

La percezione, visiva, tattile, acustica, olfattiva, gustativa ci consente di metterci in relazione con gli altri, di acquisire informazioni sul mondo esterno, di guidare il nostro comportamento

La percezione è il risultato di una complessa serie di operazioni compiute da circuiti neurali specifici situati a diversi livelli nei sistemi sensoriali

Che cosa noi siamo in grado di percepire e come lo percepiamo dipende dalle caratteristiche delle singole cellule sensoriali, dalle caratteristiche dei circuiti che esse formano ma anche dalle interazioni dei sistemi sensoriali con gli altri sistemi cognitivi

Infatti, la percezione è un processo cognitivo che si base in parte su competenze innate ed in parte su competenze apprese

Il funzionamento del sistema visivo è stato spesso paragonato a quello di una macchina fotografica. Infatti, come accade per la macchina fotografica, le lenti dell'occhio mettono a fuoco su una "pellicola sensibile", la retina, un'immagine rimpicciolita ed invertita degli oggetti.

L'analogia, però, finisce qui: infatti il processo della visione non è un processo passivo di riproduzione di una immagine, che demanda ad altri sistemi il riconoscimento di quanto riprodotto.

**La visione è un processo attivo, conoscitivo.**

Vedere è il risultato della trasformazione del mondo esterno, fisicamente esistente, nel mondo percettivo, che implica l'attivazione di specifiche cellule visive ma anche la nostra precedente conoscenza, il nostro stato d'animo, la nostra cultura.

Vedere dipende dalla nostra precedente conoscenza ma vedere è anche conoscere.

Quindi produrre immagini visive è comunicare.

La comunicazione visiva è sintetica: è in grado di convogliare informazioni molteplici, incluse quelle emozionali, lasciando l'osservatore libero di scendere al livello di analisi/percezione desiderato

Lc, 2,

Diede alla luce il suo figlio primogenito, lo avvolse in fasce e lo depose in una mangiatoia, perché non c'era posto per loro nell'albergo.

C'erano in quella regione alcuni pastori che vegliavano di notte facendo la guardia al loro gregge.

9 Un angelo del Signore si presentò davanti a loro e la gloria del Signore li avvolse di luce. Essi furono presi da grande spavento,

10 ma l'angelo disse loro: "Non temete, ecco vi annunzio una grande gioia, che sarà di tutto il popolo:

11 oggi vi è nato nella città di Davide un salvatore, che è il Cristo Signore.

12 Questo per voi il segno: troverete un bambino avvolto in fasce, che giace in una mangiatoia".

13 E subito apparve con l'angelo una moltitudine dell'esercito celeste che lodava Dio e diceva:

14 "Gloria a Dio nel più alto dei cieli e pace in terra agli uomini che egli ama".

15 Appena gli angeli si furono allontanati per tornare al cielo, i pastori dicevano fra loro:

"Andiamo fino a Betlemme, vediamo questo avvenimento che il Signore ci ha fatto conoscere".

16 Andarono dunque senza indugio e trovarono Maria e Giuseppe e il bambino, che giaceva nella mangiatoia.



La catena di eventi che portano alla visione comincia dalla messa a fuoco sulla retina delle immagini visive e dalla **trasformazione**, da parte di cellule specializzate della retina, dell'energia luminosa in segnale nervoso, che è un segnale elettrico.

I segnali nervosi vengono comunicati alle altre cellule visive della retina e subiscono una prima elaborazione.

Vengono poi inviati lungo le vie visive fino alle aree corticali, per l'elaborazione che conduce alla percezione visiva cosciente di quelle stesse immagini.

**Anzi, è solo a questo punto che posso parlare di immagine visiva.**

**Helena:**

"Love looks not with the eyes but with the mind."

*A Midsummer Night's Dream (I, i, 234)*

Percepiamo quello che le nostre cellule ci consentono di percepire

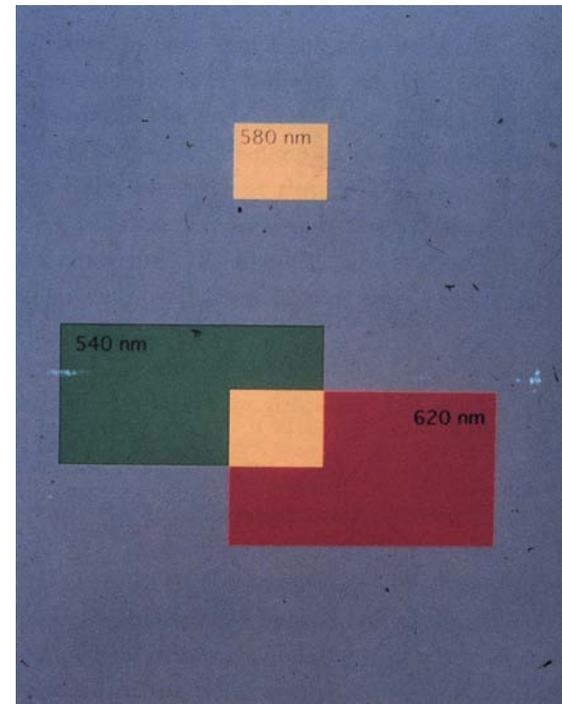
Percepiamo quello che abbiamo imparato a percepire

Percepiamo quello che ci interessa maggiormente percepire

La visione del colore è puramente dovuta ad analisi da parte dei circuiti cerebrali non è necessariamente correlata al mondo fisico

- ◆ Lo stesso oggetto fisico può essere percepito di colori diversi
- ◆ La stessa sensazione di colore può essere prodotta in modi diversi

Giallo 580 nm  
Verde 540 nm  
Rosso 620 nm



=>La percezione di un colore non dipende soltanto dalla lunghezza d'onda della luce ma da intensità e da lunghezze d'onda circostanti: CONTRASTO SIMULTANEO

Tutti i processi percettivi iniziano con la trasduzione

La trasduzione segna il passaggio fra evento esterno ed evento sensoriale e pone il primo limite all'intervallo del percepibile.

Percepriamo ciò che le nostre cellule ci consentono di percepire

Ciò che è suono per il gatto non è suono per noi



# Ciò che è luce per gli insetti non lo è per noi

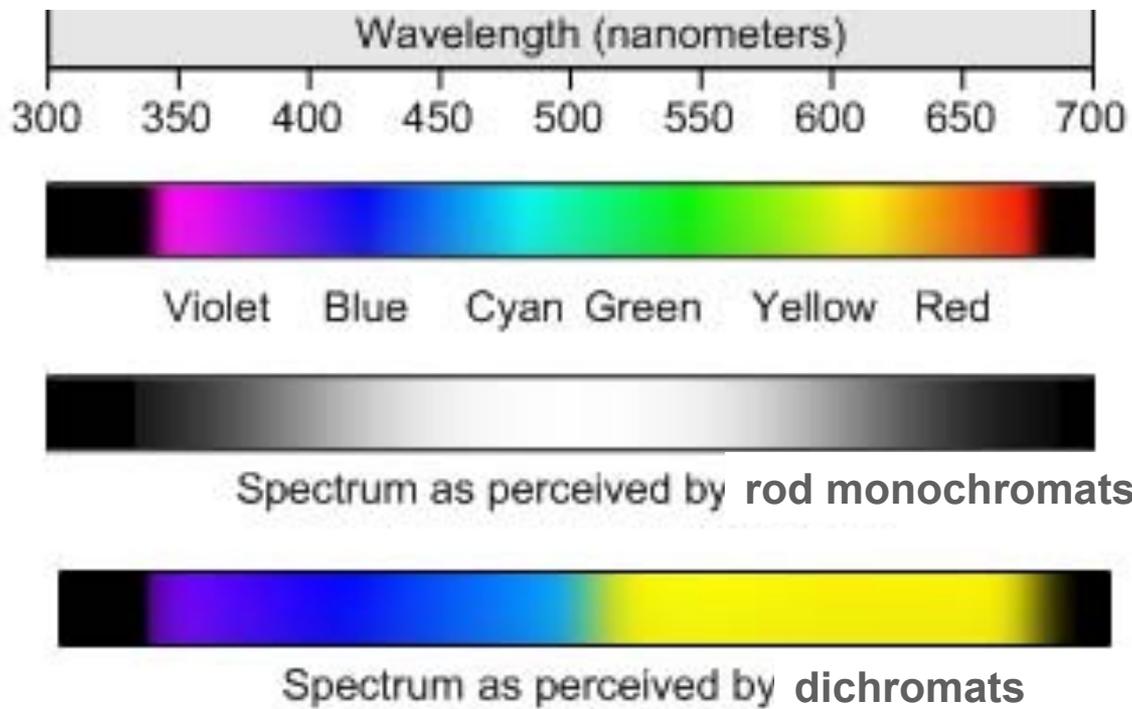
Noi



Insetti

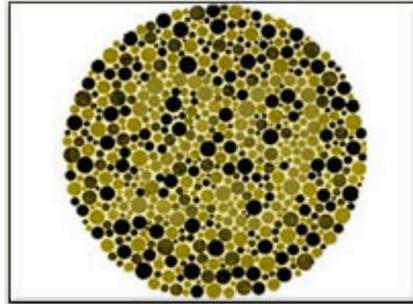


Ciò che è luce di un certo colore per molti di noi non lo è per altri

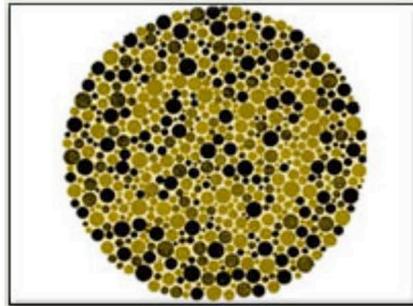


# Il mondo dei daltonici

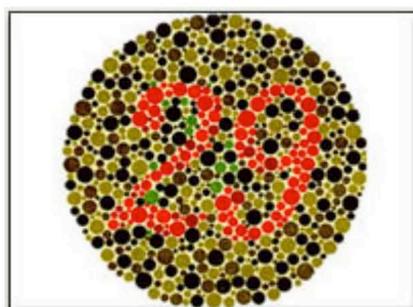
protanope



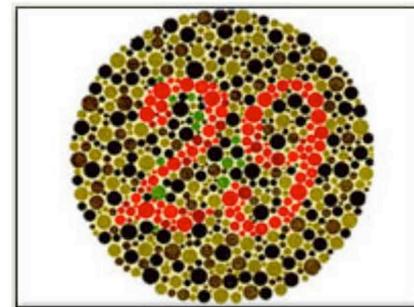
deuteranope



tritanope



normal



Una volta trasdotta in segnale nervoso, l'informazione relativa agli eventi esterni viene elaborata lungo le vie sensoriali specifiche per condurre alla percezione.

La organizzazione dei circuiti di elaborazione pone altri limiti alle nostre capacità percettive e ne definisce le caratteristiche.

Percepiamo ciò che le nostre cellule ci consentono di percepire

W M E

S=1.99 D=20 C=100

W M W E

S=2.5 D=16 C=80

W E M W

S=3.2 D=12.5 C=63

E M W

S=4 D=10 C=50

W M E W

S=5 D=8 C=40

M W E

Table at

Snellen Fraction is:

4 m

S/10 or 20/C (pref.)

S=6.3 D=6.3 C=32

2 m

S/20 10/C

E W W E M

1 m

S/40 5/C

S=8 D=5 C=25

W M W E

d m

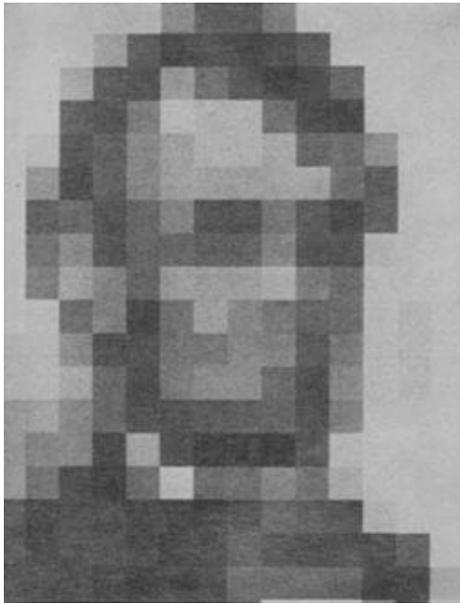
d/D

S=10 D=4 C=20

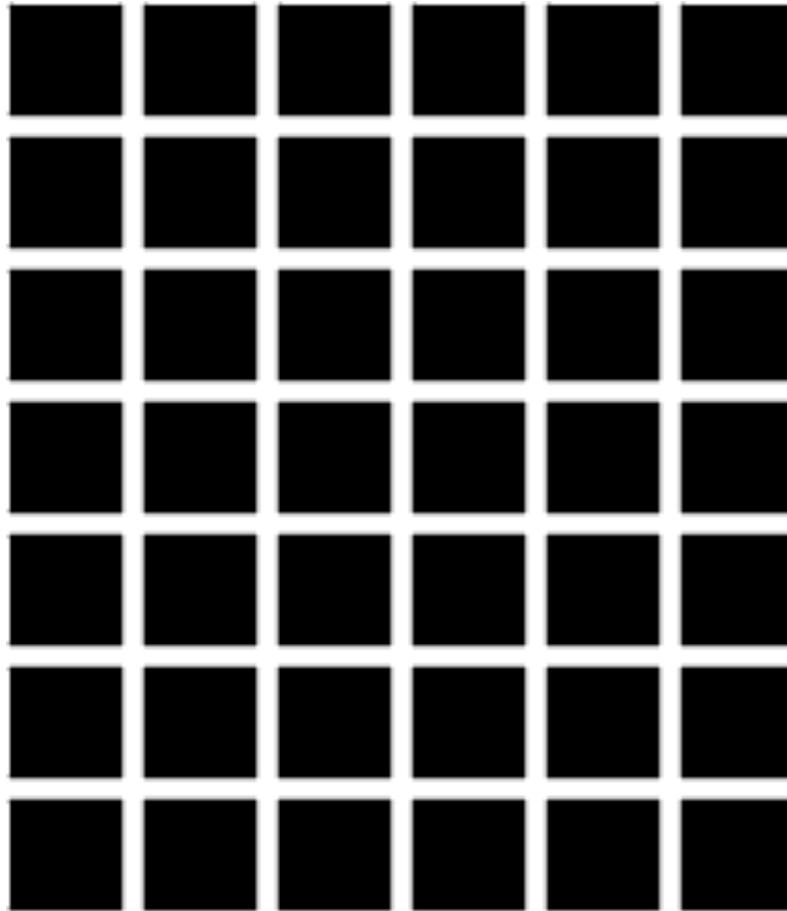
W M W W

S=12.5 D=3.2 C=16

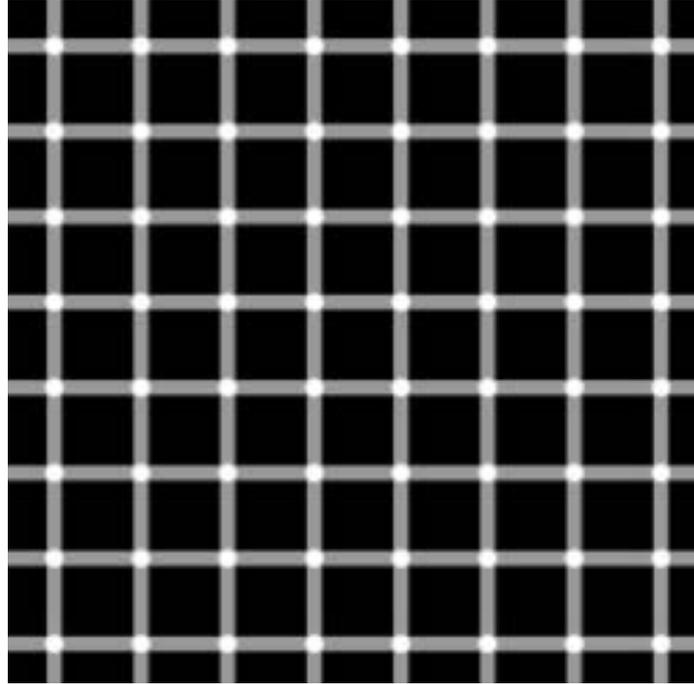
A volte non vediamo quello che è presente



A volte vediamo quello che non c'è

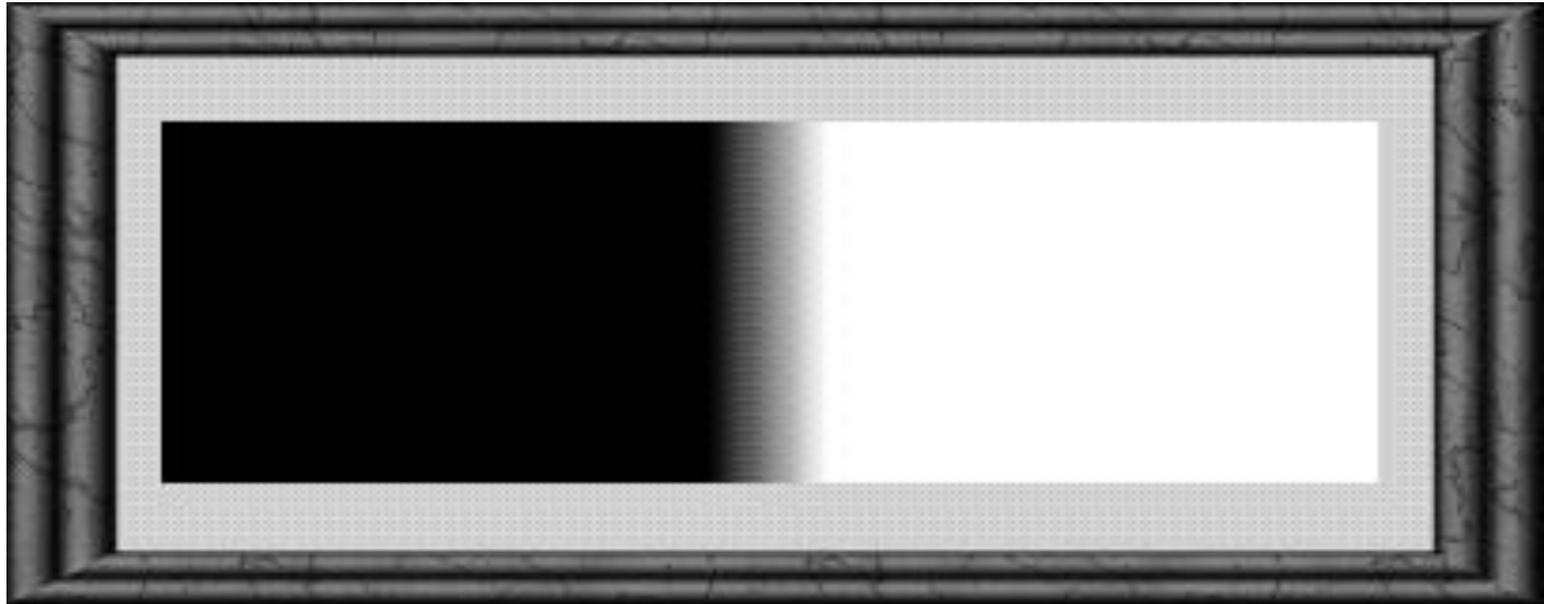


Griglia di Hermann



Griglia di Hermann scintillante

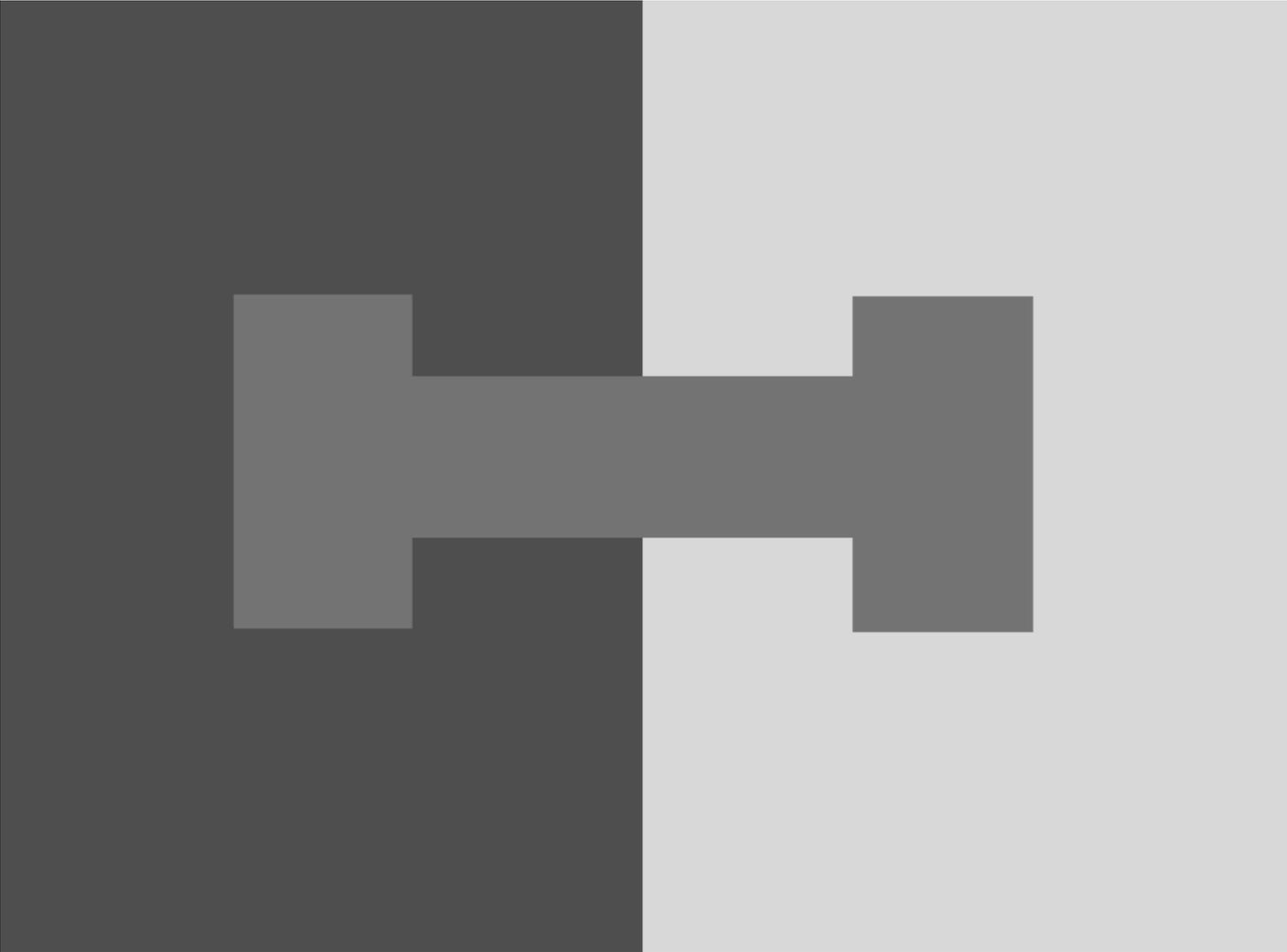
A volte vediamo quello che non c'è

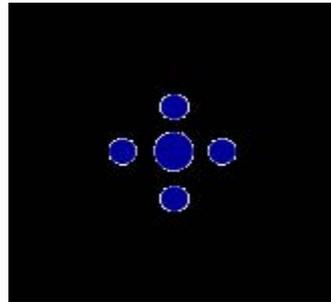
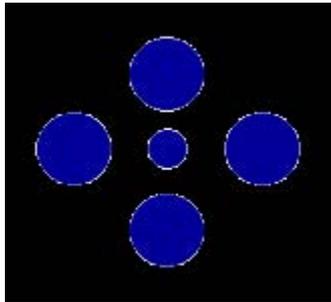


Bande di Mach

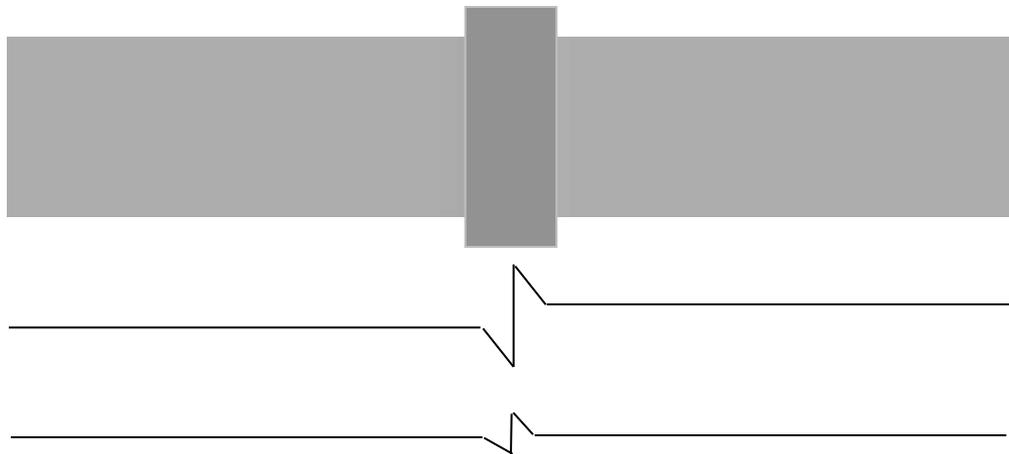


Non siamo sensibili ai valori assoluti ma alle differenze



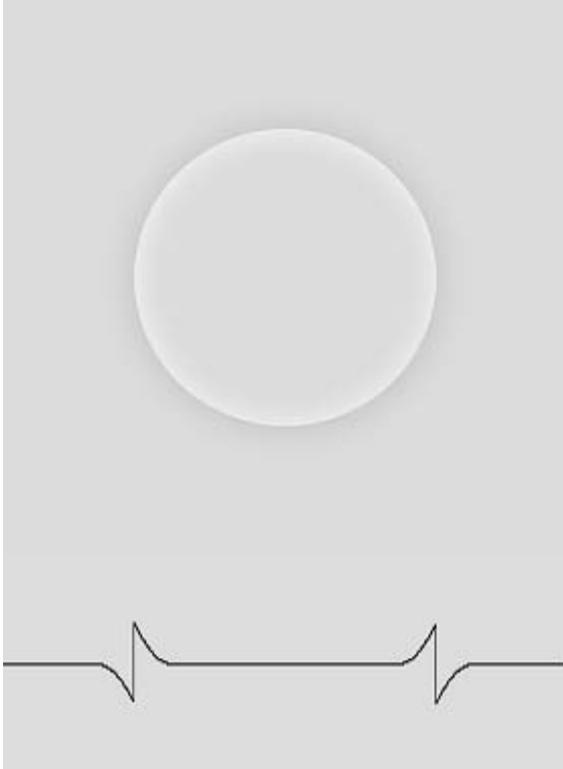


La nostra visione è la visione del contrasto, non della luminosità assoluta



## The Craik-Cornsweet illusion

The reconstruction of surface and/or its brightness seems to be achieved by associative areas from the information about visual features provided by the primary visual cortices, even where there is no physical difference in luminance.



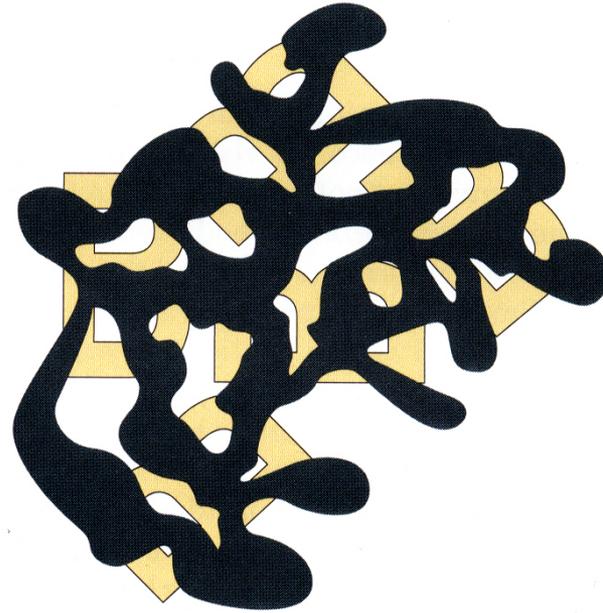
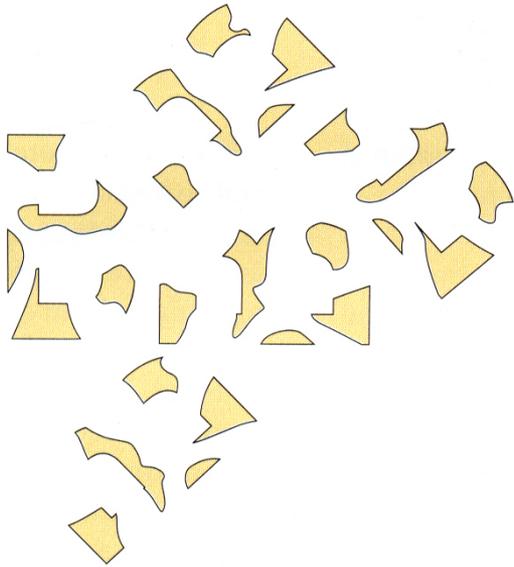
Vediamo quello che abbiamo imparato a vedere (best hypothesis)



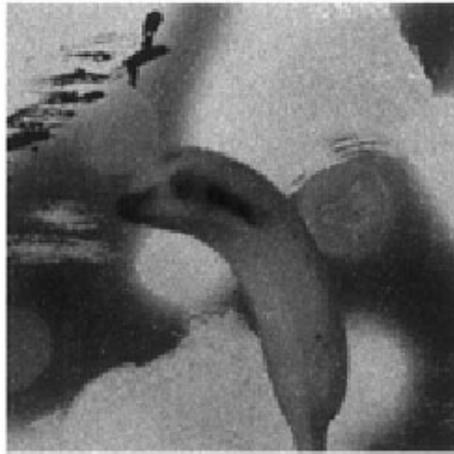
During all the time you were staring at the picture, the image on your retina did not change. Rather, your brain worked to construct a correct interpretation of the image, trying out different interpretations, until your brain "recognized" something. This emphasizes that perception is an active process of constructing a scene description.



Vediamo ciò che abbiamo imparato a vedere



# Vediamo ciò che impariamo a vedere



L' "effetto eureka", un fenomeno di apprendimento percettivo rapido che consente di riconoscere immagini in condizioni impoverite.



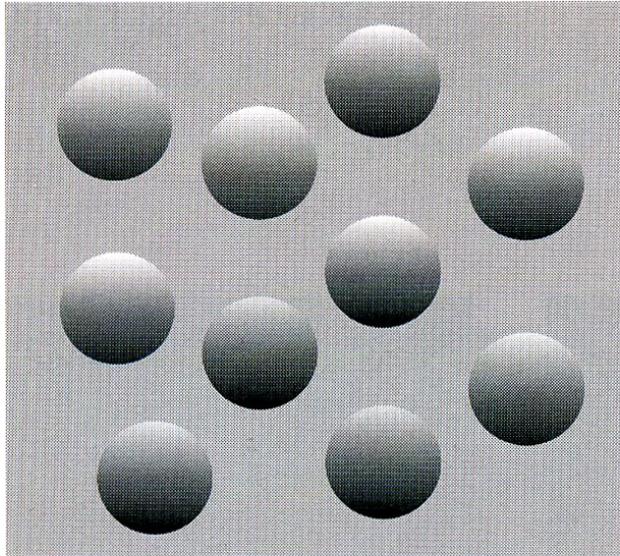




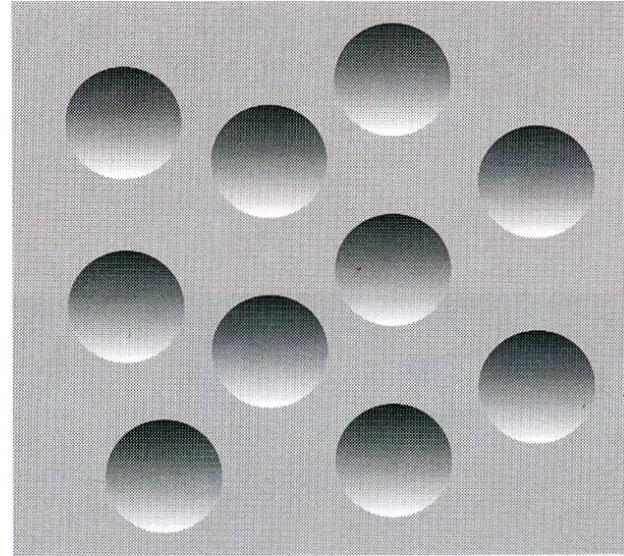
# La forma creata dalle ombre: far nascere una forma solida da una immagine bidimensionale.

La luce viene assunta venire dall' alto

Convesse

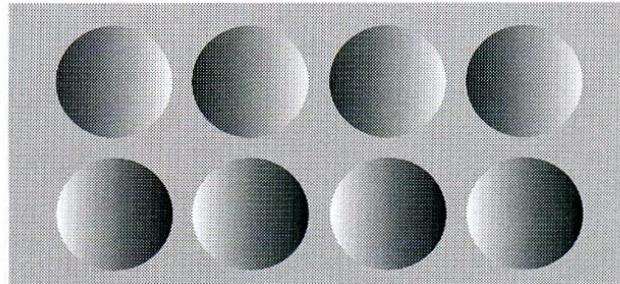


Concave

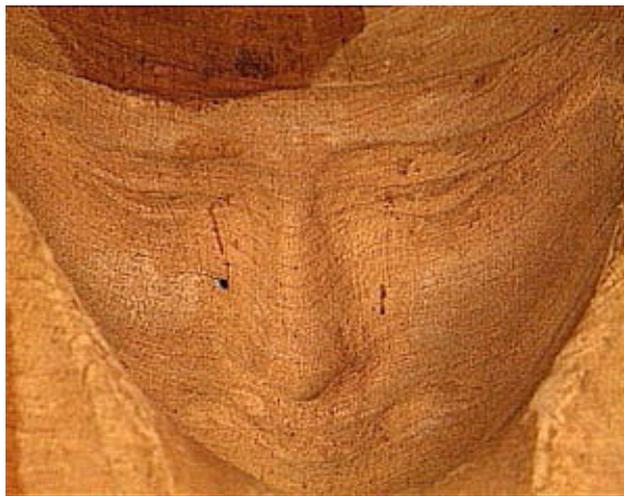
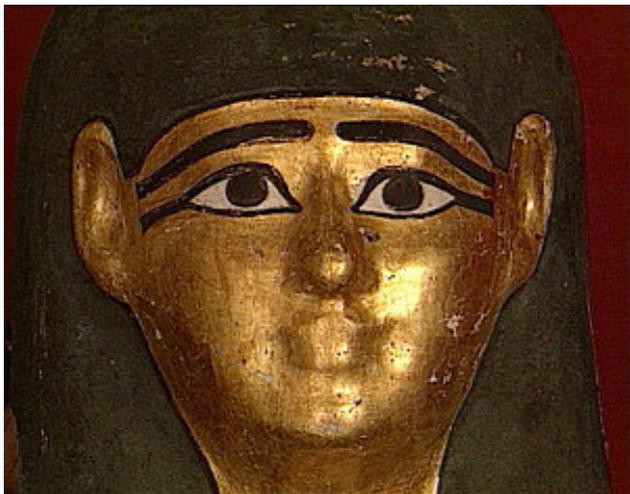


Presente come effetto percettivo in bambini di 6-7 mesi

La sorgente di luce è ambigua



Che ruolo giocano conoscenze a priori sul mondo?

