione dei mezzi preretinali è essenzialmente quella della formazione dell'immagine, quindi si parla spesso anche di mezzi diottrici. Questi tengono conto delle proprietà rifrattive dell'occhio, dell'alto indice di rifrazione e della buona trasmissione della luce che sono qualità essenziali. Essi sono relativamente inerti, hanno bassi consumi metabolici e scarsi ricambi di materiale cellulare.

### LA CORNEA

La cornea rappresenta sia una finestra verso l'esterno che la principale superficie rifrattiva dell'occhio, deve quindi combinare trasparenza ottica e stabilità strutturale (figura XI.1). Essa deve anche contenere la pressione presente all'interno l'occhio (la pressione intraoculare) e controllarne strettamente la permeabilità. La struttura della cornea è mostrata in figura XI.3, essa consiste in tre strati sovrapposti: il più esterno è costituito dall'*epitelio corneale* e da una lamina basale semipermeabile elastica detta *membrana di Bowman*; il secondo è uno spesso strato chiamato *stroma*, mentre lo strato più interno è caratterizzato da una lamina basale elastica detta *membrana di Descemet* e dall'*endotelio corneale* che riveste la camera interna. Lo stroma è composto da circa 200 fibrille di collagene (con diametro di 300 Å) disposte parallelamente tra loro e intercalate da mucopolisaccaridi che riempiono le superfici interstiziali. Questi ultimi regolano il contenuto d'acqua del tessuto e la sua trasparenza, infatti ci si aspetterebbe che una struttura composta di fibrille di collagene dovesse essere opaca a causa dello scattering della luce alle numerose interfacce e che l'eccezionale trasparenza della

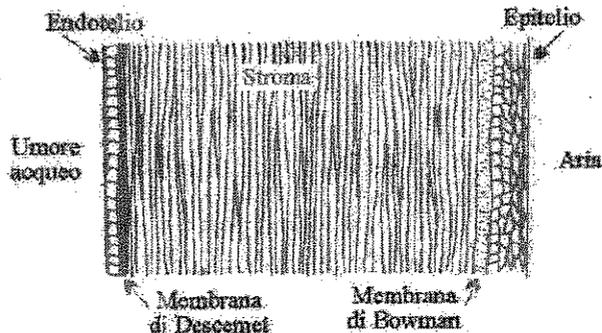


FIGURA XI.3 Schematizzazione della composizione tessutale della cornea.

cornea fosse dovuta ad una disposizione regolare quasi cristallina delle fibrille. Benedek ha ipotizzato che il tessuto sia trasparente semplicemente, perché le fibre e gli spazi tra queste sono troppo sottili (8-10 μm) per diffondere la luce visibile; ciò sembra essere confermato dal fatto che un pezzo di cornea si gonfia e diventa opaco se immerso nell'acqua o dopo la morte, oppure con la somministrazione di alcune droghe che ne modificano l'idratazione. Anche i danneggiamenti dell'epitelio dovuto ad abrasioni o radiazioni modificano l'idratazione locale producendo opacità, tuttavia se sono lesioni leggere vengono riparate rapidamente. Tutte queste osservazioni suggeriscono che l'incremento nello spazio delle fibrille, o la loro distruzione, aumenta la diffusione della luce e diminuisce la trasparenza della cornea stessa. Risulta evidente anche il fatto che le membrane della cornea hanno un meccanismo di pompe attive che mantiene il contenuto dell'acqua nello stroma ad un livello ottimale del 75-80%. Si pensava che il trasporto attivo degli ioni sodio dallo stroma al fluido lacrimale e all'umore acqueo portasse ad una regolazione del contenuto di acqua attraverso l'osmosi, invece è stato stabilito che gli ioni sodio sono pompati dentro lo stroma attraverso l'endotelio corneale.

La cornea non è vascolarizzata e quindi le uniche vie attraverso le quali i metaboliti possono entrare e uscire sono: le capillarità periferiche, l'epitelio corneale (per mezzo del fluido lacrimale) e l'endotelio (per mezzo dell'umore acqueo). L'ultimo è di gran lunga il più importante e tiene conto dei maggiori rifornimenti di glucosio e ossigeno, mentre le molecole più larghe, come le proteine del plasma, probabilmente entrano attraverso le vie periferiche.

## L'UMORE ACQUEO

La camera formata tra la cornea e il cristallino (figura XI.1) è riempita con un liquido acqueo, chiamato appunto *umore acqueo*. Esso svolge molte importanti funzioni: fornisce il nutrimento alla cornea e al cristallino; costituisce l'agente idraulico che mantiene un livello di pressione positiva nell'occhio, preservando la forma dell'occhio stesso e in particolare della cornea; rappresenta un mezzo con un basso indice di rifrazione capace di massimizzare il potere rifrattivo del cristallino.

L'umore acqueo è generato per infiltrazione dai capillari del corpo ciliare, scorre lungo l'iride, raggiunge la camera anteriore e quindi il cristallino; il suo flusso prosegue intorno all'iride (figura XI.4) e viene riassorbito negli angoli laterali della camera anteriore, attraverso la *rete trabecolare* collegata col sistema venoso. Si pensa che la



FIGURA XI.4 Disegno ingrandito della zona intorno all'iride; si sono evidenziati i flussi di umore acqueo, la rete trabecolare e il canale di Schlemm.

formazione dell'umore acqueo, essendo la pressione intraoculare (circa 16 mmHg) più bassa della pressione arteriosa nei capillari oculari, sia legata ad un processo di infiltrazione, per mezzo del quale l'acqua e le piccole molecole passano nell'umore acqueo attraverso le membrane dell'epitelio ciliare. Accanto a tale processo vi è anche un trasporto di ioni (in particolare sodio e cloro) dal sangue all'umore per osmosi. Il flusso intorno all'iride rappresenta un mezzo efficace di ricambio del liquido con il vantaggio di evitare il ristagno, dato che il flusso è abbastanza rapido così che l'intero volume è ripristinato ogni 2-3 ore; esso è anche un mezzo efficace per fornire sostanze nutritive ed eliminare sostanze di rifiuto. Infatti, l'umore acqueo ha un ruolo determinante nella nutrizione della cornea e del cristallino; è stato dimostrato, inoltre, che esso è la maggior fonte di amminoacidi per la sintesi delle proteine nel cristallino. L'entità del flusso che esce dalla camera anteriore e la pressione intraoculare, sono controllate dalla resistenza della rete trabecolare, una riduzione nell'entità del flusso uscente è il primo disturbo nel glaucoma, l'incremento della pressione dell'umore acqueo causa allora una pressione eccessiva nell'umore vitreo che di ritorno restringe il flusso capillare nella retina e provoca cecità.

## IL CRISTALLINO

Il cristallino è una lente biconvessa, la sua superficie anteriore ha un raggio di curvatura maggiore di quello della faccia posteriore. Il cristallino è posto al centro dell'iride ed è sorretto dalla zonula di Zinn (figura XI.2). In età giovanile è molle, plastico e trasparente, ma col passare degli anni subisce un progressivo

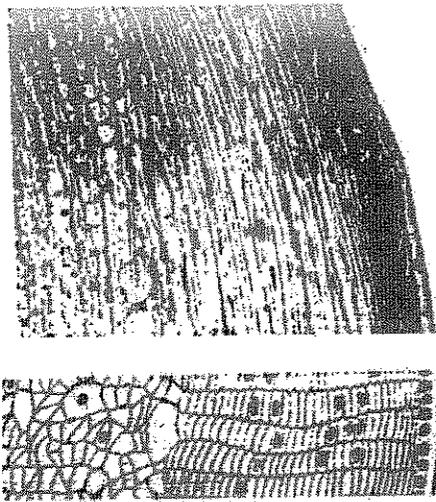


FIGURA XI.5 Schematizzazione tessutale del cristallino. (Sopra) Conformazione lamellare del tratto più esterno (più giovane). (Sotto) Particolare ingrandito del tessuto.

indurimento ed un aumento dell'opalescenza. Il cristallino è formato da una porzione principale chiamata *sostanza propria*, rivestita da uno strato epiteliale e da una capsula detta *cristalloide* (figura XI.5). La capsula esterna è una membrana omogenea che avvolge tutto il cristallino e molto sottile sulla faccia posteriore e non ha una struttura fibrosa; alla capsula sono legate le fibre della zonula come se fossero una sua continuazione; la microscopia elettronica ha messo in evidenza una struttura filamentosa tipica dell'elastina. L'epitelio della lente è costituito da cellule chiare, trasparenti a contorno poligonale. La sostanza propria (figura XI.5) è costituita da cellule nastrofornite estremamente allungate che corrono dal polo anteriore attraverso l'equatore al polo posteriore. Durante tutta la vita umana, alla periferia del cristallino, si aggiungono nuove cellule in modo che le cellule più vecchie vengano progressivamente portate verso il centro della

lente, a formare il nucleo centrale. Il vero e proprio cristallino è formato da proteine, le quali possono essere classificate in base alla loro solubilità nell'acqua: le cellule periferiche hanno un alto contenuto di proteine solubili, mentre le cellule del nucleo hanno proteine relativamente insolubili. Questo è probabilmente dovuto al fatto che, mano a mano che la cellula invecchia, aumentano i legami incrociati, rendendo questa parte del cristallino più densa e con un maggiore indice di rifrazione. Nelle cellule del nucleo non si trovano proteine di sintesi, mentre nelle cellule periferiche si hanno sia proteine di sintesi che una grossa quantità di altre proteine.

L'apporto nutrizionale al cristallino e la rimozione delle sostanze di rifiuto è svolto dall'umore acqueo e sembra essere caratterizzato da un meccanismo di trasporto attivo superficiale per ioni e per amminoacidi.

La trasparenza del cristallino dipende dalla condizione delle cellule che lo costituiscono e dallo stato delle proteine contenute in tali cellule. La perdita di trasparenza è detta *cataratta* e consiste in una perdita della qualità dell'immagine e, in casi estremi, nella cecità. La cataratta può essere causata da disturbi metabolici che influiscono sulla concentrazione di acqua o sale nelle cellule, da deficienza alimentare, da difetti nel metabolismo dei carboidrati, da droghe, da agenti tossici, da radiazioni infrarosse (la cornea lascia passare la radiazione infrarossa che può causare bruciate localizzate, tale effetto è conosciuto come la cataratta del soffiatore di vetro) e ionizzanti. In alcuni casi la cataratta può essere reversibile, mentre in altri è permanente. Le cellule del cristallino, essendo sempre state racchiuse da cristalloide ed epitelio, non sono conosciute dal sistema immunitario come cellule appartenenti all'organismo, così il loro rilascio durante asportazioni del cristallino affetto da cataratta, sensibilizzano il sistema immunitario alle proteine del suo

cristallino. Se più tardi viene leso il cristallino del secondo occhio o se la capsula di questo, in tarda età, diventa permeabile, gli anticorpi raggiungono le cellule interne al cristallino scatenando una forte reazione infiammatoria con perdita della vista. Questo effetto causato dal meccanismo immunologico può avvenire anche per altri tessuti come l'iride o il corpo ciliato.

## L'UMORE VITREO

L'umore vitreo costituisce la maggior parte del volume dell'occhio, occupa lo spazio retrostante alla lente (figura XI.1) ed è mantenuto sotto pressione come l'umore acqueo, questo permette di mantenere distese le membrane del bulbo contribuendo alla plasticità e alla forma del bulbo stesso. Esso è un gel semisolido con un alto contenuto di acqua, la sua struttura è composta da una rete di fibre di collagene permeate da una soluzione fluida di acido ialuronico e altri componenti. Le fibre di collagene non sono uniformemente distribuite in tutto l'umore vitreo, ma sono concentrate lungo la periferia e convergono nei punti alla base del corpo ciliato e alla periferia della retina. Il basso indice di rifrazione dello umore vitreo, come quello dello umore acqueo, serve a massimizzare il potere rifrattivo del cristallino.

L'acqua e le sostanze nutrizionali entrano nello umore vitreo per infiltrazione dal corpo ciliato, tuttavia, essendo il gel troppo rigido, non si costituisce un flusso apprezzabile (in alcuni animali il flusso è diretto dal corpo ciliato alla periferia della retina). L'umore vitreo ha una attività fagocitotica verso le sostanze (sangue o cellule dal tessuto circostante) che entrano in sospensione nel fluido (*muscae volitantes*).

## La retina e l'epitelio pigmentato

La retina e l'epitelio pigmentato formano insieme la tonaca nervosa dell'occhio. La retina viene suddivisa in due porzioni: *parte ottica* e *parte cieca*. La *parte ottica* è costituita dalla zona posteriore posta sul fondo del bulbo oculare (figura XI.1), essa è la sede dei fotorecettori ed è quindi considerata la retina vera e propria; la *parte cieca* è invece costituita da una zona che raggiunge l'iride e il corpo ciliato, è priva di recettori ed ha funzioni di supporto. La zona posta vicino all'equatore del bulbo contrassegna il passaggio dalla parte nervosa a quella cieca ed è chiamata *ora serrata* (figura XI.1). In entrambe, tuttavia, si riconosce un piano costruttivo comune, basato sulla presenza di due strati; lo strato più esterno è formato dall'*epitelio pigmentato*, esso è accostato alla tonaca vascolare ed è presente in tutto il bulbo oculare; lo strato interno invece

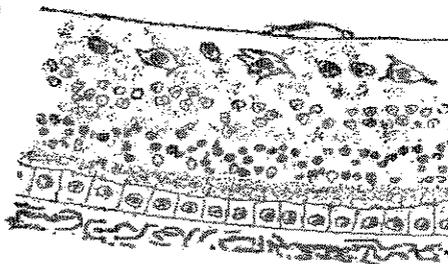


FIGURA XI.6 Struttura della parte cieca della retina.

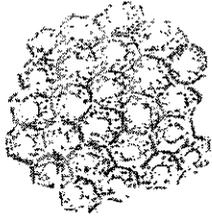


FIGURA XI.7 Schematizzazione della struttura prismatica dello epitelio pigmentato.

viene in contatto con l'umore vitreo, ha caratteristiche nervose nella parte ottica ed è semplice epitelio di supporto nella parte cieca (figura XI.6).  
 L'*epitelio pigmentato* (figura XI.7) è formato da cellule di forma prismatica dai contorni regolari e dimensioni variabili, queste hanno una parte saldamente inserita in una lamina basale ed una regione superiore che guarda verso la retina, nella parte nervosa sono dotate di espansioni laminari che avvolgono gli apici dei fotorecettori, tuttavia, la mancanza di un vero e proprio collegamento fisico tra i due citoplasma (epitelliale e recettoriale) la retina risulta facilmente staccabile dall'epitelio pigmentato. Un'analisi substrutturale ha messo in evidenza la grande presenza di mitocondri e di elementi vescicolare, in esso è molto sviluppato il sistema vascolare e il reticolo endoplasmatico; in superficie, tra i recettori, è presente una notevole quantità di pigmento spesso ed ovoidale ricco di melanina. La sua funzione primaria è quella del trasporto di nutrimento ai fotorecettori, infatti questi non sono riforniti direttamente dal sistema vascolare; inoltre rappresenta la sede di rinnovamento e degradazioni di parti invecchiate dei recettori. Dal punto di vista ottico la sua funzione è l'assorbimento (per mezzo dei pigmenti) della luce non catturata dai fotorecettori impedendo riflessione e diffrazione.

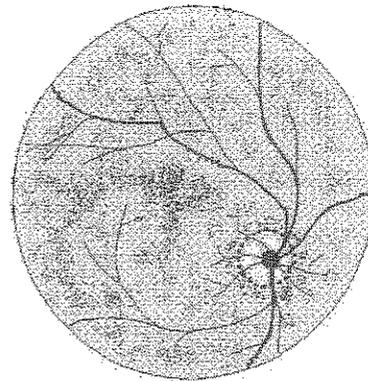


FIGURA XI.8 Disegno caratteristico formato dai vasi sanguigni sulla retina.

### ORGANIZZAZIONE DELLA RETINA

La retina (riferendoci alla sola parte ottica) è isolata dall'epitelio pigmentato ed appare come una membrana sottile e trasparente; in essa sono presenti due facce: la *superficie sclerale* che, guardando verso l'epitelio, è sede dei recettori e la *superficie vitrea* che è in contatto con l'umore vitreo. Nella porzione di retina al di sotto del piano orizzontale e rivolta verso il naso si trova un disco biancastro, chiamato *disco ottico* o *punto cieco* (figura XI.1), esso rappresenta il punto di penetrazione delle fibre del nervo ottico, le quali convergono in tal punto per uscire dall'occhio, in esso emergono anche i vasi sanguigni costituendo un disegno caratteristico (figura XI.8). Vicino al disco ottico, spostata verso l'alto, si trova la *fovea* (figura XI.9), essa ha un diametro di circa 1.5 mm ed è coperta da un filtro cromatico chiamato *macula lutea*, dal punto di vista funzionale essa rappresenta la zona ad alta risoluzione spaziale. La parte nervosa della retina è costituita da una multipla stratificazione di neuroni disposti in *catene*

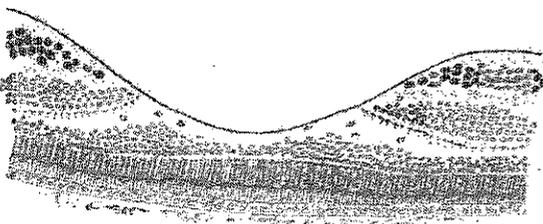


FIGURA XI.9 Struttura schematica della fovea.

La retina (riferendoci alla sola parte ottica) è isolata dall'epitelio pigmentato ed appare come una membrana sottile e trasparente; in essa sono presenti due facce: la *superficie sclerale* che, guardando verso l'epitelio, è sede dei recettori e la *superficie vitrea* che è in contatto con l'umore vitreo. Nella porzione di retina al di sotto del piano orizzontale e rivolta verso il naso si trova un disco biancastro, chiamato *disco ottico* o *punto cieco* (figura XI.1), esso rappresenta il punto di penetrazione delle fibre del nervo ottico, le quali convergono in tal punto per uscire dall'occhio, in esso emergono anche i vasi sanguigni costituendo un disegno caratteristico (figura XI.8). Vicino al disco ottico, spostata verso l'alto, si trova la *fovea* (figura XI.9), essa ha un diametro di circa 1.5 mm ed è coperta da un filtro cromatico chiamato *macula lutea*, dal punto di vista funzionale essa rappresenta la zona ad alta risoluzione spaziale. La parte nervosa della retina è costituita da una multipla stratificazione di neuroni disposti in *catene*

retiniche e delimitati da due membrane limitanti, dalla membrana più esterna emergono i fotorecettori fino ad entrare in contatto con l'epitelio pigmentato (figura XI.10).

Le catene retiniche (figura XI.11) sono veri e propri circuiti nervosi che conducono al nervo ottico gli impulsi prodotti dai fotorecettori, esse costituiscono una complessa ed efficiente rete di pre-processing locale. Le cellule nervose che compongono le catene retiniche sono: le cellule bipolari, le

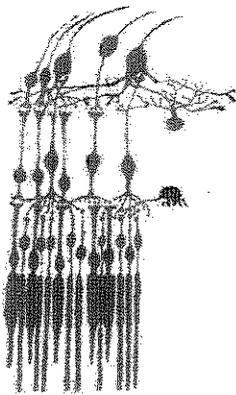


FIGURA XI.11 Struttura delle connessioni nervose. Dal basso: i recettori, le cellule bipolari e le cellule gangliari; sul lato destro sono rappresentate una cellula orizzontale ed una amacrina.

cellule orizzontali, le cellule amacrine e le cellule gangliari; la loro classificazione è legata al tipo di collegamento che esse effettuano; vi sono altri due tipi di cellule di minore importanza le cui funzioni sono ancora poco chiare, esse sono: le cellule associative che sembrano avere un ruolo di coordinamento e le cellule bipolari invertite che sembrano avere un ruolo di retroazione e quelle interplexiformi.

Le cellule bipolari sono neuroni bipolari il cui dendrite fa sinapsi nella triade di un solo fotorecettore e sono caratterizzate dalla forma piccola ed ovoidale, oppure sono neuroni multipolari i cui dendriti fanno sinapsi in più di un recettore e caratterizzate da una ramificazione dendritica a grappolo; queste hanno il compito di processare l'impulso del recettore in funzione della media del potenziale nervoso locale. Le cellule orizzontali sono disposte in superficie, hanno dendriti brevi, notevolmente ramificati, inseriti nelle triadi sinaptiche di molti fotorecettori e con decorso orizzontale, sono interconnesse tra loro attraverso gap-junctions; la loro funzione è quella di effettuare la media locale dei potenziali nervosi di più

fotorecettori. Le cellule amacrine sono poste in profondità, sono voluminose ed hanno un corpo piriforme, i loro dendriti e il loro assone sono molto ramificati e con decorso breve ed orizzontale; esse sono in contatto con molte cellule bipolari e con le cellule gangliari ed hanno la funzione di un'ulteriore mediazione locale. Le cellule gangliari sono poste nella parte vitreale, sono neuroni piuttosto voluminosi (30 µm di diametro), hanno un corpo esteso ed una complessa ramificazione dendritica legata a cellule bipolari ed amacrine; i loro assoni vanno a formare il nervo ottico.

- Le cellule nervose viste sono organizzate in strati disposti uno sull'altro in successione come in figura XI.12:
- lo strato dei recettori è il più esterno al bulbo ed è caratterizzato dai segmenti esterni dei recettori;
  - lo strato nucleare esterno è costituito dai

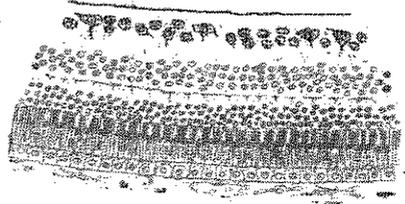


FIGURA XI.10 Struttura schematica della parte nervosa della retina. Si noti la diversità con quello della parte cieca di figura XI.6.

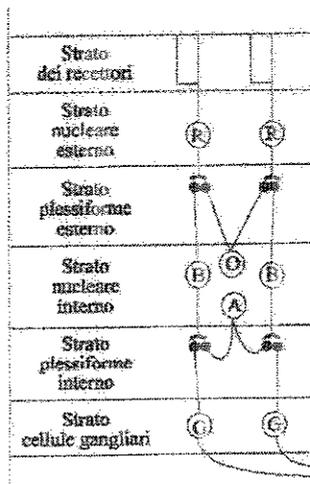


FIGURA XI.12 Schematizzazione degli strati e delle connessioni tra le cellule nervose.

- segmenti interni dei recettori legati tra loro per mezzo di gap-junctions;
- lo *strato plessiforme esterno* (OPL dall'acronimo inglese Outside Plexiform Layer) è costituito dalle triadi sinaptiche e dalle gap-junctions tra cellule orizzontali;
- lo *strato nucleare interno* è caratterizzato dai nuclei di cellule bipolari, orizzontali, amacrine e interplexiformi;
- lo *strato plessiforme interno* (IPL dall'acronimo inglese Inside Plexiform Layer) è costituito dalle connessioni sinaptiche tra cellule amacrine, cellule gangliari, cellule bipolari e cellule interplexiformi;
- lo *strato delle cellule gangliari* è costituito dai nuclei di tali cellule.

Le cellule amacrine sono direttamente collegate alle fibre nervose del nervo ottico (II nervo cranico). I collegamenti sinaptici che intercorrono nello strato plessiforme interno possono collegare direttamente cellule bipolari e gangliari oppure collegarle indirettamente attraverso le cellule amacrine. Studi di anatomia comparata hanno rivelato che il numero di contatti indiretti è legata ad una maggiore evoluzione delle funzioni cerebrali.

## I RECETTORI: CONI E BASTONCELLI

Dopo aver attraversato l'umore vitreo, la luce deve passare attraverso gli strati neurali della retina prima di raggiungere le cellule recettrici, i *coni* e i *bastoncelli*, queste rappresentano due diverse categorie di fotorecettori con due ben precise funzioni ai fini della visione. I *bastoncelli* sono circa 125 milioni per occhio e sono responsabili della visione in condizioni di bassa illuminazione (per gradi di illuminazione inferiori alla luce lunare) o *visione scotopica*. Essi hanno una risposta lenta, infatti rilevano tremolii di luce sotto i 12 Hz e quindi non permettono una visione dei dettagli fini; inoltre hanno tutta la stessa sensitività spettrale e quindi non permettono la visione del colore. Poiché essi sono assenti al centro della fovea e sono maggiormente addensati a circa 3 mm da questa, la visione scotopica è migliore guardando lateralmente, piuttosto che frontalmente. I *coni* sono circa 6 milioni (per occhio) e sono responsabili della visione in condizioni di illuminazione ordinaria o *visione fotopica*. Essi hanno risposte veloci, infatti rilevano tremolii di luce sotto i 55 Hz e quindi permettono una visione dei dettagli, migliorata anche dalla maggiore risoluzione spaziale; inoltre a causa della loro differente selettività spettrale individuale (coni del rosso, del verde e del blu), i coni sono in grado di separare tra i colori (attraverso la classica tricromia RGB, dall'acronimo inglese Red Green Blue) che le intensità luminose. Essi sono molto più concentrati nella fovea, dove sono circa 150'000 in 1 mm<sup>2</sup>, e in questa regione probabilmente ogni cono ha una singola cellula gangliare e una fibra nervosa che lo collega al nervo ottico e quindi alla corteccia. Comunque da questo non segue che non ci siano connessioni laterali attraverso le cellule orizzontali e amacrine che danno aspetti opposti spaziali e cromatici dei campi recettivi della cellula gangliare sopra descritta. La risposta nel tempo di un cono ad un flash di luce è più veloce che nei bastoncelli.

Coni e bastoncelli hanno strutture e forme per certi aspetti simili e per altri differenti. Entrambi sono cellule allungate divise in due sezioni chiamate *segmento interno* e *segmento esterno*. Il segmento interno contiene i nuclei cellulari e molti mitocondri, mentre il segmento esterno è una struttura specializzata per un assorbimento ottimale della luce, la cui forma (figura IX.13) conoidale o cilindrica

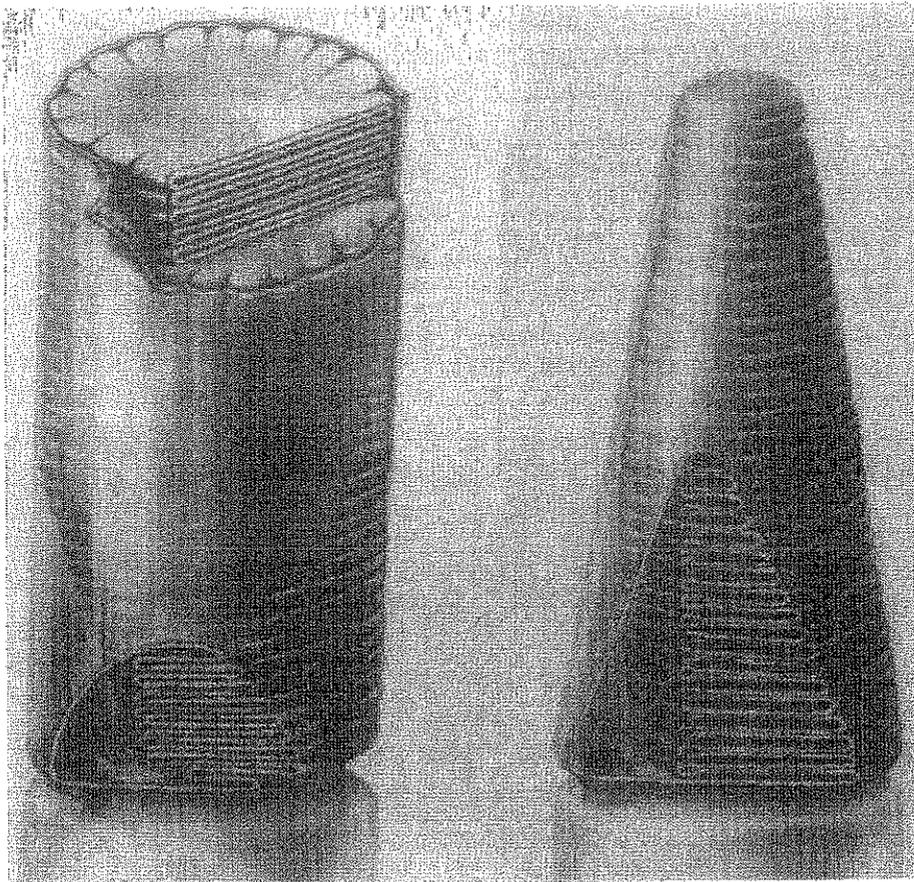


FIGURA XI.13 Struttura del segmento esterno dei fotorecettori. Parte della membrana esterna è sezionata e si può osservare la struttura a dischi del bastoncello o quella a "fisarmonica" del cono.

dà origine al nome. Studi dettagliati di microscopia elettronica hanno rilevato che l'organizzazione interna delle membrane nei coni e nei bastoncelli è diversa: il segmento esterno nel cono consiste di una singola membrana ripiegata avanti ed indietro, formando una struttura simile ad una piccola fisarmonica che racchiude lo spazio intracellulare, il segmento esterno del bastoncello è formato da coppie di membrane legate insieme per formare sacche appiattite, chiamate *dischi*, così si evidenziano due volumi: lo *spazio intradisco* e lo spazio *interdisco*. In entrambi i fotorecettori, le membrane sono composte da molecole proteiche bloccate all'interno di un doppio strato lipidico fortemente compatto, queste molecole assorbono la luce e costituiscono la chiave per il processo di trasduzione visiva. Poiché esse assorbono luce, appaiono colorate, e sono chiamate *pigmenti visivi*. La quantità di luce assorbita dalle molecole pigmentate in una retina intatta è maggiore di un fattore 1.4 rispetto a quella assorbita dalla retina rotta da trattamenti con agenti solubili, facendo ipotizzare che le molecole siano orientate nella membrana in modo da massimizzare il loro assorbimento di luce.