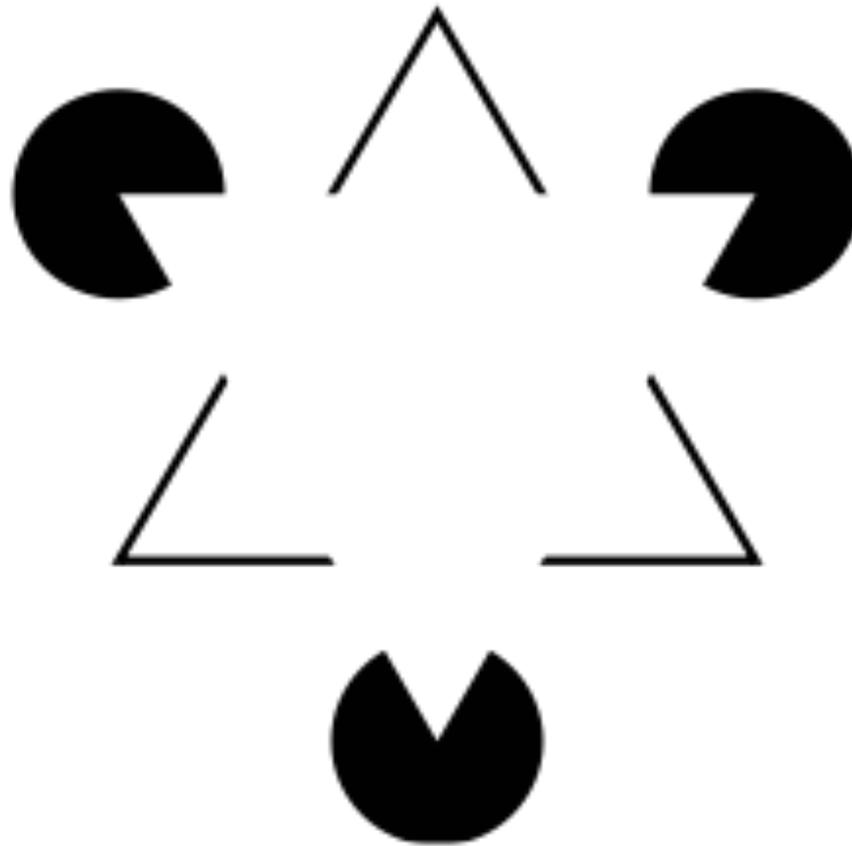


## *Narciso* (attribuito a Caravaggio)



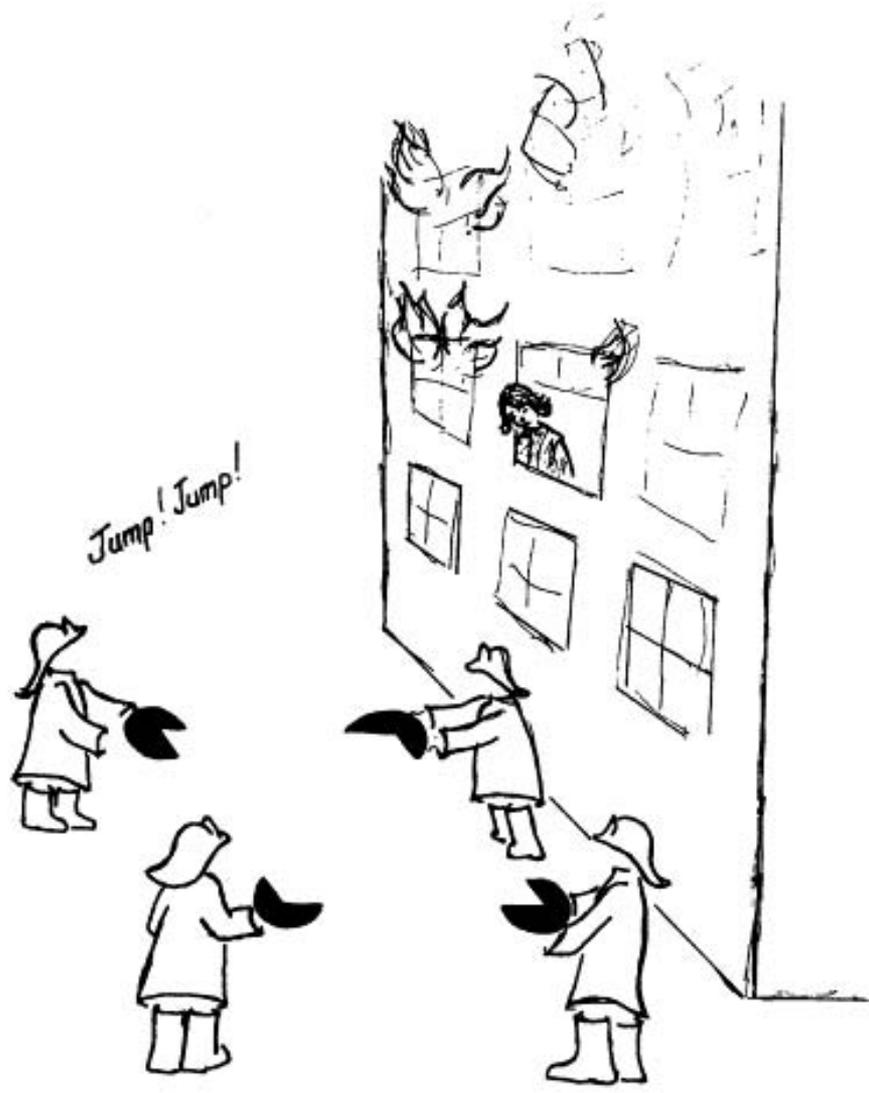
La presenza delle  
ombre rende solida,  
tridimensionale la  
figura  
Il pittore sa come  
usare le ombre.





## Il triangolo di Kanizsa

Opportune distribuzioni spaziali di chiaro e scuro possono dare origine a contorni illusori (prolungamento percettivo del contorno dell' "occlusore" dei cerchi neri)



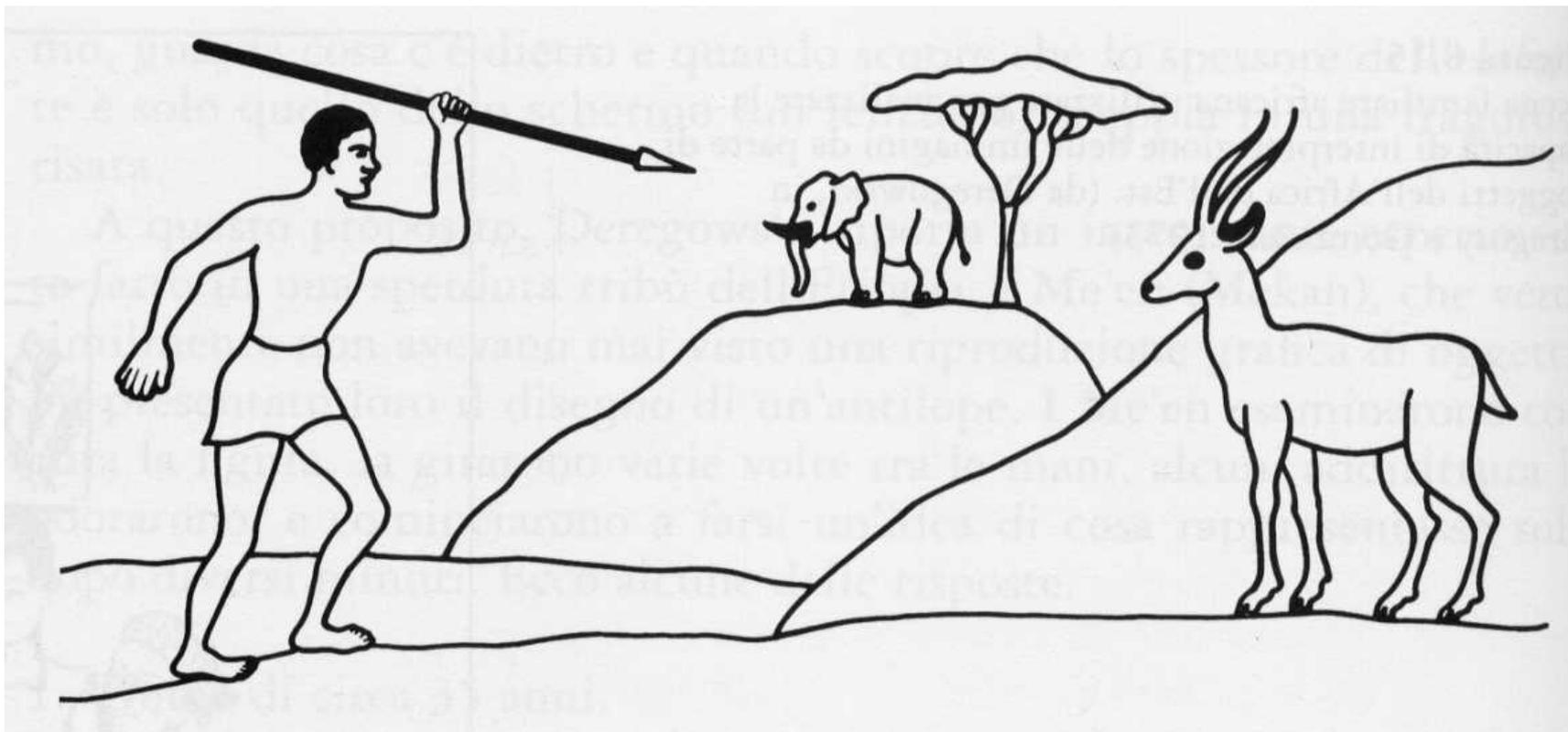
GESTALT FIREMEN PLAY A JOKE!

# L'effetto del contesto sulla percezione: cerchio o ellisse?

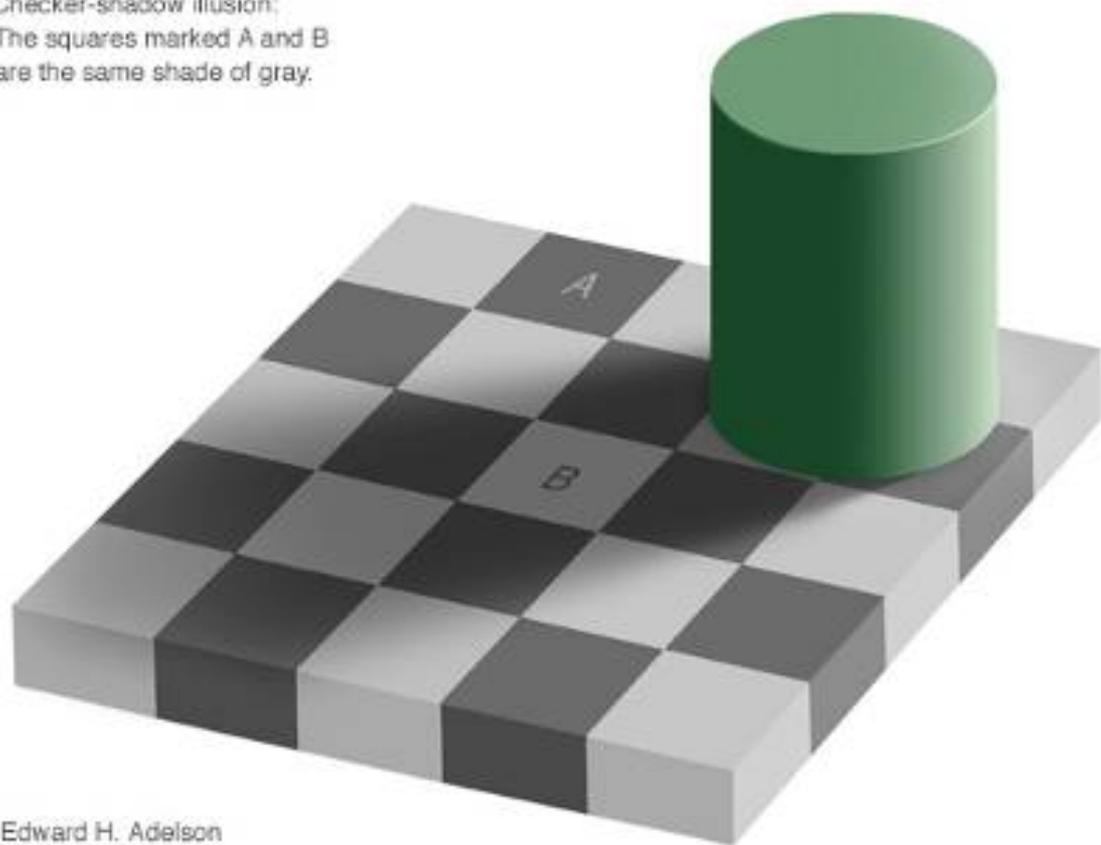


Anche in un quadro un oggetto di forma circolare può essere rappresentato come un'ellisse. Se il contesto consente il riconoscimento, la forma ellittica del cerchio dà informazioni sulla sua posizione obliqua nella tridimensionalità dello spazio rappresentato dal quadro.

Vediamo ciò che abbiamo imparato a vedere

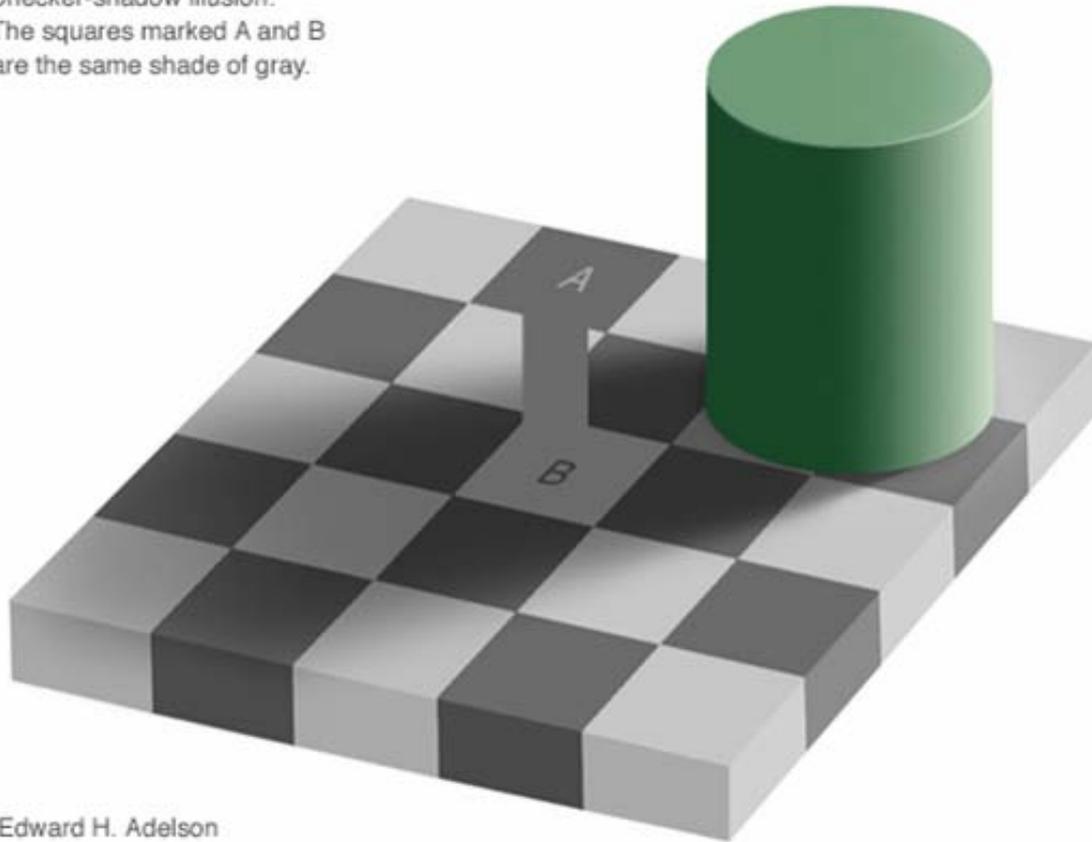


Checker-shadow illusion:  
The squares marked A and B  
are the same shade of gray.



Edward H. Adelson

Checker-shadow illusion:  
The squares marked A and B  
are the same shade of gray.



Edward H. Adelson

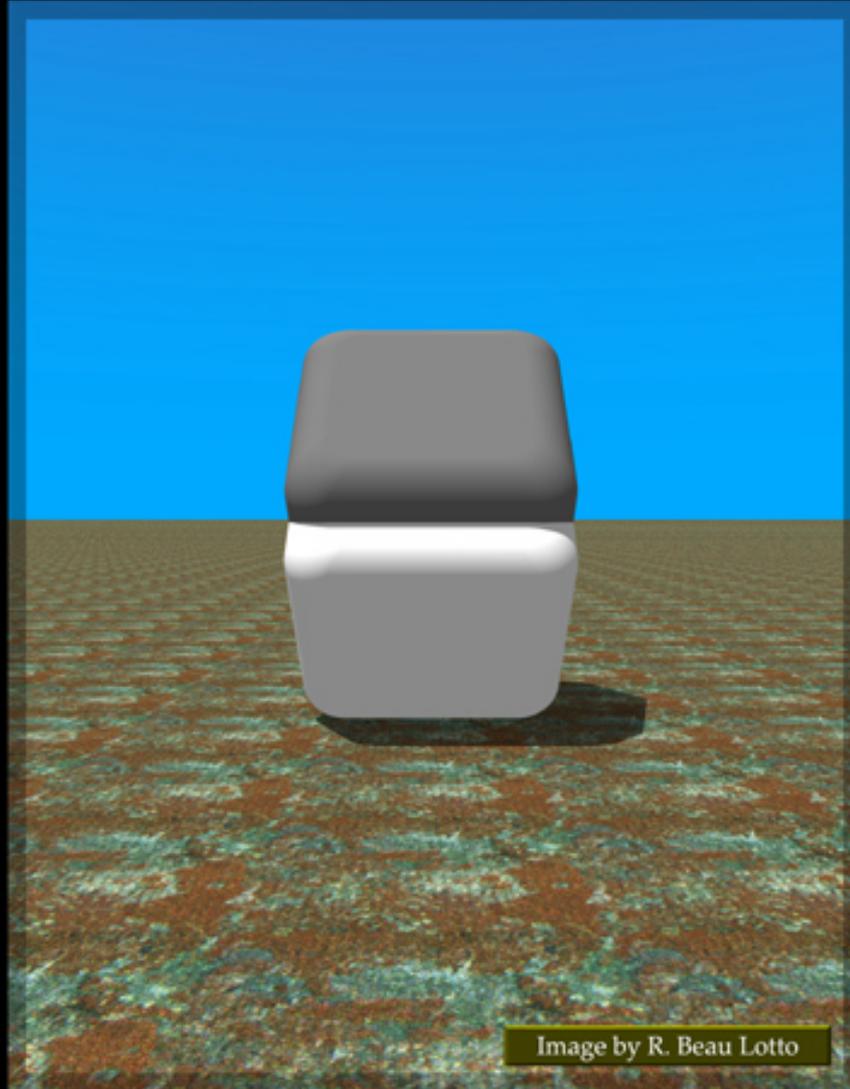


Image by R. Beau Lotto

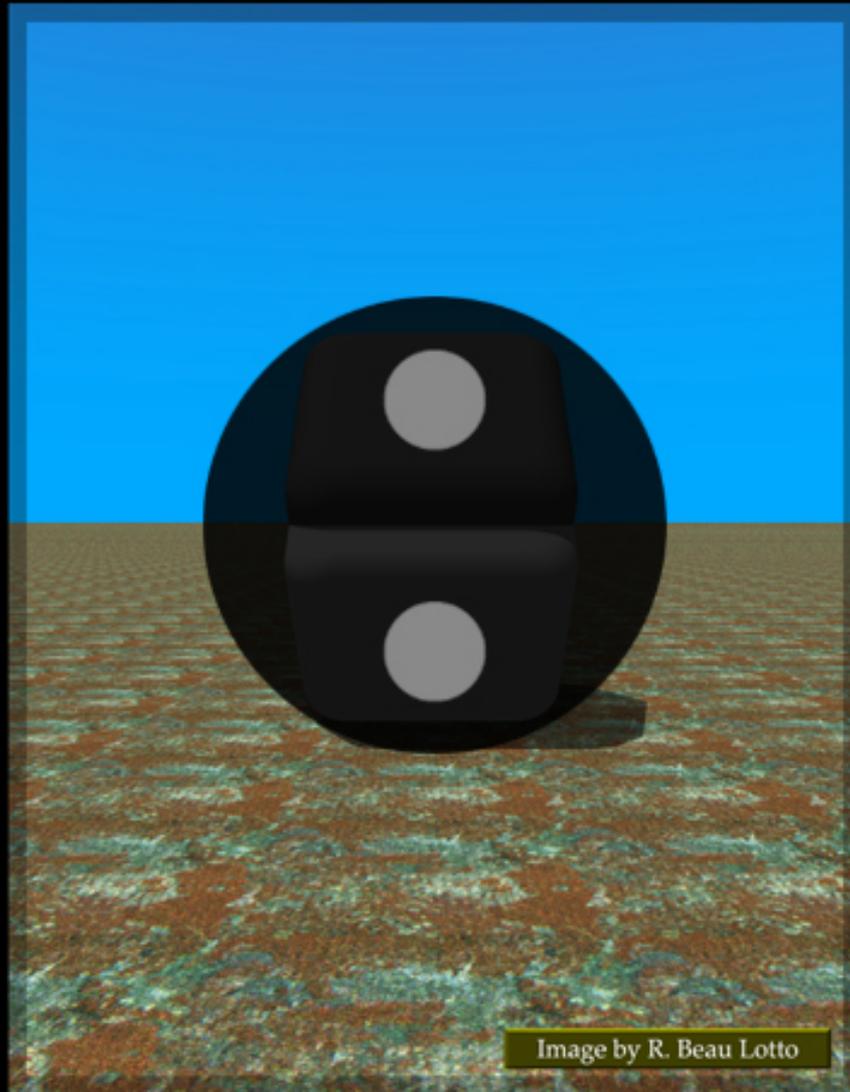


Image by R. Beau Lotto

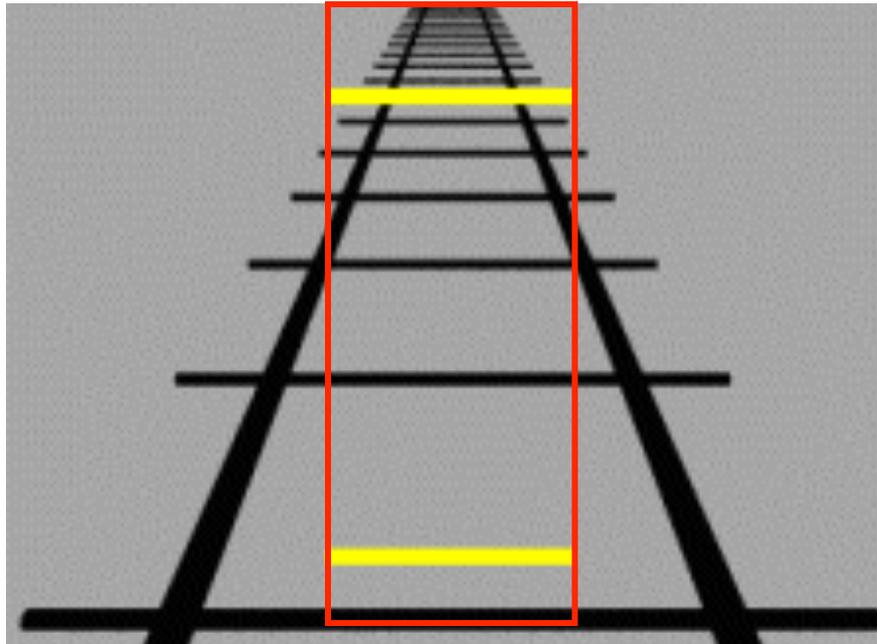
## Distanza e dimensioni

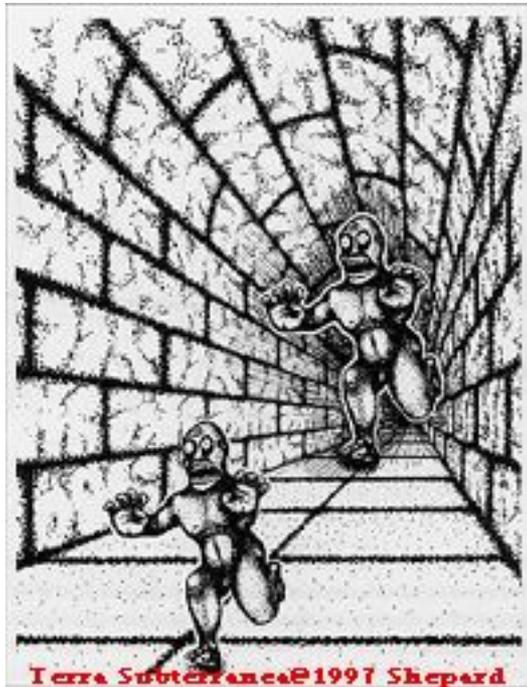
Provate a mettere le mani di fronte a voi con le braccia semipiegate e poi stendete completamente una delle due braccia: le mani sono a distanza diversa dai vostri occhi, ma vi sembreranno delle stesse dimensioni anche se le rispettive immagini retiniche saranno di dimensioni molto diverse.

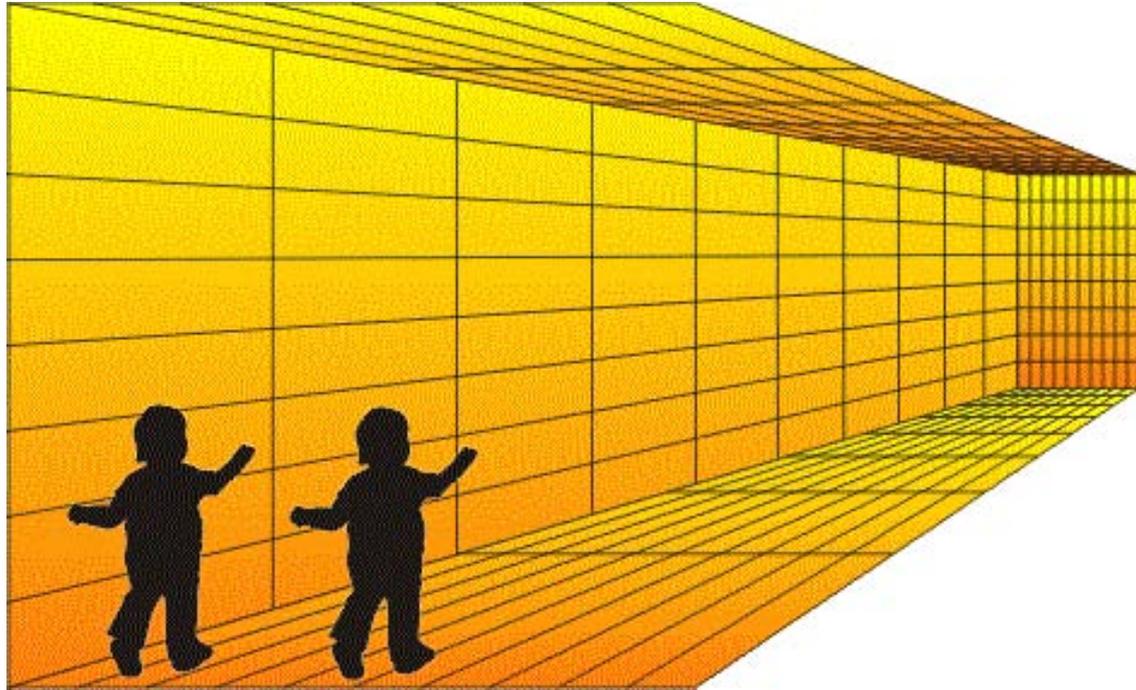
Costanza delle dimensioni

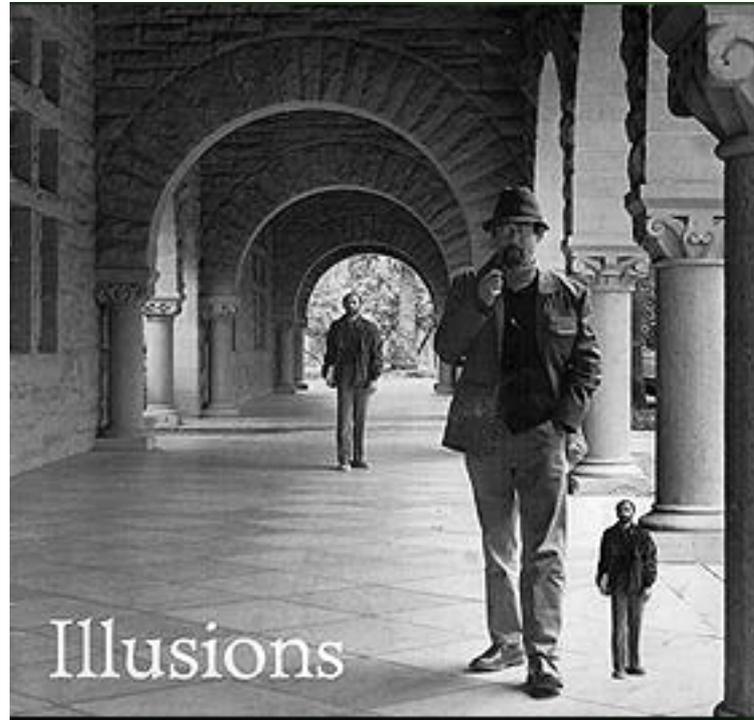
Per oggetti più lontani da noi di qualche metro, vale invece la legge della costanza dell'immagine retinica

L'illusione di Ponzo





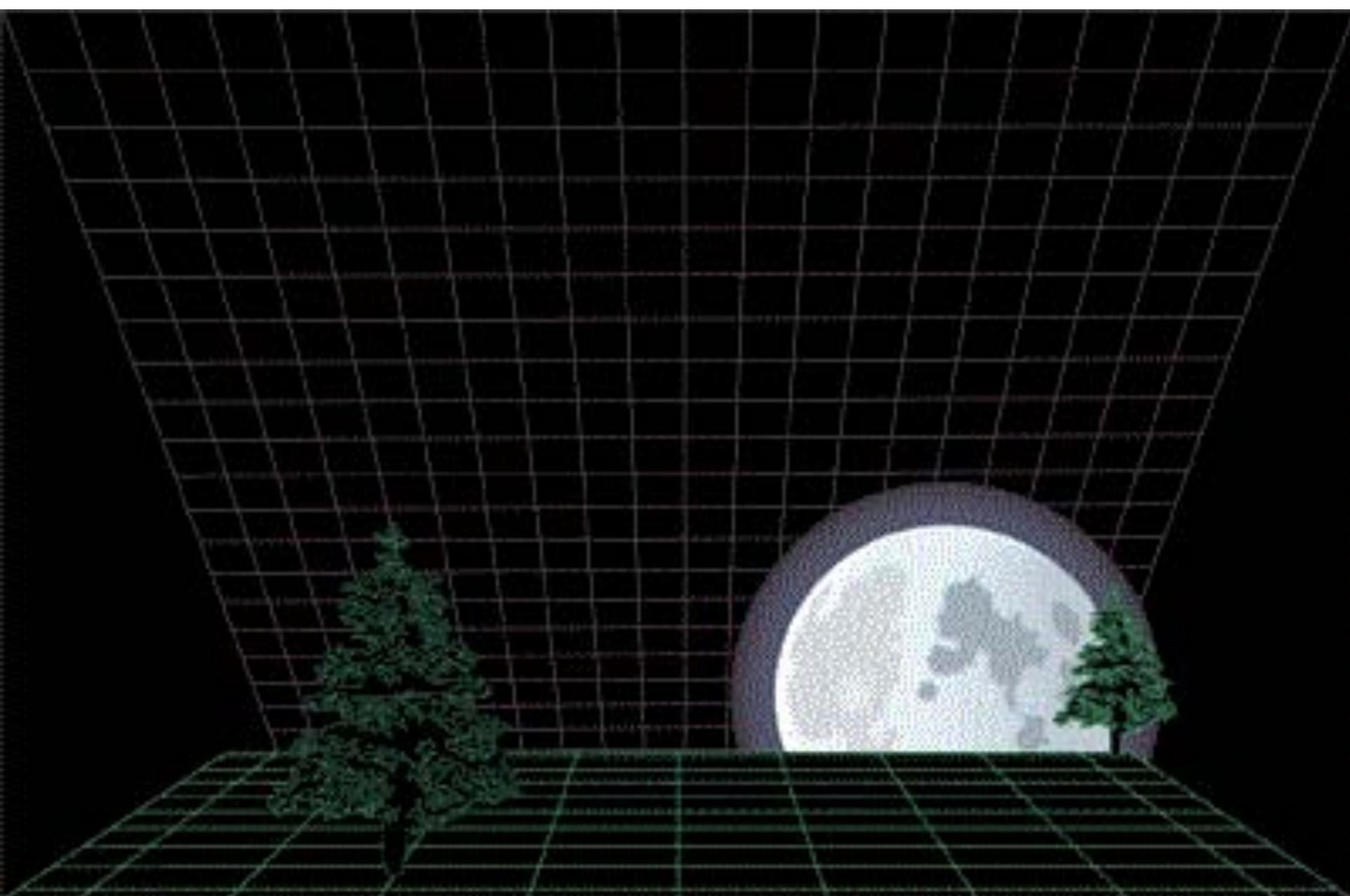




Fin qui 29 ottobre







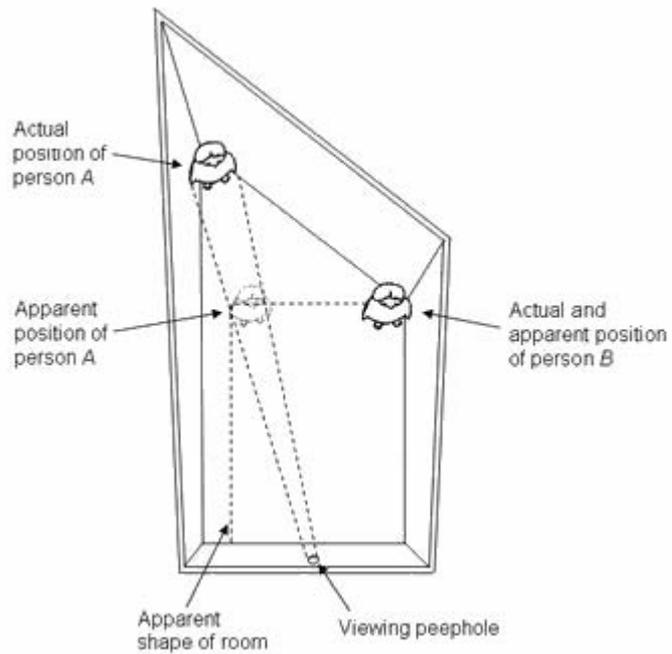
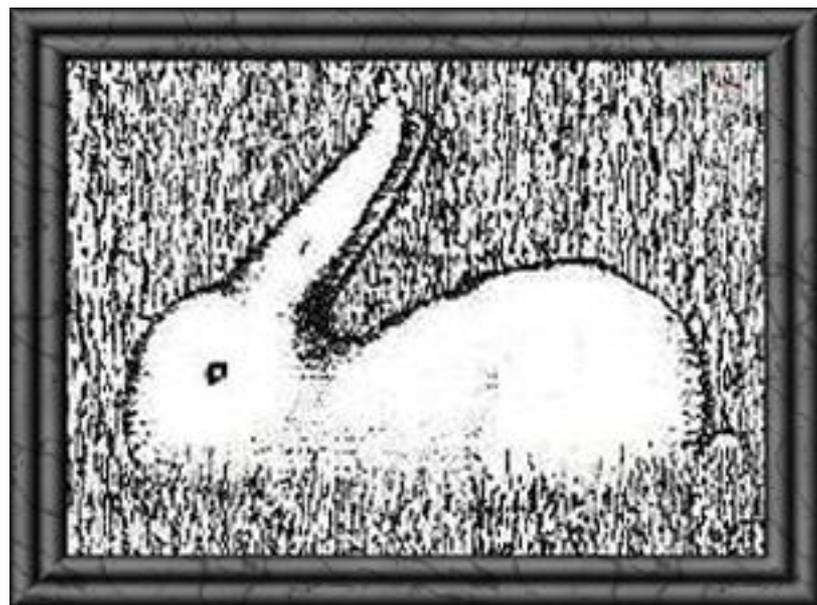