I maggiori studi sono stati condotti sui bastoncelli, quindi sia la loro struttura che i loro meccanismi di funzionamento sono noti. La struttura della membrana dei dischi del bastoncello è illustrata in figura XI.14; la proteina formante il pigmento visivo appare di forma allungata con il suo asse maggiore perpendicolare alla superficie della membrana (l'orientazione richiesta per il massimo assorbimento di luce), è chiamata *rodopsina* ed ha il suo picco di assorbimento nella luce blu-verde

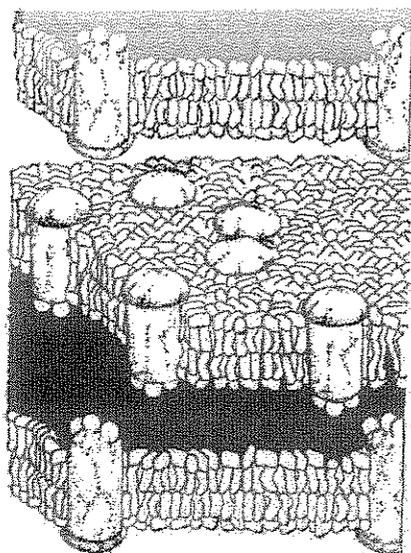


FIGURA XII.4 Struttura della membrana dei dischi del bastoncello. La zona in nero intradisco, mentre quella in bianco è interdisc. Le molecole allungate rappresentano la rodopsina del pigmento visivo.

di lunghezza d'onda 500 nm. Il doppio strato lipidico è relativamente fluido e così le molecole pigmentate sono libere di ruotare attorno al loro asse maggiore e di diffondersi da tutte le parti. Le terminazioni distali del segmento esterno sono incastrate nell'epitelio pigmentato. I bastoncelli sono collegati elettrotonicamente tra loro per mezzo di giunzioni sinaptiche di tipo gap-junctions; ciò permette di segnalare l'entità di illuminazione su una piccola regione della retina che si sovrappone alle regioni dei suoi vicini. Richard Young ha usato una tecnica di etichettamento radioattivo per studiare il ricambio dei componenti dei recettori; tali studi hanno mostrato che questo è un processo rapido e continuo. Nel caso del segmento esterno di un bastoncello, i dischi completi si formano

molto frequentemente (nella scimmia Rhesus un nuovo disco si forma ogni 20 minuti, e poiché ci sono circa 900 dischi nel segmento esterno, tutto il recettore è ripristinato ogni 12 giorni). Il processo di formazione del disco inizia dalla rodopsina, la quale si dispone in una banda compatta alla base del bastoncello, successivamente viene spostata verso l'alto dalla completa formazione del disco. Mentre la formazione di un disco è un processo continuo, il vecchio materiale è rilasciato dalle terminazioni distali dei bastoncelli nei blocchi di 10-20 dischi. Questi blocchi di dischi sono chiamati *fagosomi*, sono lentamente digeriti dal pigmento epiteliale e i loro componenti tornano verso il flusso sanguigno.

I recenti studi sui coni hanno evidenziato che la struttura della membrana, pur essendo continua invece che a dischi, è simile a quella dei bastoncelli, in essa si riscontrano ancora le proteine del pigmento visivo inserite all'interno di un compatto doppio strato lipidico. La presenza di tre tipi di coni (coni del rosso, del verde e del blu) e della selettività al colore differenziano il tipo di proteina all'interno del pigmento visivo, esse hanno tre diversi picchi di assorbimento: a 560 nm per il rosso, a 530 nm per il verde e a 420 nm per il blu. Si è osservato, tuttavia, che le proteine dei loro pigmenti visivi hanno un elemento comune (lo stesso anche dei bastoncelli) che reagisce alla luce, chiamato *retinale*, mentre la restante parte proteica è diversa, ad essa compete la selettività spettrale. Al contrario dei bastoncelli, il processo di ricambio del materiale componente il cono avviene con una distribuzione casuale, infatti il nuovo materiale sembra diffondersi attraverso la sua membrana senza nessuna apparente organizzazione.

### I pigmenti visivi

Il maggior componente della molecola del pigmento visivo è una proteina del peso molecolare di circa 40'000 Dalton, la cui diversità caratterizza la funzione di assorbimento spettrale. La proteina isolata e maggiormente studiata è la rodopsina

(del bastoncello), tuttavia anche le altre proteine (quella del cono del rosso è la *iodopsina*) hanno un meccanismo di funzionamento identico, anche se sono diverse nella struttura.

La parte proteica della rodopsina è incolore e viene chiamata *opsina* o *scatopsina*, mentre il colore viene conferito dall'unione con una molecola molto più piccola chiamata *retinale*, esso è un polimero contenente molti doppi legami (poliene) e un gruppo funzionale aldeidico. I pigmenti visivi hanno un'alta stabilità termica e questo è essenziale, non solo perché essi sono componenti strutturali della membrana del recettore, ma anche perché la spontanea degenerazione della molecola causerebbe la generazione di segnali spuri da parte del recettore. D'altra parte, per essere buone molecole recettrici, esse devono poter effettuare rapidamente alcuni cambiamenti specifici quando assorbono della luce.

La retina di un occhio adattato al buio appare rosa, mentre quando viene esposta alla luce assume un colore giallo pallido, questo è dovuto al cambiamento di colore o *photobleaching* ("sbiancamento") del pigmento del bastoncello legato ad un indebolimento del legame tra proteine e retinale (probabilmente il risultato di un cambiamento di forma del gruppo cromoforico). I polieni possono avere un certo numero di *stereoisomeri*, cioè molecole con la stessa composizione di atomi ma con diverse proprietà fisiche dovute alla diversa disposizione spaziale dei legami tra i loro atomi. La mutua conversione di questi stereoisomeri mediante assorbimento di luce o di radiazioni ultraviolette è una tipica reazione dei polieni. È stato scoperto che al buio il retinale è l'*11-cis-retinale* e conferisce al pigmento il colore rosa (*pigmento rosa* o *originario*), mentre alla luce il retinale è *tutto-trans-retinale*, il quale conferisce al pigmento il colore giallo (*pigmento giallo* o *sbiancato*).

## IL MECCANISMO DI TRASDUZIONE

Nella storia del pensiero umano si è tentato di capire che cosa significasse "vedere", ossia quali relazioni esistono tra la realtà che ci circonda e quella che percepiamo attraverso la visione. Infatti se vogliamo riassumere in breve il concetto di visione possiamo dire che essa è la trasformazione che fa corrispondere alla realtà che ci circonda una rappresentazione mentale astratta. Questo processo di trasformazioni è composto di due sequenze successive: la trasformazione della realtà in immagine e la trasformazione dell'immagine in percezione visiva. La prima è svolta dal sistema ottico, mentre la seconda è operata a due livelli: uno periferico (recettori retinali e centri periferici di pre-processing) che produce la sensazione visiva, ed uno centrale (area cerebrale visiva) che produce l'effettiva percezione visiva.

## Il sistema ottico umano

Il sistema ottico umano è costituito da quattro mezzi diottrici contenuti all'interno dell'occhio e da un mezzo diottrico esterno all'organismo. Si definiscono quindi quattro superfici ottiche, alle quali possono essere applicate le leggi dell'ottica geometrica. Queste superfici sono: la parete anteriore e posteriore della cornea e la parete anteriore e posteriore della lente. Non viene presa in considerazione la superficie di separazione tra retina e umore vitreo in quanto essa non si comporta come una vera superficie ottica, perché (in via teorica) la retina assorbe totalmente i raggi che la colpiscono. I mezzi diottrici considerati hanno indici di rifrazione differenti tra loro ed i relativi valori numerici sono riportati in tabella XI.1. Dobbiamo precisare che i valori riportati in tabella sono valori medi; gli indici di rifrazione, infatti, sono differenti da individuo ad individuo a causa della grande variabilità delle dimensioni oculari ed inoltre variano anche con la lunghezza d'onda, tuttavia nel campo di frequenze visive possono essere considerati, in prima approssimazione, costanti. È importante sottolineare che il sistema ottico dell'uomo è stato concepito per lavorare con il mezzo esterno aria, infatti quando una persona nuota sott'acqua le immagini appaiono sfuocate; questo fenomeno è dovuto al fatto che lo scarto tra gli indici di aria e cornea è più alto di quello tra acqua e cornea come è possibile vedere dalla tabella XI.1.

TABELLA XI.1 Mezzi diottrici e loro indici di rifrazione

| Mezzo diottrico     | Indice di rifrazione |
|---------------------|----------------------|
| Cornea              | 1,376                |
| Umore acqueo        | 1,336                |
| Lente (complessivo) | 1,41                 |
| Umore vitreo        | 1,336                |
| Retina              | 1,363                |
| Aria                | 1                    |
| Acqua               | 1,333                |

Le superfici ottiche non sono ideali, infatti, esse riflettono una porzione più o meno grande di luce (circa 3-4%) a seconda degli indici di rifrazione dei mezzi che esse separano. Questa luce riflessa produce immagini visibili anche ad occhio nudo e chiamate *figure di Purkinje-Sanson* o semplicemente *figure di Purkinje*. In base alla superficie sulla quale si producono, esse vengono catalogate con un numero romano (I, II, III, IV) che cresce considerando superfici più interne. Le prime tre figure appaiono dritte, in quanto le superfici sono convesse, mentre la quarta è invertita, perché la superficie posteriore della lente è concava. La figura I risulta più nitida e più brillante, in quanto la luce riflessa è maggiore ed arriva immediatamente all'osservatore; le altre appaiono pallide e quasi invisibili ad occhio nudo, perché gli indici di rifrazione tra i mezzi sono numericamente simili e perché vi è una ulteriore dispersione causata dall'attraversamento delle altre superfici ottiche. Le figure di Purkinje sono molto importanti per determinare la curvatura delle superfici ottiche e per lo studio del meccanismo di accomodamento (messa a fuoco); infatti attraverso i loro cambiamenti si ricavano misure molto precise di questi fenomeni come riportato in tabella XI.2. Oltre alle figure di Purkinje si hanno anche immagini prodotte dalle sensazioni visive di oggetti interni all'occhio stesso. Alcune di queste immagini sono formate sulla retina da particelle sospese nell'umore vitreo e vengono chiamate *muscae volitantes*, proprio perché appaiono come macchie volanti nel campo visivo. Altre immagini sono quelle formate

dall'ombra dei vasi sanguigni che attraversano la retina, queste tuttavia sono visibili solo in particolari circostanze e non tutti sono in grado di vederle.

Da un punto di vista ottico è importante oltre alla curvatura delle superfici, anche la loro posizione e la loro distanza. La misura delle distanze tra superfici interne e superficie anteriore della cornea è stata effettuata con tecniche ultrasoniche e i valori trovati sono riportati in tabella XI.2. In particolare, la tecnica ultrasonica si è rivelata molto efficace nella misura della distanza tra retina e cornea (tale misura viene assimilata alla lunghezza dell'occhio), in quanto la superficie tra retina ed epitelio pigmentato riflette gli ultrasuoni.

TABELLA XI.2 Superfici diottriche e loro parametri caratteristici.

| Superficie        | Raggio di curvatura (mm) | Distanza dalla superficie anteriore della cornea (mm) | Potere diottrico (D) |
|-------------------|--------------------------|---|----------------------|
| Anteriore cornea  | 7.8                      | 0   | 48.2                 |
| Posteriore cornea | 6.8                      | 0.5   | -5.9                 |
| Anteriore lente   | 10.0*                    | 3.6*  | 8.4*                 |
| Posteriore lente  | -6.0                     | 7.2   | 14.0                 |

\* Il valore riportato è per un occhio a riposo. Quando l'occhio effettua l'accomodamento, la curvatura della superficie anteriore della lente si altera fino ad un massimo di 6 mm, avvicinandosi alla cornea (lo spostamento massimo è di 3.2 mm).

Per quanto riguarda la posizione reciproca delle superfici possiamo dire che esse non sono concentriche a causa della non perfetta sfericità del bulbo oculare e quindi non è possibile considerarle un sistema ottico centrato. Questo comporta l'esistenza di numerosi assi ottici (almeno cinque) che complica notevolmente lo studio dell'ottica geometrica reale dell'occhio. Tuttavia, in prima battuta possiamo considerare solo due assi ottici: l'asse ottico principale e l'asse visivo (figura XI.15). Il primo viene anche detto semplicemente asse ottico ed è la linea che collega i centri di curvatura delle quattro superfici dell'occhio reale (è una linea teorica, infatti le quattro superfici biologiche non hanno necessariamente centri colineari); esso taglia la retina in un punto posto tra il punto cieco e la fovea, chiamato polo posteriore del bulbo oculare. L'asse visivo invece è la linea che congiunge un punto oggetto con il centro di curvatura equivalente delle quattro superfici ottiche, chiamato punto nodale; questo asse raggiunge la retina nella fovea. I due assi si

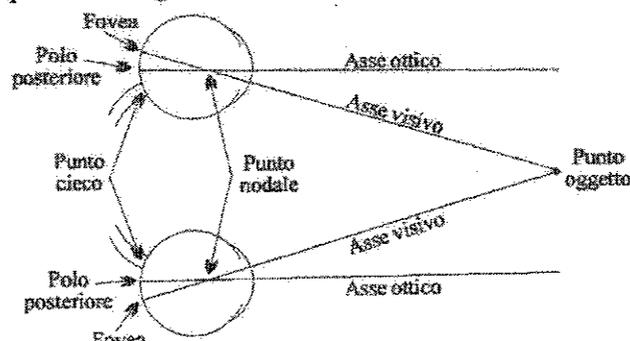


FIGURA XI.15 Schema degli assi principali del sistema ottico naturale.

incontrano nel punto nodale e, in un soggetto adulto, formano mediamente un angolo di  $5^\circ$ ; nei bambini invece tale angolo è maggiore, in quanto l'occhio complessivamente è più piccolo, mentre la distanza tra polo posteriore e fovea è la stessa dell'adulto (per questo i bambini tendono a far divergere gli occhi e a far ruotare le pupille in modo strano).

Sulla base dei raggi di curvatura di tabella XI.2 e degli indici di rifrazione di tabella XI.1 è possibile ricavare il potere diottrico di ognuna delle quattro superfici

e di conseguenza quello complessivo dell'occhio; essi sono importanti per caratterizzare il sistema ottico umano. Il potere diottrico di una superficie è definito dalla seguente relazione:

$$P = \frac{n_d - n_s}{r}$$

dove, supposto che il raggio di luce provenga da sinistra,  $n_d$  è l'indice di rifrazione del mezzo a destra della superficie,  $n_s$  è l'indice di rifrazione del mezzo a sinistra della superficie ed  $r$  è il raggio di curvatura della superficie stessa. Il potere diottrico è misurato in diottrie (D), le quali si ricavano considerando che una diottria è uguale all'inverso della distanza focale. In tabella XI.2 sono riportati i valori in diottrie per ogni singola superficie. Il potere diottrico più elevato è quello della superficie anteriore della cornea, infatti essa separa i mezzi con la maggiore differenza tra indici di rifrazione; ciò comporta che la più piccola irregolarità o malformazione di questa superficie abbia grosse ripercussioni sulla formazione delle immagini. Dalla tabella XI.1 è possibile vedere che l'indice di rifrazione dell'umore vitreo è minore di quello della lente, questo spiega immediatamente il fatto che il potere diottrico della superficie posteriore della lente sia negativo. Il potere diottrico totale non può essere ricavato per semplice somma dei quattro poteri diottrici, infatti, se così fosse, avere quattro superfici contigue o poste a distanza infinita non altererebbe il risultato. Sperimentalmente si ricava che il potere diottrico è di 60 D, contro le 64.7 D ricavate dalla somma dei quattro poteri diottrici; questo ci fa capire che la distanza tra le superfici tende a ridurre il potere diottrico complessivo. In base a considerazioni di ottica geometrica si ricava che il potere diottrico di due superfici vale:

$$P = P_1 + P_2 - \frac{d}{n} P_1 P_2$$

dove  $P_1$  e  $P_2$  sono i poteri diottrici delle singole superfici,  $d$  è la distanza tra le superfici ed  $n$  è l'indice di rifrazione del mezzo che separa le due superfici.

Nella formazione delle immagini si deve tenere presente anche la presenza della pupilla che si contrae o si dilata effettuando una variazione nella grandezza del fascio di luce che entra all'interno dell'occhio. Essa è un vero e proprio diaframma ed incide di un fattore 16 sul range dinamico medio di illuminazione che è di  $10^{10}$  (essa ha un diametro compreso tra 2 e 8 mm). Quando un osservatore passa dalla luce al buio (o dal buio alla luce), avviene una rapida dilatazione (o contrazione) della pupilla, la quale è una sostanziale variazione di sensibilità che permette all'osservatore di superare senza grossi problemi il tempo necessario ai recettori visivi di adattarsi alla luce o al buio. La pupilla, inoltre, ottimizza in parte anche la risoluzione spaziale dilatandosi durante la visione di scene buie e contraendosi per scene luminose. La contrazione e la dilatazione della pupilla sono controllate dal sistema nervoso simpatico ed avvengono in entrambi gli occhi, anche se uno solo dei due è esposto ad una variazione di luminosità.

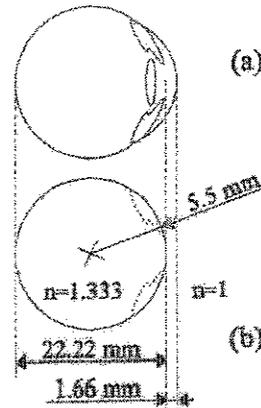


FIGURA XI.16 Schema di confronto tra occhio naturale ed occhio ridotto. (a) Occhio naturale. (b) Occhio ridotto.

## Il modello dell'occhio ridotto

Lo studio della formazione delle immagini viene condotto su diversi modelli, il più semplice, ma non per questo incompleto, è l'*occhio ridotto*. Esso è costituito da un'unica superficie che svolge il ruolo della cornea dell'occhio reale e da un unico mezzo diottrico interno con indice di rifrazione uguale a quello dell'acqua ( $n=1.333$ ). Si impone inoltre che tale sistema abbia un potere diottrico di 60 D (le stesse dell'occhio reale), ottenendo le misure di figura XI.16. Come appare dalla figura, la superficie ottica è situata 1.66 mm più in dentro della cornea reale, questo perché tale superficie deve avere un raggio di curvatura ed un potere diottrico maggiore rispetto alla cornea reale.

Nell'occhio ridotto l'asse ottico e l'asse visivo sono presi coincidenti, questo permette di agevolare i calcoli quando vengono svolti semplici problemi di ottica geometrica. Infatti, dopo aver posizionato un oggetto AB ad una certa distanza dalla superficie dell'occhio ridotto con il punto A sull'asse ottico (figura XI.17), tracciando un raggio passante per B ed N è possibile ricavare il punto d'incontro col piano retinale (il punto A sta necessariamente nel punto d'incontro tra asse ottico e piano retinale); si ha così la rappresentazione retinale dell'oggetto. In base alle distanze è possibile ricavare l'altezza dell'immagine e il valore dell'ingrandimento lineare ( $I=h^*/h$ ), infatti per la similitudine tra i triangoli  $\hat{A}NB$  e  $\hat{A}^*NB^*$ , possiamo scrivere la seguente proporzione:

$$AN : A^*N = BN : B^*N = AB : A^*B^*$$

da cui si ricavano le lunghezze incognite; è possibile inoltre ricavare l'angolo  $\alpha$  considerando che la sua tangente vale:

$$\operatorname{tg}(\alpha) = \frac{AB}{AN} = \frac{A^*B^*}{A^*N}$$

## L'accomodamento

I fenomeni di accomodamento o messa a fuoco sono bene illustrati da un esperimento che tutti possono condurre per proprio conto. Si tracci con un pennarello una piccola e sottile riga sul vetro di una finestra, si copra uno dei due occhi e si guardi gli oggetti fuori della finestra in modo che la riga tracciata li attraversi. Ci si potrà rendere conto che non riusciamo a mettere a fuoco riga ed oggetti contemporaneamente. Da questo deriva una prima constatazione: ogni occhio non è in grado di mettere contemporaneamente a fuoco oggetti posti a distanze diverse. Si deve tenere presente, tuttavia, che le capacità di messa a fuoco non sono puntuali, ma, in relazione ad un punto posto ad una distanza fissata, esiste un intervallo spaziale (a cavallo del punto stesso) nel quale l'immagine appare ancora a fuoco senza che avvengano azioni di accomodamento; questo intervallo viene chiamato *profondità di campo*. La corrispondente variazione della distanza

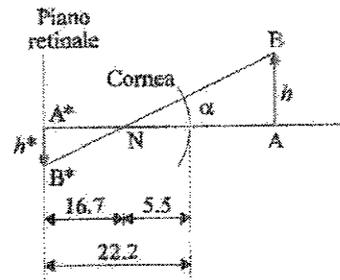


FIGURA XI.17 Schema della formazione dell'immagine retinale nell'occhio ridotto. Il raggio di luce passante per il punto nodale (N) non viene deflesso.

rispetto al fuoco oculare viene chiamata *profondità di fuoco*. Mediamente nell'uomo la profondità di campo è di circa 0.5 D.

Sulla profondità di campo e sulla messa a fuoco delle immagini incide molto anche la grandezza della pupilla, infatti, risulta sperimentalmente che, per una pupilla media di 4 mm, la profondità di campo frontale e all'infinito è di circa 3.5 mm; mentre, se la pupilla ha una grandezza di 1 mm, la profondità di campo varia tra 0.8 e 1.4 mm. Questo spiega perché è facile leggere con bassa intensità luminosa, in quanto la pupilla più dilatata permette una maggiore profondità di campo. L'occhio tuttavia oltre che contrarre e dilatare la pupilla effettua una messa a fuoco attraverso l'aumento o la diminuzione della curvatura della superficie anteriore della lente.

La teoria dell'accomodamento ha origini antiche, infatti risale ad Helmholtz nel 1855 ed è stata successivamente elaborata da esami istologici. Questi hanno portato alla scoperta che la lente, durante le azioni di accomodamento, è tirata o rilasciata dalla zonula per mezzo dell'azione meccanica dei muscoli ciliari. Quando l'occhio è rilassato la zonula è tesa e fa distendere il cristallino appiattendolo la superficie anteriore, viceversa, quando l'occhio esegue l'accomodamento, la zonula si rilassa e il cristallino, per elasticità, tende a riportarsi nella configurazione originale che è più sferica. Generalmente l'azione di accomodamento è involontaria e viene effettuata dal cervello non appena l'immagine esce dal campo di fuoco, tuttavia esistono persone capaci di effettuare un accomodamento volontario; sulla base di queste azioni sono fondate alcune moderne terapie per la cura di alcuni casi di miopia.

Un fenomeno tipico del sistema automatico di messa a fuoco è quello rappresentato dalla miopia notturna o spaziale. Infatti, in assenza di oggetti o contorni nel campo visivo (guardando lo spazio vuoto o nel buio), il meccanismo di accomodamento va in "tilt", perché non ha punti di confronto per aggiustare il fuoco. In questa situazione, esso mette a fuoco la distanza più vicina possibile, spostando il fuoco in un punto anteriore alla lente e viene provocata così una miopia temporanea.

## LE ABERRAZIONI OTTICHE

Le immagini formate dall'occhio non sono perfette, esse sono affette da aberrazioni ottiche come le immagini prodotte da qualsiasi altro sistema ottico non ideale. La diversità tra i due casi è comunque notevole, se si considera il fatto che le immagini prodotte sulla retina non sono destinate alla visione di altri osservatori, ma vengono interpretate dal cervello come effettiva rappresentazione della realtà che ci circonda (pur essendo le immagini prodotte sulla retina rovesciate non vediamo il mondo alla rovescia). Lo studio di queste aberrazioni è stato approfondito negli ultimi anni, perché si è capito che esse giocano un ruolo importante nel processo visivo (tanto più che la "natura" non ha escogitato nulla per correggerle).

Le aberrazioni tipiche dell'occhio sono: la diffrazione, l'aberrazione cromatica e l'aberrazione di sfericità. La *diffrazione* è il fenomeno per il quale un punto oggetto ha un punto immagine luminoso (Airy disc) contornato dall'alternanza di cerchi chiari e scuri con intensità decrescenti. L'*aberrazione cromatica* è legata alla dipendenza degli indici di rifrazione dalla lunghezza d'onda (l'onda azzurra viene rifratta più della rossa), si ha così che un punto oggetto ha un punto immagine d'un

certo colore conformato da un alone di un altro colore. L'aberrazione di sfericità è legata al fatto che la curvatura delle superfici ottiche fa rifrangere i raggi lontani dall'asse ottico in modo differente rispetto agli altri così non tutti i raggi passano per il fuoco e l'immagine appare sfuocata (nell'uomo ha tuttavia un effetto piccolissimo).

Sulla diffrazione e sull'aberrazione di sfericità influisce molto l'effetto della contrazione e della dilatazione della pupilla. Infatti, la grandezza della pupilla provoca una maggiore o minore diffrazione e quindi allarga più o meno l'Airy disc; inoltre in base alla grandezza della pupilla i raggi sono più o meno parassiali e quindi le immagini sono più o meno nitide.

Un tipo diverso di condizionamento dell'immagine è quello prodotto dalla non uniformità dell'assorbimento sulla banda della luce visibile, cioè i mezzi diottrici non hanno spettri di trasmissione piatti in tutta la banda della luce visibile; ciò può portare un miglioramento delle caratteristiche visive oppure ulteriori aberrazioni di tipo cromatico. In figura XI.18 sono rappresentati gli spettri cumulativi di trasmissione dei quattro mezzi diottrici. Quello della cornea (curva (a)) cade rapidamente nella regione dello ultravioletto a causa dell'assorbimento di proteine, mentre tutte le molecole costituenti, inclusa l'acqua, contribuiscono al cut-off infrarosso. Sebbene la cornea appaia trasparente alla luce visibile, la riflessione sulle varie superfici e lo scattering riducono il massimo dello spettro di trasmissione sotto al 100%. Il cristallino, invece, assorbe fortemente nella regione vicino all'ultravioletto, e l'estremità di questa banda di assorbimento si estende nella regione del visibile dando al cristallino un pallido colore giallo. Dalla curva (c) di figura XI.18 appare chiaro che il cristallino determina il cut-off ultravioletto dell'occhio (limite sulle onde corte) e ciò ha un'importante azione benefica sulle qualità della visione, infatti le lunghezze d'onda più corte ridurrebbero la nitidezza dell'immagine a causa delle aberrazioni cromatiche. A questo filtraggio benefico contribuisce anche la macula lutea (anche se è una parte della retina, per la sua funzione di filtro di luce inerte è da considerarsi un mezzo diottrico preretinale), infatti essa riduce la trasmissione di luce con lunghezza d'onda inferiore a 500 nm.

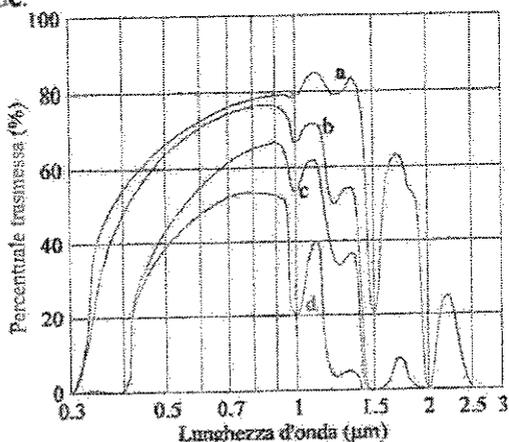


FIGURA XI.18 Spettri di assorbimento cumulativi dei materiali diottrici dell'occhio. Cornea (a); Cornea ed umore acqueo (b); Cornea, umore e cristallino (c); Cornea, umori e cristallino.

Sebbene la cornea appaia trasparente alla luce visibile, la riflessione sulle varie superfici e lo scattering riducono il massimo dello spettro di trasmissione sotto al 100%. Il cristallino, invece, assorbe fortemente nella regione vicino all'ultravioletto, e l'estremità di questa banda di assorbimento si estende nella regione del visibile dando al cristallino un pallido colore giallo. Dalla curva (c) di figura XI.18 appare chiaro che il cristallino determina il cut-off ultravioletto dell'occhio (limite sulle onde corte) e ciò ha un'importante azione benefica sulle qualità della visione, infatti le lunghezze d'onda più corte ridurrebbero la nitidezza dell'immagine a causa delle aberrazioni cromatiche. A questo filtraggio benefico contribuisce anche la macula lutea (anche se è una parte della retina, per la sua funzione di filtro di luce inerte è da considerarsi un mezzo diottrico preretinale), infatti essa riduce la trasmissione di luce con lunghezza d'onda inferiore a 500 nm.

## Analisi periferica dell'informazione visiva

### Azione della luce sui pigmenti visivi

La luce, attraversati i vari mezzi ottici e gli strati retinici, raggiunge i fotorecettori nei quali viene assorbita attraverso un meccanismo di isomerizzazione della proteina del pigmento visivo, la quale per mezzo di una reazione successiva si

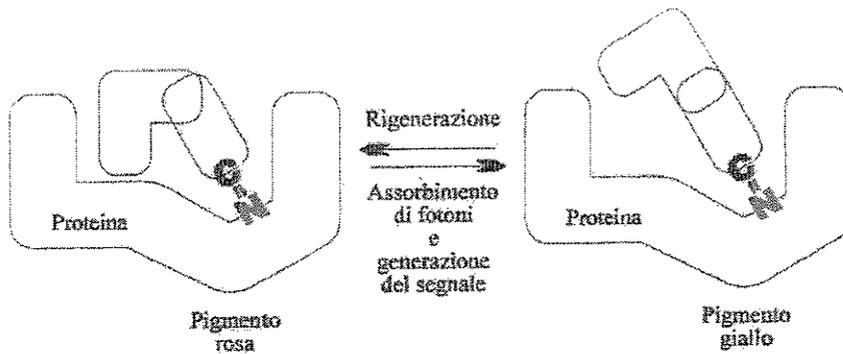


FIGURA XI.19 Rappresentazione schematica del processo di isomerizzazione con riferimento alla variazione conformazionale della molecola di retinere.

re-isomerizza (rigenera) riportandosi nella forma originale. Il meccanismo descritto, illustrato in figura XI.19, nei processi di isomerizzazione porta anche al photobleaching del pigmento, infatti l'assorbimento di fotoni permette il passaggio dall'11-cis-retinale (pigmento rosa) al tutto-trans-retinale (pigmento giallo), mentre la rigenerazione permette il passaggio inverso.