Immagine ambigua

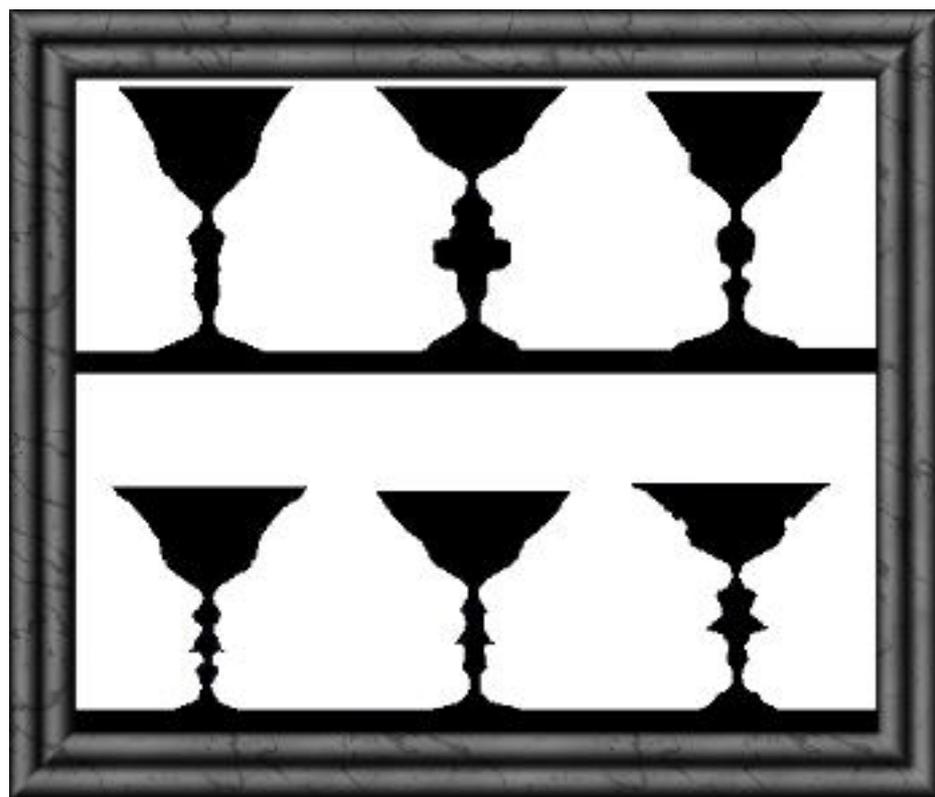


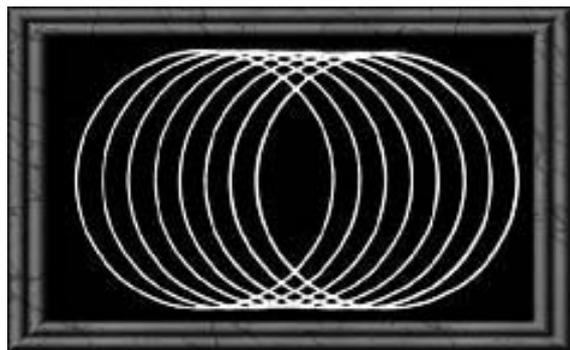




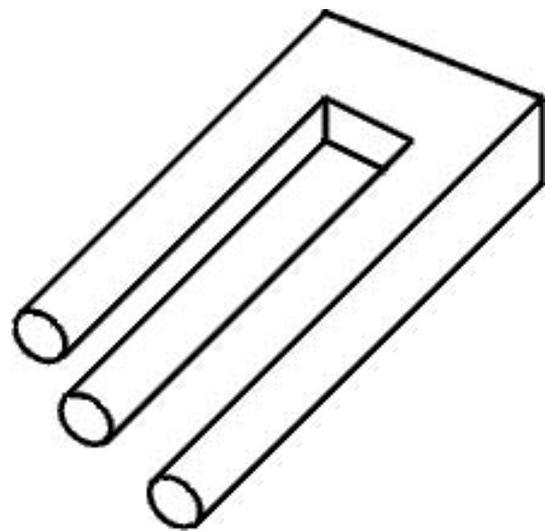


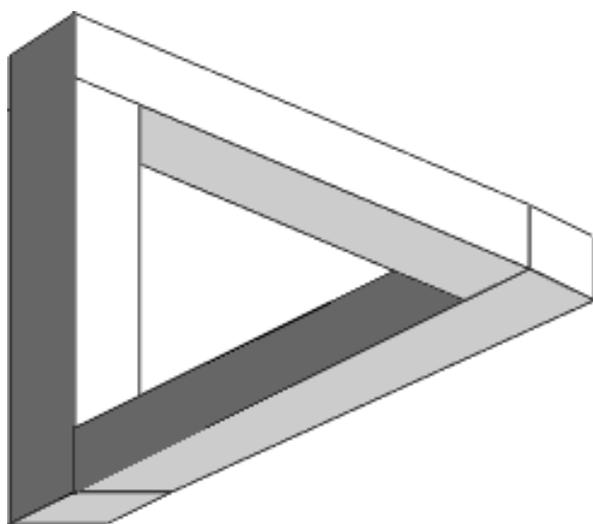


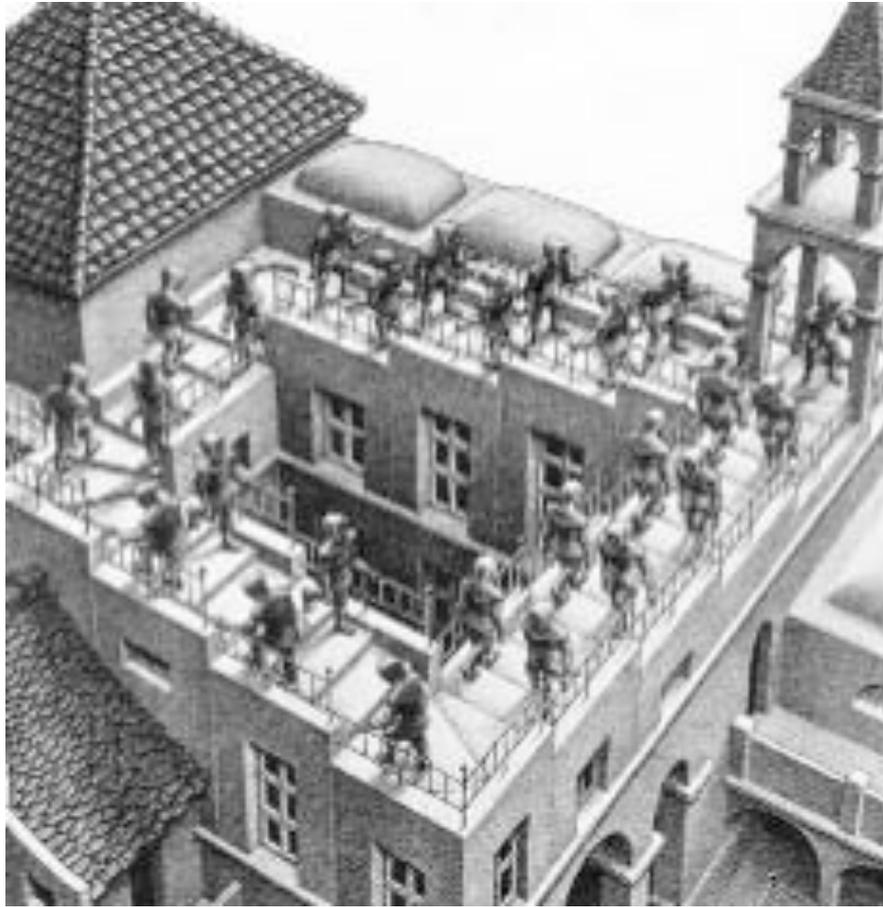




Immagini impossibili







Maurits Cornelis Escher *Salita e discesa*

A cosa serve il colore?





Tre dimensioni da due immagini piate

Il sistema visivo è in grado di fornire il livello di descrizione di un oggetto richiesto in quel momento.

In effetti, a seconda dei casi, la caratteristica di maggior interesse di un oggetto può essere la sua forma, il suo colore, la sua distanza, la sua posizione.

A seconda delle richieste il sistema visivo sembra recuperare dalla stessa distribuzione di luminanza in ingresso diversi tipi di informazione, ad esempio il colore e la forma, e sembra metterne altre in secondo piano.

Questo modo di procedere suggerisce che il sistema visivo è in grado di svolgere in parallelo una molteplicità di compiti e che, a seconda delle richieste, è in grado di **focalizzare l'attenzione** sul risultato di uno o più processi simultanei.

Dalla stessa rappresentazione iniziale, la distribuzione di luminosità a livello dei fotorecettori, le informazioni relative ai parametri diversi di uno stimolo, quali il contrasto o la posizione, verrebbero estratte in parallelo con processi successivi e smistate lungo vie nervose diverse, che terminano in aree corticali separate.

**In alcuni casi potremmo proprio dire che noi vediamo quello che ci serve vedere.**

L'idea è che per dare l'impressione di ricchezza in una scena non c'è alcun bisogno che la ricchezza sia tutta nella mente. Quello che serve nella testa è semplicemente un algoritmo per andare a prendere l'informazione in una scena.

Un algoritmo di questo tipo sono i movimenti oculari o gli spostamenti dell'attenzione. Se siamo interessati ad un dettaglio in una scena, ci basta muovere gli occhi o spostare l'attenzione su quel dettaglio, ed esso diventa immediatamente disponibile.

Non immagazziniamo tutta l'informazione sul mondo esterno nel cervello, ma abbiamo l'impressione che tutto quello che c'è da vedere lo vediamo perché se ci spostiamo gli occhi o l'attenzione lo vediamo.

Così, anche se solo una piccola parte di una scena è disponibile ad ogni istante per l'elaborazione visiva, abbiamo l'impressione di elaborare tutta la scena allo stesso livello in parallelo.

L'impressione di vedere tutto quel che c'è da vedere in una scena contemporaneamente è un'illusione.

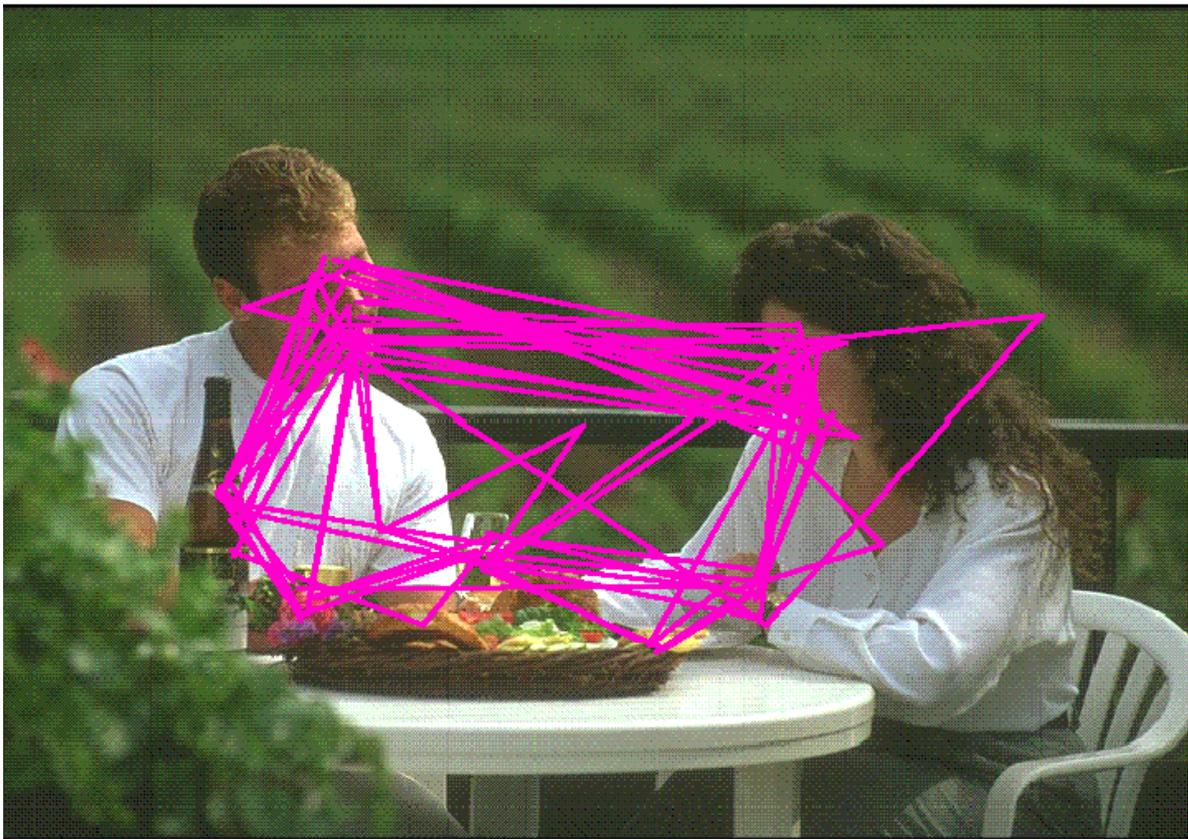
Vediamo quello che ci interessa vedere

# Inattention blindness (Colavita effect)

Es <https://www.youtube.com/watch?v=y6qgoM89ekM>

# Change blindness

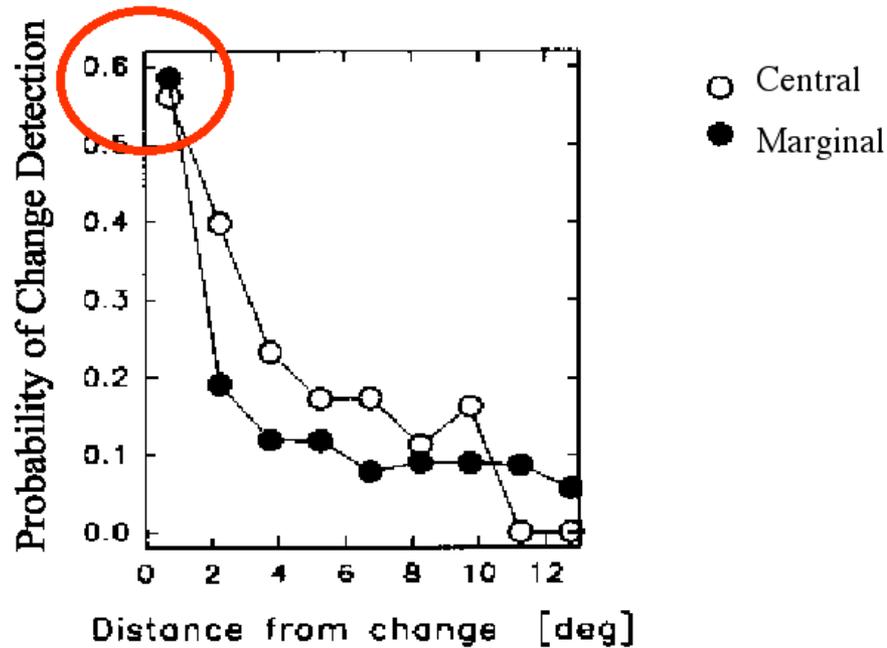
Es <http://www2.psych.ubc.ca/~rensink/flicker/download/>



Traiettorie dei movimenti oculari di un osservatore della scena

E' come se l'osservatore muovesse gli occhi in cerchi. Nel libro ci sono esempi di traiettorie di movimenti oculari compiute da osservatori di quadri o fotografie. Solo poche posizioni vengono scannerizzate dai movimenti oculari e fissate ripetutamente.

Perché?  
Guardare una foto o un quadro non è accumulare il massimo dell'informazione in una rappresentazione interna ma piuttosto avere accesso alle cose di cui il quadro tratta. Chi giudica quali sono le cose di cui un quadro tratta? L'osservatore, ma anche il pittore.  
Se il focus dell'immagine qui sopra viene percepito come una coppia a cena, queste sono le componenti che verranno osservate.



We looked at the probability of detecting the change as a function of the position of the eye. We found, as you might expect, that the further your eye was from the change location, the smaller the probability of detecting the change was. You can see this from the fact that the graphs drop lower and lower as we go to the right, corresponding to greater eccentricities.

**But one very surprising thing is visible in this graph. The probability of detecting the change when you are looking directly at the change, that is the leftmost point of the graph, is less than 60%.**

**That is, in more than 40% of the cases when the eye was looking directly at the change, it is not seen!**

This fact is coherent with the approach of "you see what you want to see". According to this, **when something falls on your retina, or when your visual system processes something, that does not necessarily mean you see it.** Seeing only occurs when you are currently exercising your mastery of the sensorimotor contingencies associated with that thing, sort of "manipulating" it with your eyes.

When I look at an object, I can be conscious of any number of its aspects: its color, its identity, its background, its position, etc. I would say that only the aspect that I'm currently checking on is actually being seen. So other aspects, even if they are being directly looked at, will not be seen.

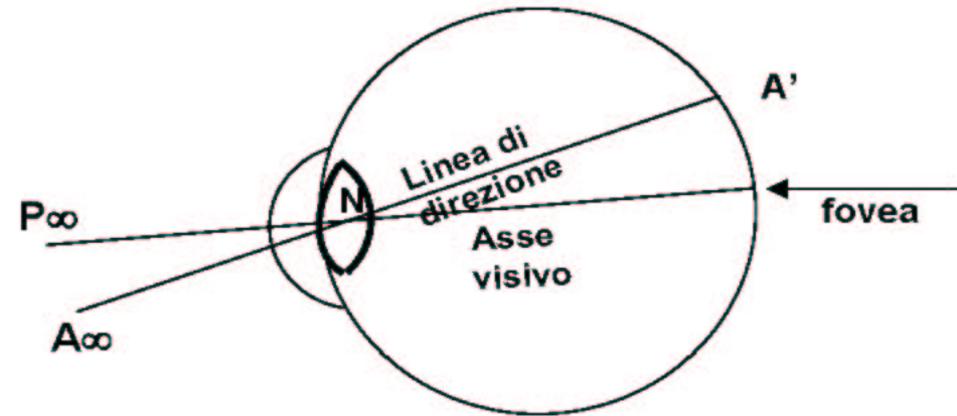
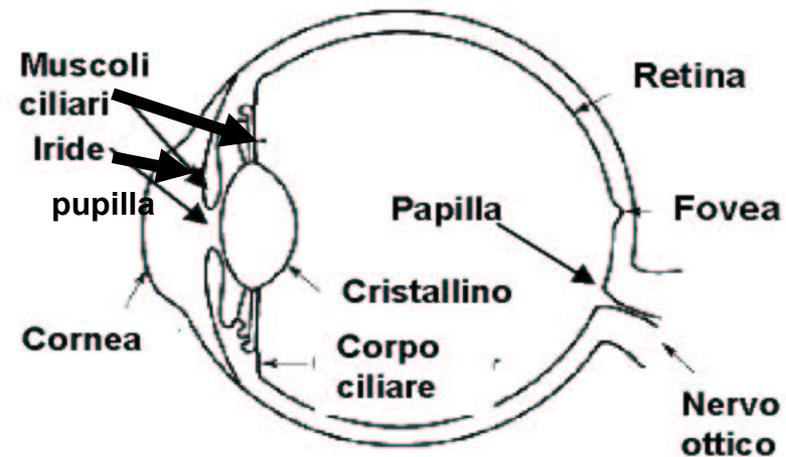
Interazioni cross-modali: l'effetto McGurk  
es <https://www.youtube.com/watch?v=G-IN8vWm3m0>



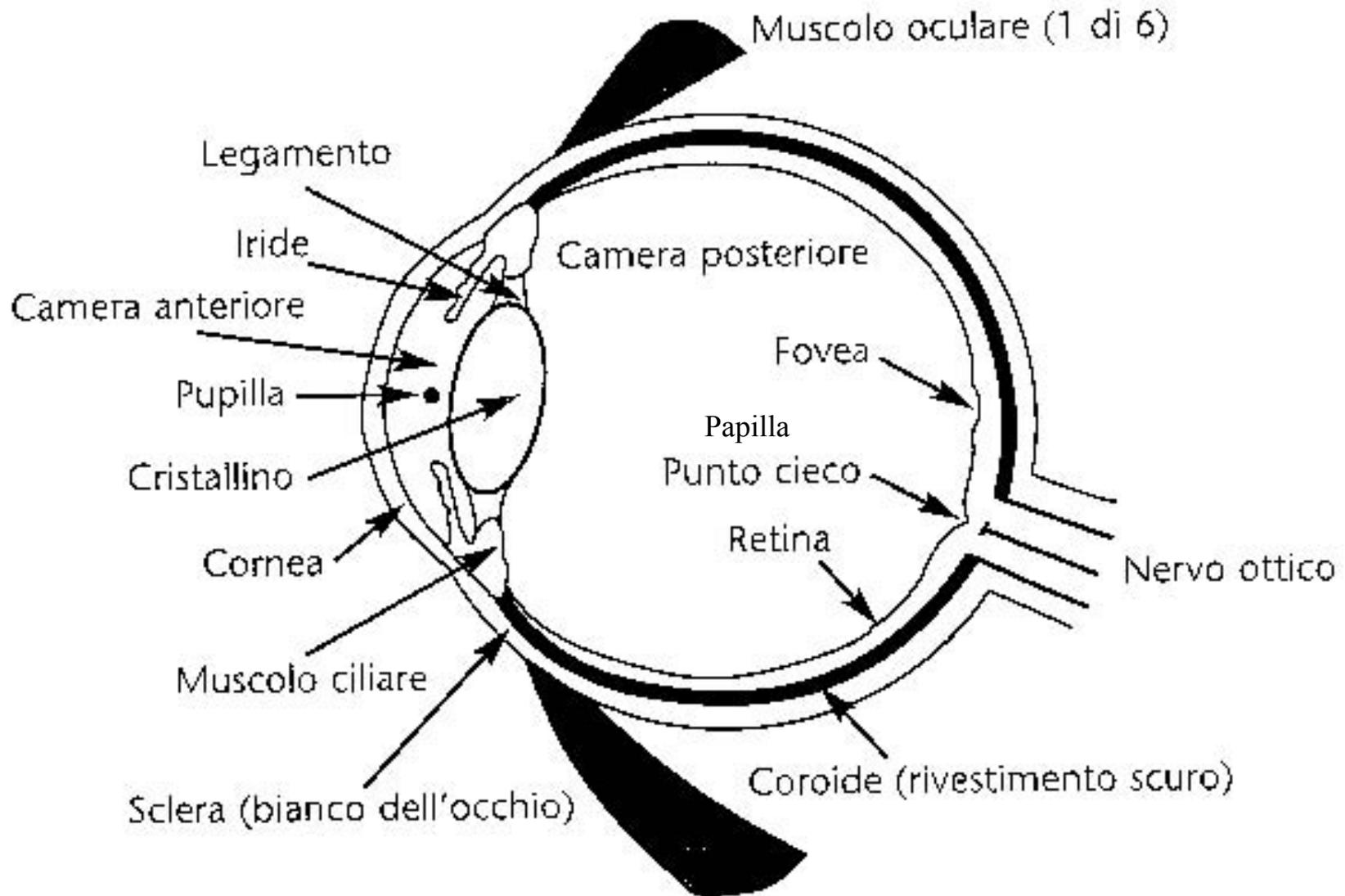
# **Organizzazione anatomico funzionale del sistema visivo**

# Il primo passo verso la visione: la messa a fuoco di un'immagine

I mezzi diottrici dell'occhio permettono la messa a fuoco delle immagini sulla retina



# L'occhio umano



# Rifrazione

- La rifrazione accade alla superficie di contatto fra due mezzi ottici con indici di rifrazione diversi.

Light Refraction  
by Water



Figure 3

# La rifrazione dipende della densità ottica

Mezzo	Indice di rifrazione
Aria	1.000294
Idrogeno	1.000139
Acqua	1.33
Azoto	1.000297
Ossigeno	1.000272
Acetone	1.359
Etanolo	1.36
Etere etilico	1.352
Cloruro di sodio	1.53
Vetro comune	1.579
Plexiglas	1.48
Polietilene	1.54
Teflon	1.30
Diamante	2.465
Glicerolo	1.474
Olio di legno cedro	1.515
Calcite	1.658
Balsamo del Canada	1.530



**Figure 3**

# La rifrazione dipende della densità ottica

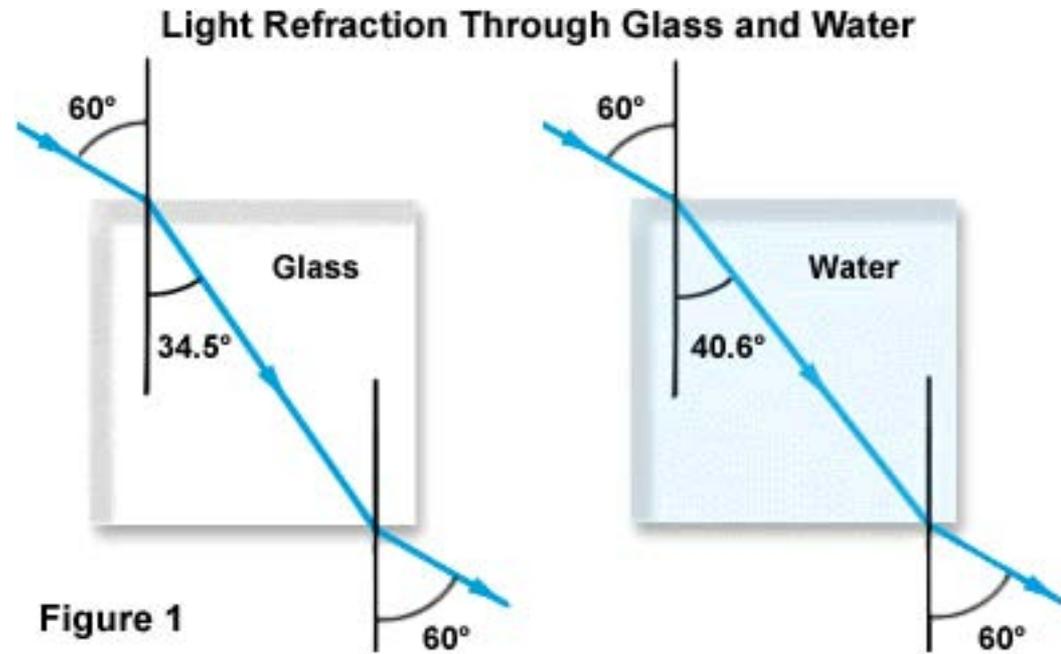
- L' acqua è più densa dell' aria.
- Segue la legge di Snell:

$$\eta_1/\eta_2 = \sin \theta_2/ \sin \theta_1$$

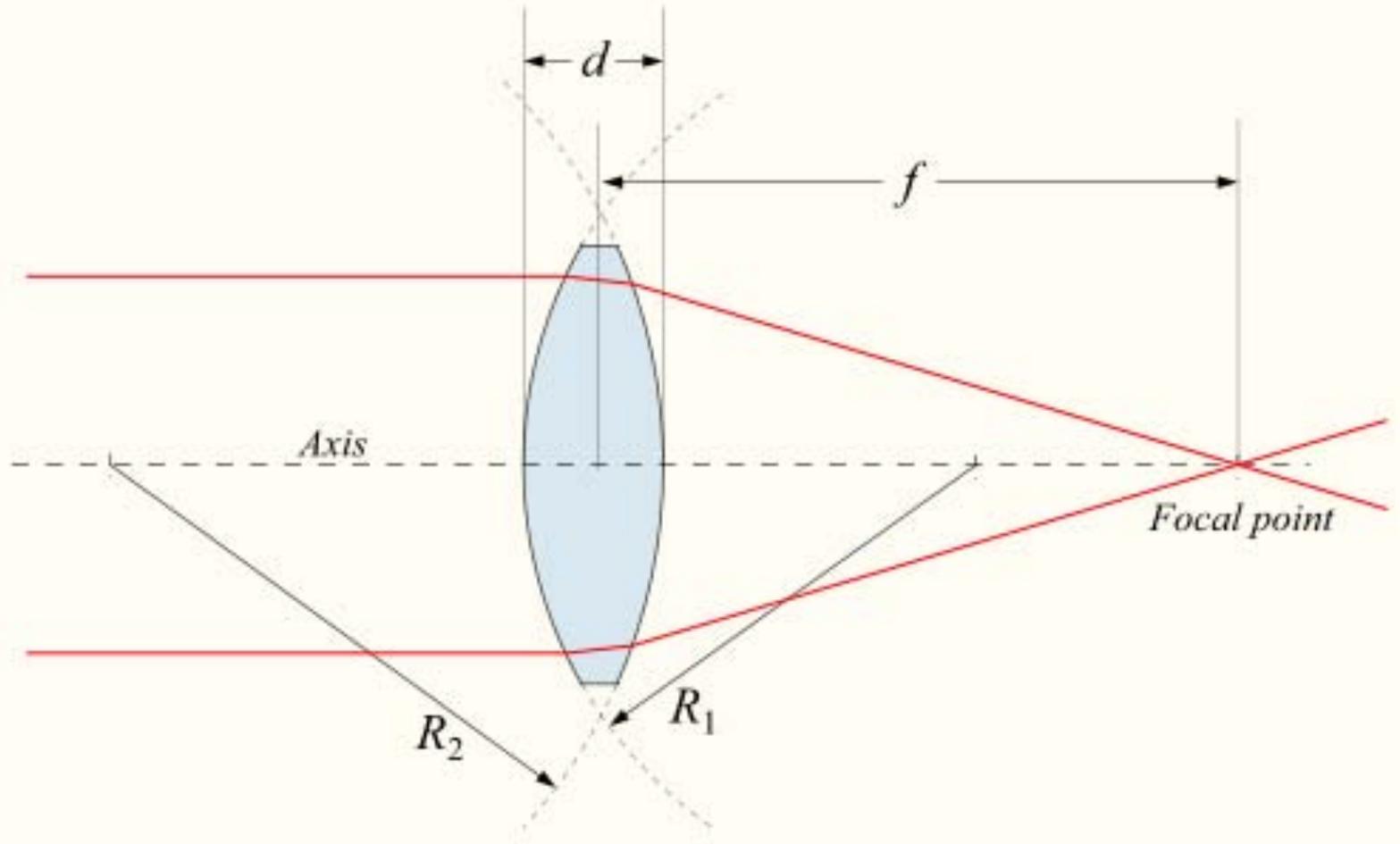
Da cui:

$$\eta_1 \sin \theta_1 = \eta_2 \sin \theta_2$$

$$1 \sin (60) = 1.33 \sin (40.5)$$

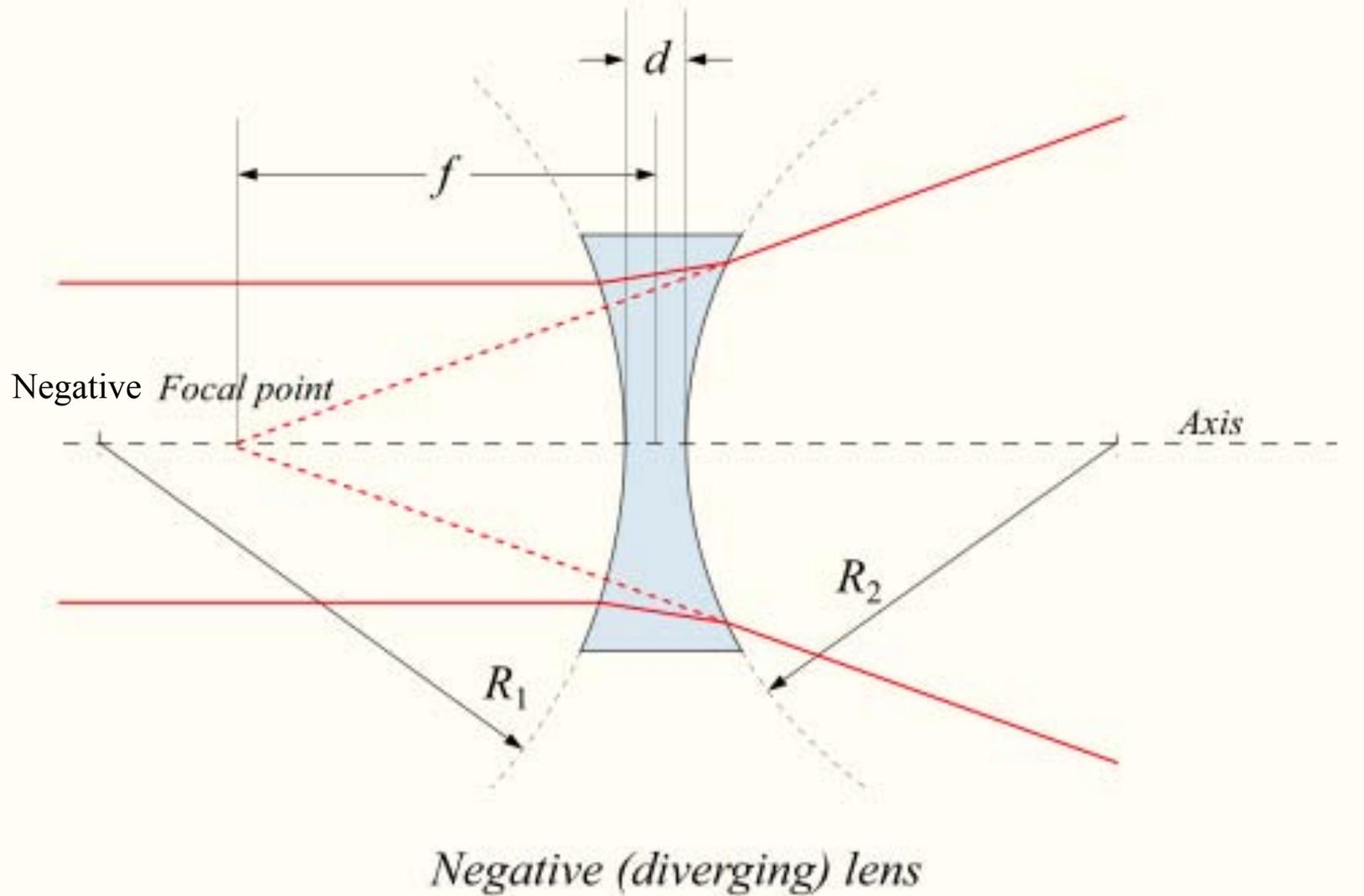


# Una lente bi-convessa

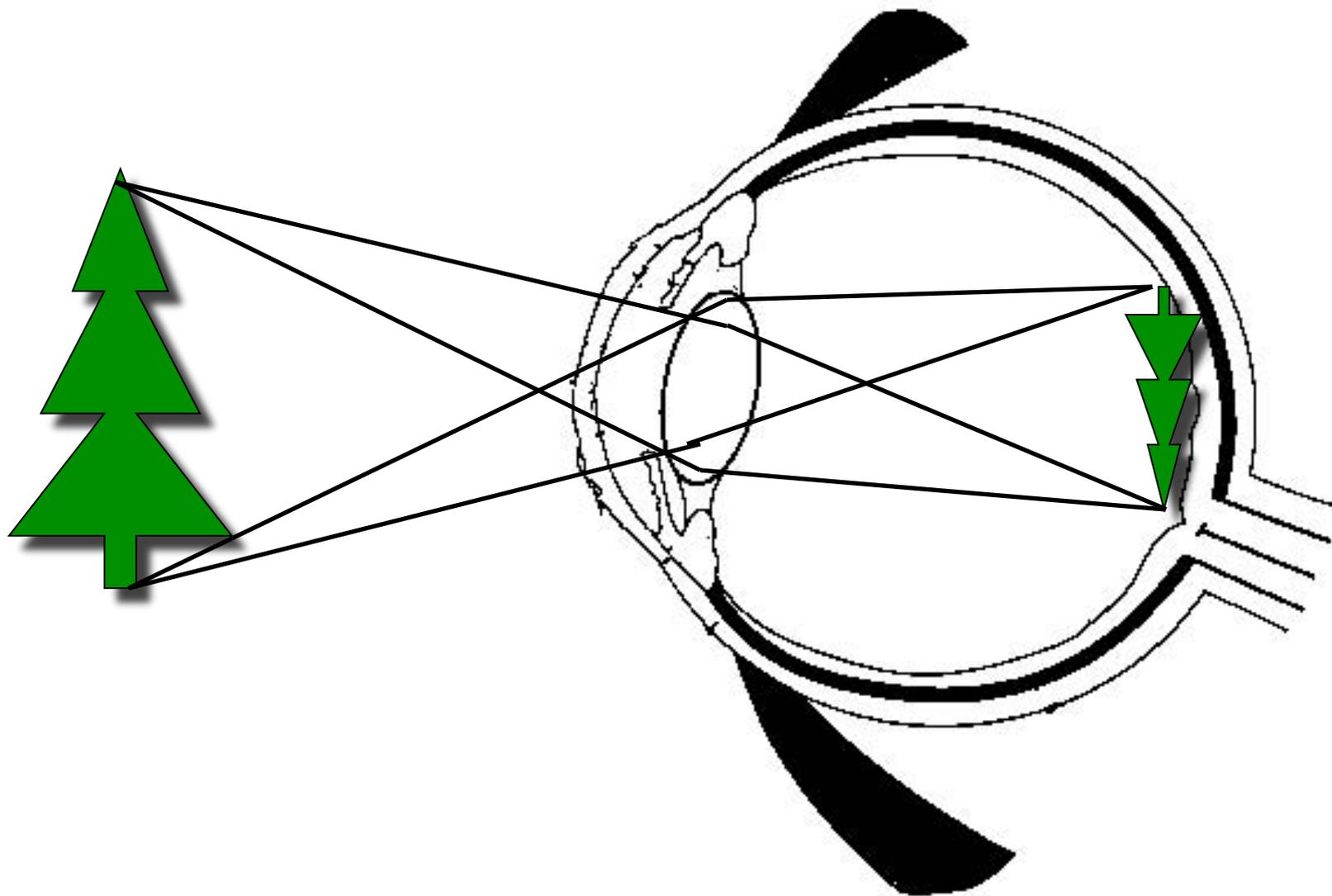


*Positive (converging) lens*

# Una lente bi-concava



L'immagine retinica è invertita



La **cornea** è una lente a menisco la cui potenza è di 42 diottrie (ricordiamo che una diottria è l'inverso di un metro). Se la cornea fosse l'unica lente dell'occhio, un oggetto all'infinito formerebbe la sua immagine circa 8 mm dietro la retina ( $P = n/f$ ) e, man mano che l'oggetto si avvicinasse, la posizione della sua immagine si allontanerebbe ulteriormente dalla retina.