Il colore può essere ristabilito (rigenerazione) nel pigmento giallo semplicemente con l'aggiunta di 11-cis-retinere, il quale entra spontaneamente nel sito ripristinando il pigmento rosa. La presenza della molecola 11-cis-retinere nel sito conferisce anche stabilità alla proteina, poiché essa degrada rapidamente quando il pigmento è giallo. Studi di Dowling e Wald su ratti carenti di retinolo o vitamina A hanno messo in evidenza che il retinolo è la normale risorsa di retinere; infatti, dopo una prolungata privazione di retinolo, negli occhi e nel pigmento visivo il contenuto di retinere cala, provocando una degradazione delle membrane dei recettori, poiché senza il supporto di retinere, le molecole del pigmento giallo non possono rigenerarsi e sono portate a decomporsi.

L'assorbimento di luce è una proprietà essenziale delle molecole del recettore e, in verità, la maggior parte delle nostre conoscenze sui pigmenti visivi sono state ricavate da queste proprietà. Il processo di assorbimento può essere visualizzato come un'interazione di un quanto di luce visibile (un fotone) con gli elettroni di una molecola; tale assorbimento consente ad un elettrone posizionato in un certo stato energetico di passare ad uno stato discreto con più alta energia; la molecola è allora detta essere in uno stato

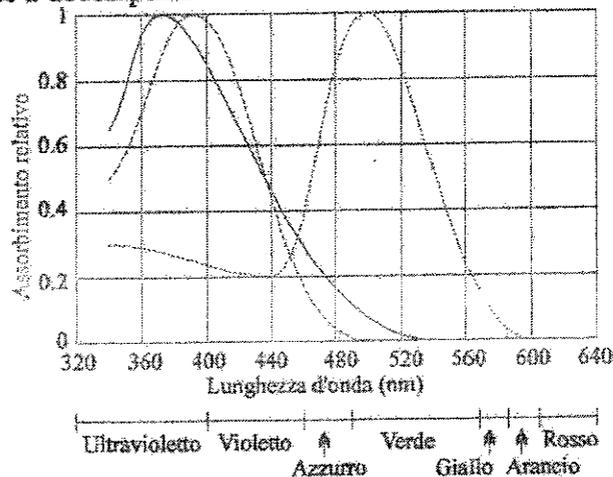


FIGURA XI.20 Spettro di assorbimento per il retinere (curva tratteggiata), per la rodopsina al buio (curva trattaggiata fine) e per la rodopsina esposta alla luce.

eccitato. Il fotone viene assorbito se possiede un'energia uguale al dislivello energetico tra i due stati; l'energia del fotone è funzione della lunghezza d'onda ( $E=h\nu$ ) mentre il dislivello di energia degli elettroni eccitati è tipico della molecola eccitata, quindi la lunghezza d'onda dell'assorbimento massimo e l'andamento dello

spettro relativo varia tra diversi tipi di molecole, permettendo così una differenziazione nella recettività spettrale (bastoncelli, coni del rosso, del blu e del verde). In figura XI.20 sono rappresentati alcuni spettri di assorbimento. La curva tratteggiata mostra lo spettro di una soluzione di retinere isolato e la lunghezza d'onda del picco di assorbimento  $\lambda_{max}$  è 390 nm, tale picco è nella regione dell'ultravioletto, ma l'andamento della curva si estende nel visibile fino al violetto così il retinere appare di colore giallo pallido. La curva tratteggiata fine rappresenta lo spettro del retinale combinato con la proteina del pigmento visivo ed ha  $\lambda_{max}$  a 500 nm, ciò significa che la molecola assorbe la luce verde molto fortemente e sembra rossa in soluzione. La curva continua rappresenta lo spettro del pigmento giallo, ha il picco nella regione dell'ultravioletto e un andamento simile a quello del retinere.

L'assorbimento di fotoni ha come principale conseguenza l'isomerizzazione del gruppo cromoforico della molecola eccitata, quindi se ogni quanto assorbito da una molecola avesse come conseguenza il cambiamento di colore, l'efficienza quantica (rapporto tra il numero di molecole che cambiano colore e il numero di quanti assorbiti) di tale reazione sarebbe unitaria, invece misurazioni su pigmenti visivi isolati hanno mostrato che l'efficienza quantica è solo 0.66. Quindi circa un terzo delle molecole eccitate vengono sottoposte ad un secondo tipo di reazione che non porta ad un cambiamento di colore, ma a un semplice processo di deattivazione in cui l'energia di eccitazione viene convertita in energia termica.

### Azione della luce sui fotorecettori

Nell'ultimo decennio i meccanismi biofisici di assorbimento della luce e di attivazione dei processi visivi sono stati studiati con particolare attenzione ai flussi di corrente elettrica relativi ai recettori esposti alla luce e al buio, misurando i potenziali intracellulari con microelettrodi di vetro molto sottili. I maggiori studi sono stati compiuti sui bastoncelli, tuttavia si ipotizza che il meccanismo dei coni sia analogo.

Si è trovato che le membrane del segmento interno ed esterno del bastoncello sono permeabili agli ioni potassio e che questi entrando tendono ad abbassare il potenziale di riposo del bastoncello stesso. Si è trovato inoltre che nel segmento esterno sono presenti canali di ingresso per gli ioni sodio, mentre nel segmento interno sono presenti pompe sodio-calcio che fanno fuoriuscire gli ioni sodio. La presenza dei canali e delle pompe crea un forte flusso di corrente che fluisce dal segmento interno verso quello esterno, e quindi, attraverso le membrane del segmento esterno, si richiude per via intracellulare nel segmento interno (figura XI.21). Se non ci fosse una corrente di riposo degli ioni sodio, il potenziale di riposo sarebbe vicino al potenziale di equilibrio elettrochimico per gli ioni potassio (-60 mV), mentre la presenza di tale corrente lo porta a -25-30 mV. Quando la luce viene assorbita questa corrente di cortocircuito si riduce, con il risultato che il potenziale negativo intracellulare aumenta verso i valori tipici di -60 mV (registrazioni delle risposte intracellulari

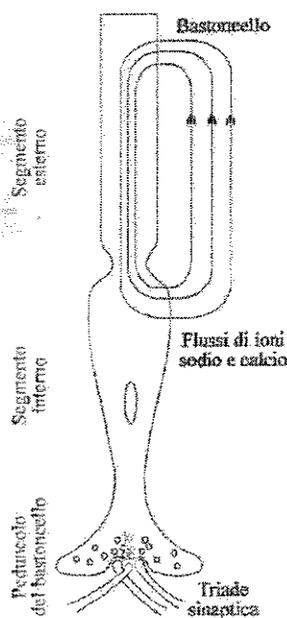


FIGURA XI.21 Diagramma che mostra i flussi delle correnti ioniche attraverso i segmenti di membrana.

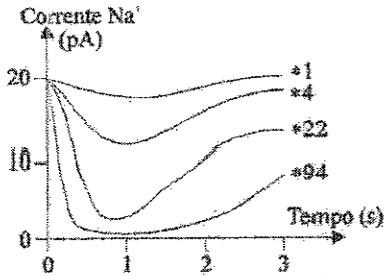
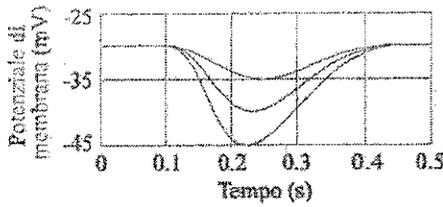


FIGURA XI.22 Grafici che rivelano il potenziale transmembrana e la corrente di sodio per stimoli prodotti con un flash.

in tensione ed in corrente a tre diverse intensità di flash è mostrata in figura XI.22), portando ad una iperpolarizzazione.

Il processo di induzione della corrente di sodio e dell'iperpolarizzazione del bastoncello è dovuto all'azione che la luce compie sui pigmenti visivi e quindi ai processi di isomerizzazione. Rimane dunque da spiegare come un singolo evento molecolare che interessa  $10^7-10^8$  molecole nel segmento esterno di un bastoncello possa cambiare il rilascio del trasmettitore alla base remota della cellula.

Una prima proposta fu quella che l'assorbimento di fotoni rilasciasse ioni calcio che immigravano fuori dalla membrana della cellula dove bloccavano l'entrata degli ioni sodio (figura XI.23), in realtà si è visto che la luce attiva un sistema enzimatico del segmento esterno del bastoncello il quale dà una spiegazione più completa del fenomeno (schema di figura XI.24).

L'assorbimento di fotoni dà inizio ad una serie di reazioni che attivano una Fosfodiesterasi e questa idrolizza la guanosina monofosfato ciclica (*c-GMP*) trasformandola in *5'-GMP*; tale reazione permette che un singolo fotone assorbito provochi l'idrolisi di circa  $10^5$  molecole di *c-GMP*. Il *c-GMP* mantiene aperti i canali del sodio, mentre la sua riduzione provoca la chiusura degli stessi. Il calcio ha il ruolo di cofattore, entra normalmente nel segmento esterno attraverso i canali del sodio ed è continuamente estratto dal segmento esterno attraverso la pompa sodio-calcio; durante l'esposizione alla luce la chiusura dei canali del sodio blocca anche l'ingresso del calcio che continua invece ad essere estratto, si ha così una diminuzione interna della sua concentrazione. Questa diminuzione di calcio attiva un enzima (guanato ciclasi), la cui azione ripristina la concentrazione di *c-GMP*, rigenerando i fotorecettori.

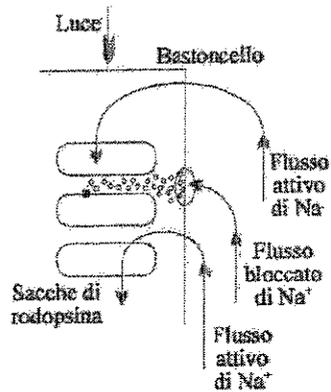


FIGURA XI.23 Schema della prima ipotesi di azione della luce sui fotorecettori: la luce reagisce con la rodopsina, rilascia calcio, il quale arreasta il flusso di sodio.

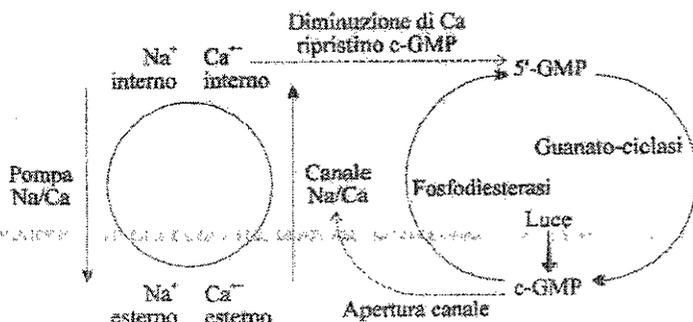


FIGURA XI.24 Schema logico di funzionamento dell'attivazione del recettore in presenza di luce.

L'iperpolarizzazione si propaga elettronicamente attraverso la cellula recettrice e raggiunge il peduncolo e la triade sinaptica nella quale attiva il rilascio dei neurotrasmettitori.

I bastoncelli non funzionano se isolati, infatti essi sono legati tra di

loro da sinapsi elettrotoniche. Il risultato di questa organizzazione è quello di mettere insieme l'eccitazione che raggiunge un certo numero di recettori, così che il cambiamento nel potenziale intracellulare di ogni bastoncello non dipende unicamente dal numero di quanti assorbiti da quel dato bastoncello, ma dalla quantità assorbita dalla popolazione locale di fotorecettori, in modo da ridurre il rumore dei messaggi trasmessi e per ottenere un migliore uso del range dinamico disponibile alle triadi sinaptiche.

La rigenerazione descritta rappresenta il principale fattore che determina il vasto range dinamico di luminosità dell'occhio, altrimenti inspiegabile. Infatti il numero totale di quanti che entrano nella pupilla varia da circa 100 al secondo nel buio della notte, fino a qualcosa come  $10^{14}$  al secondo in una giornata estiva assolata e, né pupilla, né fibre nervose sono canali sufficienti per segnalare una quantità che varia sopra questi range, poiché la dilatazione e contrazione della pupilla è relativamente piccola e la frequenza di scarica delle fibre nervose può solo spaziare tra 0 e circa 1000 impulsi al secondo. Nonostante questa grande variabilità dinamica, si ha un enorme spreco di energia; infatti la probabilità che un singolo fotone causi un'isomerizzazione è funzione della probabilità che il fotone venga assorbito e dell'efficienza quantica del photobleaching, quindi, tenendo conto che la frazione di luce assorbita dal segmento esterno del bastoncello (alla lunghezza d'onda di massimo assorbimento, 498 nm) è circa il 40% e che l'efficienza quantica del pigmento è 0.66, si ricava che la probabilità cercata è 26%. Poiché l'efficienza quantica non varia con la lunghezza d'onda, la risposta relativa di un recettore alle diverse lunghezze d'onda è determinata soltanto dallo spettro di assorbimento del suo pigmento. Questo può essere facilmente verificato per il bastoncello, poiché a bassi livelli di luce i coni non interferiscono (probabilmente i coni hanno un alto livello di attività spontanea che non può essere cambiata significativamente con luci deboli). In figura XI.25, la curva continua è la curva di sensibilità scotopica, mentre la curva tratteggiata fine rappresenta lo spettro di assorbimento del pigmento del bastoncello; si può notare che, nonostante le curve siano simili, esse non si sovrappongono esattamente. Ciò è dovuto all'assorbimento presentato dai mezzi preretinali; infatti, una migliore sovrapposizione si ottiene con le curve di sensibilità di soggetti ai quali i cristallini siano stati rimossi chirurgicamente. Sotto condizioni di buona luminosità, i segnali del bastoncello raggiungono il loro valore massimo (saturazione), e la luce diventa efficace nel portare i segnali dei coni oltre il loro valore spontaneo, si ricava la curva di sensibilità fotopica (curva tratteggiata di figura XI.25), la

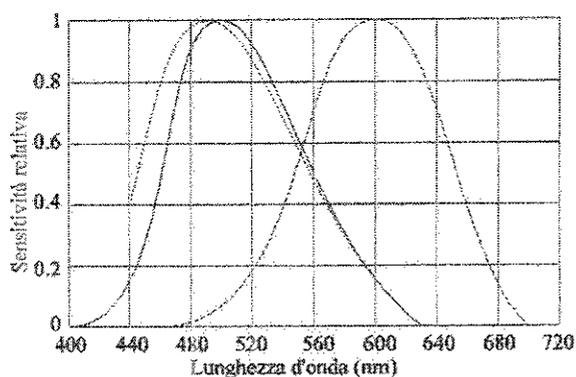


FIGURA XI.25 Grafici di sensibilità spettrale umana. La curva continua è la sensibilità scotopica, la curva tratteggiata fine è la sensibilità fotopica, mentre quella tratteggiata grossa è lo spettro del pigmento visivo umano.

quale è stata ricavata combinando le risposte dei tre tipi di coni.

I limiti dello spettro del visibile dati in figura XI.25 non sono in nessun modo lunghezze d'onda di cut-off assolute e variano con lo stato di adattamento dell'occhio e con l'intensità della sorgente. La retina è in grado di rispondere a lunghezze d'onda fuori da questo range, infatti il limite inferiore scende a lunghezze d'onda inferiori a quelle del cristallino e il limite

superiore si estende sotto i 1000 nm (un occhio completamente adattato al buio può vedere sorgenti intense oltre gli 800 nm, sebbene venga raggiunto un punto al quale la sensazione di calore dalla pelle sovrappone la sensazione di luce proveniente dall'occhio).

### **Codifica periferica ed interazioni funzionali plessiformi**

Gli studi sulla codifica periferica e sul pre-processing periferico effettuato dalle cellule degli strati plessiformi hanno portato ad una sufficientemente chiara visione della struttura delle interazioni funzionali tra tali cellule.

In primo luogo, solamente le cellule amacrine e gangliari possiedono la capacità di generare potenziali di azione, mentre quelle bipolari ed orizzontali comunicano con le altre cellule attraverso potenziali graduati che si diffondono elettrotonicamente per mezzo di gap-junctions. La spiegazione di questo deriva dal fatto che mentre la conduzione elettrotonica può andare bene per brevi distanze come quelle retiniche, la trasmissione delle cellule gangliari deve raggiungere il cervello e quindi coprire una lunga distanza, inoltre il resto del sistema nervoso funziona con codifiche frequenziali delle informazioni; tuttavia rimane oscuro il perché le cellule amacrine debbano differenziarsi dalle loro "parenti" bipolari ed orizzontali se la loro estensione è confinata alla retina. In secondo luogo la trasmissione elettrotonica avviene per potenziali di iperpolarizzazione o depolarizzazione. Per convenzione si assume che il primo sia di tipo inibitorio e il secondo eccitatorio, ne segue che la luce non eccita i fotorecettori, ma li inibisce, in realtà sembra che tale iperpolarizzazione sia necessaria per ridurre la produzione di neurotrasmettitori nella triade sinaptica.

La maggior parte delle attuali conoscenze sulle cellule plessiformi e delle ipotesi sulle loro interazioni deriva da ricerche sui campi recettivi. Lo studio di questi richiede l'esame delle variazioni nelle frequenze di scarica o dei potenziali polarizzanti in risposta a stimoli visivi differenti per contrasto, forma, parametri temporali e localizzazione retinica. Nel caso specifico si ottiene che il campo recettivo è l'area retinica capace di stimolare risposte nelle cellule considerate.

I campi dei recettori sono piccoli, circolari e coincidenti con le dimensioni dei recettori stessi e la luce esterna a tali campi produce deboli interazioni legate alle gap-junctions che legano i fotorecettori gli uni agli altri.

Le cellule orizzontali, anch'esse iperpolarizzate dalla luce, possiedono campi recettivi più ampi ed uniformi, dovuti probabilmente sia al fatto che esse collegano più fotorecettori, sia alla molteplicità di gap-junctions.

Le cellule bipolari presentano due specie complementari che si differenziano per le caratteristiche del campo recettivo stesso: il tipo *depolarizzante* o *centro-on* e il tipo *iperpolarizzante* o *centro-off*. Il primo tipo presenta una piccola regione centrale del campo recettivo (*centro*) la cui stimolazione depolarizza o eccita la cellula, mentre l'applicazione della luce alla regione anulare circostante il centro (*periferia*) iperpolarizza o inibisce la cellula. Chiaramente il secondo tipo si comporta in modo complementare rispetto al primo tipo. La risposta antagonista di periferia e centro determina una diversa polarizzazione in funzione del raggio della regione illuminata della retina, infatti, se il raggio è così piccolo da colpire solo il centro di un campo recettivo, si ha una iperpolarizzazione o una depolarizzazione pura, mentre se è più ampio ed influenza anche la periferia, l'iperpolarizzazione o la

depolarizzazione risulta minore a causa della polarizzazione antagonista della periferia stessa.

Le cellule amacrine costituiscono un gruppo più vario e più complesso. Sono cellule retiniche poste a maggiore distanza tra loro, quindi la stimolazione presenta una codifica in frequenza di scarica, sono eccitate da comparsa e scomparsa di luce, hanno campi recettivi ampi e la loro funzione sembra essere legata strettamente ad una sintesi delle informazioni visive.

Le cellule gangliari ricevono afferenze sia dalle cellule amacrine che dalle cellule bipolari, la presenza di campi recettivi ampi tende a far pensare che le maggiori connessioni siano con le cellule amacrine. Esse rispondono meglio nel centro e presentano risposte periferiche opposte come le bipolari e possono essere suddivise in centro-on (*tipo X*) e centro-off (*tipo Y*), esiste inoltre anche un altro tipo di cellula (*tipo W*) con un campo recettivo in cui le risposte di centro e periferia si ravvicinano molto. La suddivisione in tipo X, Y e W non è solo legata ai campi recettivi, ma anche alla struttura e alle funzioni. In particolare si rivela che le X hanno nuclei più piccoli delle Y, hanno maggiore scarica neurale, rispondono meglio a stimoli piccoli e con dettagli fini, possiedono assoni con maggiori dimensioni e minori velocità, sono capaci di rispondere a più stimoli sintetizzando la risposta con un'integrazione lineare, le Y invece sono capaci di rispondere a stimolazioni complesse esibendo un'integrazione non lineare; le cellule X sono capaci di rispondere a luce con differenti lunghezze d'onda, mentre le cellule W ed Y sono insensibili alle differenze di colore.

L'organizzazione del campo recettivo in una regione centrale o periferica, tipica delle cellule bipolari e nella maggior parte di quelle gangliari è detta *inibizione periferica* o *laterale*. La figura XI.26 illustra come una simile organizzazione del campo recettivo sia capace di aumentare la discriminazione di due punti o la risoluzione spaziale, se comparata con quanto accade in assenza di inibizione laterale. In figura XI.26a vengono rappresentate le caratteristiche di risposta ad un piccolo punto luminoso delle cellule dotate di campi recettivi organizzati in centro e periferia parzialmente sovrapposti. Il punto luminoso cade nel centro del campo recettivo di una cellula attiva; lo stimolo interessa anche la periferia delle cellule contigue che vengono inibite, mentre quelle più distanti non vengono influenzate minimamente (una chiara rappresentazione del fenomeno è visibile nell'andamento a fianco). Tale effetto permette una maggiore discriminazione del punto. Il caso con assenza di inibizione periferica è invece presentato in figura XI.26b, in essa le cellule hanno campi recettivi sovrapposti in modo diffuso e il punto luminoso influenza essenzialmente i centri, favorendo un leggero innalzamento laterale; pertanto lo stimolo presenta una diminuzione graduale. È

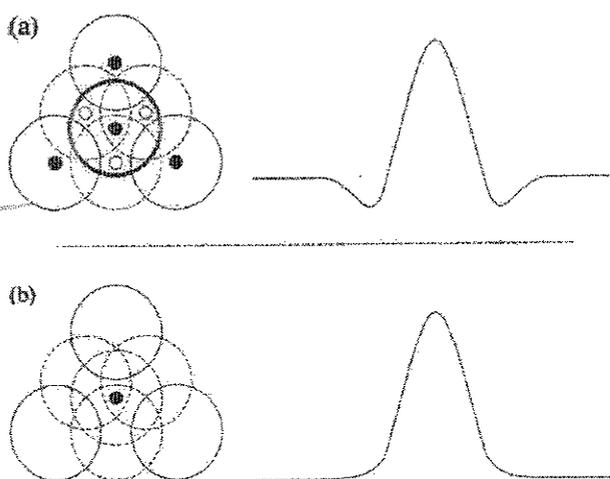


FIGURA XI.26 Due schemi diversi di campo recettivo per far comprendere il concetto dell'inibizione laterale. (a) Campi recettivi con inibizione laterale, (b) Campi recettivi senza inibizione.

È

facile intuire che la discriminazione spaziale di due punti luminosi viene aumentata grazie alla maggiore discesa dei fronti del picco che individua gli spots luminosi.

### Codifica superiore

Una tra le caratteristiche salienti della codifica superiore sembra essere legata soprattutto alla capacità di effettuare un'elaborazione di tipo serie o parallelo. Tali processi di analisi non sono mutuamente esclusivi, anzi la capacità di sintesi del sistema permette una maggiore potenzialità e flessibilità del sistema visivo. Si ipotizza che il processo di elaborazione abbia inizio dalle cellule gangliari e attraverso una catena neuronale che si complica man mano che sale di livello, ciò permette di aggiungere e codificare in modo efficiente e sintetico quantità estremamente elevate di dettagli.

Accanto a questa capacità i neuroni superiori sono in grado di rilevare distanze e movimenti. I loro campi recettivi infatti possono essere selettivi all'orientamento e alla direzione, inoltre tali campi sono binoculari, cioè influenzati da entrambi gli occhi. La selettività di orientamento è legata al fatto che lo stimolo deve essere allungato in una direzione per generare un potenziale d'azione in questi neuroni; chiaramente esiste una vasta e differenziata popolazione di neuroni capace di contemplare tutte le possibili orientazioni. La selettività alla direzione è invece legata al fatto che lo stimolo si deve spostare lungo una certa direzione sulla retina per generare un potenziale d'azione; vale anche per questi la differenziazione in relazione alla direzione percorsa dallo stimolo. Il concetto di campi recettivi binoculari è legato al fatto che le immagini sulla retina dei due occhi sono differenti e quindi una loro comparazione permette di ricavare la terza dimensione, mancante alle immagini retiniche.

### La visione a colori

La discriminazione del colore inizia nella retina attraverso i tipi tre di coni (del rosso, del verde e del blu) e quindi attraverso la discriminazione della lunghezza d'onda secondo gli spettri di assorbimento di figura XI.27. Gli studi fisiologici hanno rivelato che la maggior parte delle cellule gangliari riceve, attraverso le cellule dei diversi strati plessiformi, afferenze sia dai coni che dai bastoncelli (nel rapporto tipico di 6 a 140); queste cellule possono pertanto funzionare sia per visione fotopica che scotopica. Ciò comporta che la discriminazione spettrale non è una esclusività dei singoli coni, ma dipende anche dai campi recettivi delle cellule gangliari. In particolare si è trovato che le cellule gangliari Y sono cellule a banda ampia, cioè le loro risposte non sono influenzate dalla lunghezza d'onda. Si è trovato inoltre che le cellule gangliari X sono cellule spettrali antagonistiche, cioè i loro campi recettivi mostrano una

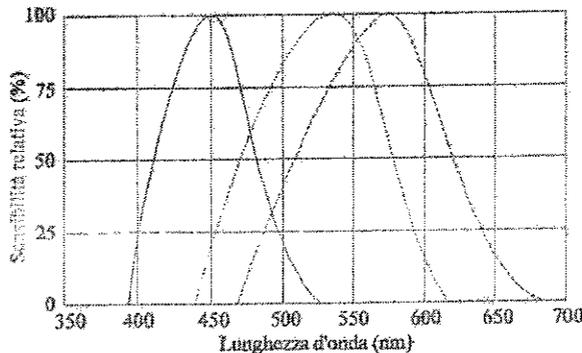


FIGURA XI.27 Spettri di trasmittanza dei coni. La curva continua è per i coni del blu, quella tratteggiata fine è per i coni del verde e quella tratteggiata per i coni del rosso.

selettività spettrale; la maggior parte di queste cellule sono eccitate al centro dall'inizio (o alla cessazione) della stimolazione ad uno dei tre colori e alla periferia dalla cessazione (o dall'inizio) della stimolazione ad uno degli altri due colori. Sono state evidenziate anche cellule con campi recettivi differenti che vengono attivati da stimolazioni assai più complesse, ma le informazioni su strutture e funzioni risultano ancora piuttosto incerte.

Da questa divisione di compiti le cellule gangliari di tipo X, Y e W sembrerebbero portare al cervello le tre informazioni (luminanza, cromaticità e contrasto) necessarie per ricavare un'immagine a colori.

## Sensazione visiva e caratteristiche dell'immagine

Nello studio della sensazione visiva, mettendo in relazione questa sensazione con le caratteristiche delle immagini, sono emersi alcuni parametri fondamentali, la cui variabilità produce sensazioni visive differenti, pur rimanendo inalterato il contenuto dell'immagine. I parametri più importanti sono: il contrasto, la frequenza spaziale, l'illuminazione e il colore.

Il *contrasto* definisce la differenza tra il minimo e il massimo livello di grigio presente sull'immagine. In figura XI.28 sono riportate immagini uguali con contrasti differenti, è facile osservare che l'abbassarsi del contrasto fa tendere l'immagine ad un livello di grigio unico e la sensazione registrata è la perdita progressiva dei dettagli dell'immagine. Alcuni esperimenti hanno dimostrato che oltre al numero di toni di grigio,

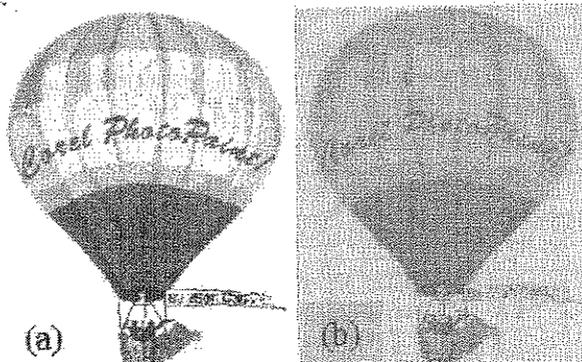


FIGURA XI.28 Rappresentazione di due immagini con diverso livello di contrasto. (a) Fotografia originale. (b) Fotografia con minor contrasto.

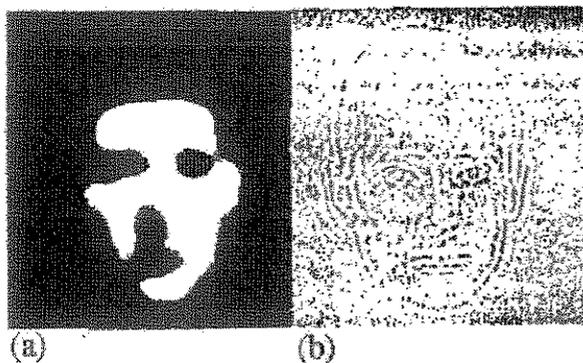


FIGURA XI.29 Confronto tra due filtraggi della stessa immagine. (a) Filtraggio passabasso. (b) Filtraggio passaalto.

è importante anche la differenza tra due livelli contigui; viene così definita una *soglia di contrasto* al di sotto della quale due toni di grigio vengono percepiti identici.

La *frequenza spaziale* è legata al livello spaziale di dettaglio presente in un'immagine, cioè tanto più alto è il livello di dettaglio in un intervallo spaziale e tanto maggiore è la frequenza spaziale dell'immagine. Il concetto di frequenza ci permette a tutti gli effetti di lavorare con l'analisi di Fourier.

così se "filtriamo" un'immagine otteniamo una serie di immagini parziali legate a differenti livelli di dettaglio. In figura XI.29 è possibile vedere che le frequenze spaziali basse corrispondono alle grosse "macchie" di chiaroscuro, mentre le frequenze alte corrispondono ai contorni.