Questa è la situazione in cui viene a trovarsi l'occhio privo di cristallino, asportato in quanto opaco (cataratta). La sola cornea non è quindi sufficiente per portare l'immagine di un oggetto all'infinito a fuoco sulla retina. Per questo è necessario il contributo del cristallino.

**Il cristallino** è una lente biconvessa la cui potenza è di circa 20 diottrie. Combinando insieme la potenza della cornea e quella del cristallino si ottiene la potenza totale dell'occhio che è di 60 diottrie.

Con questa potenza l'immagine di un oggetto all'infinito sarà a fuoco sulla retina, anzi sarà a fuoco esattamente sullo strato dei fotorecettori, le cellule retiniche che sono in grado di trasdurre il segnale luminoso in segnale nervoso.

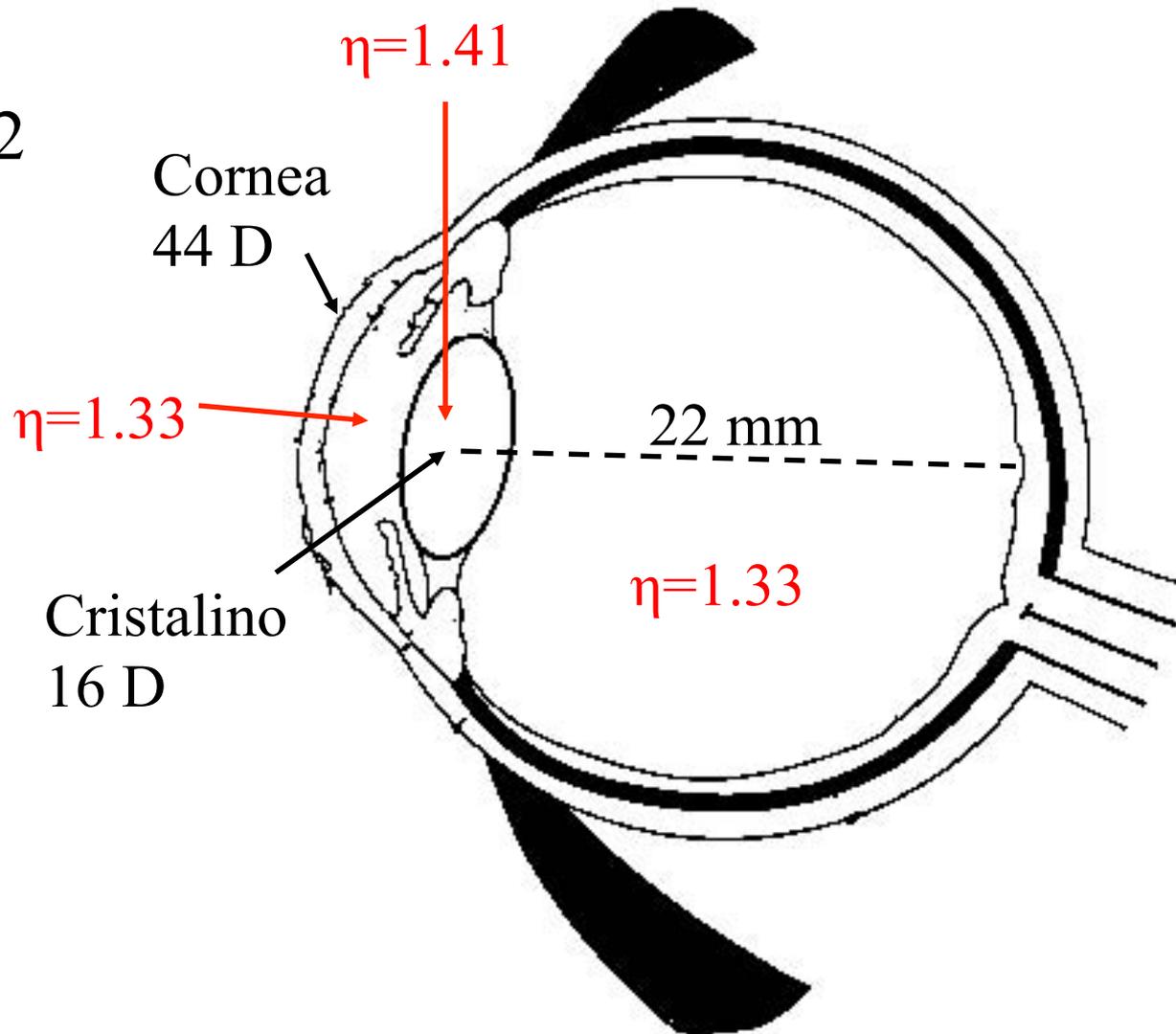
Un occhio che abbia queste caratteristiche si dice **emmetrope**.

# La potenza dell'occhio (a riposo)

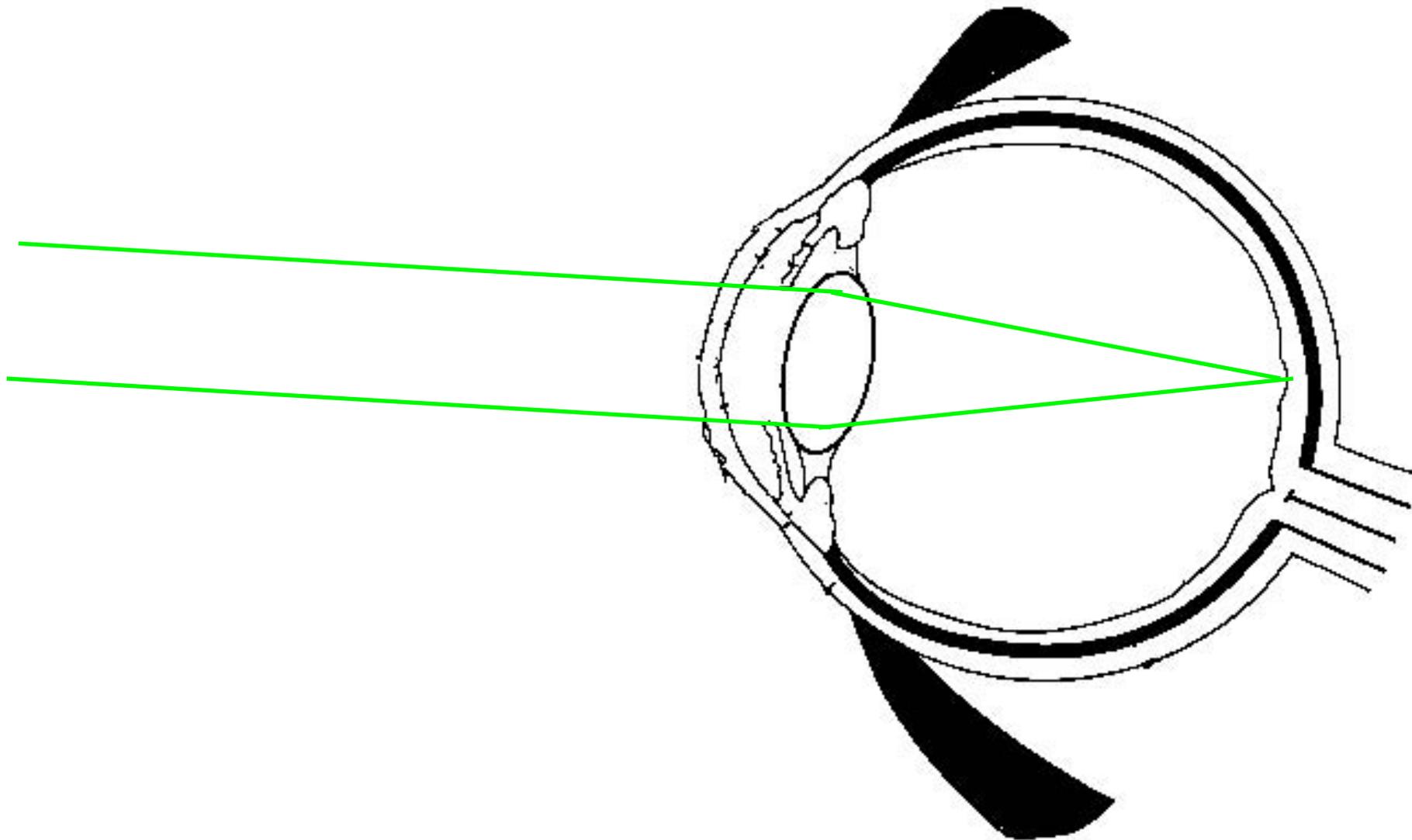
$$P = \eta / f = 1.33 / 0.022$$

$$P = 60 \text{ D}$$

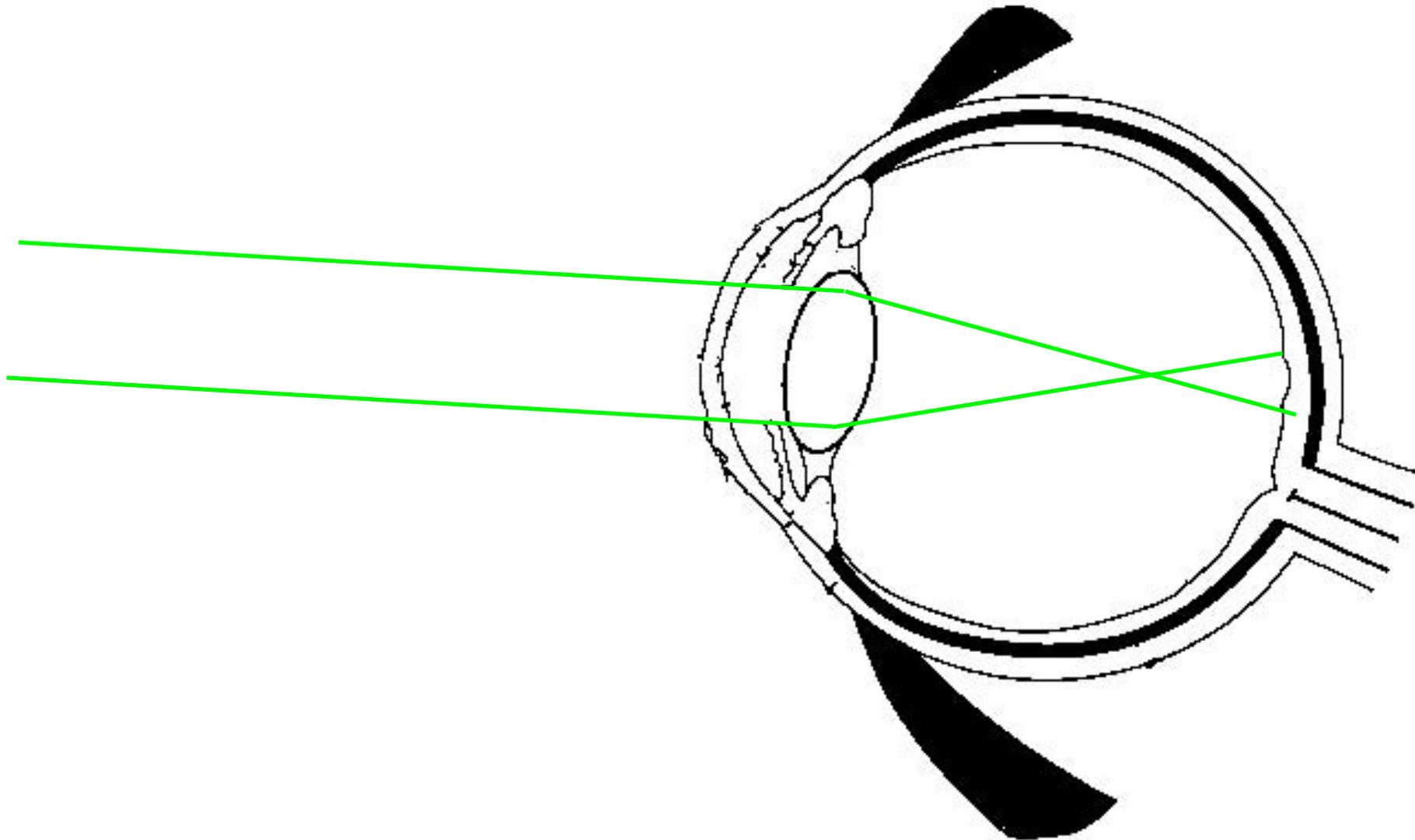
$$\eta = 1$$



# Un occhio emmetrope

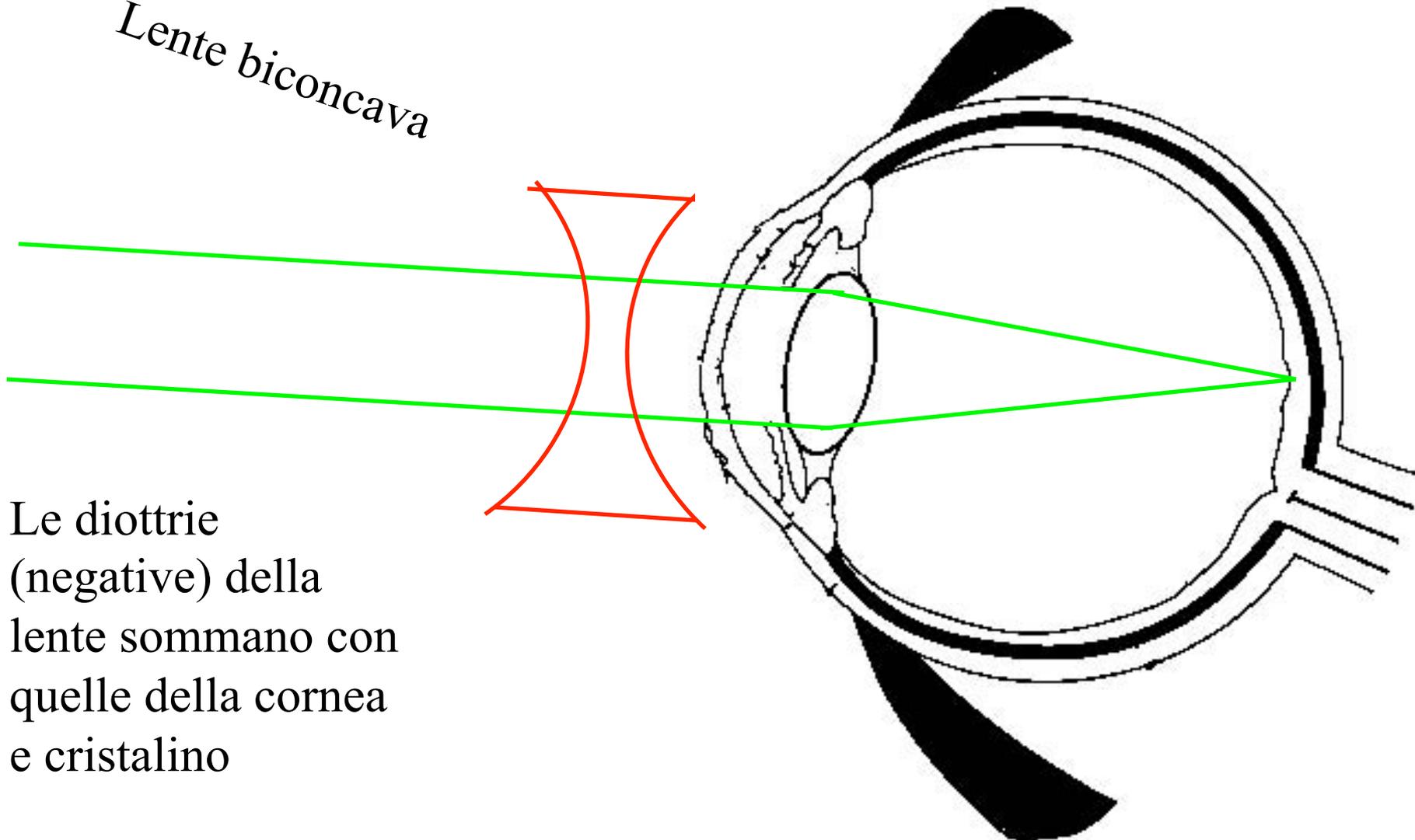


# Un occhio miope



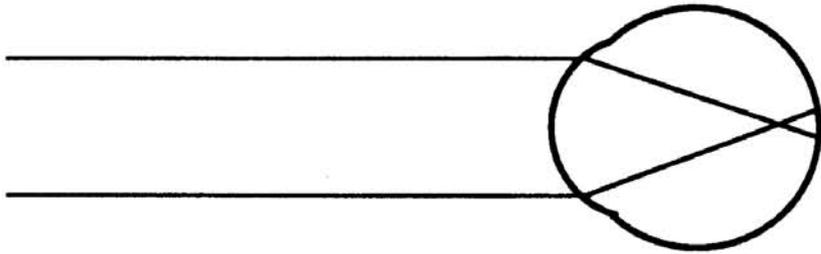
# Un occhio miope corretto

*Lente biconcava*

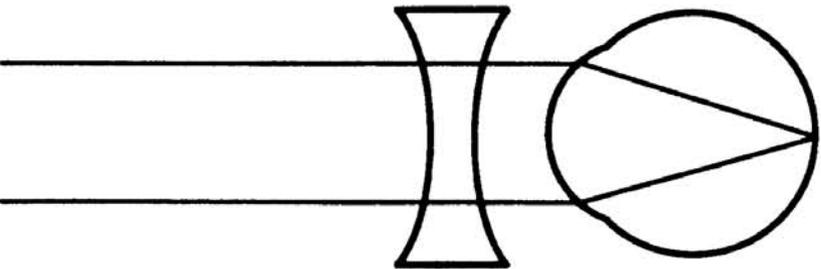


Le diottrie  
(negative) della  
lente sommano con  
quelle della cornea  
e cristallino

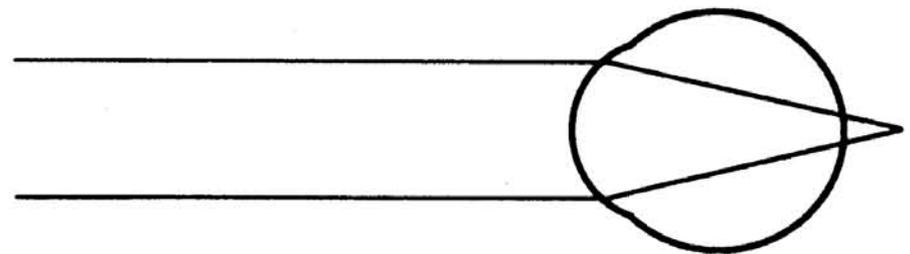
miopia



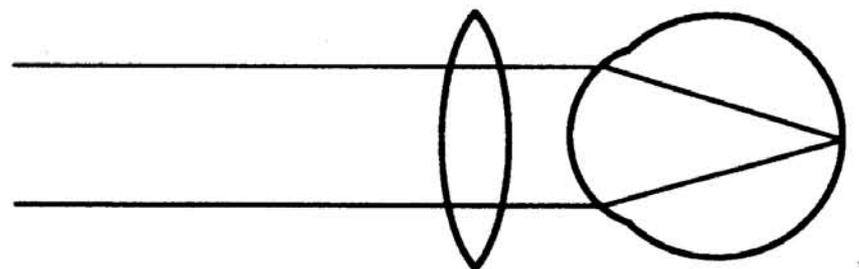
Lente biconcava



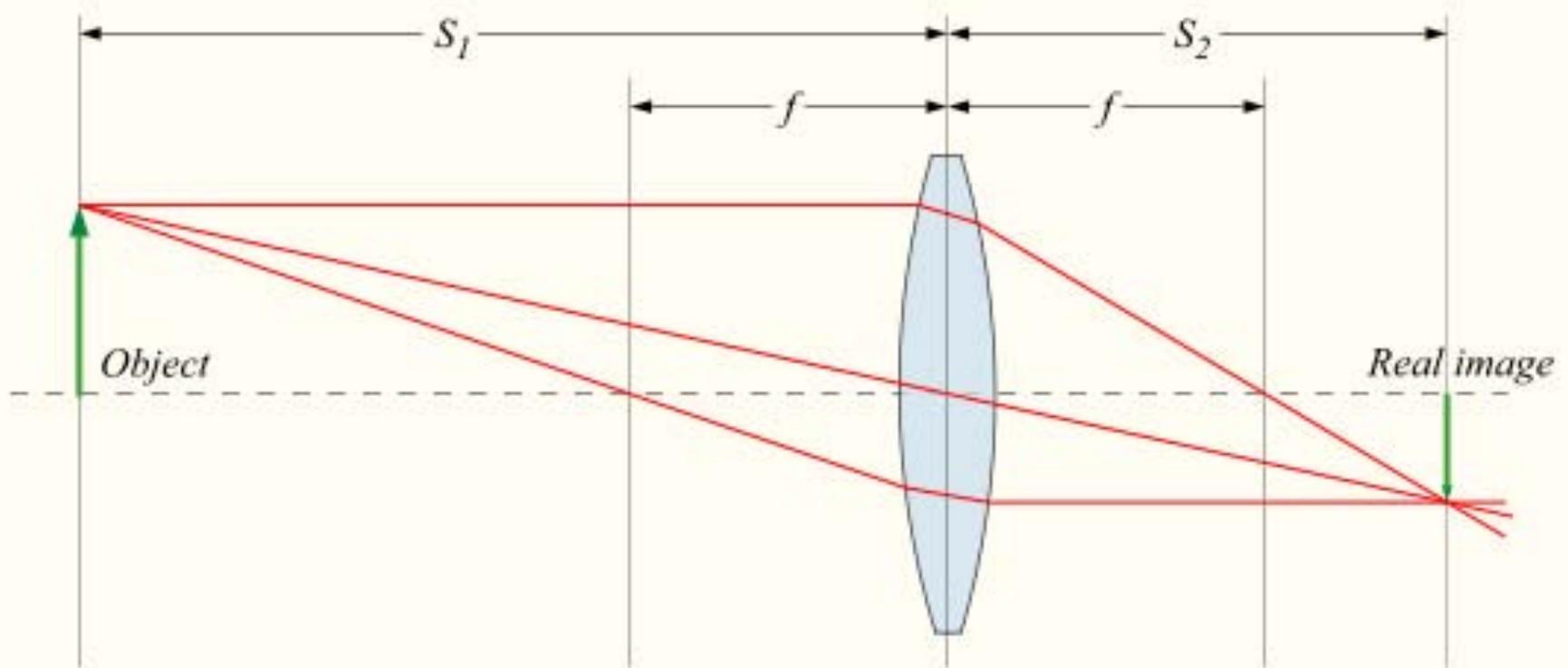
ipermetropia



Lente biconvessa



# Geometria ottica per oggetti non all'infinito



Per  $S_1 > f$  si ha che  $1/S_1 + 1/S_2 = 1/f$

Finora abbiamo ragionato per la messa a fuoco di oggetti all'infinito.

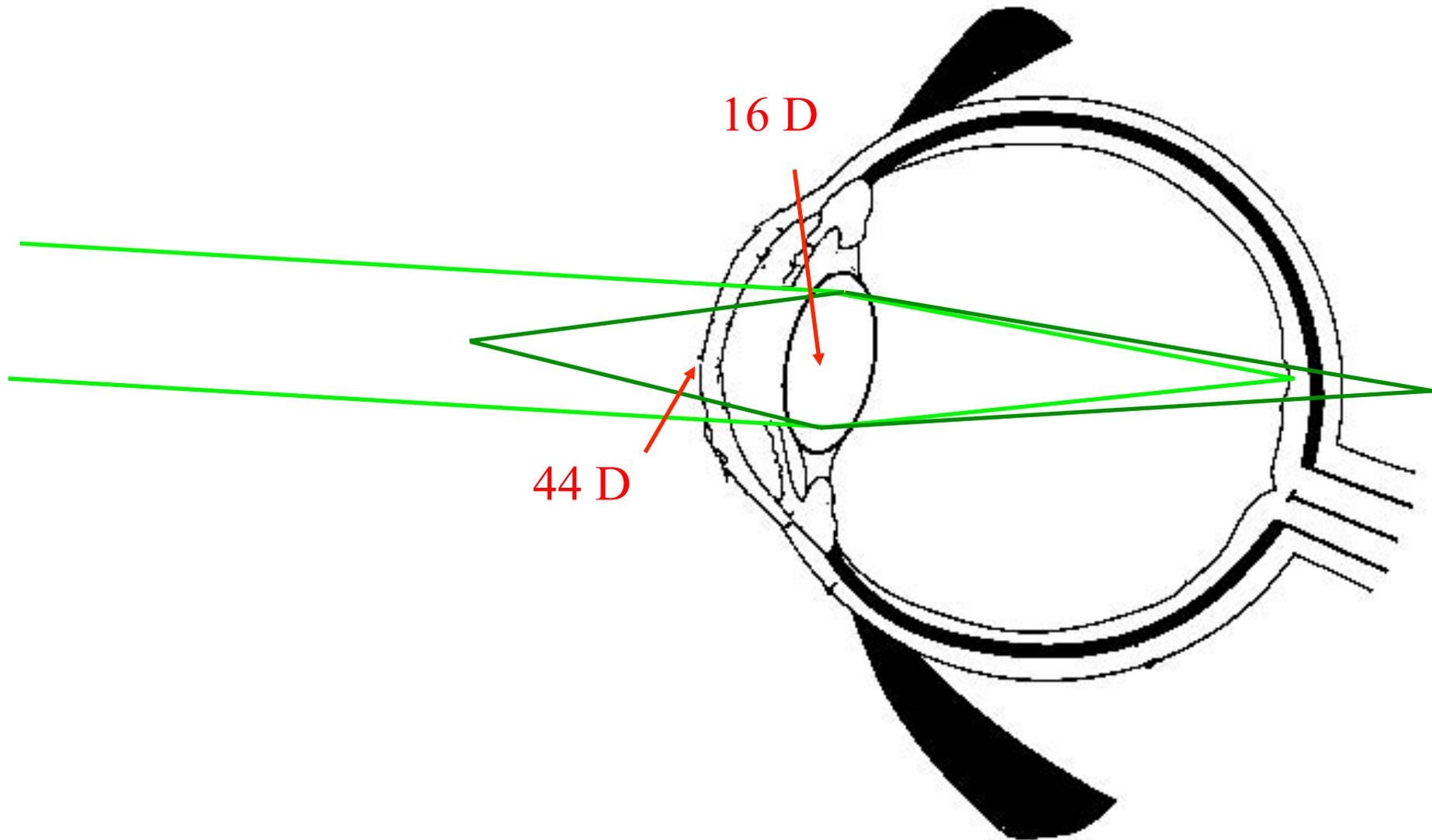
Un oggetto che disti da noi 1 m non potrebbe essere messo a fuoco se la potenza dell'occhio rimanesse quella che abbiamo sopra definito.

Per mettere a fuoco oggetti vicini a noi la potenza dell'occhio deve aumentare, in modo da riportare sulla retina il punto immagine, che all'avvicinarsi dell'oggetto andrebbe a formarsi dietro la retina.

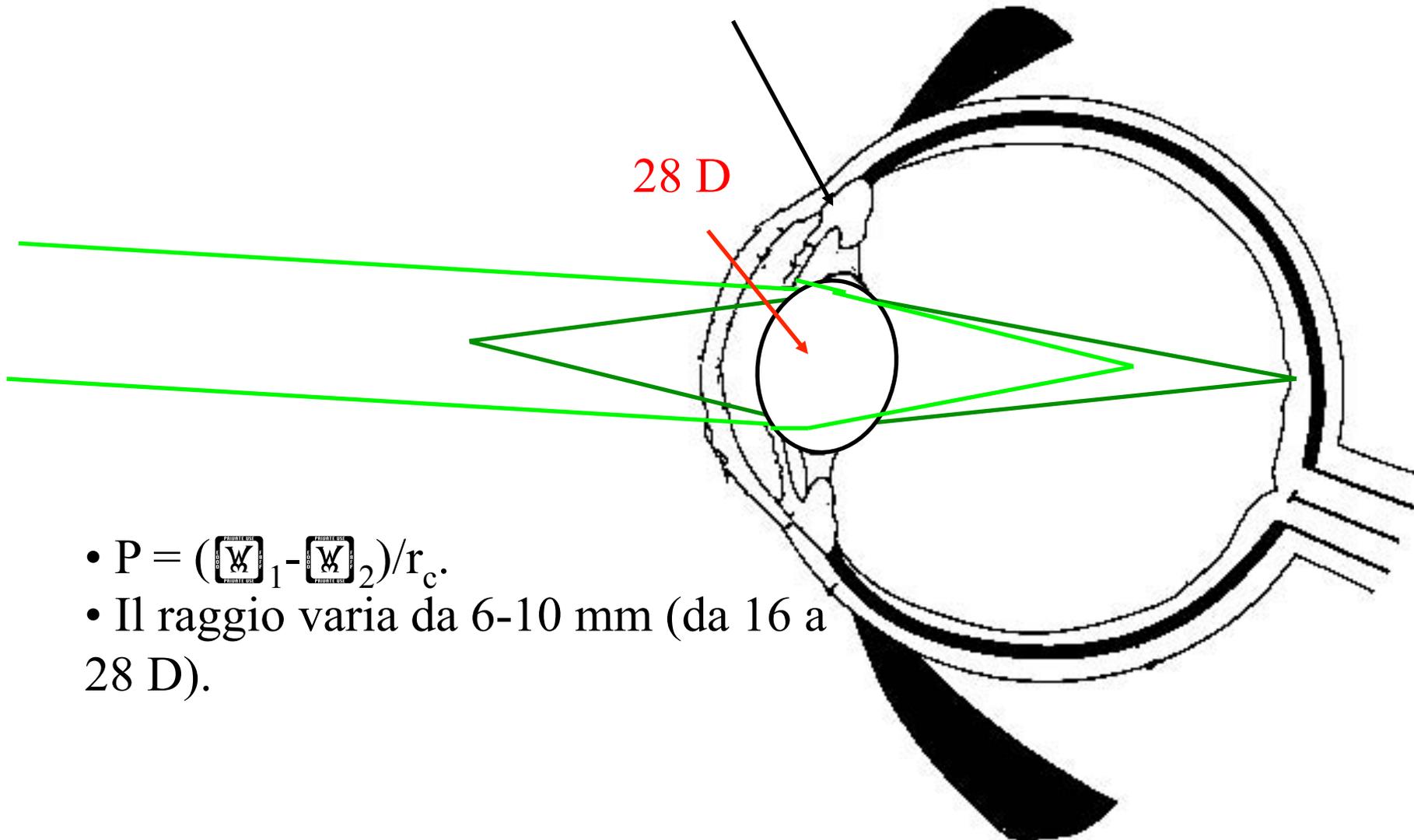
L'aumento di potenza è dovuto esclusivamente al cristallino.

La variazione di potenza del cristallino per mettere a fuoco oggetti vicini si dice **accomodazione**.

# Il ruolo del cristallino



# Il ruolo del cristallino accommodazione muscolo ciliare



- $P = (\mathbb{W}_1 - \mathbb{W}_2) / r_c$ .
- Il raggio varia da 6-10 mm (da 16 a 28 D).

L'accomodazione è dovuta al fatto che il cristallino, compresso dai muscoli ciliari, aumenta la curvatura delle sue facce, aumentando quindi la sua potenza.

L'accomodazione necessaria per vedere nitidamente un oggetto posto a distanza  $X$  dall'occhio è di  $1/X$  diottrie.

Per mettere a fuoco un punto a distanza di un metro sarà necessaria un'accomodazione di 1 diottria; per mettere a fuoco un punto distante 33 cm saranno necessarie 3 diottrie.

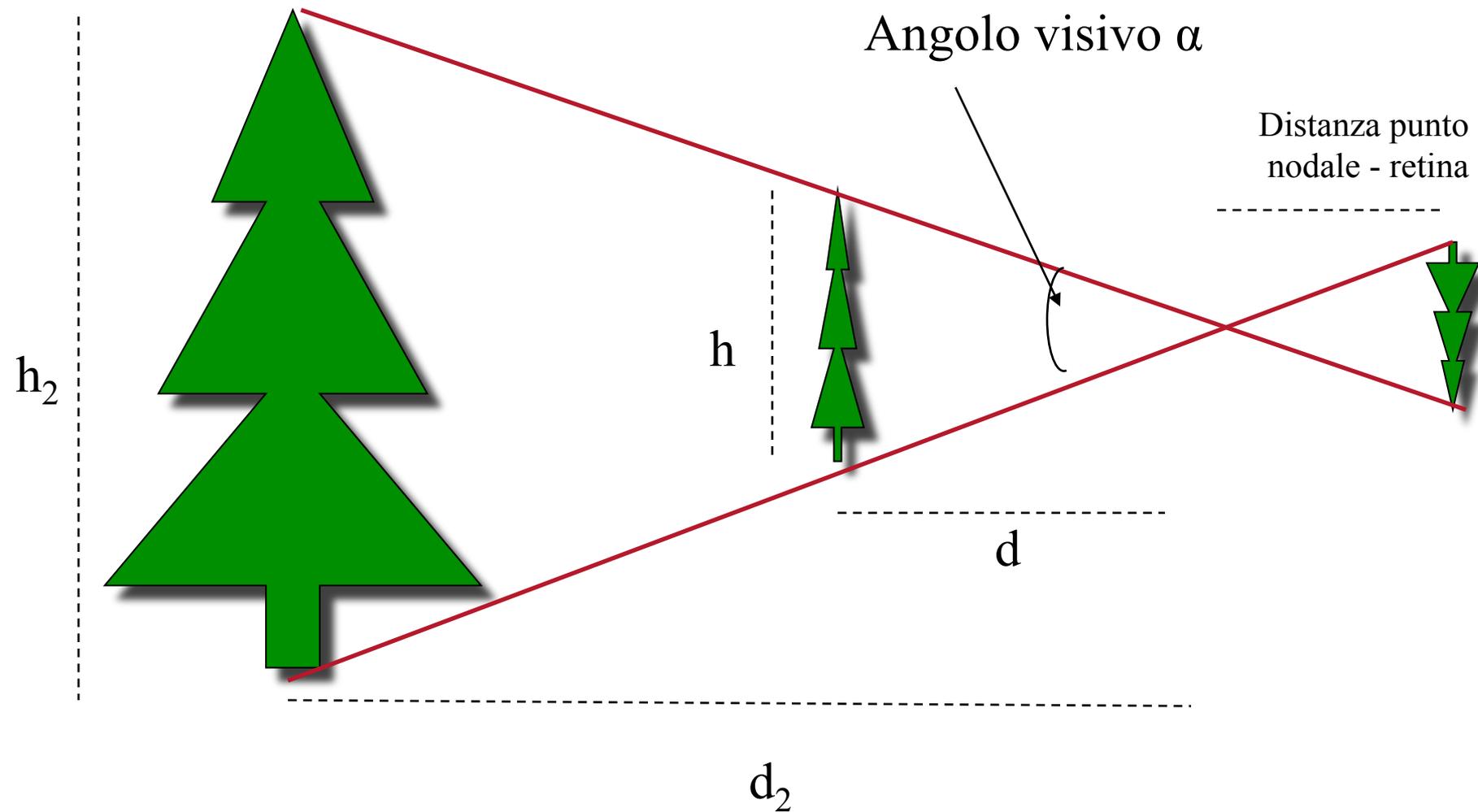
Il potere di accomodazione massimo, cioè il valore massimo che l'accomodazione può raggiungere, è di circa 12-14 diottrie nel bambino (che corrisponde alla possibilità di mettere a fuoco oggetti fino a 7 cm di distanza). L'accomodazione decresce con l'età: è di circa 5-6 diottrie nell'adulto intorno ai 35-40 anni ma nelle persone anziane scende sotto 1 diottria, causando la ben nota difficoltà di mettere a fuoco oggetti vicini (presbiopia).