L'**illuminazione** è un parametro legato alla quantità di luce presente nell'immagine e permette di avere una maggiore o minore nitidezza dell'immagine stessa. Spesso però, il concetto di illuminazione è legato anche ai concetti di luminosità e brillantezza di un'immagine, soprattutto perché il grado di illuminazione è esaltato ed esalta al tempo stesso questi due fattori. L'illuminazione gioca un ruolo importante nel sistema ottico umano dal punto di vista della dilatazione e nella contrazione della pupilla, e tale effetto ha conseguenze dirette sulla percezione visiva.

Il **colore** è una sensazione visiva legata al tipo di radiazione luminosa riflessa dagli oggetti. I colori godono di una proprietà fondamentale che è la loro additività, questo permette di ottenere tutti i colori basandosi solo su tre colori fondamentali (rosso, blu e verde). Tra i colori che difettano in questo quadro generale vi sono il bianco ed il nero, essi non sono percepiti dall'occhio umano come miscela di più colori o assenza di colore, bensì dal grado più o meno elevato di illuminazione. Accanto a questo incidono molti parametri psicofisici che tendono a far apparire soggettivamente differenti due colori in realtà uguali (contrasto, luminosità, brillantezza, cromaticità, ecc.).

## Elaborazione dell'informazione visiva

Le informazioni visive raccolte dal sistema ottico, prelevate dalla retina e pre-elaborate dal sistema visivo periferico, arrivano ai centri superiori dove vengono fuse in un'unica percezione visiva. L'elaborazione ad alto livello svolge un ruolo importante nella percezione visiva e nel modo di vedere la realtà che ci circonda, ciò può essere una spiegazione del fatto che la maggior parte del cervello è devoluta alla visione (alcuni sostengono che la visione non sia un senso, ma un vero e proprio sottosistema intelligente). La visione tridimensionale del mondo e la visione di immagini in movimento sono due esempi tipici di come l'elaborazione ad alto livello "stravolge" le immagini originarie percepite dalla retina. Questa capacità di "stravolgere" le immagini è un'interazione diretta tra ciò che viene ricevuto dagli organi visivi e l'idea mentale dell'immagine visiva percepita. A tal proposito è significativo il processo di estrapolazione mentale che viene effettuato quando si riconoscono persone che hanno subito trasformazioni somatiche dovute all'invecchiamento, oppure la capacità di riconoscere persone, oggetti e luoghi anche se visti da angolazioni differenti ed in posizioni diverse. In queste condizioni è difficile tracciare una linea di demarcazione tra ciò che è visione e ciò che è estrapolazione o elaborazione puramente cerebrale legata all'evocazione dei ricordi, all'esperienza o ad altri fattori.

## VISIONE TRIDIMENSIONALE

Come accennato, le immagini formate sulla retina sono immagini bidimensionali. La nostra capacità di visione tridimensionale è quindi una capacità introdotta a livello superiore. Il meccanismo che ci permette di produrre un'immagine cerebrale

tridimensionale si basa sulla capacità di misurare le distanze relative tra gli oggetti che ci circondano. Questa capacità è legata essenzialmente ai fattori di messa a fuoco e soprattutto alla *disparità binoculare*, cioè alla presenza di due occhi.

Il meccanismo con cui riusciamo ad analizzare le distanze relative tra gli oggetti è molto preciso e si basa sull'integrazione di due informazioni. La prima di esse deriva dal confronto delle immagini retinali effettuato dalla corteccia visiva; questa comparazione permette di stabilire una relazione posizionale dei vari punti rispetto ad uno prefissato (punto di fissazione). La seconda di queste informazioni deriva dalla misura dell'angolo formato dagli assi ottici dei due occhi (la misura di tale angolo potrebbe avvenire attraverso l'elaborazione dell'informazione inviata dal cervello ai muscoli oculari). L'integrazione delle due informazioni permette di valutare con molta precisione la distanza tra gli oggetti e gli occhi. Si possono creare situazioni di ambiguità in cui il meccanismo fallisce, provocando reazioni fuori scala, tuttavia, spesso l'esperienza può essere d'aiuto nello scegliere soluzioni di compromesso.

### **VISIONE DI IMMAGINI IN MOVIMENTO**

La visione di immagini in movimento o di immagini immobili durante il movimento dell'osservatore sono un altro effetto sorprendente della nostra capacità di elaborazione superiore dell'immagine. Se andiamo ad osservare le immagine retinali prodotte dal movimento degli occhi o dell'osservatore rispetto ad una scena stabile, o il viceversa, oppure l'immagine che si produce quando seguiamo uno oggetto mobile, non riusciremmo a distinguere di quale azione si tratta. Questo conferma che la diversa sensazione avviene al livello percettivo e che è il risultato dell'elaborazione superiore di informazioni aggiuntive.

Se è l'osservatore a muoversi, il sistema nervoso centrale conosce l'azione che verrà compiuta all'istante successivo, calcola le variazioni che si produrranno sull'immagine e la "sottrae" all'effettiva immagine retinale al livello percettivo. Questo ci permette di vedere le immagini nitide e fisse nonostante il movimento.

Diversa è la percezione del movimento, infatti in essa entra in gioco il fattore di integrazione temporale (o per usare il gergo fotografico il tempo di esposizione). La mancanza di un elemento che separa le immagini fa sì che queste si sovrappongono sulla retina (il tempo di permanenza di un'immagine sulla retina è di circa 100 ms), se non vi fosse qualche meccanismo di elaborazione superiore, saremmo in grado di vedere solo scie di colore che si muovono. Il meccanismo cerebrale effettua una misura locale della velocità e, in base ad essa, elabora l'immagine retinale eliminando le scie dovute al movimento. Per effettuare la misura della velocità è necessario misurare la posizione dell'oggetto in almeno due istanti e per far ciò occorre un certo tempo. Accade così che se l'oggetto in movimento rimane nel campo visivo per un tempo sufficiente si effettua la misura e si riesce ad elaborare l'immagine in modo da renderla nitida, se invece il tempo di permanenza nel campo visivo è ristretto tale meccanismo non riesce ad operare e si riesce a distinguere nella scia solo la sensazione del movimento. È infatti diversa la percezione visiva che si ha nel vedere un gabbiano che vola nel cielo in spazio aperto e quella dello stesso gabbiano che attraversa la luce di finestra: nella prima riusciamo a percepire il dettaglio del volo, nella seconda vediamo solo una scia che attraversa la finestra.

VISIONE E LIVELLI DI ATTENZIONE

L'elaborazione visiva, per alcuni aspetti, sembra compiersi in modo automatico e simultaneo (parallelo), mentre per altri sembra che dipenda direttamente dalla focalizzazione dell'attenzione e venga elaborata per stadi successivi (seriale). Sono stati suggeriti quindi due livelli di elaborazione visiva: un primo livello detto di *preattenzione*, nel quale si percepiscono i tratti essenziali e un livello successivo detto di *attenzione*, nel quale si puntualizzano le caratteristiche ed i dettagli dei vari elementi dell'immagine.

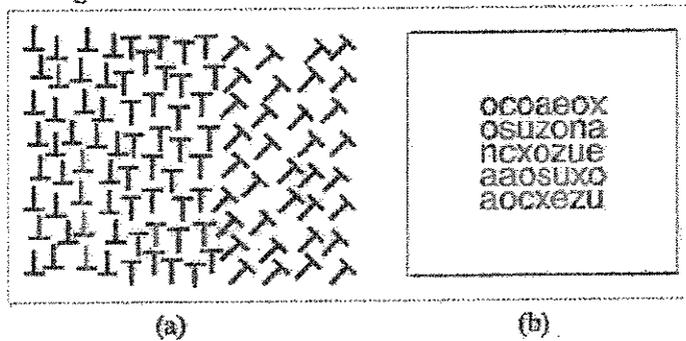


FIGURA XI.30 Disegni per lo studio dell'analisi superiore dell'immagine. (a) Visione delle concordanze e delle discordanze. (b) Visione delle aree e dei confini.

Al livello di preattenzione l'elaborazione tende a carpire i tratti essenziali dell'immagine, tale effetto è messo in evidenza dal fatto che se osserviamo una serie di oggetti disposti in modo confuso, la prima percezione visiva è quella di carpire le aree di oggetti con notevoli differenze. Per esempio in figura XI.30a si nota immediatamente un confine tra "T" oblique e "T" verticali, mentre solo con un grado di attenzione maggiore e con una focalizzazione delle varie aree del disegno, tendiamo a percepire la presenza di una terza area di "T" rovesciate. Si conclude dunque, che il primo stadio di percezione visiva non è legato all'effettiva immagine retinale, ma alle associazioni illusorie create dall'elaborazione, sulla base delle immagini mentali di concetti pre-acquisiti. A livello di preattenzione si percepisce anche la delimitazione degli spazi. Infatti la prima sensazione visiva che si ha nel guardare la figura XI.30b è quella di un quadrato bianco con dentro un quadrato colorato più piccolo, mentre solo con un livello di attenzione maggiore, saremmo capaci di distinguere che il quadrato colorato è composto di oggetti e saremmo in grado di elencarne caratteristiche e quantità.

Il livello di preattenzione e di attenzione sono studiati spesso attraverso esperimenti in cui si chiede ad un soggetto di trovare un elemento "bersaglio" in un insieme di altri elementi "distraenti". Da questi studi sembra emergere che la percezione a livello di preattenzione avviene, sull'intero campo visivo ed avviene con un processo automatico e rapido di comparazione con forme e concetti pre-acquisiti. L'ipotesi che viene formulata sul meccanismo di comparazione è la seguente: si pensa che l'immagine venga suddivisa in un grande numero di aree elementari ed ognuna di esse venga comparata, in modo parallelo, con le aree relative di immagini mentali, per mezzo di un elevato numero di gruppi funzionali nervosi. Da ciò sembra derivare la spiegazione di molti fenomeni tipici della sensazione visiva come ad esempio la molteplicità di concetti, ma anche il fatto che è sufficiente inserire una linea nel contesto dell'immagine per rivoluzionare l'intero

concetto; vi sono poi le influenze determinate dai colori, infatti noi tendiamo a dare priorità ad immagini nero su bianco.

Al livello di attenzione la capacità di riconoscere i vari elementi dell'immagine, di confrontarli e di enumerarli, necessita di un'elaborazione più attenta e specifica, da questo l'ipotesi di un'analisi dettagliata delle singole aree in modo sequenziale e coordinato. Si è visto sperimentalmente che al livello di attenzione, le conoscenze precedenti non influenzano la percezione di immagini successive, anzi, attese e conoscenze, aiutano nella focalizzazione dell'attenzione e nella percezione di maggiori dettagli.

## LA VISIONE ARTIFICIALE

Lo studio della visione umana è stato considerato da sempre importante anche per la possibilità di riprodurre sistemi visivi artificiali; questo perché la visione è considerata un senso fondamentale sia per l'uomo, sia per un prototipo di robot "evoluto". Le moderne tecniche di acquisizione ed elaborazione dell'immagine permettono oggi di fare grandi progressi nel campo della visione artificiale, soprattutto per ricreare nelle immagini le stesse aberrazioni e le illusioni tipiche della visione umana.

Alla base di un sistema di visione artificiale deve esserci la scelta di un processo visivo che trasformi la realtà in rappresentazione astratta; in linea con il processo visivo umano, viene suddivisa la trasformazione nei due tratti essenziali che sono rappresentati dalla trasformazione della realtà in immagine (image-processing) e dalla successiva elaborazione per l'estrazione di informazioni (image-understanding). In figura XI.31 è rappresentato un modello di processo visivo.

Negli ultimi anni si è presentata la necessità opposta, cioè quella di passare dalla rappresentazione astratta a quella "reale", soprattutto perché vi sono alcuni campi (come quelli del design, della strutturazione degli spazi abitativi, della grafica pubblicitaria) in cui è necessario estrarre le immagini simboliche mentali per costruire immagini ed oggetti reali che rispecchiano le attese del "consumatore". Questo processo inverso battezzato *image-synthesis* viene effettuato anche al livello mentale, quando si immagina vividamente, cioè quando la rappresentazione astratta mentale immaginata è così forte che risulta indistinguibile dalle percezioni visive reali; tuttavia è un processo visivo che dal punto di vista umano ha un interesse che sconfinava nei campi di studio del cervello e delle sue patologie.

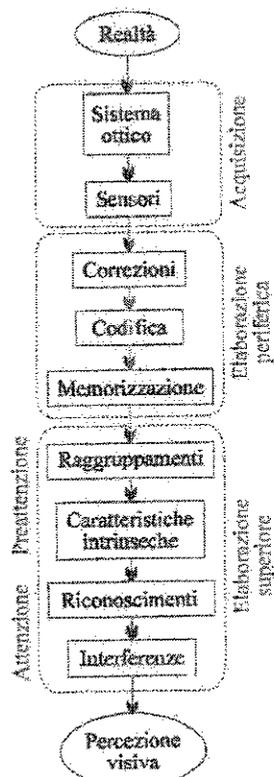


FIGURA XI.31 Modello di un processo visivo.

## Tratti essenziali di un sistema visivo artificiale

Come abbiamo puntualizzato in precedenza, alla base di un sistema di visione artificiale c'è un processo visivo. Tale processo, come è possibile vedere anche dagli schemi di figura XI.31, è costituito da una catena di operazioni che permettono di passare dalla realtà alla percezione visiva. Ognuna di queste operazioni deve essere svolta da sistemi fisici interconnessi in modo tale da realizzare un complesso capace di rispondere agli stimoli in modo adeguato come accade nel sistema visivo umano (il concetto di visione artificiale è più vasto della semplice acquisizione ed elaborazione dell'immagine). Alla luce di questo si tende a realizzare un sistema visivo con due livelli distinti: al primo livello prendono parte tutti i sistemi devoluti all'acquisizione, al filtraggio, alla codifica e alla memorizzazione delle immagini, mentre al secondo livello troviamo i sistemi devoluti all'estrazione delle informazioni. Questa suddivisione permette controlli locali sulla messa a fuoco, sui diaframmi e sui sensori per il range di luminosità o controlli locali per la "pulizia" automatica del sistema ottico; lasciando al livello superiore solo il controllo della "scelta dell'inquadratura".

### I dispositivi ottici

Un dispositivo ottico è caratterizzato da un sistema ottico e dai sensori ottici (fotosensori). Il sistema ottico è costituito da un sistema di lenti che, in base alla loro distanza reciproca, effettuano la messa a fuoco, cioè focalizzano l'immagine sui fotosensori, i quali rivelano l'intensità luminosa producendo un segnale elettrico continuo (*segnale video*) che verrà successivamente elaborato.

Un sistema costituito da una sola rivelazione di luminosità, permette l'acquisizione e l'elaborazione di immagini in bianco e nero, mentre per poter rivelare i colori si fa uso della tricromia RGB, cioè si devono rivelare le intensità luminose delle tre componenti monocromatiche rosso, verde e blu. Nei dispositivi ottici a colori si inserisce nel sistema ottico un gruppo di specchi che inviano l'immagine su tre filtri colore e quindi separatamente a tre diversi elementi fotosensibili.