L'accomodazione è un riflesso che accompagna la presenza di sfuocatura.

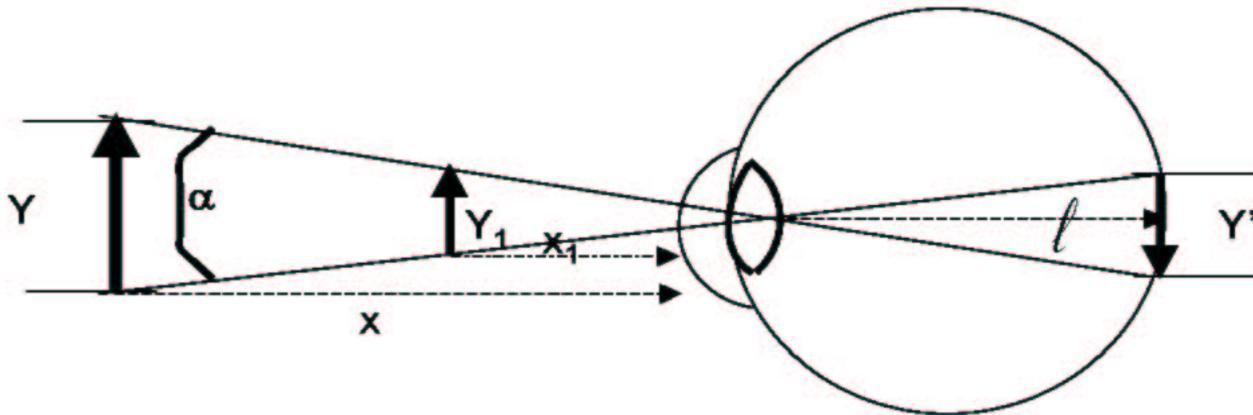
Immagine di un punto non a fuoco sulla retina è un disco le cui dimensioni dipendono sia dalla entità della sfuocatura che dalle dimensioni della pupilla.

Le minime dimensioni del disco di confusione distinguibili dall'immagine a fuoco di un punto corrispondono ad una sfuocatura di circa 0.2 diottrie. Questo corrisponderebbe ad un oggetto che dall'infinito si avvicinasse fino a 5 metri da noi.

# L'angolo visivo



Le dimensioni dell'immagine retinica di un oggetto saranno tanto maggiori quanto più grande sarà l'angolo visivo sotto cui è visto l'oggetto. Oggetti che sottendono lo stesso angolo visivo hanno sulla retina immagini di uguale dimensione. Ad un angolo visivo di un sessantesimo di grado (un primo) corrisponde sulla retina un'immagine di altezza uguale a 5mm.



Angolo visivo: si definisce angolo visivo sotto cui è visto un oggetto di altezza  $Y$  l'angolo formato da due semirette che, in prima approssimazione possiamo considerare uscenti dal punto nodale dell'occhio e passanti per gli estremi del segmento  $Y$ .

Se  $Y$  è piccolo rispetto alla distanza dall'occhio  $X$  allora si ha che l'angolo visivo  $a$ , in gradi, è dato da

$$a = (Y/X) (360/2\pi)$$

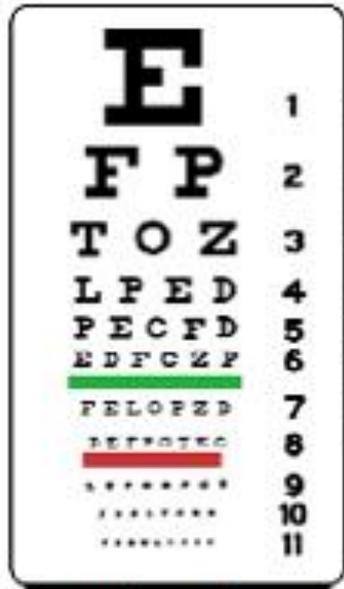
Un oggetto alto 1 m e distante 100 m dall'occhio è visto sotto un angolo visivo di 0.57 gradi, così come un oggetto alto 10 cm e distante dall'occhio 10 m.

Dall'angolo sotto cui è visto un oggetto dipende la dimensione della sua immagine retinica. Per un oggetto  $Y$  che sottende un angolo visivo  $a$  le dimensioni della sua immagine retinica  $Y'$  saranno

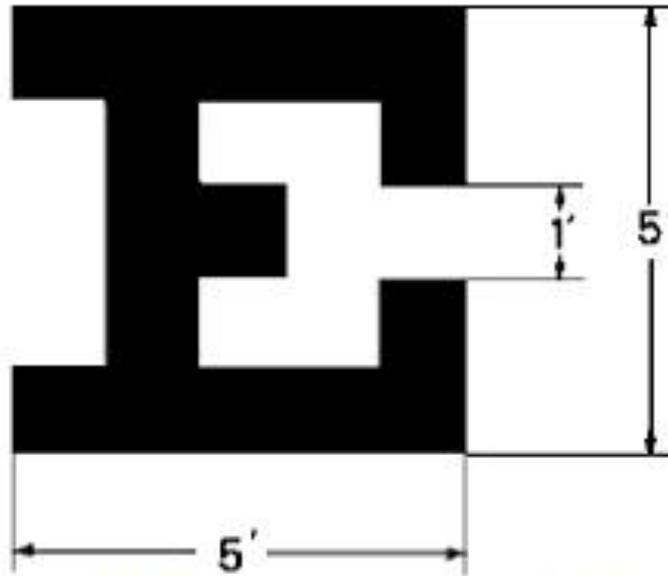
$$Y' = a /$$

dove  $l$  è la distanza del punto nodale dalla retina, nell'uomo 16.5mm.

# Visual acuity



Snellen Chart



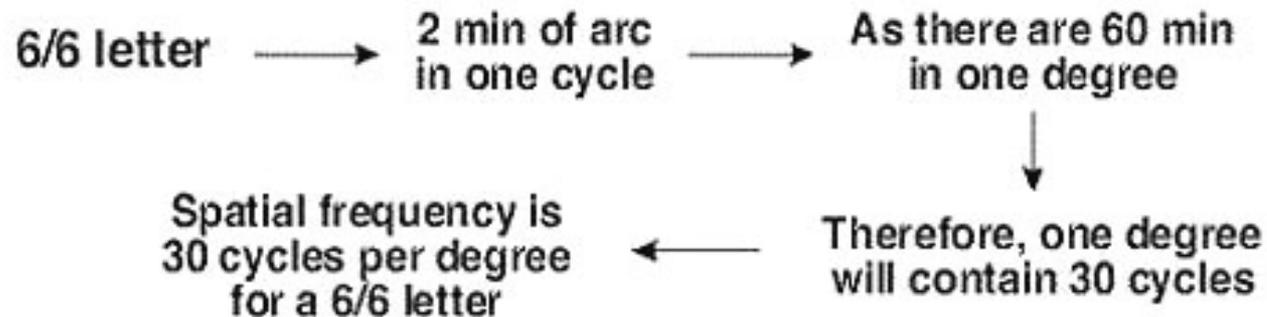
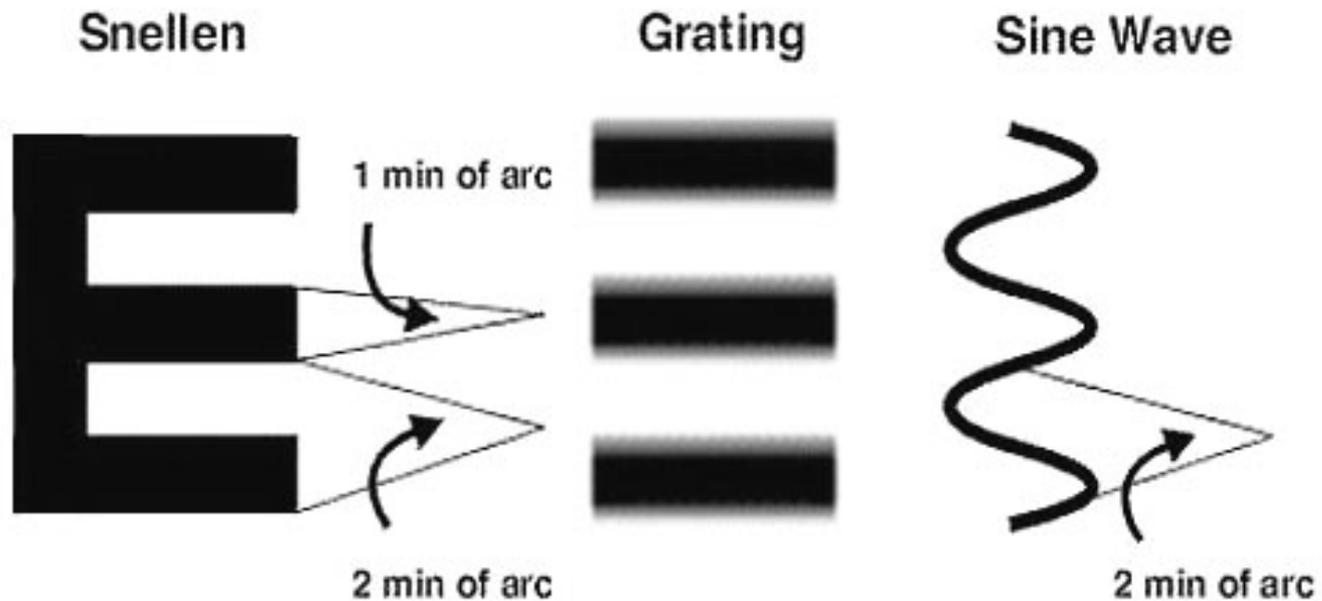
20/20 "optotype" = 30 cpd  
(cycles per degree)



2 lines  
(one white & one black)  
= 1 cycle  
 $1^\circ = 60'$

Human visual acuity is often measured with a common Snellen eye chart, as shown at left above. On the line for "normal" vision (20/20 in the U.S., 6/6 in other parts of the world), each portion of the "optotype" character occupies one arc-minute ( $1'$ , a sixtieth of a degree) of retinal angle, so there are 30 "cycles" of black and white lines per degree.

# Visual acuity

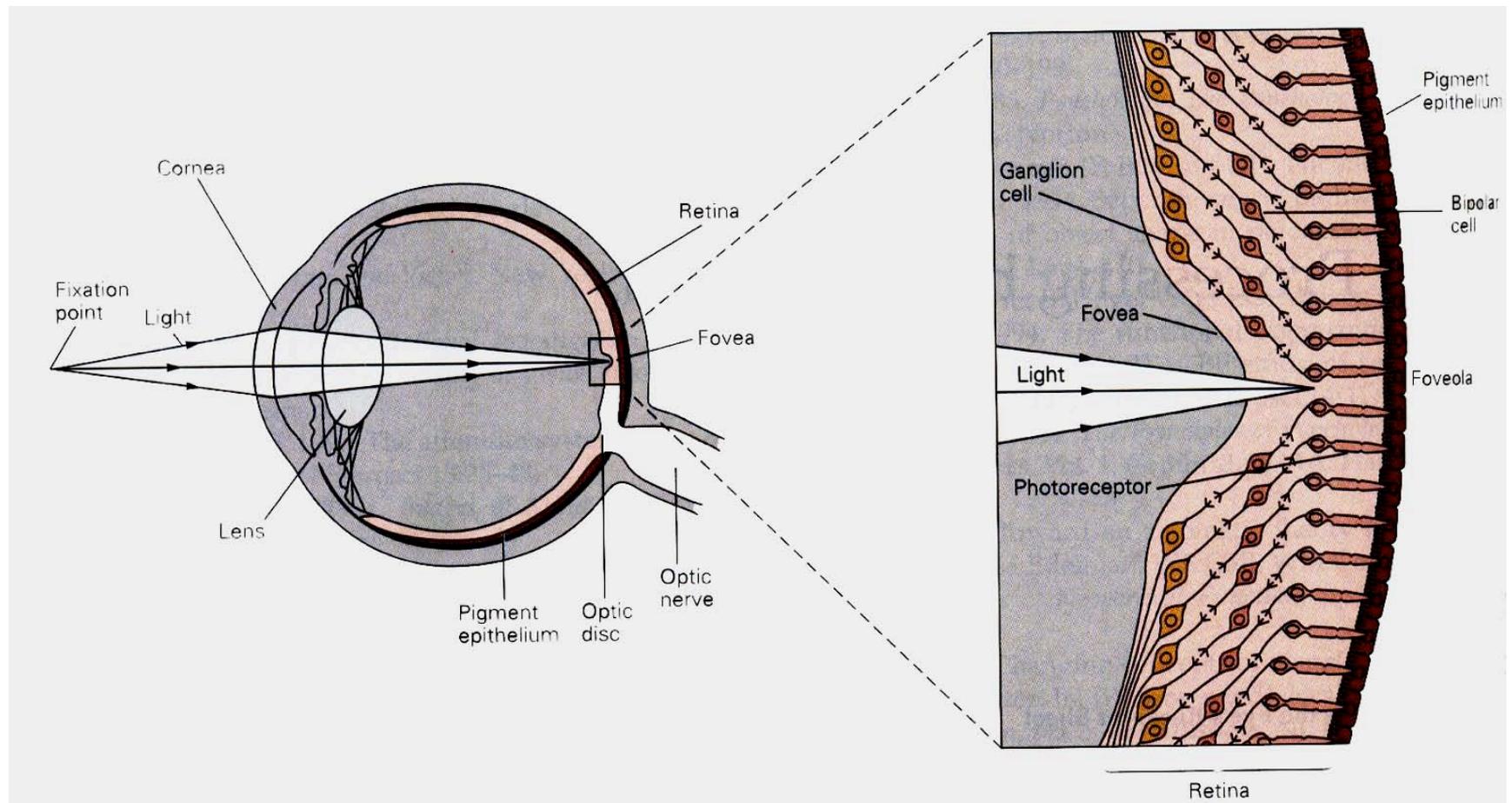


# L'occhio: dallo stimolo luminoso al segnale nervoso

La retina contiene i neuroni coinvolti nella fototrasduzione e nella elaborazione dell'informazione visiva.

L'unica uscita dalla retina è costituita dagli assoni delle cellule gangliari retiniche che formano il nervo ottico. La retina è costituita da strati che contengono i 5 tipi di neuroni, all'interno stanno le gangliari all'esterno i fotorecettori, quindi la luce attraversa gran parte della retina prima di arrivare ai fotorecettori.

La fovea è una struttura specializzata per la massima risoluzione spaziale.



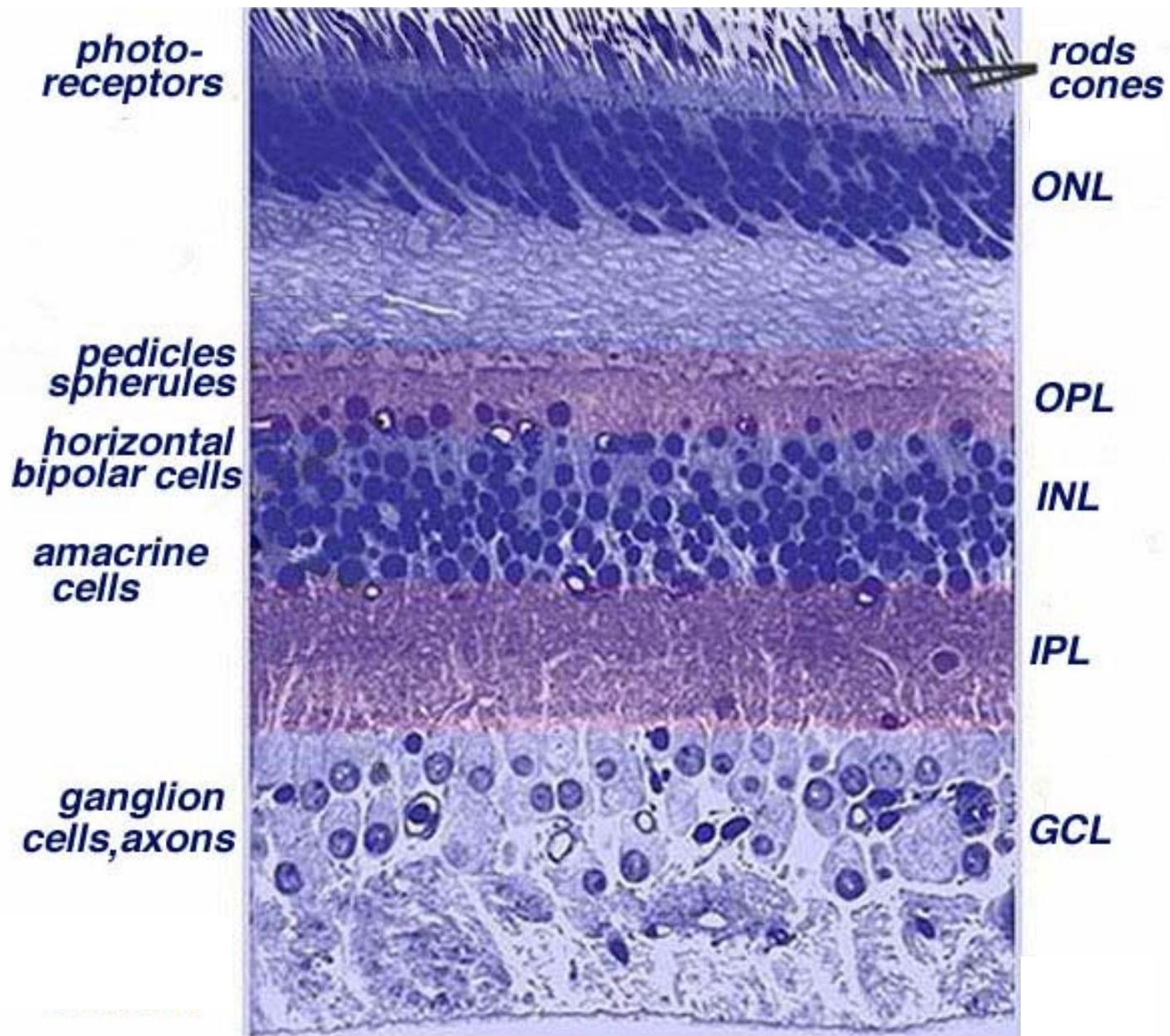
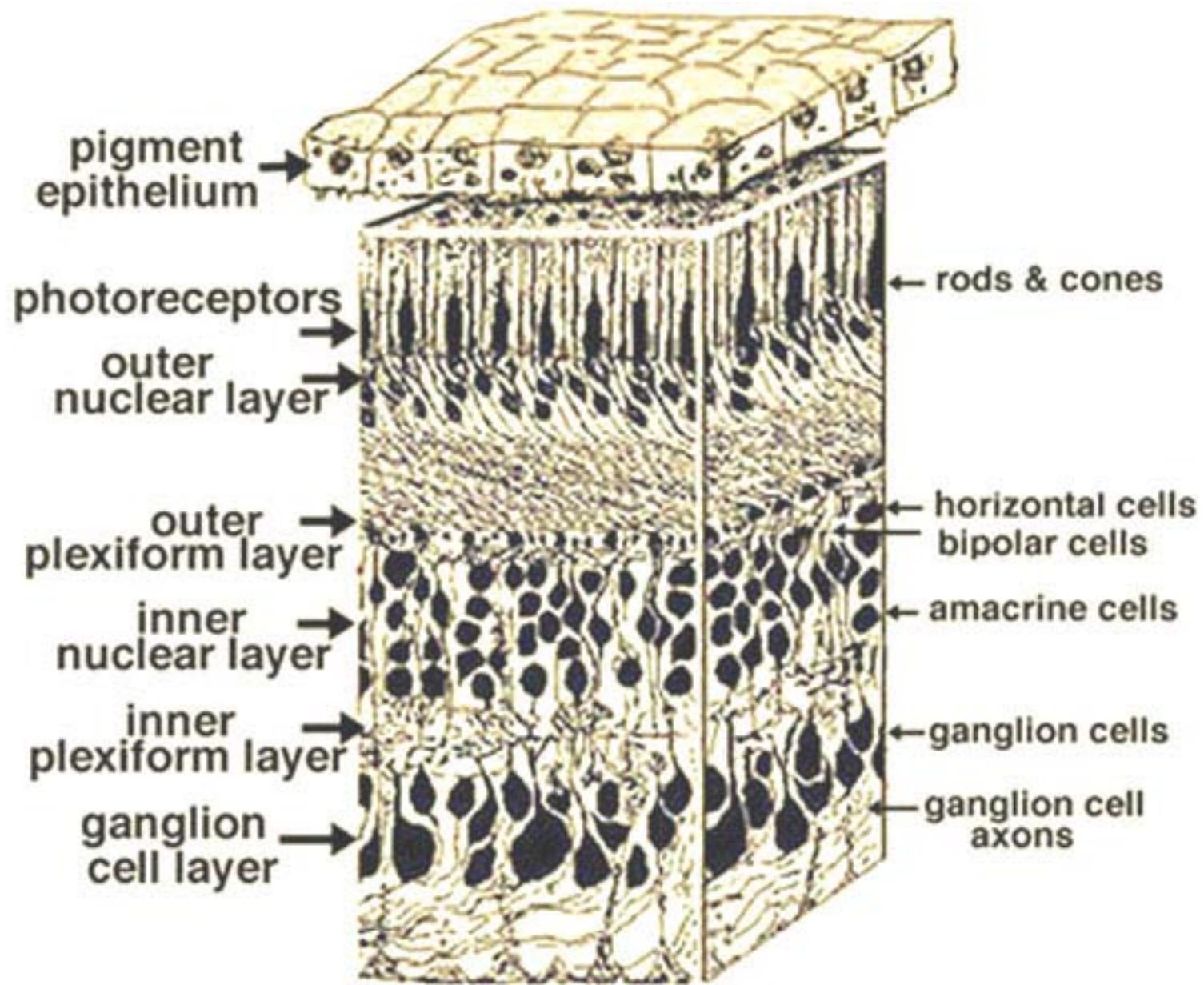


Fig. 3. Light micrograph of a vertical section through central human retina.

↑  
lucce



*Fig. 4. 3-D block of a portion of human retina.*

# Human fovea

cones only

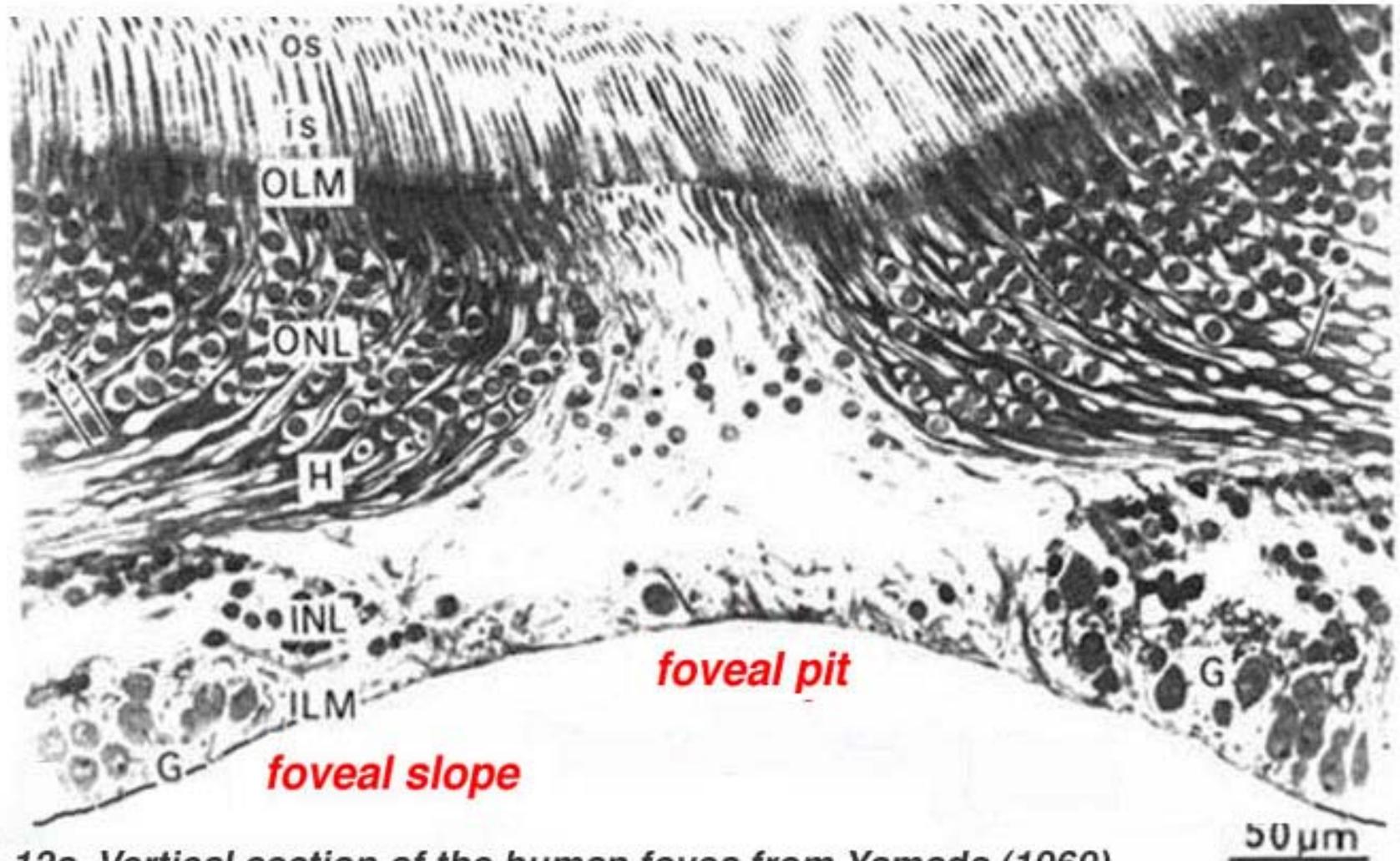
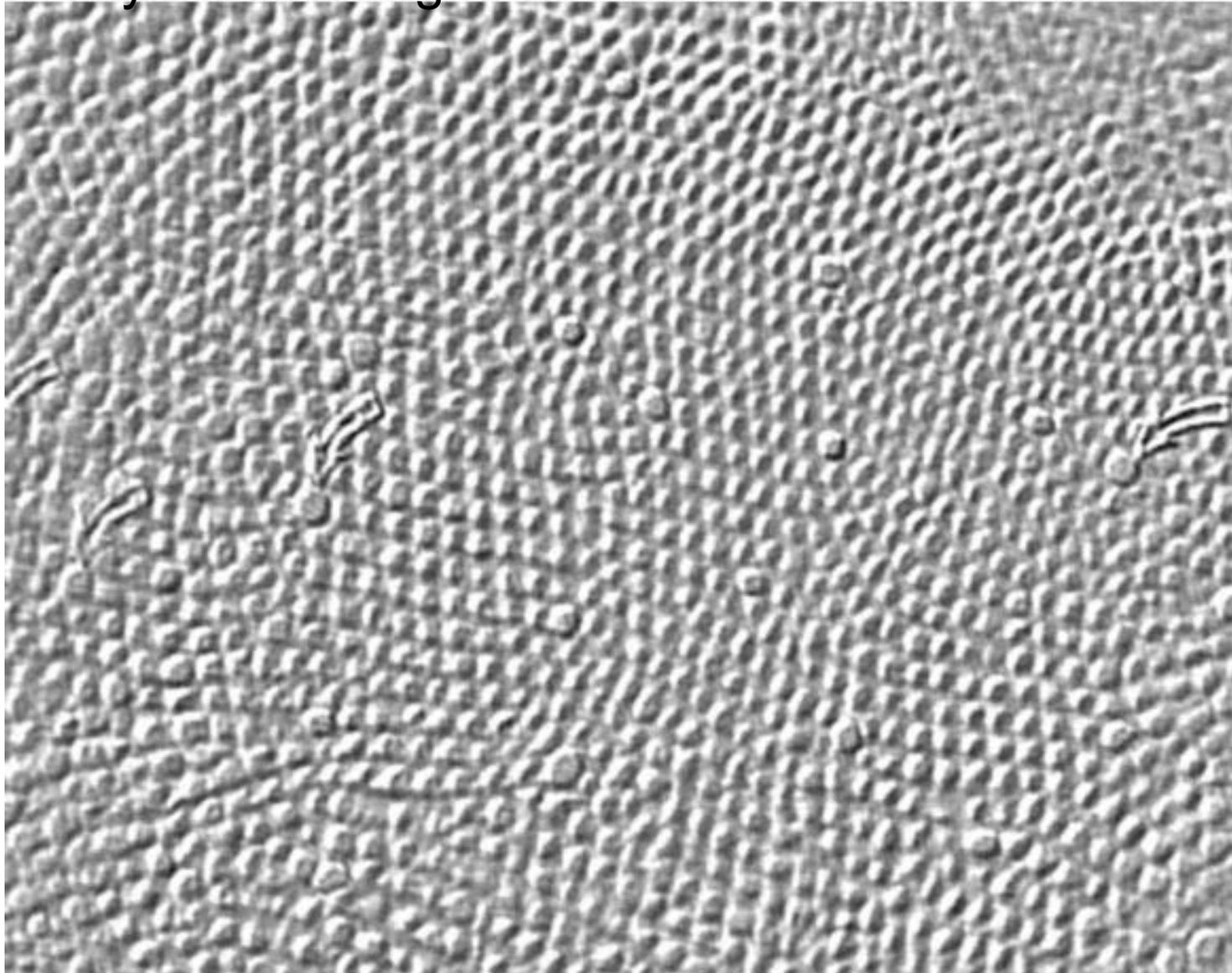


Fig. 12a. Vertical section of the human fovea from Yamada (1969).

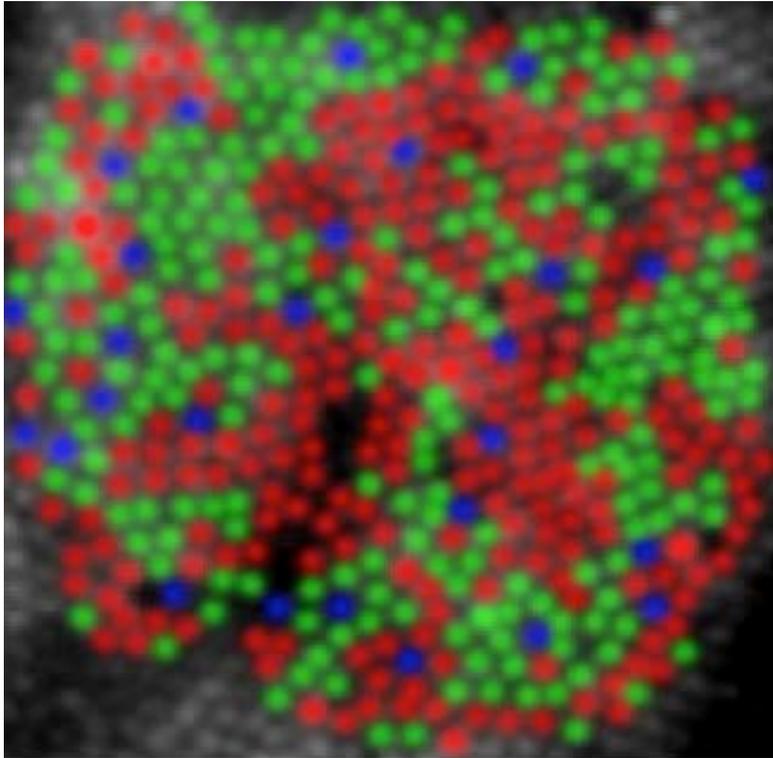
os, outer segments; is, inner segments; OLM, outer limiting membrane; ONL, outer nuclear layer; H, Henle fibers; INL, inner nuclear layer; ILM, inner limiting membrane; G, ganglion cells

Mostly “red” and “green” cones

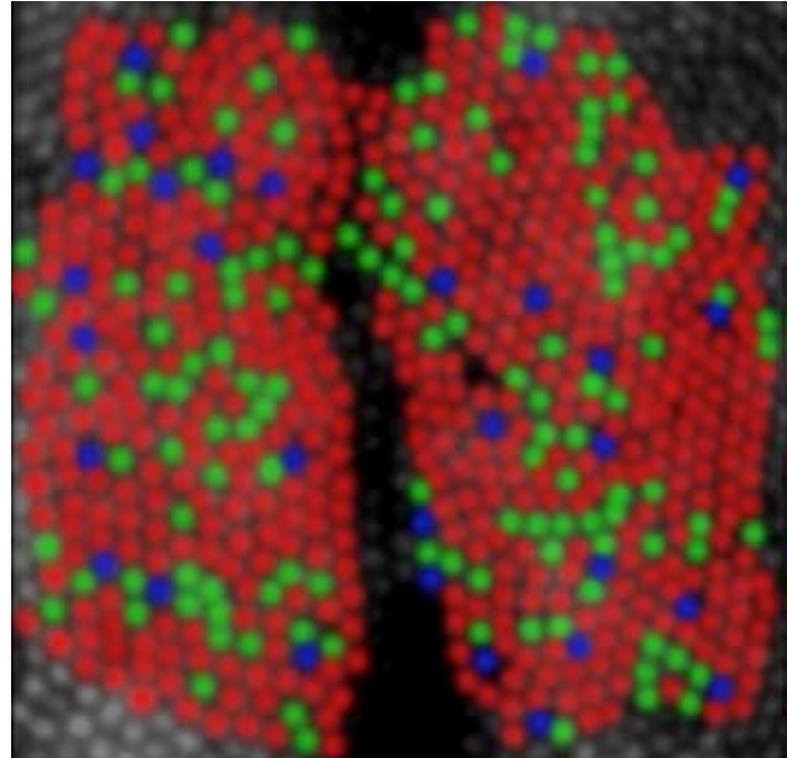


***Fig. 13. Tangential section through the human fovea. Larger cones (arrows) are blue cones.***

# Distribuzione dei coni



L 50.6% M 44.2% S 5.2%  
L:M=1.15

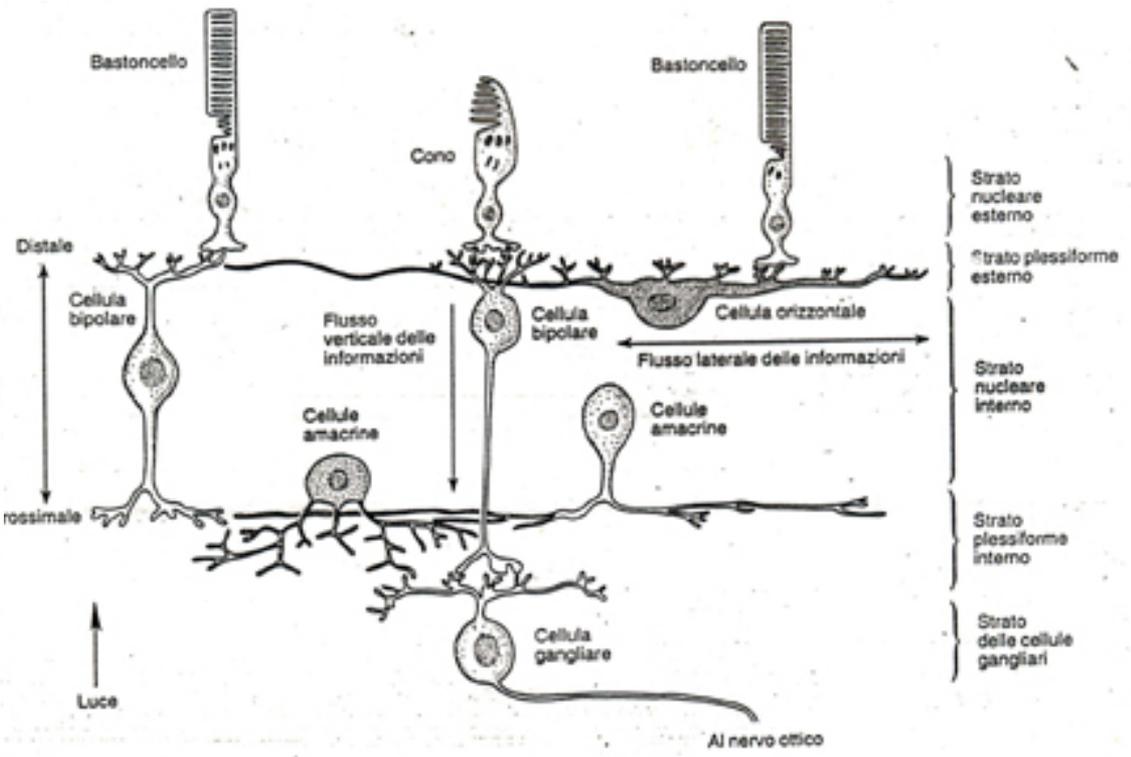
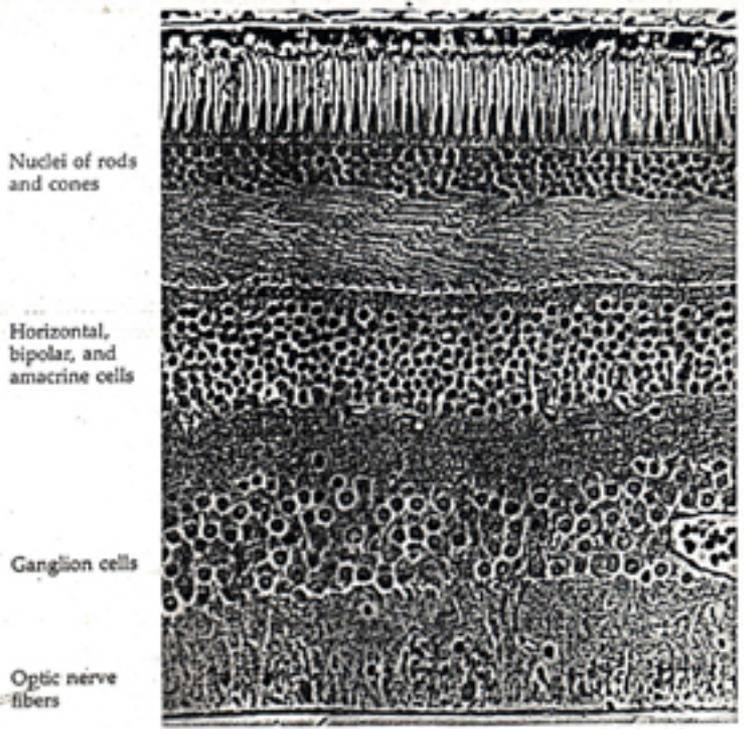