I sensori ottici più comuni sono: i *sensori a fascio elettronico* ed i *sensori a stato solido*. I *sensori a fascio elettronico* (usati nelle telecamere) sono costituiti da un tubo di ripresa alle cui estremità sono posizionati un cannone elettronico e un mosaico di elementi fotosensibili. Su questi elementi si stabilisce, per effetto fotoelettrico, una distribuzione di carica elettrica proporzionale all'intensità luminosa dell'immagine. Un fascio di elettroni (pennello), emesso dal cannone elettronico, esplorando uno dopo l'altro i punti del mosaico, ripristina la carica dei vari punti, provocando una corrente variabile che, amplificata opportunamente, dà origine al segnale video. I *sensori a stato solido (CCD)* sono costituiti da un chip di silicio su cui sono integrati un fotodiodo, un amplificatore e un elemento adattatore. Il fotodiodo, sotto l'azione dell'energia luminosa, produce una carica elettrica proporzionale all'energia ricevuta; il flusso di elettroni così prodotto, viene amplificato d'intensità dando vita ad una corrente elettrica che va a produrre il segnale video.

Una volta prodotto il segnale video esso viene campionato, quantizzato e memorizzato su memorie di massa per l'elaborazione computerizzata. In questo processo di campionamento e di quantizzazione, bisogna effettuare le dovute scelte

su tempi di campionamento e numero bits necessari per la rappresentazione affinché non si perda l'informazione originaria.

### **ESTRAZIONE DELL'INFORMAZIONE**

L'estrazione dell'informazione dall'immagine viene effettuato con sistemi software e generalmente con reti neurali, in quanto sono capaci di effettuare estrapolazioni ed integrazioni in funzione dell'apprendimento effettuato con modelli base.

In genere, le metodologie esistenti tendono ad estrarre informazioni cercando discontinuità (i contorni), continuità (regioni con stesso colore o con le stesse caratteristiche di luminosità) e tessiture (tipo di trama del disegno). Le tre informazioni mutuamente elaborate e valutate su base statistica in relazione a modelli pre-acquisiti riescono a dare buoni risultati.

### **Un modello di visione artificiale**

I recenti sviluppi nel campo della tecnologia del silicio hanno permesso di superare tale limite e di arrivare alla costruzione di un modello di retina al silicio (Misha A. Mahowald, Carver Mead, 1991) basato su un chip integrato di silicio che unisce le caratteristiche dei CCD e quelle delle proprietà di interconnessione tra le cellule della retina umana. Tale chip è disponibile sul mercato, ma è ancora in fase di sviluppo per una miglioria delle caratteristiche e soprattutto per quello che riguarda la scala di integrazione, infatti esso contiene 2'500 sensori (50 matrici di 50) in 1 mm<sup>2</sup> che sono pochi se confrontati con il numero di coni e bastoncelli (centomila in più). Gli studi si evolvono anche nel campo della visione a colori e quindi della fusione delle informazioni colore basate sulla tricromia RGB.

Questo chip rappresenta solo il primo stadio di un sistema visivo, tuttavia il risultato ottenuto con l'analogia strutturale apre la strada anche alla realizzazione dei sistemi più complessi come la possibilità di ottenere un sistema superiore artificiale con struttura analoga a quello naturale. Ciò permetterebbe di implementare un sistema di misura delle distanze e quindi la realizzazione di una percezione visiva della tridimensionalità e del movimento.

### **LA RETINA AL SILICIO**

L'abilità della retina umana di adempiere all'estrazione rapida di scene visive in un esteso range di luminosità è di gran lunga superiore alle potenzialità di una workstation, malgrado i neuroni della retina siano almeno un milione di volte più lenti ed abbiano un consumo di circa dieci milioni di volte superiore. Comprendere come la retina amministri in modo così eccellente le sue potenzialità, permetterebbe di comprendere a fondo anche le funzioni e i processi svolti da zone inaccessibili del cervello. In quest'ottica, la costruzione del chip si è ispirata all'architettura e alle funzioni neurali della retina umana (figure XI.34 e XI.35); ciò sembra essere stata la carta vincente dell'intero progetto, il quale al tempo stesso ha dimostrato che il ruolo svolto dai centri di pre-processing della retina (cellule bipolari, orizzontali, gangliari ed amacrine) sono di importanza cruciale per il senso della visione.

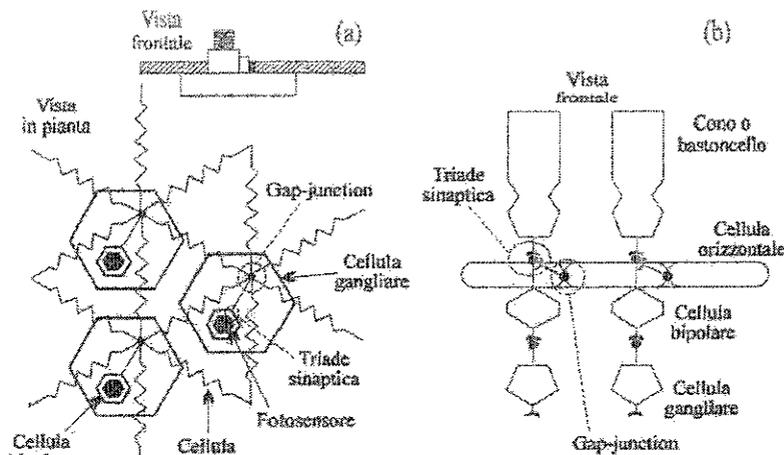


FIGURA XI.32 Schema logico delle connessioni nella retina, si noti la somiglianza strutturale (a) Retina umana. (b) Retina al silicio.

Analizziamo, dunque, gli aspetti della retina umana (figura XI.32a) e di quella al silicio (figura XI.32b) correlandoli. Dalla figura XI.32 è possibile notare che entrambi i tipi di retina (umana e silicea) sono strutturalmente simili, esse sono infatti costituite da tre strati di cellule interconnesse in senso verticale (tra gli strati) ed orizzontalmente (nello stesso strato) che provoca un'inestricabile, ma efficiente codifica delle immagini.

Il primo strato della retina umana è caratterizzato dai fotorecettori (coni e bastoncelli) che convertono la luce in segnali elettrici; è importante sottolineare la non uniformità dei recettori, infatti la densità decresce dal centro alla periferia della retina. Il secondo strato è costituito da cellule bipolari e cellule orizzontali, le prime sono legate ad un recettore e ad una cellula orizzontale attraverso una triade sinaptica, mentre le seconde sono interconnesse tra loro attraverso gap-junctions permettendo la diffusione ionica; il potenziale neurale di una cellula orizzontale risulta (grazie alle interconnessioni) la media pesata dei potenziali delle cellule orizzontali adiacenti, mentre le cellule bipolari producono un potenziale proporzionale alla differenza tra quelli del recettore e della cellula orizzontale. Il terzo strato è caratterizzato dalle cellule amacrine e da quelle gangliari che amplificano il segnale e lo adattano alla trasmissione attraverso il nervo ottico. Il punto critico di questi tre strati è l'adattamento al range di luce, infatti fotorecettori, cellule bipolari e cellule orizzontali adattano la loro risposta in funzione dell'intensità luminosa. Gli espedienti suggeriti dalla natura sono: la diversificazione dei recettori per visione scotopica (bastoncelli) o fotopica (coni) e la variabilità dell'intervallo dell'intensità luminosa nel quale essi rispondono in funzione dell'esposizione; la produzione di risposte differenziali da parte delle cellule bipolari e di risposte logaritmiche da parte delle cellule orizzontali e fotorecettori. Questi adattamenti locali e le caratteristiche delle risposte permette di ricavare livelli di segnale basso per le cellule che riguardano zone con caratteristiche analoghe, mentre permette di avere livelli di segnale elevato in corrispondenza dei contorni e delle discontinuità; si ha così un'efficienza di scala sia ai livelli bassi che ai livelli alti.

Nella retina al silicio i fotorecettori sono realizzati da una matrice non uniforme di fototransistori (figura XI.33) che fanno le veci dei coni, ognuno di essi è attivato da un circuito adattativo che aggiusta la risposta in funzione della luminosità presente. Nello strato sottostante i sensori sono interconnessi per mezzo di una

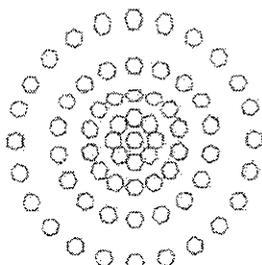


FIGURA XI.33 Rappresentazione schematica della disposizione dei fotosensori nella retina al silicio.

matrice di resistenze e condensatori che emulano le cellule orizzontali, fornendo una reazione legata alla media dell'intensità luminosa che colpisce i sensori vicini. Un amplificatore differenziale sostituisce le cellule bipolari. I fototransistori dei sensori producono correnti proporzionali al numero di fotoni da essi assorbiti, i loops di reazione sono in grado di effettuare le medie pesate rispetto ai recettori vicini e attraverso l'amplificatore differenziale logaritmico viene fornita la risposta. La rete di reazione è costituita di resistenze che svolgono le stesse funzioni delle gap-junctions, permettendo la diffusione di elettroni; i condensatori, invece, emulano le capacità di membrana, cioè effettuano un processo di memorizzazione della carica e dei potenziali. La capacità della rete di reazione di influire non solo sulla risposta in uscita, ma anche sui sensori permette un controllo locale ulteriore all'adattabilità dei fototransistori.

Dal punto di vista operativo il chip di silicio ha anche un circuito che amplifica e permette di adattare l'impedenza del sistema sensoriale al prelevamento dei singoli pixel o alla scansione sincronizzata con un monitor televisivo.

### ANALISI DELLE CARATTERISTICHE E DELLE RISPOSTE

La retina al silicio così costruita, nonostante la sua struttura non organica, ha un comportamento molto simile alla retina biologica. La risposta del singolo pixel alla variazione dell'intensità luminosa, rispetto al valore medio fissato dallo strato di circuiti RC (cellule orizzontali) e quella degli amplificatori differenziali (cellule bipolari) ricalcano quelle umane. A conferma di ciò si osservi la figura XI.34, nella quale vengono riportate tre immagini di Abramo Lincoln in diverse situazioni luminose. Appare chiaramente che la retina al silicio è in grado di adattarsi mantenendo i tratti sostanziali dell'immagine, in particolare si osservi come vengono messi bene in evidenza i tratti di chiaro scuro, anche nella illuminazione scotopica. Bisogna precisare che la presenza dell'accentuarsi della visione in negativo (inversione del colore tra zone bianche e nere) per immagini scotopiche non è un difetto della retina al silicio, ma è piuttosto una caratteristica che l'avvicina maggiormente alla retina umana, infatti tale processo d'inversione è dovuto alla brillantezza e alla luminosità delle immagini in relazione al resto; l'esperimento in cui sono state ricavate le immagini di figura XI.34 è stato effettuato con immagini brillanti e luminose per le loro caratteristiche molto chiare.

Anche la risposta temporale ricalca molto strettamente quella umana. Infatti, se l'intensità della luce è sufficientemente aumentata o diminuita, si verifica un impulso di tensione, proporzionale alla differenza tra il precedente e l'attuale valore di luminosità, dopodiché la risposta evolve verso il nuovo valore medio imposto dalla rete di reazione.

Anche la retina al silicio è affetta da molte illusioni ottiche ed aberrazioni tipiche della percezione umana. La più evidente di queste illusioni è quella del *contrasto simultaneo*: un quadrato grigio appare più scuro se posto su sfondo bianco piuttosto che su fondo nero (figura XI.35a). Troviamo poi l'illusione delle *bande di Mach* (figura XI.35b), la quale fa apparire più chiare bande scure che si assottigliano e si avvicinano anche se esse hanno tutte lo stesso tono di grigio. La

retina al silicio è affetta anche dall'illusione della *griglia di Herring* (figura XI.35cd), la quale fa scomparire uno spot scuro se esso è comparabile con le dimensioni della griglia. Queste illusioni sono importanti per la retina al silicio perché, essendo prodotte dalla selettività nella codifica, consentono di affermare che la retina al silicio ha le stesse caratteristiche di selettività nella codifica e di banda passante della retina umana.

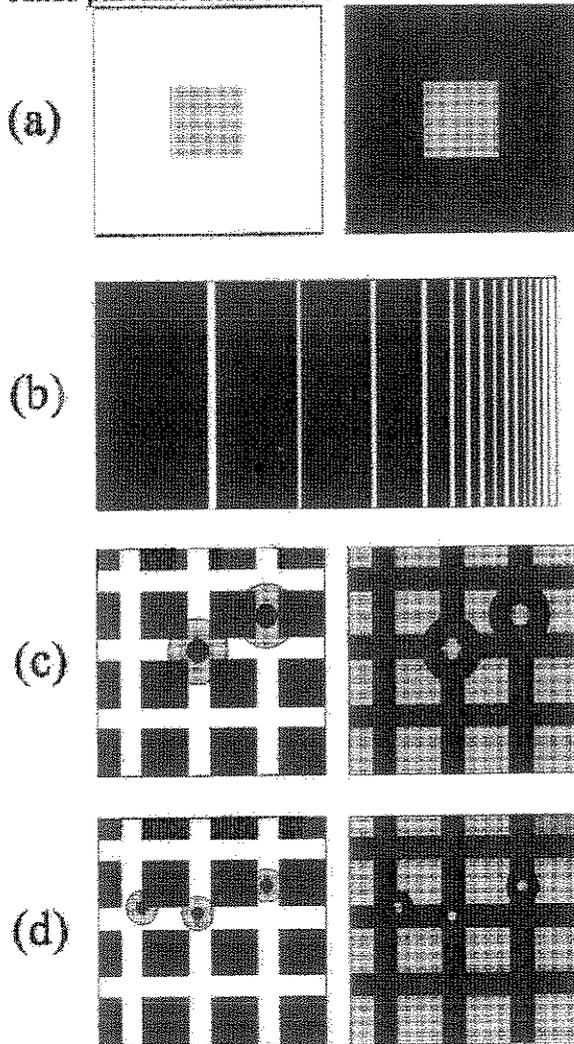


FIGURA XI.35 Esempi di illusioni presentate dalla retina al silicio. (a) Contrasto simultaneo. (b) Bande di Mach. (c) Griglia di Herring bianca. (d) Griglia di Herring nera.

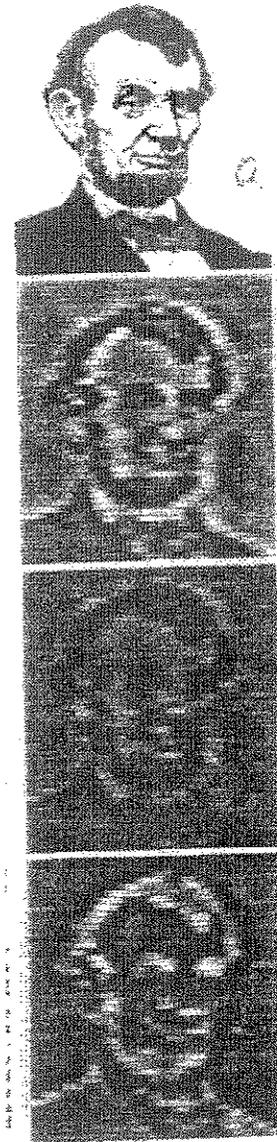


FIGURA XI.34 Immagini della stessa scena (rappresentata in alto) rivelata dalla retina con illuminazioni differenti (dall'alto al basso): visione diurna, visione crepuscolare, visione notturna con luna.