L 75.8% M 20.0% S 4.2%  
L:M=3.79

Roorda e Williams *Nature* 397, 520 (1999)

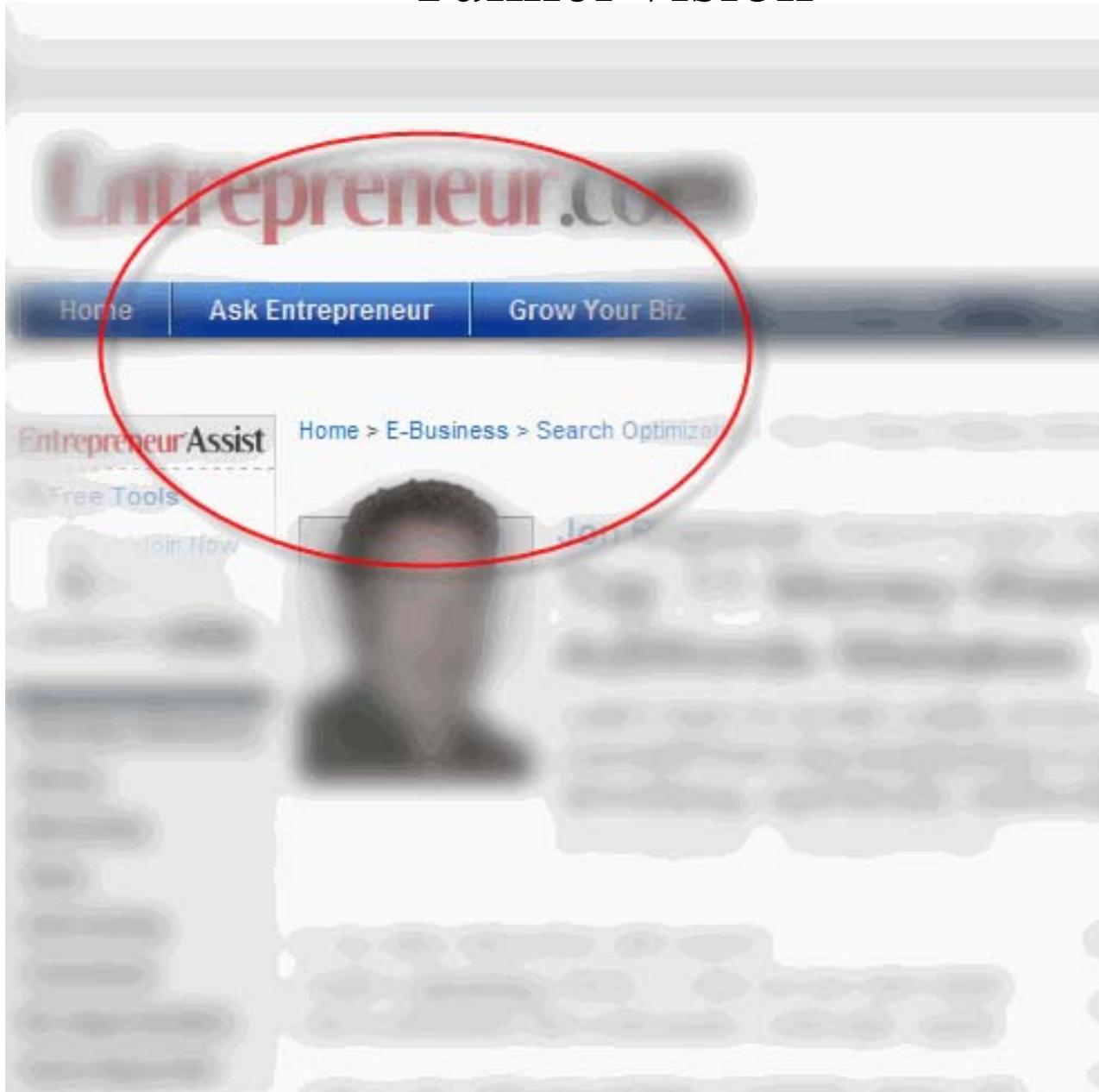
# RETINA

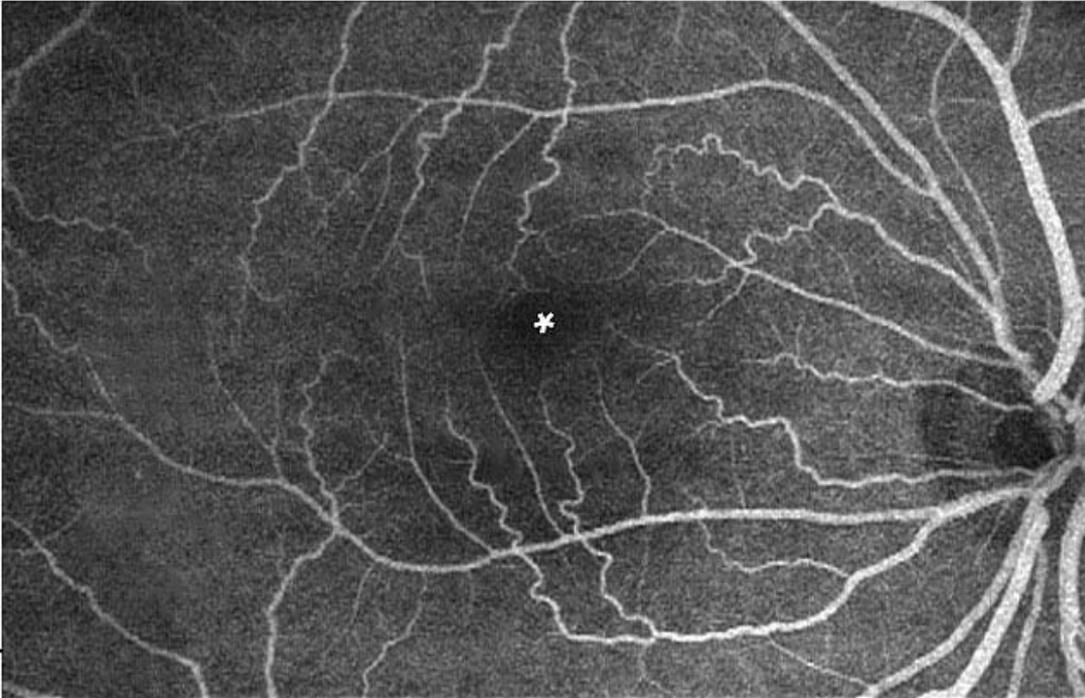
Spessore 200-300  $\mu\text{m}$



Al microscopio si evidenziano 5 strati

# Tunnel vision





**Fig. 17. Fundus photograph showing fluorescein imaging of the major arteries and veins in a normal human right eye retina. The vessels emerge from the optic nerve head and run in a radial fashion curving towards and around the fovea (asterisk in photograph). (Image courtesy of Isabel Pinilla, Spain).**



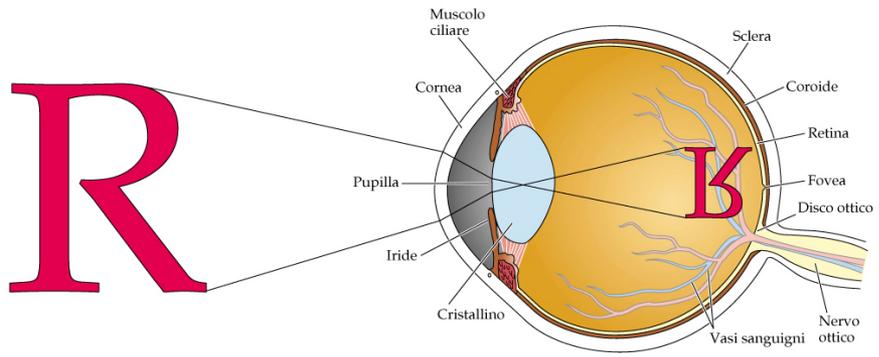
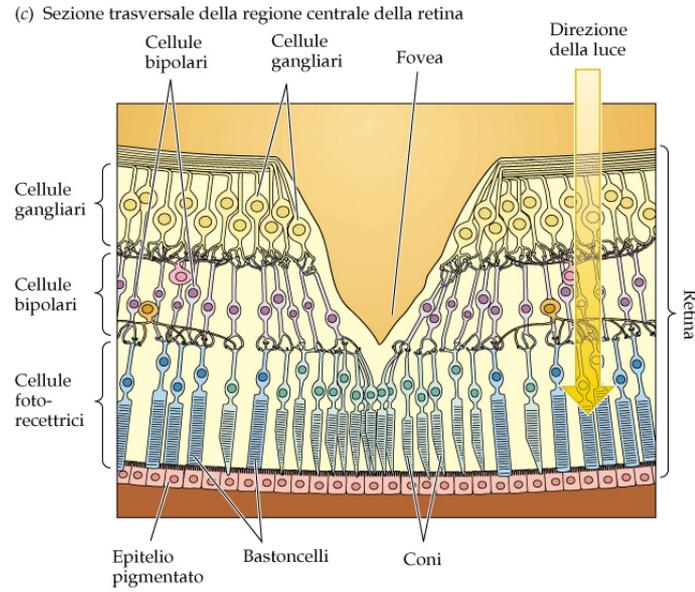
**Fig. 19. The macular vessels of the monkey eye form a ring around the avascular fovea (star). V, veins; A, arteries.**

# RETINA

**Fovea:** zona dove e' maggiore l'acuita' visiva in cui il sistema di lenti mette a fuoco

**Macchia cieca ( blind spot):** parte dell'emicampo temporale non visibile. Corrisponde a

**Disco ottico:** zona di riunione di assoni delle cellule gangliari nel nervo ottico



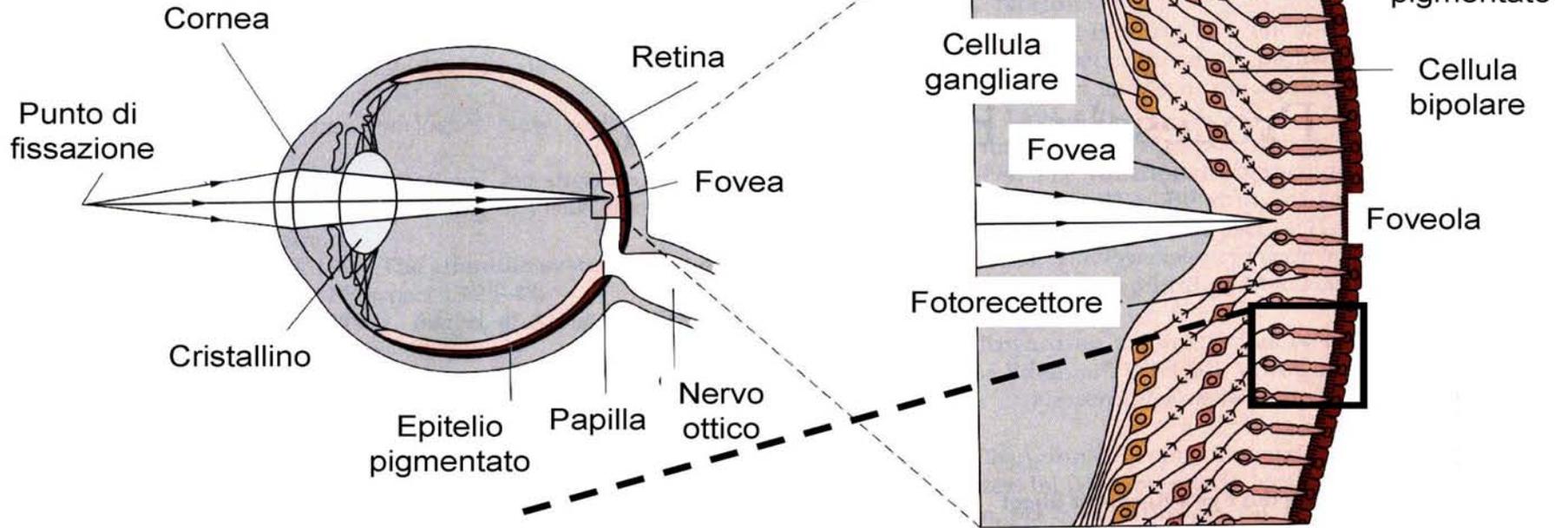
**A**

**O**

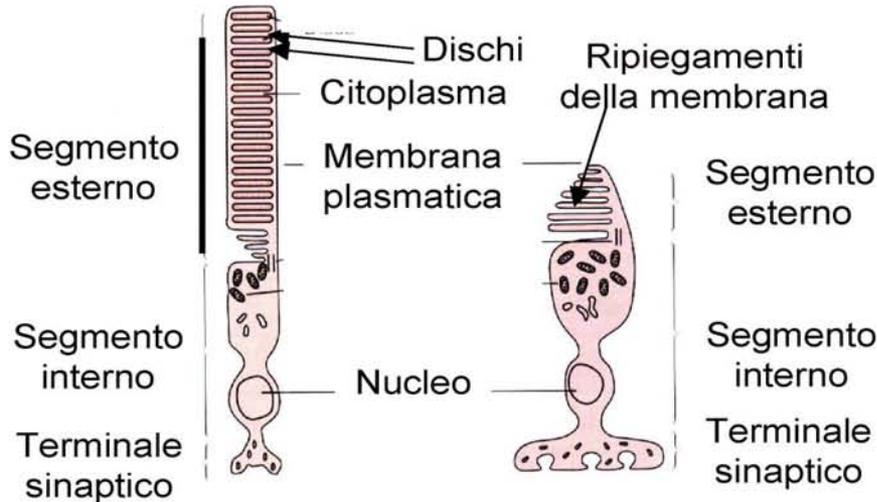
**X**

**Demonstration of the blind spot**

# La retina

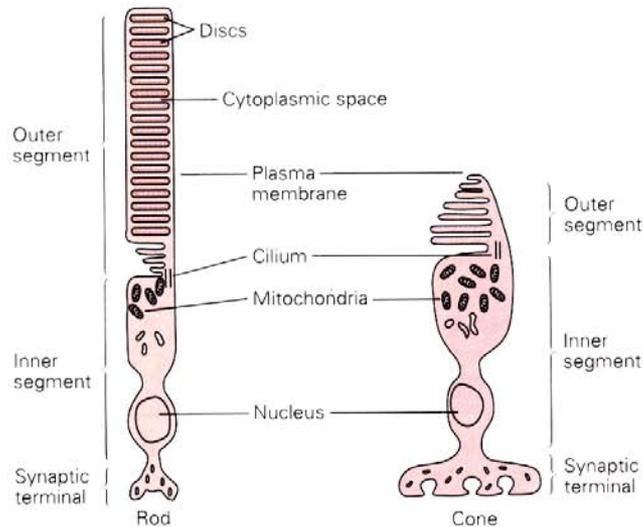


## I fotorecettori



# I fotorecettori: anatomia e funzione

A Morphology of photoreceptors



B Outer segments of photoreceptors

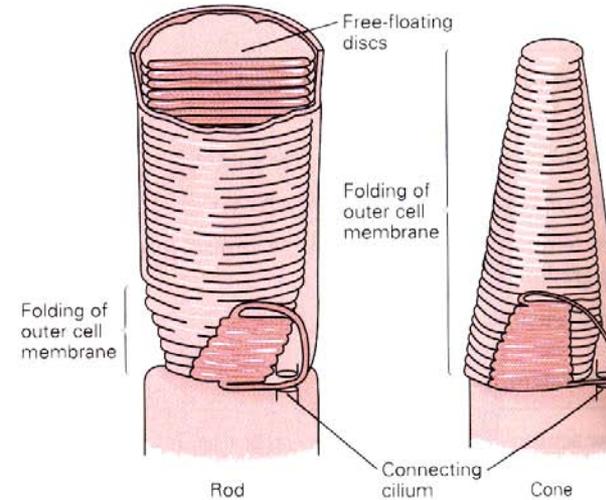


Tabella 22-1 Differenze fra bastoncelli e coni e fra i rispettivi sistemi neurali

## Bastoncelli

Sensibilità elevata: specializzati per la visione notturna  
 Molto fotopigmento, catturano molta luce  
 Amplificazione elevata, mettono in evidenza singoli fotoni  
 Bassa risoluzione temporale: risposta lenta, tempo d'integrazione lunga  
 Più sensibili alla luce diffusa

## Coni

Sensibilità inferiore: specializzati per la visione diurna  
 Quantità inferiori di fotopigmento  
 Amplificazione minore  
 Risoluzione temporale elevata: risposta rapida, tempo di integrazione breve  
 Più sensibili alla luce diretta assialmente

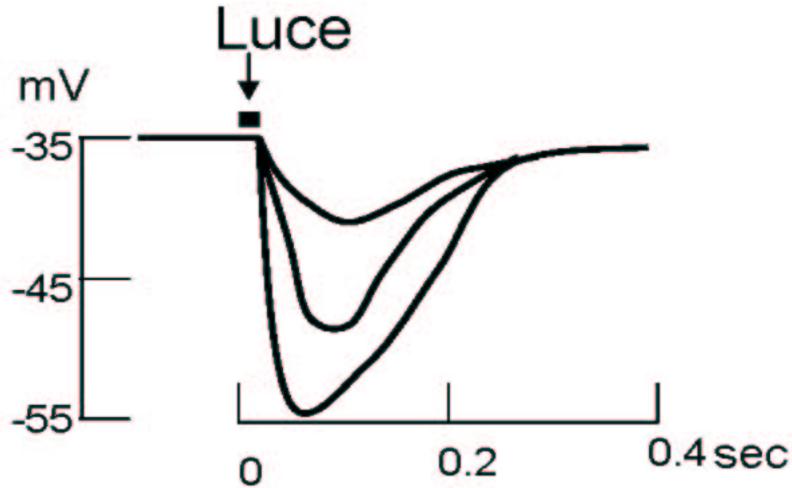
## Sistema dei bastoncelli

Bassa acuità visiva: vie retiniche altamente convergenti, non è presente nella fovea  
 Acromatico, è presente un solo tipo di pigmento

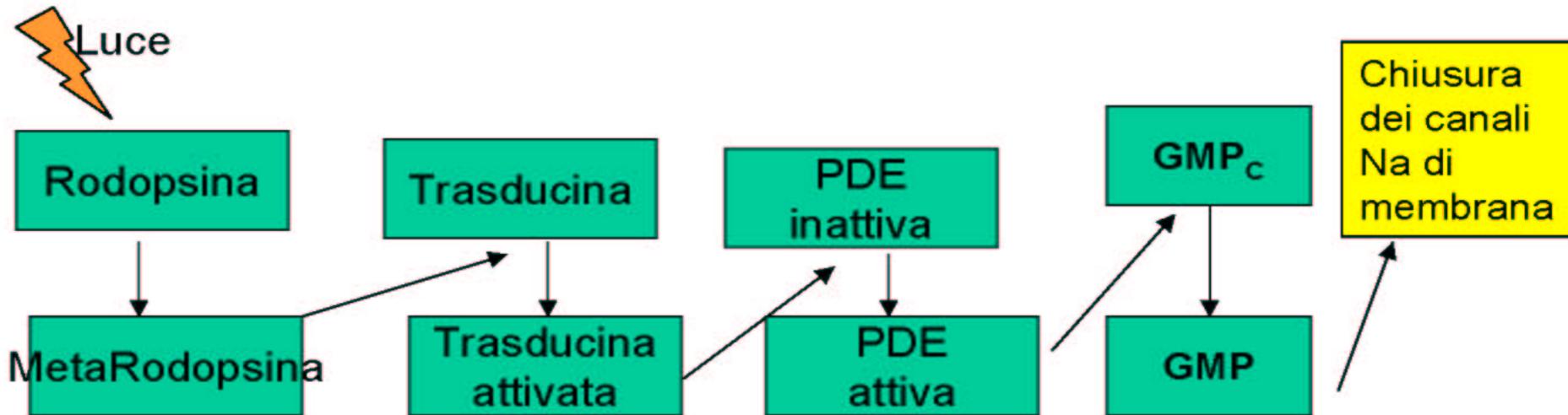
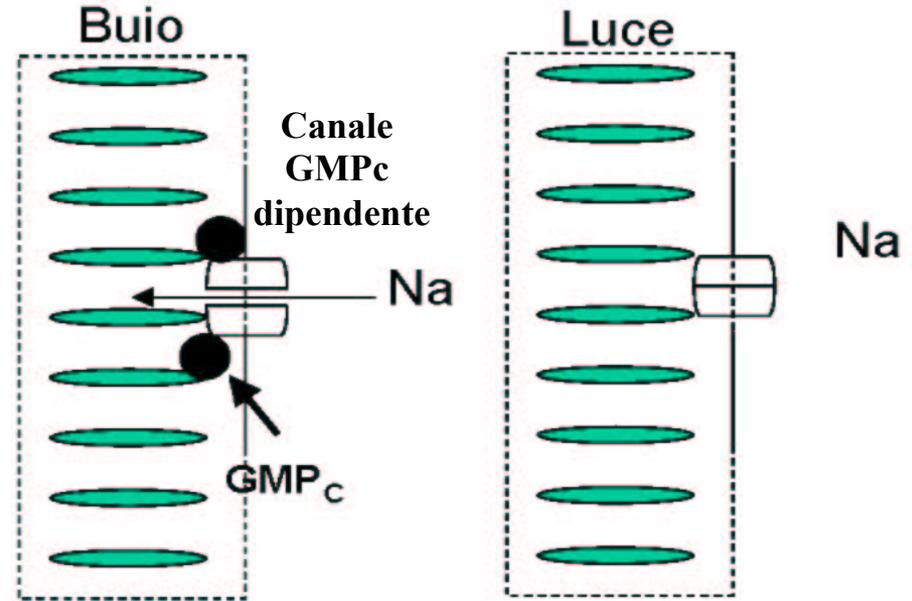
## Sistema dei coni

Acuità visiva elevata: vie retiniche meno convergenti, particolarmente concentrato nella fovea  
 Cromatico: esistono tre tipi di coni, ciascuno dei quali possiede un pigmento diverso ed è particolarmente sensibile a una parte dello spettro visibile

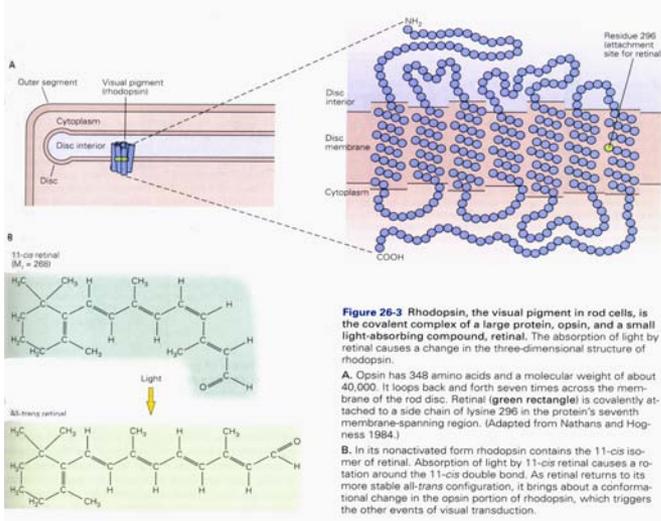
# La fototrasduzione



Fin qui 30 ottobre



# I fotorecettori: risposta alla luce

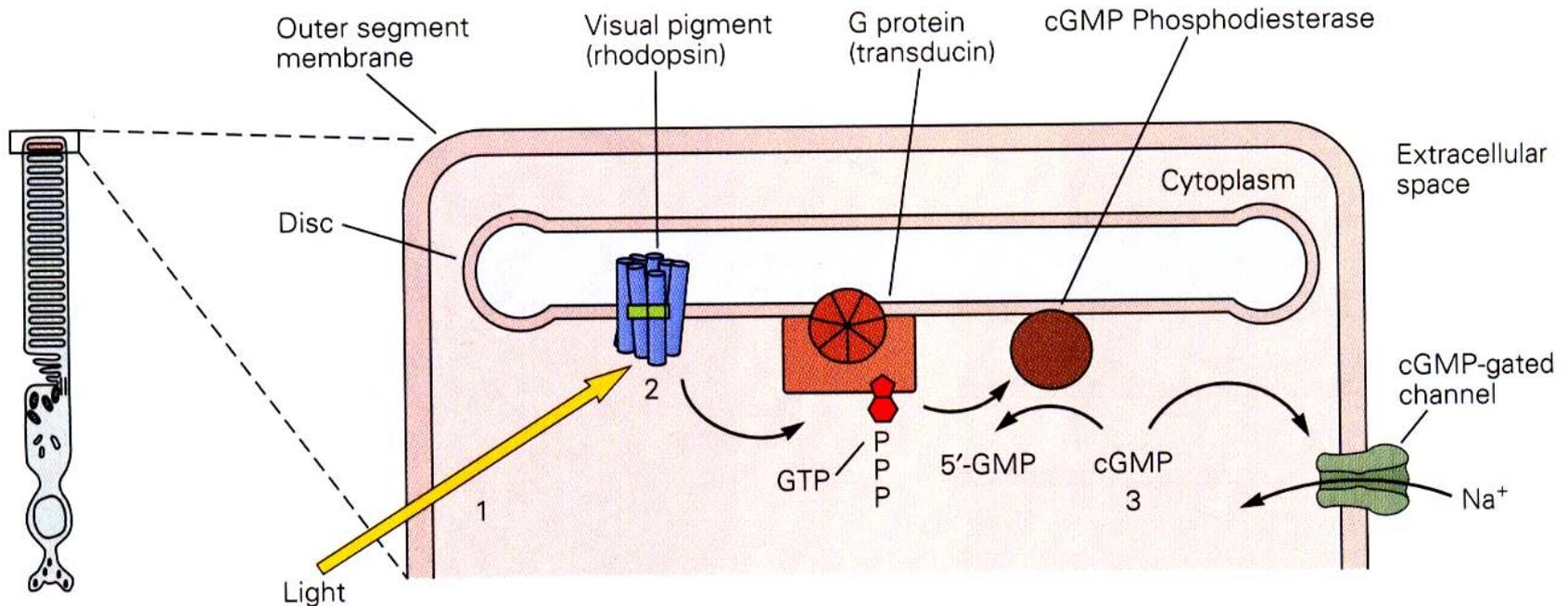


La luce causa l' **isomerizzazione** del retinale (che ha come precursore la vitamina A!) che fa sì che la rodopsina diventi metarodopsina 2 (instabile) la quale attiva la transducina che a sua volta attiva la fosfodiesterasi che elimina il cGMP.

- **Grande amplificazione** 1 molecola di rodopsina può determinare l' idrolisi di 100000 cGMP. **L' amplificazione è variabile.**

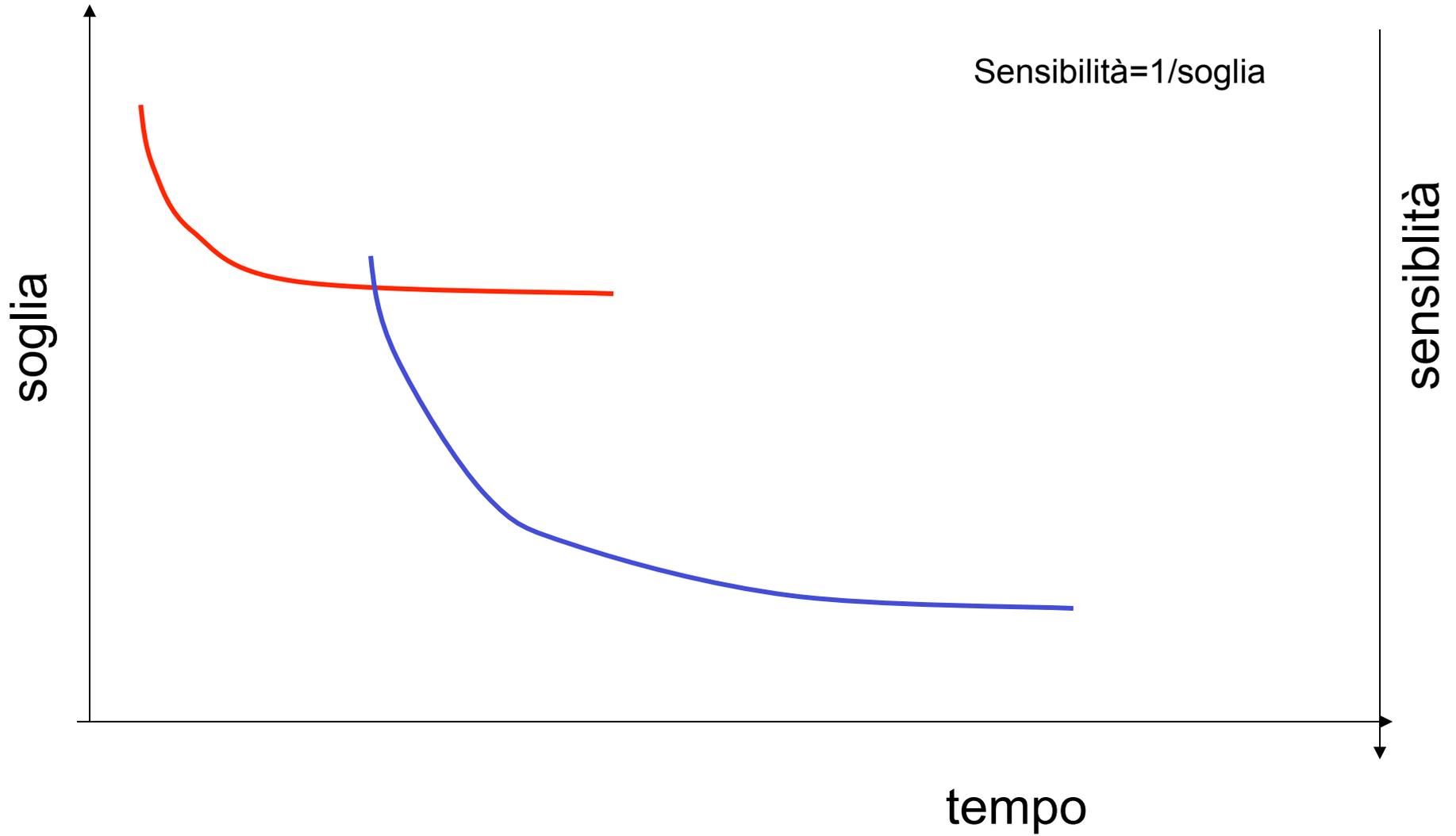
- **Punti di chiusura:**

- 1) La transducina si inattiva idrolizzando il GTP
- 2) L' opsin viene fosforilata e inattivata dall' arrestina

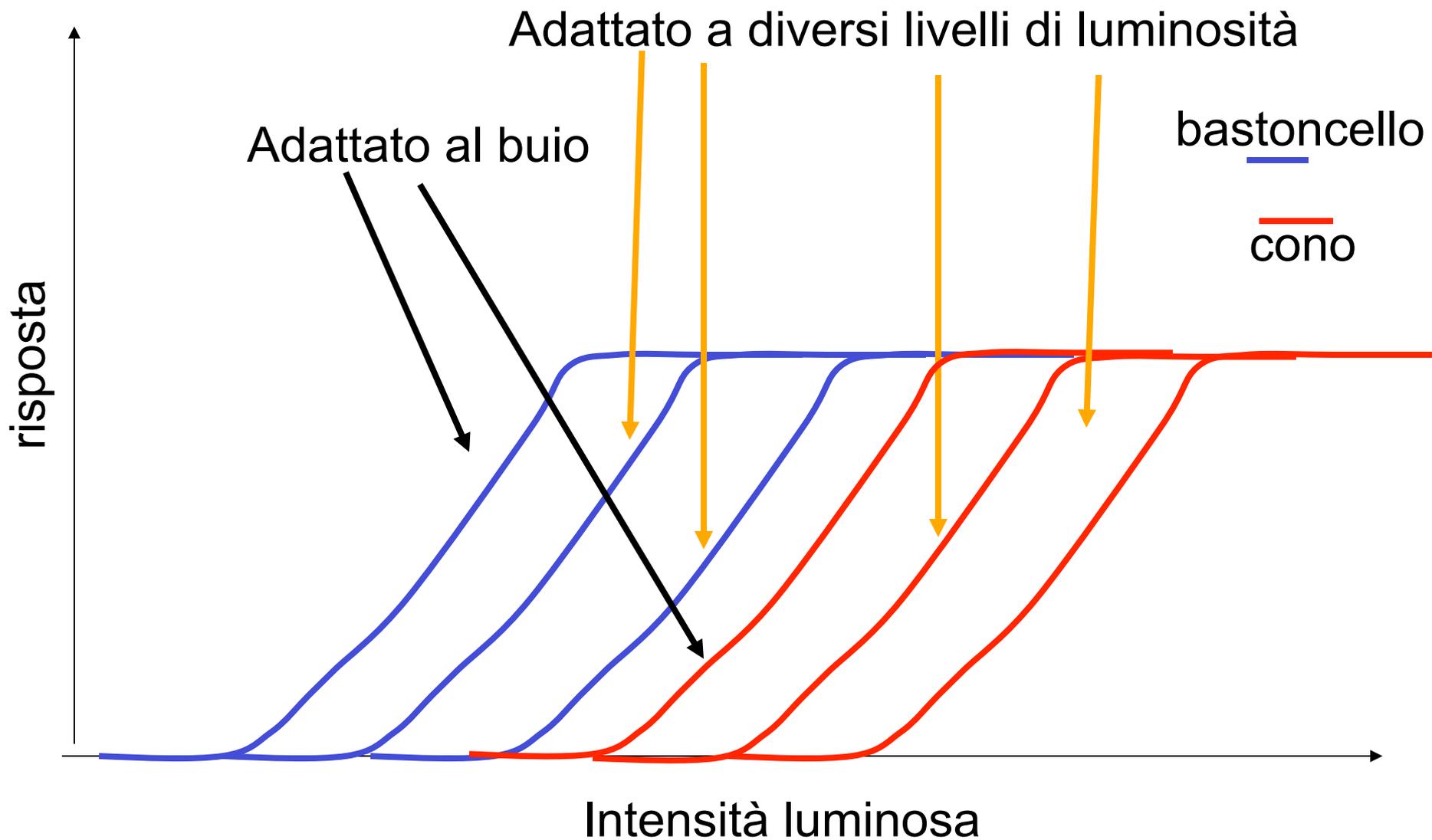




# L'adattamento al buio



# L'adattamento a livello dei fotorecettori



Se la luce ambientale è scarsa ci serviremo della grande sensibilità dei bastoncelli per vedere mentre se la luce ambientale è elevata, i bastoncelli saranno saturati e ci serviremo dei coni.

L'esistenza di due tipi di recettori con **soglie** e **punti di saturazione** diversi ed il fatto che entrambi adattino, potendo così lavorare su un ampio intervallo di quantità di luce disponibili, fa sì che noi siamo in grado di usare il nostro sistema visivo a fronte di variazioni della quantità di luce disponibile di un fattore  $10^{11}$ !

Ovvero, tra la minima quantità di luce per cui riusciamo ancora ad intravedere i contorni degli oggetti e la massima quantità di luce oltre la quale siamo abbagliati c'è un rapporto di 100 miliardi. Nessuna macchina fotografica è in grado di fare questo, bisogna cambiare la pellicola, passando da pellicole molto sensibili a pellicole poco sensibili.

Ebbene, i coni ed i bastoncelli sono come due pellicole, una poco sensibile e l'altra molto sensibile, e si "cambiano da soli", in funzione della quantità di luce!

# Fattori che limitano l'acuità visiva:

## Mosaico dei fotorecettori Convergenza

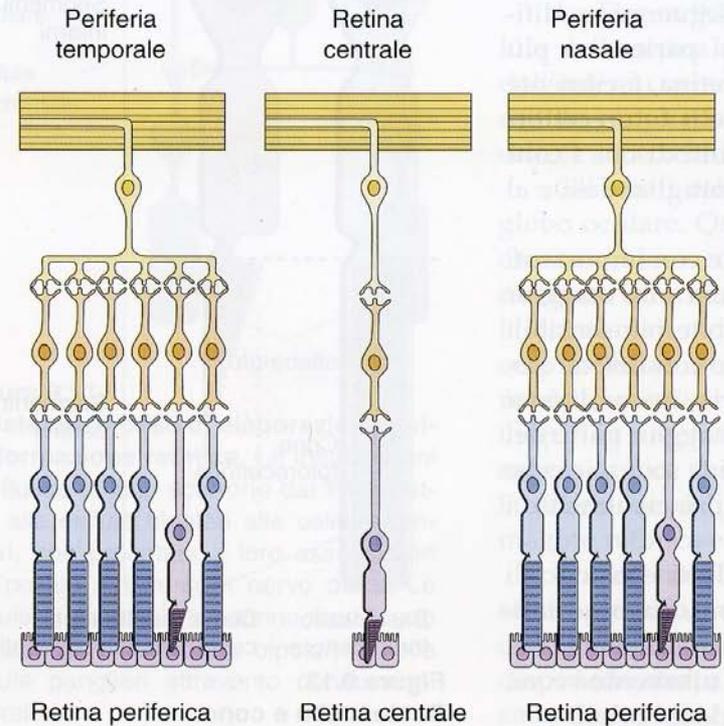
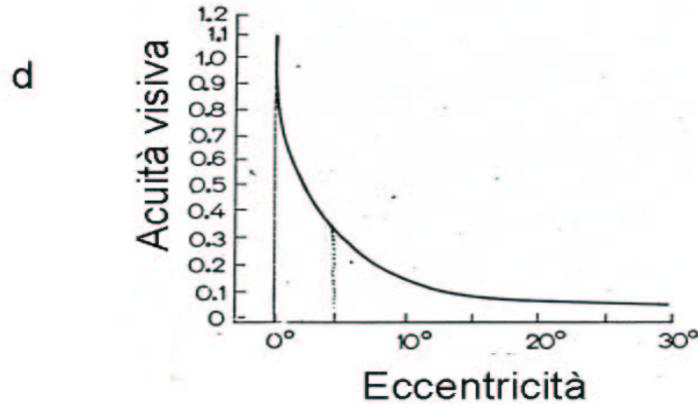
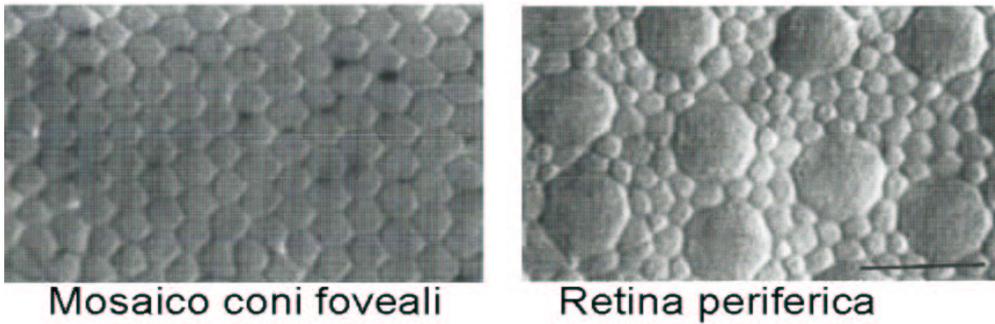
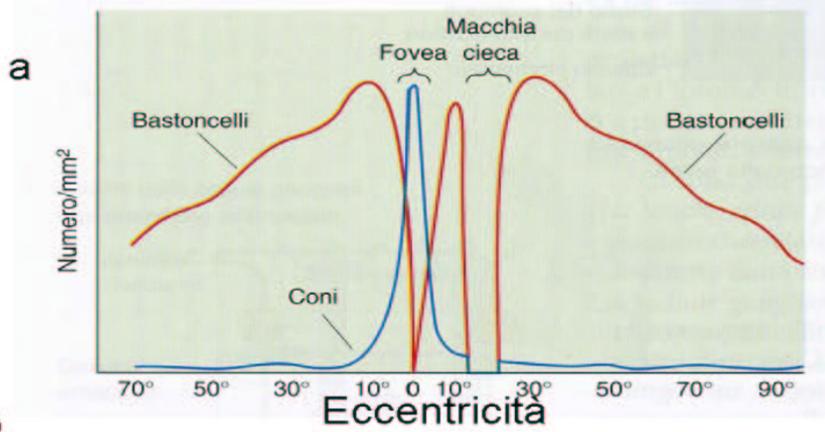


Fig. 4. A. Densità dei fotorecettori in funzione della distanza dalla fovea, espressa in gradi di angolo visivo. La macchia cieca corrisponde alla papilla. B: microfotografia della retina umana, che mostrano il fitto impacchettamento dei coni foveali in un ordinato mosaico. C: nella retina periferica, i segmenti esterni dei coni sono più grandi e radi, apparendo come isole nel mare di bastoncelli. D: variazioni dell'acuità visiva umana in funzione

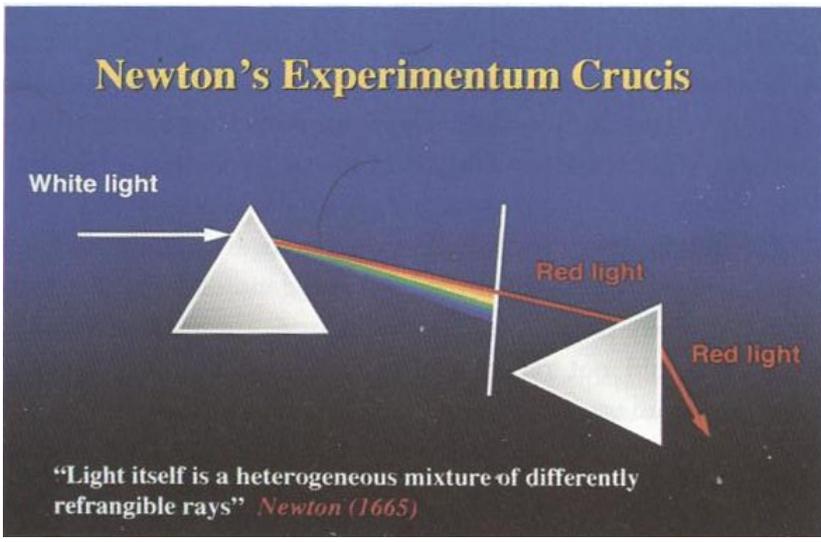
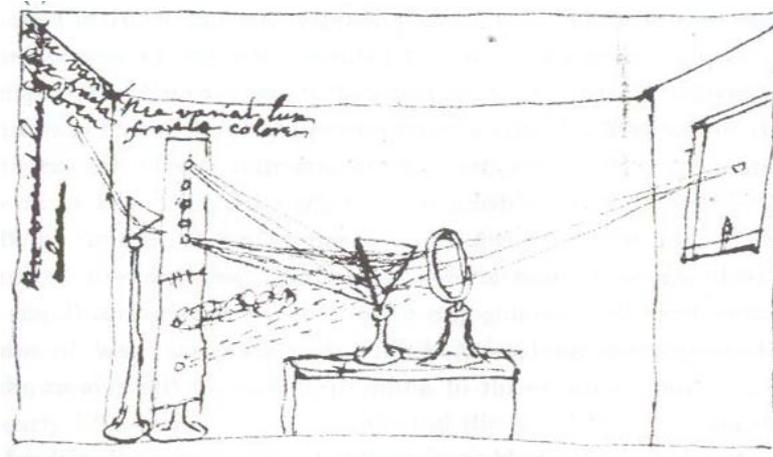
## Sensibilità retina periferica e centrale?

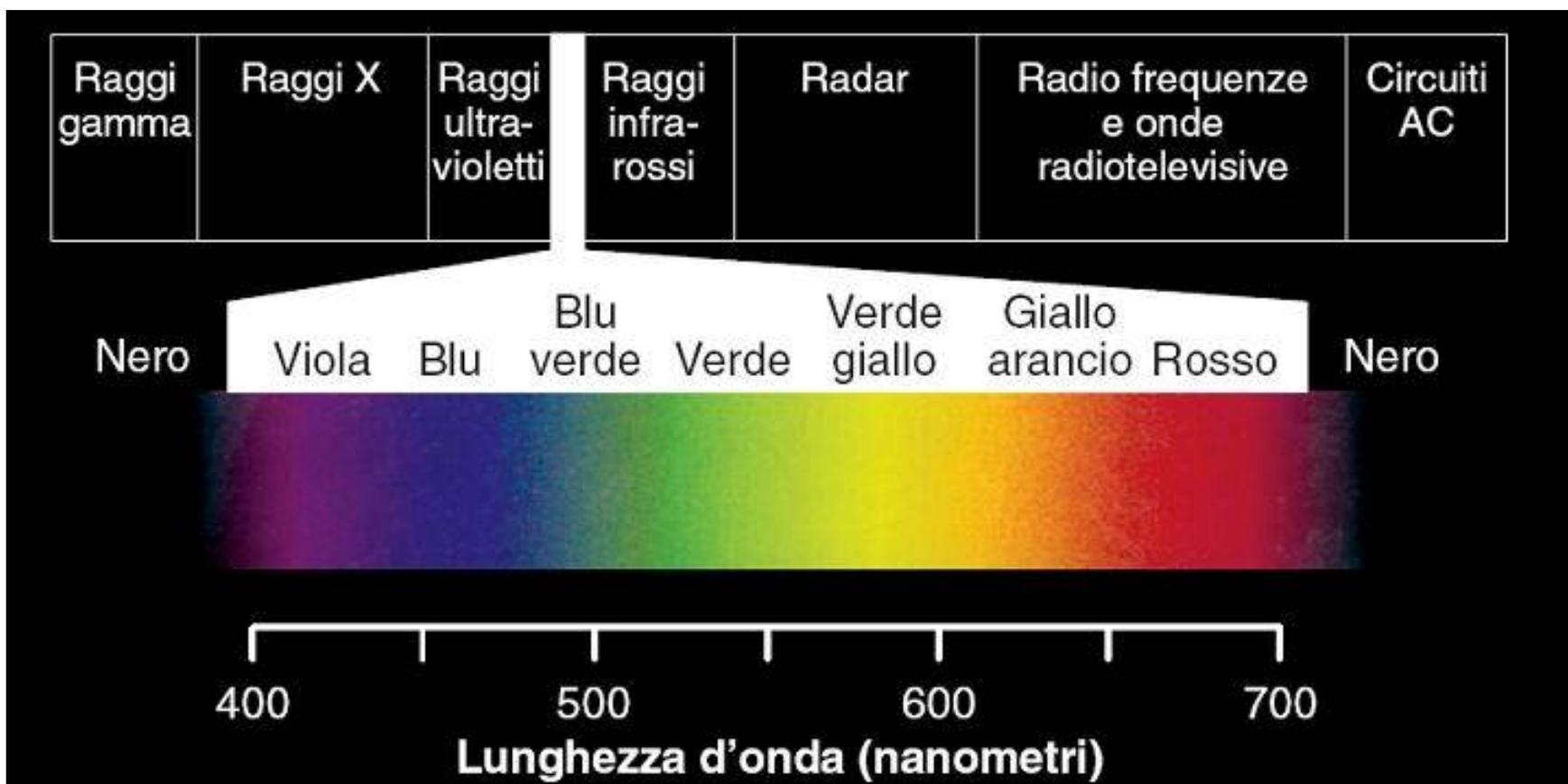
I coni foveali, a causa del loro fitto impacchettamento e dell'assenza di convergenza, ci consentono un'alta acuità visiva, purché la luminosità sia sufficiente per il loro funzionamento.

Un'altra notevolissima differenza fra il sistema dei coni ed il sistema dei bastoncelli è il contributo alla visione dei colori, dato solamente dai coni.

Il colore è attraente. Cosa è il colore? Come vediamo i colori?

Il colore non è oggettivo, è costruito dalla mia percezione, dipende dalla mia capacità di utilizzare le lunghezze d'onda della luce emesse da una sorgente o riflesse da un oggetto. La luce bianca è bianca? No, è un insieme di radiazioni diverse, che, separatamente, ci danno una sensazione di colore. Esperimento di Newton.





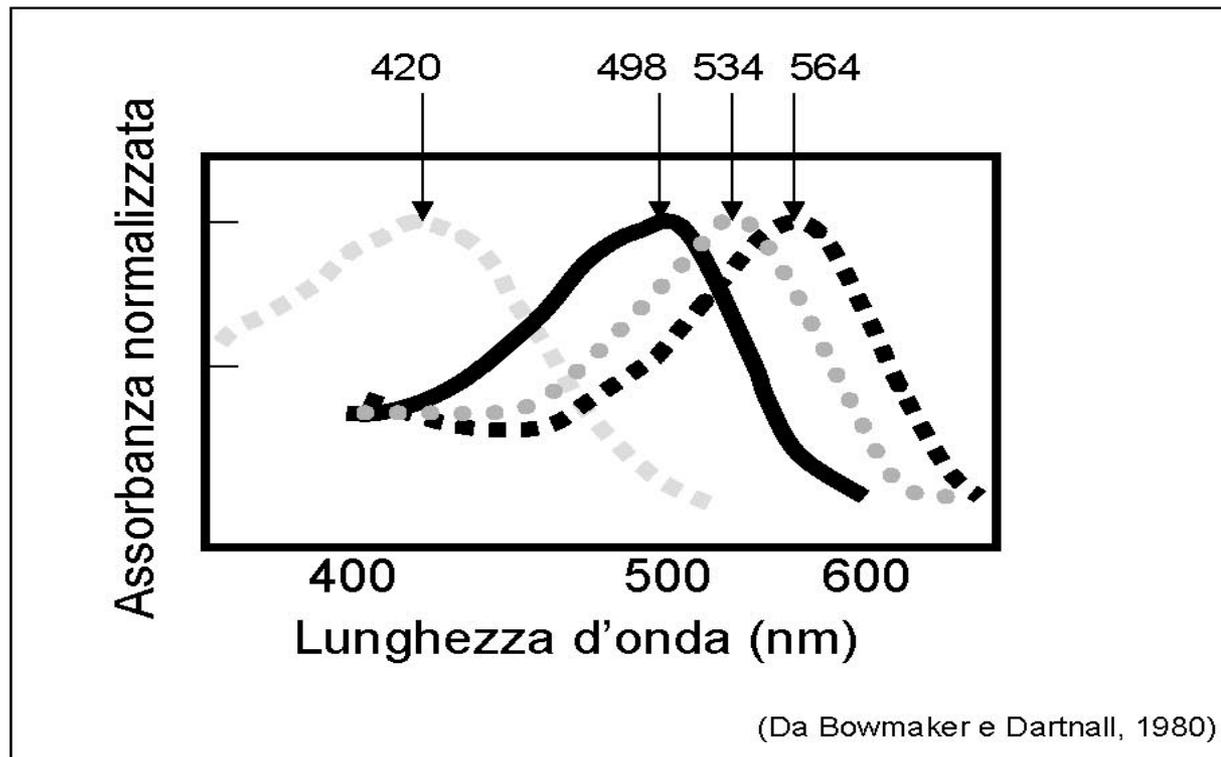
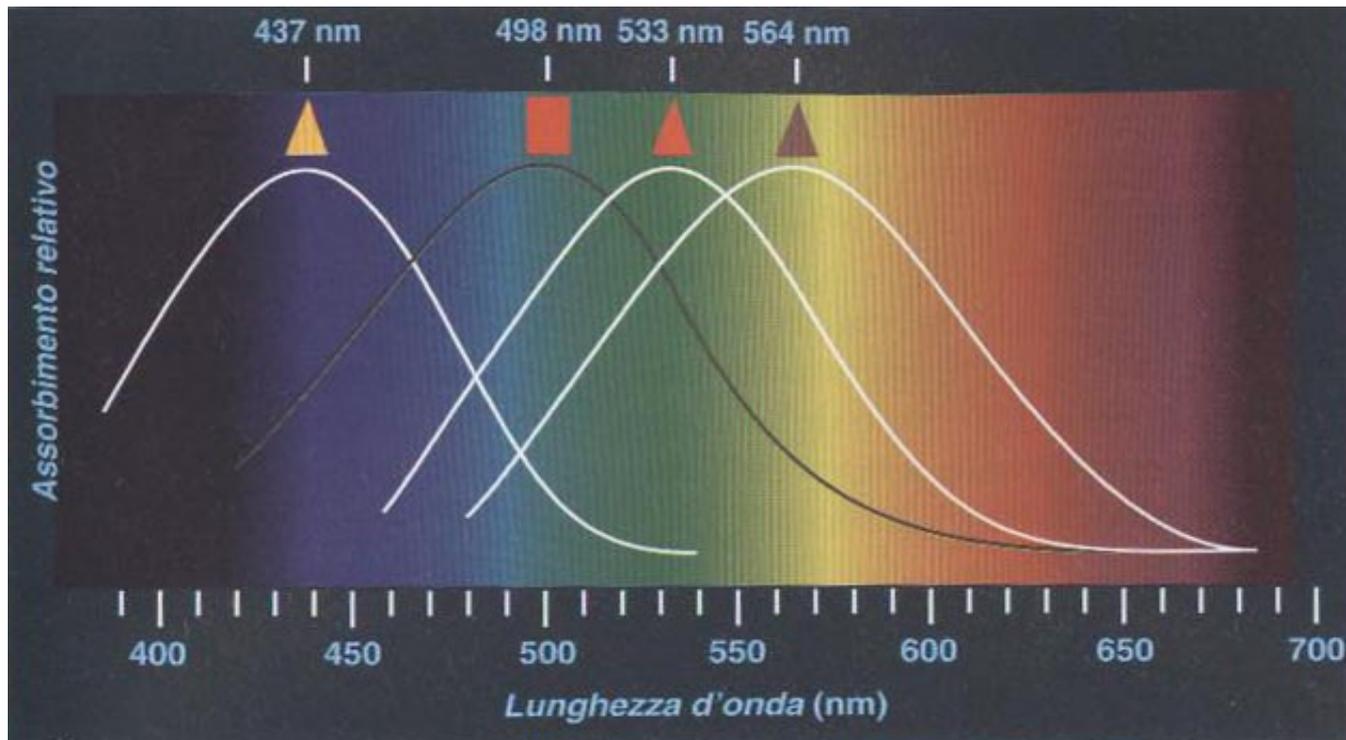


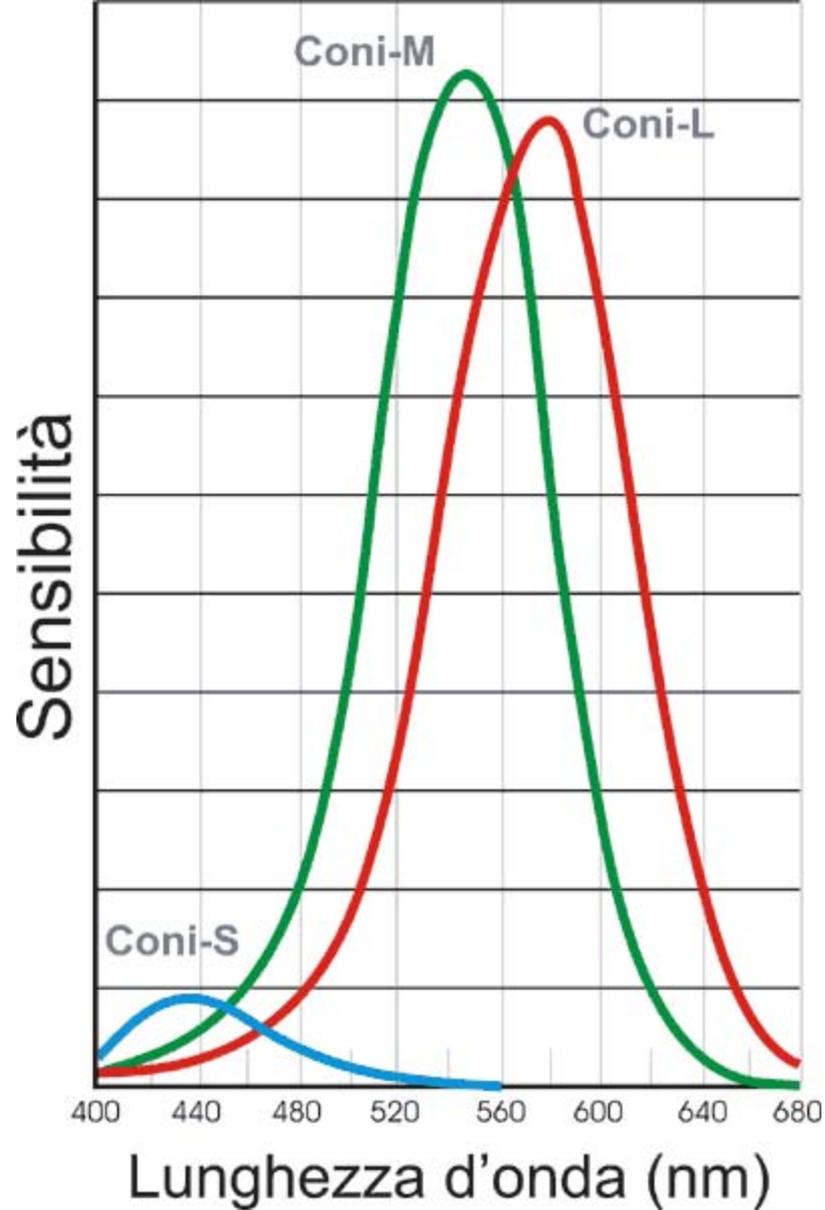
Fig. 5. Sono riportati gli spettri di assorbimento dei fotopigmenti dei coni dell'uomo (Bowmaker e Dartnall, 1980), ovvero l'assorbimento dell'energia luminosa in funzione della lunghezza d'onda della luce, qui riportata in nanometri (nm). Per ogni fotopigmento, l'energia luminosa viene preferenzialmente assorbita per determinate lunghezze d'onda della luce. Il fotopigmento dei bastoncelli, la rodopsina (curva continua) ha un massimo di assorbimento a 498 nm (lunghezza d'onda che genera la percezione del turchese). I tre fotopigmenti dei coni (curve tratteggiate) hanno un massimo di assorbimento, rispettivamente, a 420 nm (blu), 534 nm (verde), 564 nm (rosso). La presenza di tre diversi fotopigmenti nei coni è necessaria per avere una normale visione dei colori. La mancanza di un fotopigmento produce vistosi difetti nella visione dei colori,

# Curve di sensibilità dei coni

Coni vs bastoncelli

Il colore percepito deriva dalla eccitazione dei coni. Giallo lo posso riprodurre con rosso più verde.

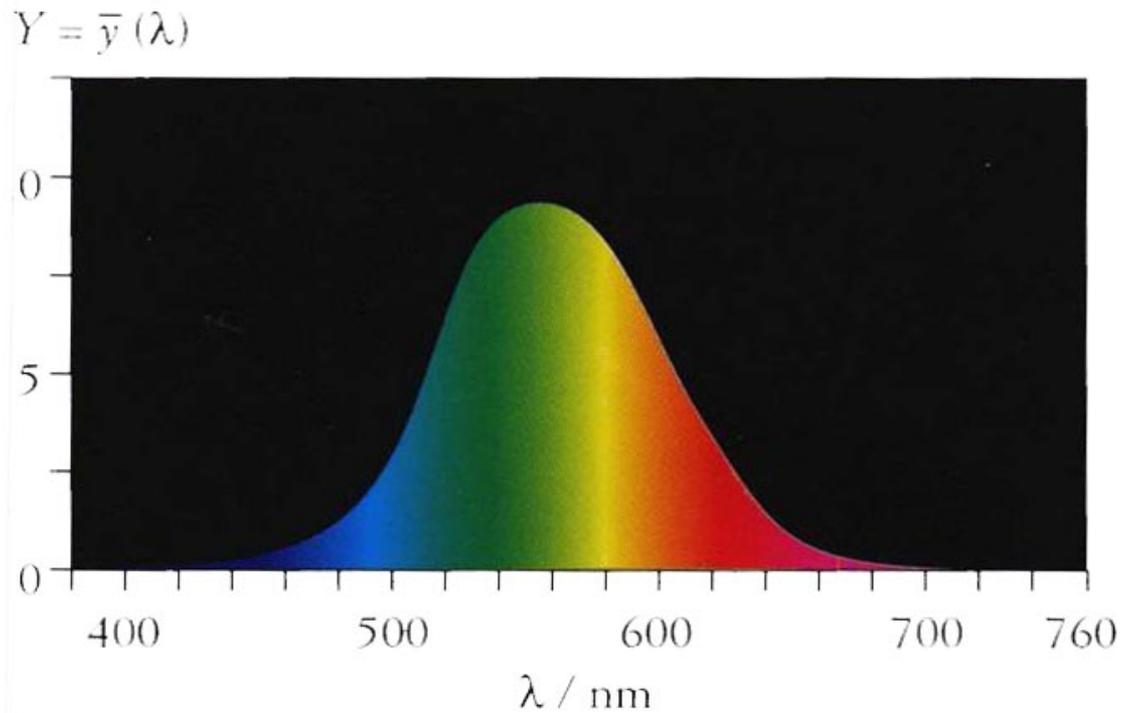




Curve di assorbimento della luce da parte dei tre tipi di coni sperimentalmente individuati

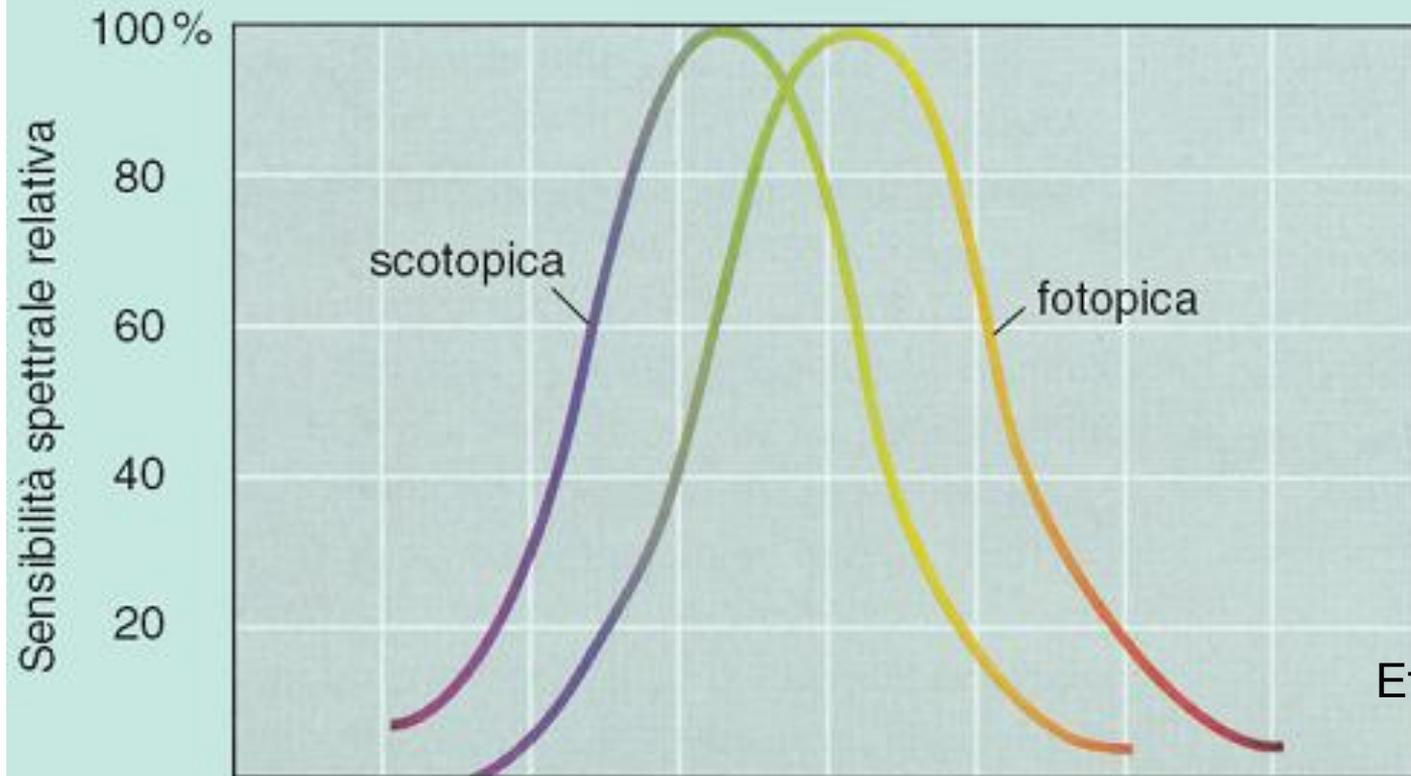
# Curva di sensibilità spettrale

Luminosità percepita,  
ampiezza di risposta di  
insiemi di fotorecettori



La finestra del visibile in termini di lunghezza d'onda della luce

# Curve di sensibilità spettrale nell'uomo



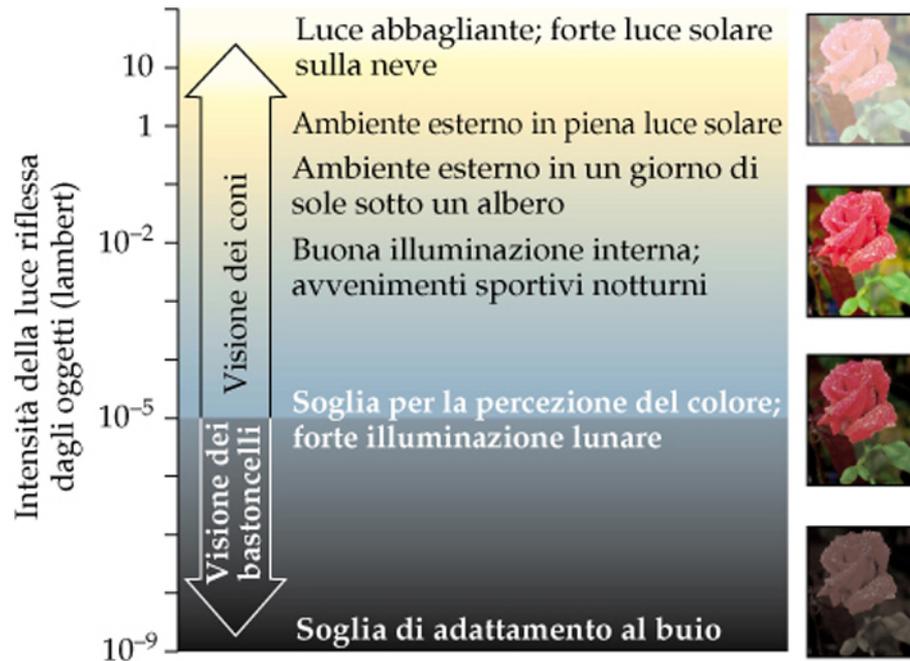
Effetto Purkinje



400                      500                      600                      700

Lunghezza d'onda (nanometri)

# Effetto Purkinje

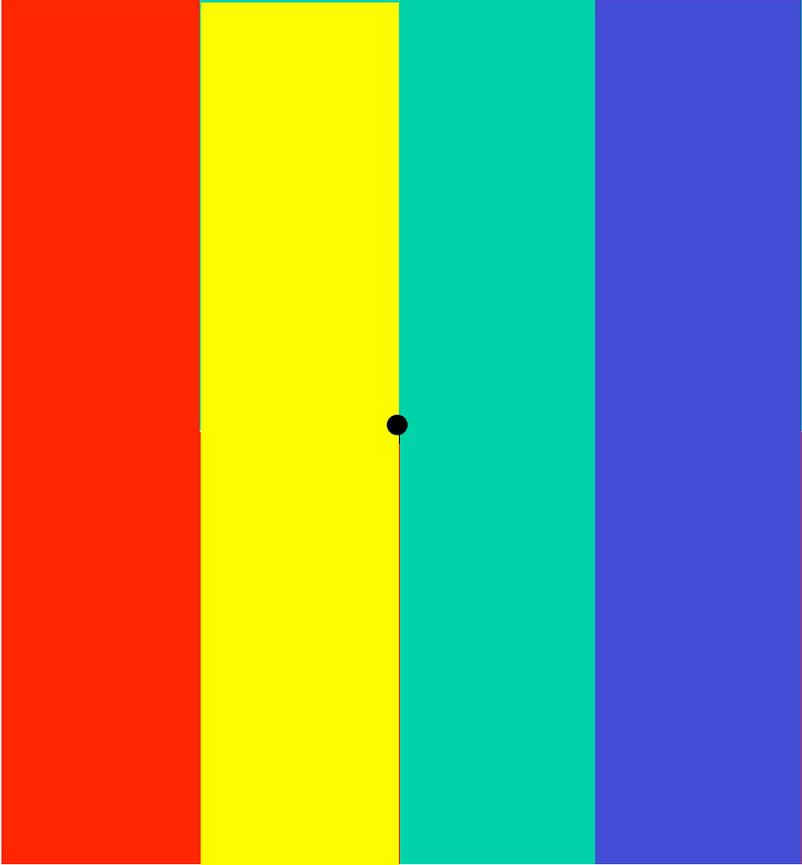


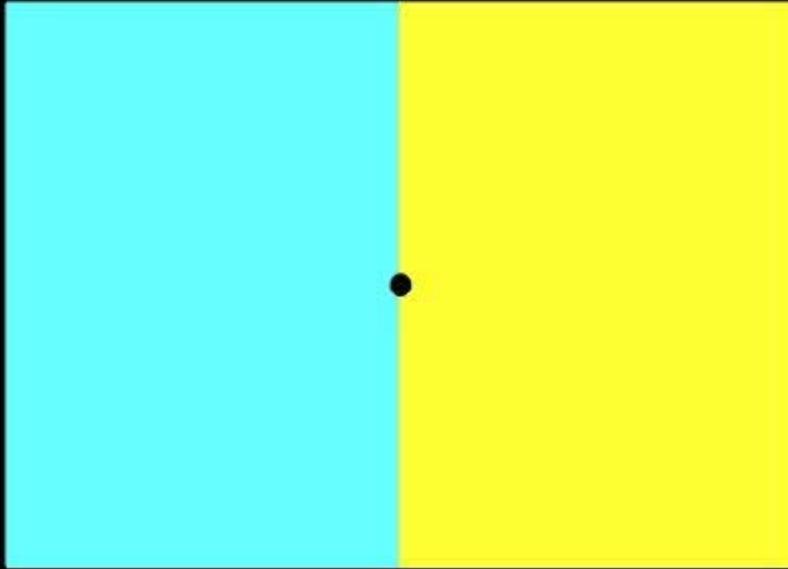
**Visione fotopica**  
Solo coni attivi

**visione mesopica**  
coni e bastoncelli attivi

**Visione scotopica**  
Solo bastoncelli attivi







Ogni singolo colore percepito può essere sia l'effetto di una **radiazione monocromatica** (ad esempio un'onda a banda ristretta di 700 nm in grado di generare la visione del rosso) sia l'effetto **del sommarsi in un'unica stimolazione di più radiazioni, ciascuna di lunghezza d'onda differente.**

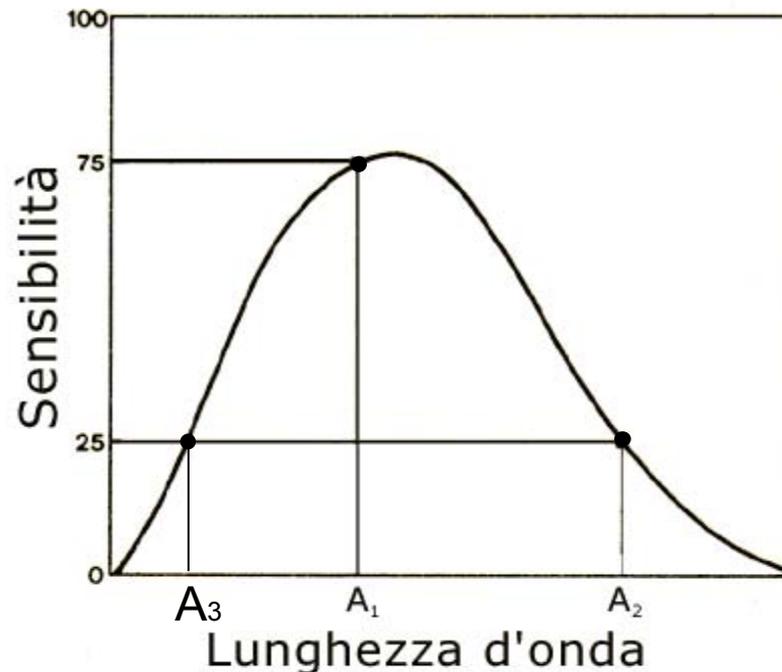
Questa osservazione porta in primo piano un'importante caratteristica della percezione visiva, che la rende profondamente differente, ad esempio, dalla percezione uditiva. Mentre, infatti, l'orecchio è in grado di discriminare, in un accordo musicale, le singole note componenti, l'occhio non è in grado di separare, in una stimolazione luminosa composta dalla mescolanza di più luci diverse, le singole frequenze componenti.

**La percezione visiva è sintetica** piuttosto che analitica: una luce rossa ed una luce verde che colpiscono insieme un medesimo punto della retina avranno come risultato la percezione del giallo; non vedremo né il rosso né il verde.

Ciò significa che, nel contatto della radiazione elettromagnetica con i recettori della retina, **l'informazione sulla lunghezza d'onda si perde.** Al suo posto rimane la misura dell'eccitazione suscitata, che è proporzionale sia all'intensità della luce incidente sia alla sensibilità del recettore in quella particolare zona dello spettro a cui appartiene la radiazione che lo ha colpito.

Possiamo chiederci a questo punto: basterebbe un solo tipo di coni per spiegare la possibilità nella nostra vista di discriminare nella luce, allo stesso tempo, intensità e colori differenti?

La risposta a questa domanda è **no**. Per capire il perché occorre considerare il grafico sotto. La curva mostrata nel grafico rappresenta il differente grado di sensibilità di un unico ipotetico tipo di recettori fotosensibili, rispetto a luci monocromatiche di differente lunghezza d'onda. Nell'esempio, la radiazione monocromatica A1 ha una lunghezza d'onda corrispondente quasi alla massima sensibilità del recettore. Le radiazioni monocromatiche A2 ed A3 hanno la medesima intensità, che è la stessa della radiazione A1, ma lunghezza d'onda differente, alla quale il recettore risulta tre volte meno sensibile, per cui l'effetto è una stimolazione tre volte meno intensa.



In un sistema di questo tipo l'informazione sulla lunghezza d'onda si perde, lasciando in sua vece solo la percezione dell'intensità dello stimolo. Infatti A2 ed A3 daranno la stessa percezione di intensità e sarà possibile eguagliare l'intensità della percezione dipendente dalla radiazione A2 ed A3 con quella della radiazione A1 aumentando di tre volte l'intensità della radiazione A2 ed A3. In questo caso la percezione visiva suscitata da A1, A2 ed A3 sarebbe del tutto uguale; con un simile sistema si possono percepire differenze di intensità luminosa, ma non di lunghezza d'onda. **Non è possibile la discriminazione del colore**, dal momento che vedremmo come uguali due radiazioni monocromatiche dotate invece di differente lunghezza d'onda.

**Questo è ciò che accade, all'incirca, nella visione scotopica dipendente dai soli bastoncelli.**

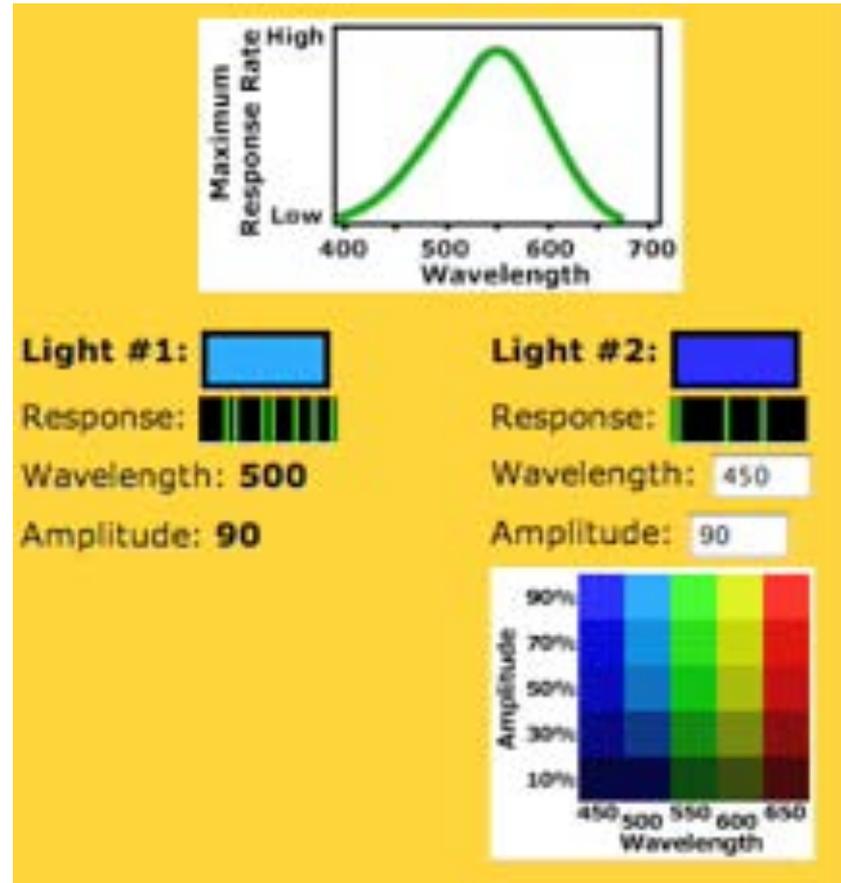
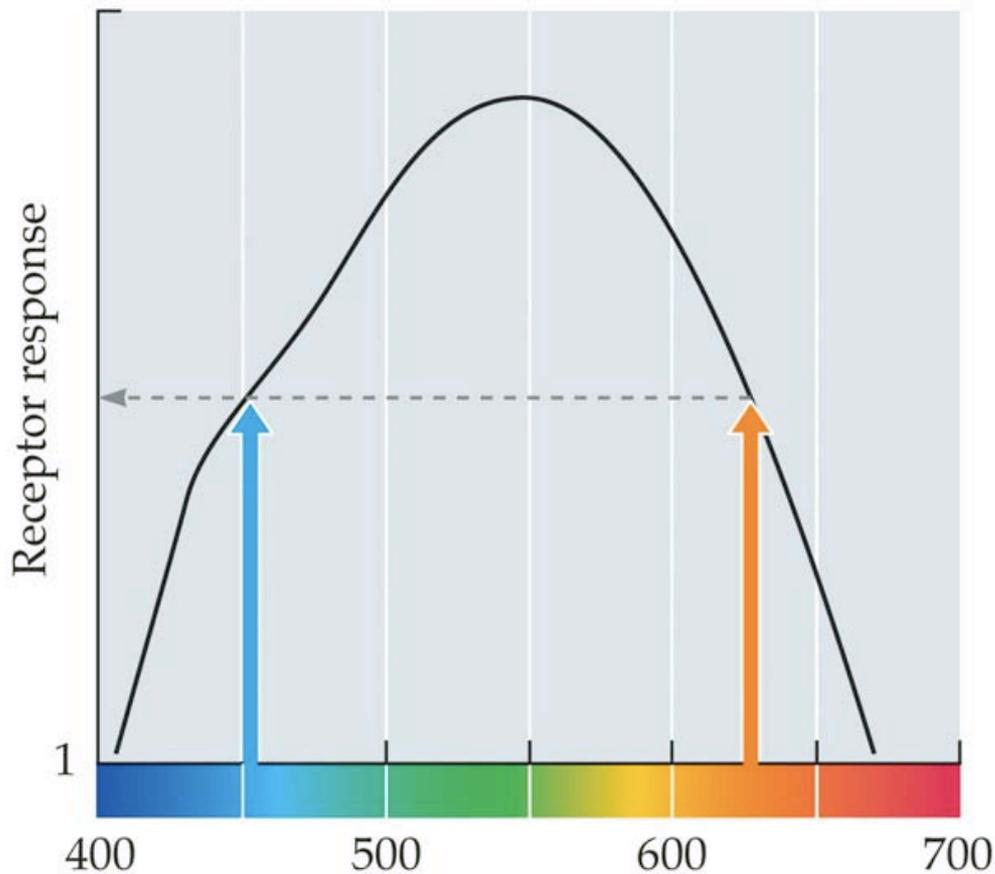
Per avere allo stesso tempo discriminazione dell'intensità luminosa e del colore abbiamo bisogno di almeno **due** tipi differenti di recettori sensibili al colore. Con due tipi di recettori diventa possibile, ad esempio, eguagliare la percezione visiva dipendente da una singola radiazione monocromatica alla percezione visiva dipendente dalla miscela di due radiazioni monocromatiche di differente lunghezza d'onda.

# *Al chiaro di luna*

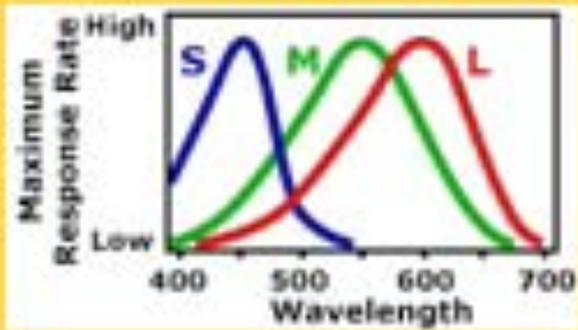
=>non si possono percepire i colori utilizzando un solo tipo di fotorecettori. Questo è anche il motivo per cui i colori non si vedono in una scena con una illuminazione molto debole

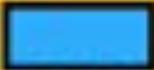


# Il problema dell' univarianza



# La visione tricromatica



Light #1: 

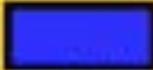
S Response: 

M Response: 

L Response: 

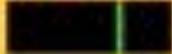
Wavelength: 500

Amplitude: 90

Light #2: 

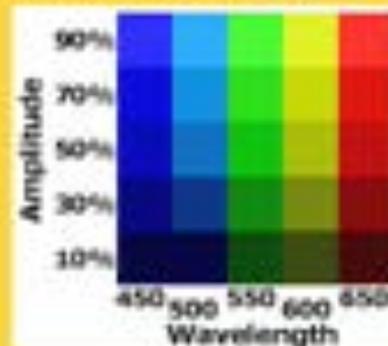
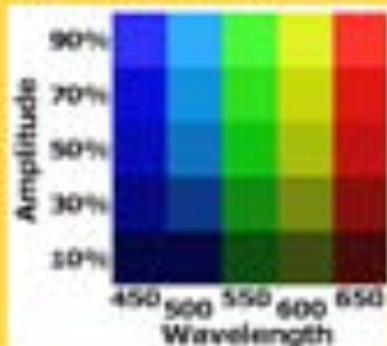
S Response: 

M Response: 

L Response: 

Wavelength: 450

Amplitude: 90



Con tre tipi di coni possiamo distinguere in modo affidabile diverse lunghezze d'onda

Al principio dell'800 il fisico inglese **Thomas Young** propose una teoria della visione in cui si sosteneva la presenza di tre differenti tipi di recettori, ognuno dei quali in grado di percepire un particolare colore: dalla combinazione delle sensazioni provenienti da ciascuno di essi, risulterebbe la percezione dei colori nello spettro visibile. Nella sua ipotesi iniziale, Young indicò come **colori primari** - cioè quelli alla base di ogni possibile combinazione - il rosso, il giallo e il blu. Successivamente modificò la sua teoria indicando come primari il **rosso, il verde e il violetto.**

Le tesi di Young furono riprese circa mezzo secolo dopo dal tedesco austriaco **Hermann von Helmholtz**. Da allora la cosiddetta teoria **tricromatica** della visione, basata cioè sull'azione combinata di tre diversi tipi di recettori fotosensibili, è nota anche come **teoria di Young-Helmoltz.**

**Il singolo cono è “cieco” ai colori, così come il singolo bastoncello. Per estrarre l'informazione sulla composizione spettrale della luce è necessario confrontare il segnale dei diversi tipi di cono.**

**Questo viene fatto a livelli successivi dell'elaborazione dell'informazione lungo le vie visive.**

# Tricromaticità

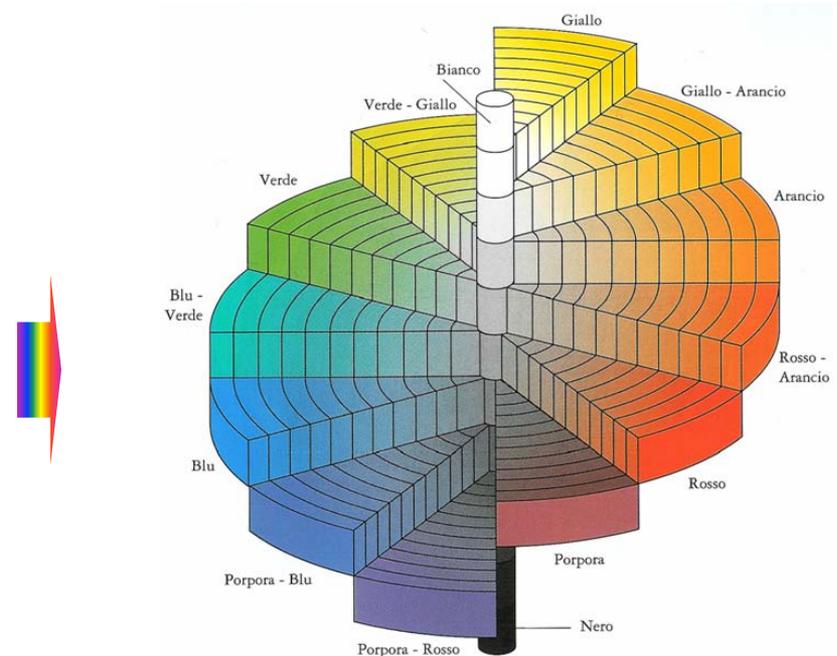
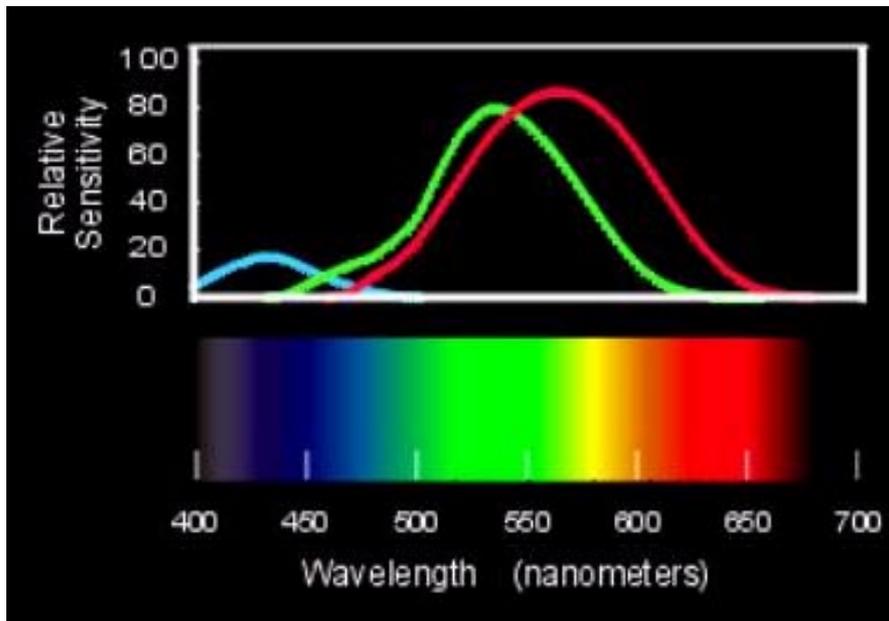
Il colore è uno spazio tridimensionale: 3 variabili sono necessarie per descrivere il fenomeno

## Livello dei fotorecettori

1. Coni S
2. Coni M
3. Coni L

## Livello percettivo

1. Tinta
2. Saturazione
3. Luminosità



Ogni sistema di riferimento dei colori deve essere codificato con 3 variabili

# ALTERAZIONI PERCEZIONE DEL COLORE

**Protanopia** mancanza del pigmento a lunghezza d'onda lunga (L) **Deuteranopia**: mancanza del pigmento a lunghezza d'onda media (M) **Tritanopia** mancanza del pigmento a lunghezza d'onda corta (S) **Protanomalia** alterazione del pigmento a lunghezza d'onda lunga (L) **Deuteranomalia**: alterazione del pigmento a lunghezza d'onda media (M) **Tritanomalia**: alterazione del pigmento S

Dicromatici

Tricromatici anomali

	Males	Females
<b>Red–green (Overall)</b>	7 to 10%	0.49 to 1%
Red–green (Caucasians)	8%	0.0064%
Red–green (Asians)	5%	0.0025
Red–green (Africans)	4%	0.0016%
<b>Monochromacy</b>	—	—
Rod monochromacy (dysfunctional, abnormally shaped or no cones)	0.00001%	0.00001%
<b>Dichromacy</b>	2.4%	0.03%
Protanopia (red deficient: L cone absent)	1% to 1.3%	0.02%
Deuteranopia (green deficient: M cone absent)	1% to 1.2%	0.01%
Tritanopia (blue deficient: S cone absent)	0.03%	0.001%
<b>Anomalous Trichromacy</b>	6.3%	0.37%
Protanomaly (red deficient: L cone defect)	1.3%	0.02%
Deuteranomaly (green deficient: M cone defect)	5.0%	0.35%
Tritanomaly (blue deficient: S cone defect)	0.01%	0.01%

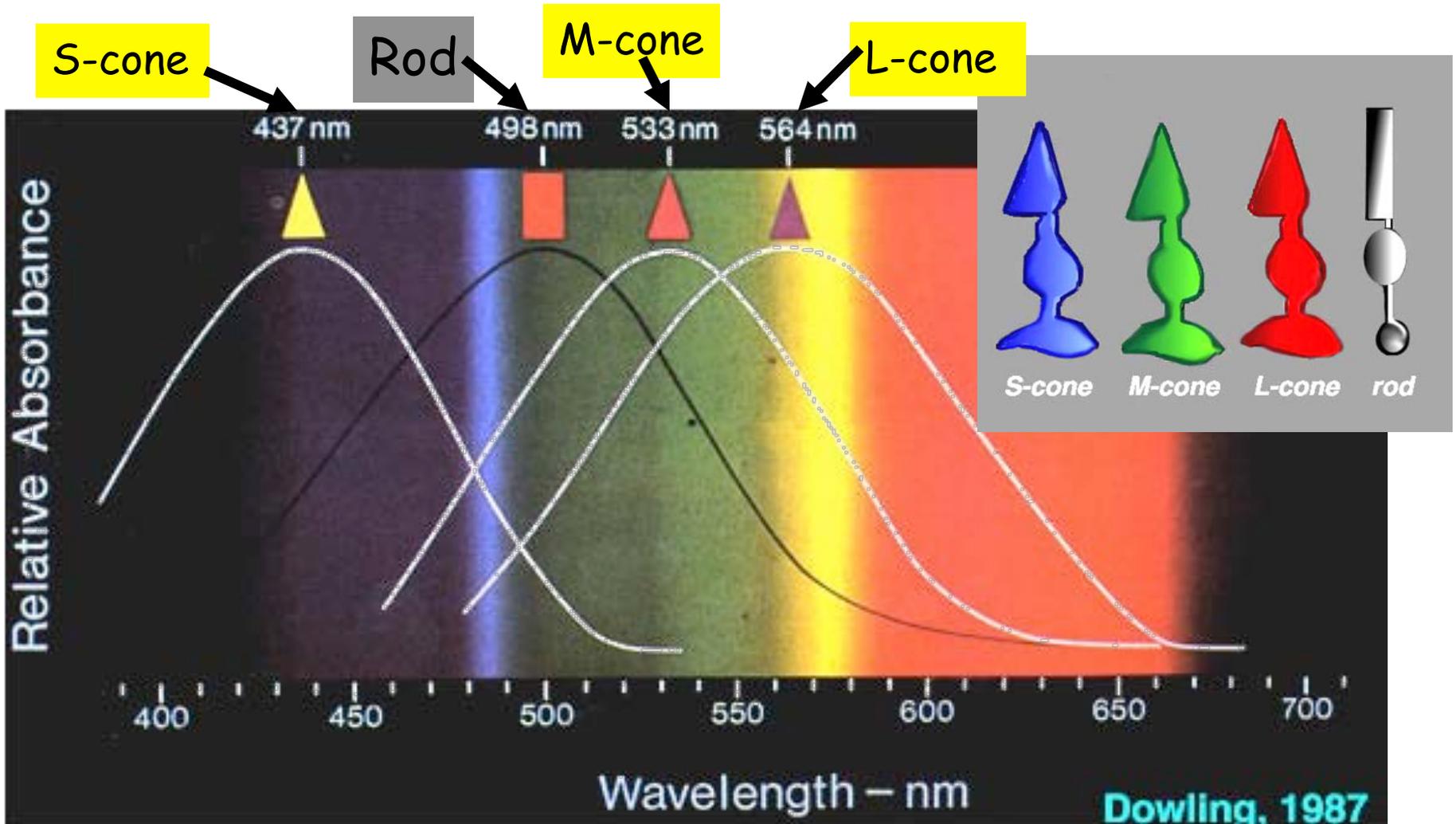
# ALTERAZIONI PERCEZIONE DEL COLORE

- Geni:
  - Loci dei geni (recessivo) per pigmento L e M sono vicini sul cromosoma X
  - Gene per lopsina S è sul cromosoma 7
  - Gene per la rodopsina è sul cromosoma 3
- Le madri dei tricromatici anomali, con visione normale dei colori che hanno un gene difettoso e uno normale ( la mutazione è solo su uno dei cromosomi X) sono tetracromatiche?

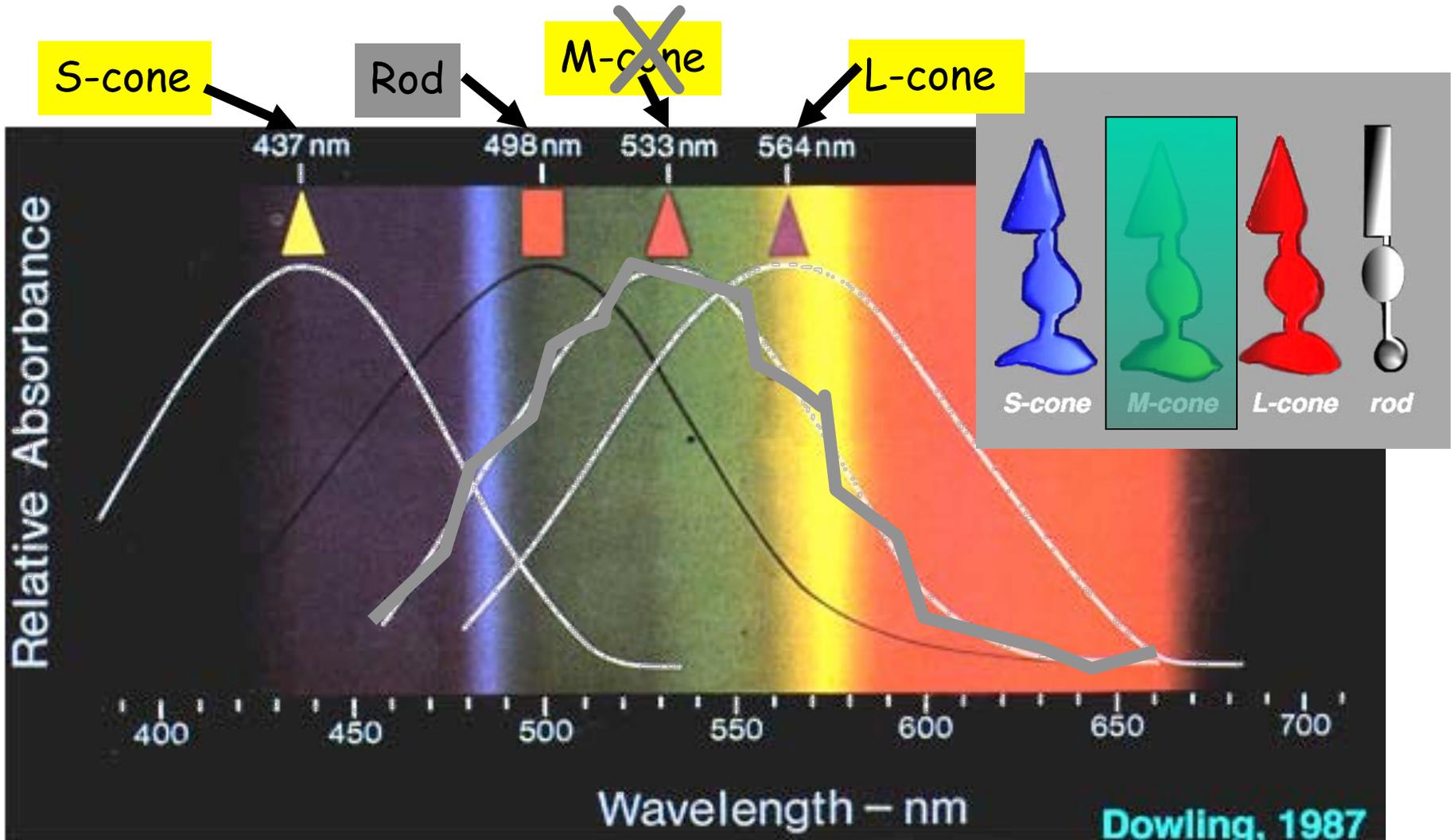
Potrebbe costituire un vantaggio evolutivo visto che è così diffuso??

Percezione di un numero maggiore di colori della pelle per individuare figli deboli o malati?

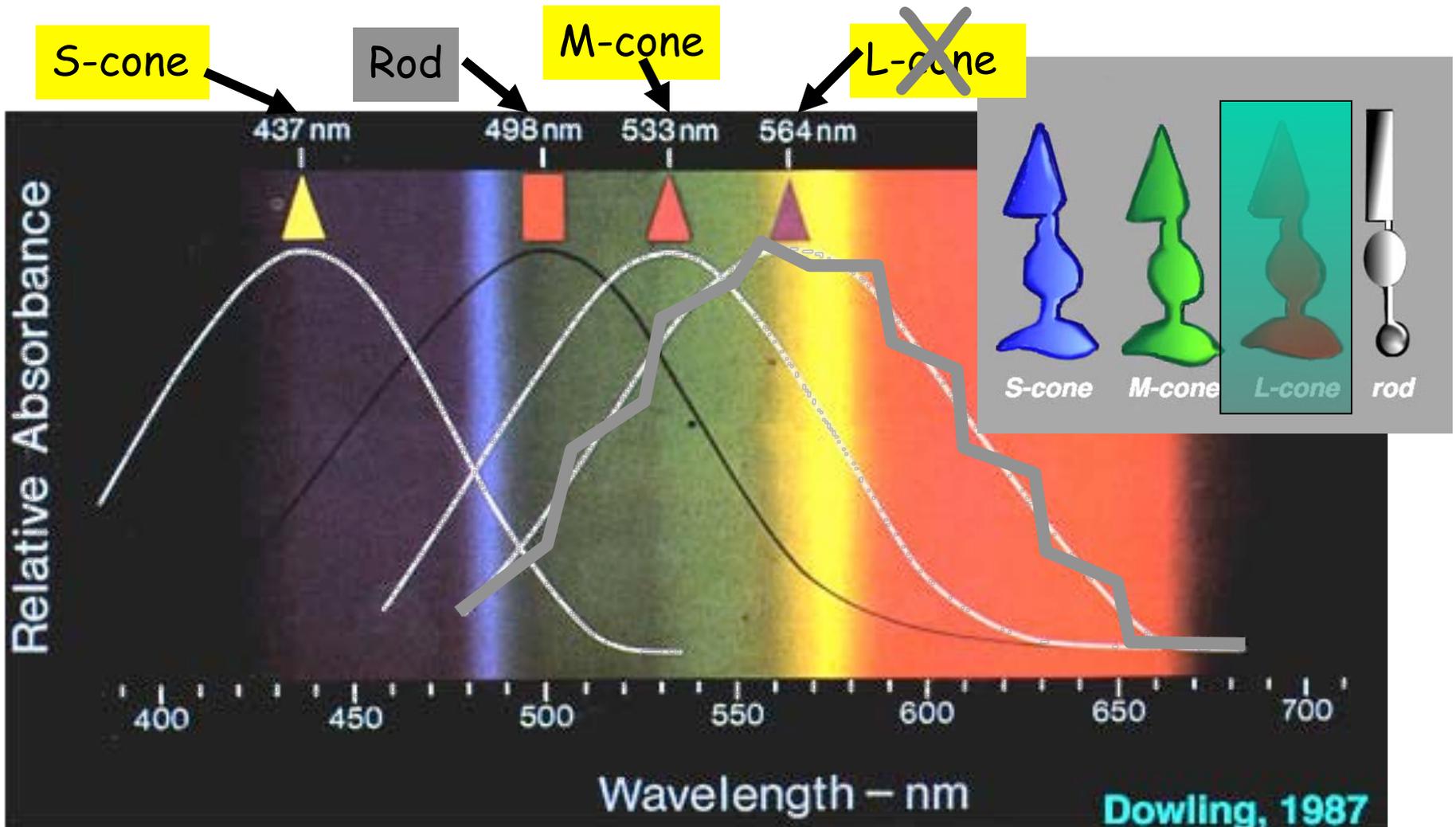
# VISIONE DEI COLORI NORMALE TRICROMATICA



# DEUTERANOPIA (dicromatici)

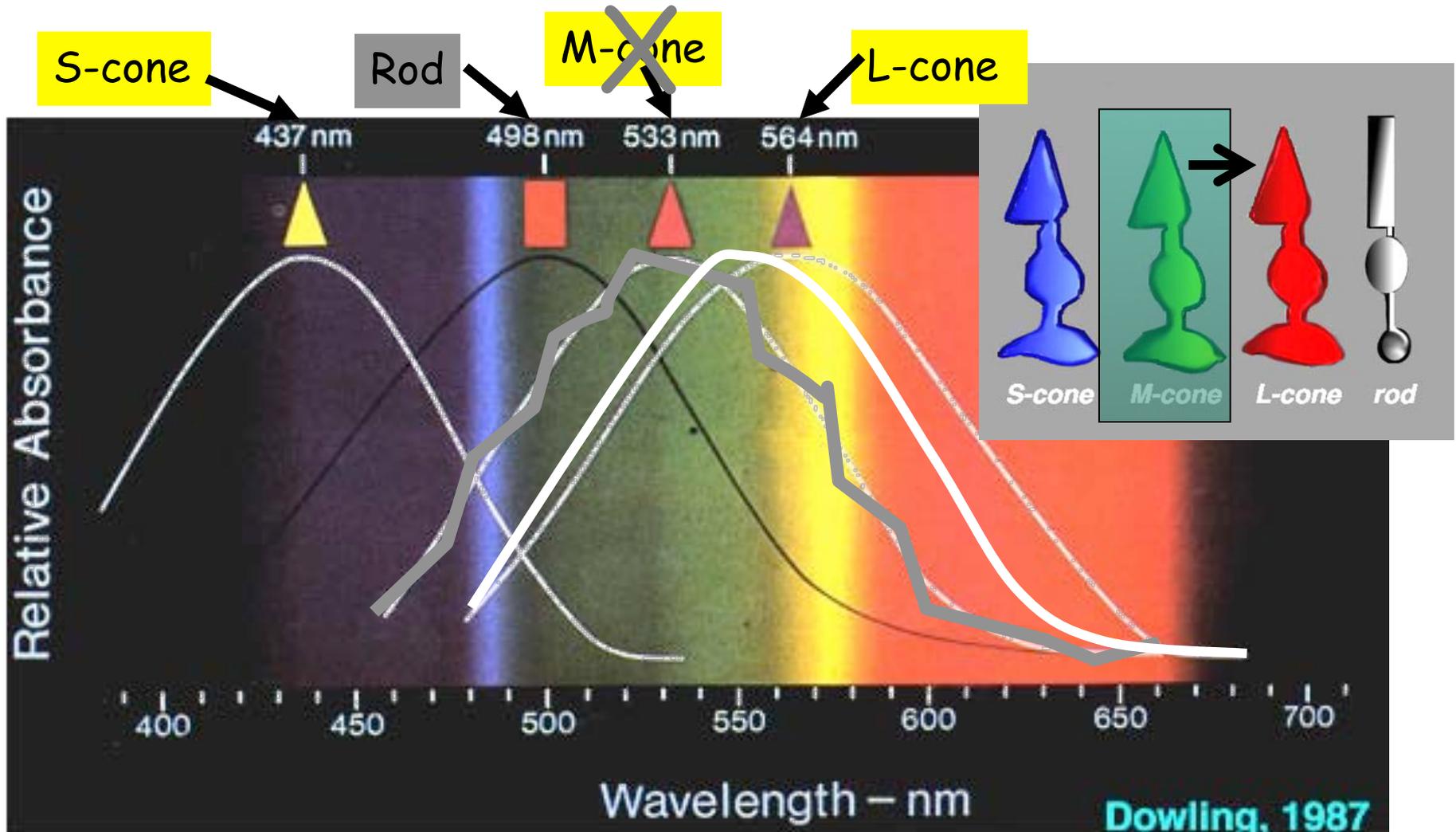


# PROTANOPIA (dicromatici)

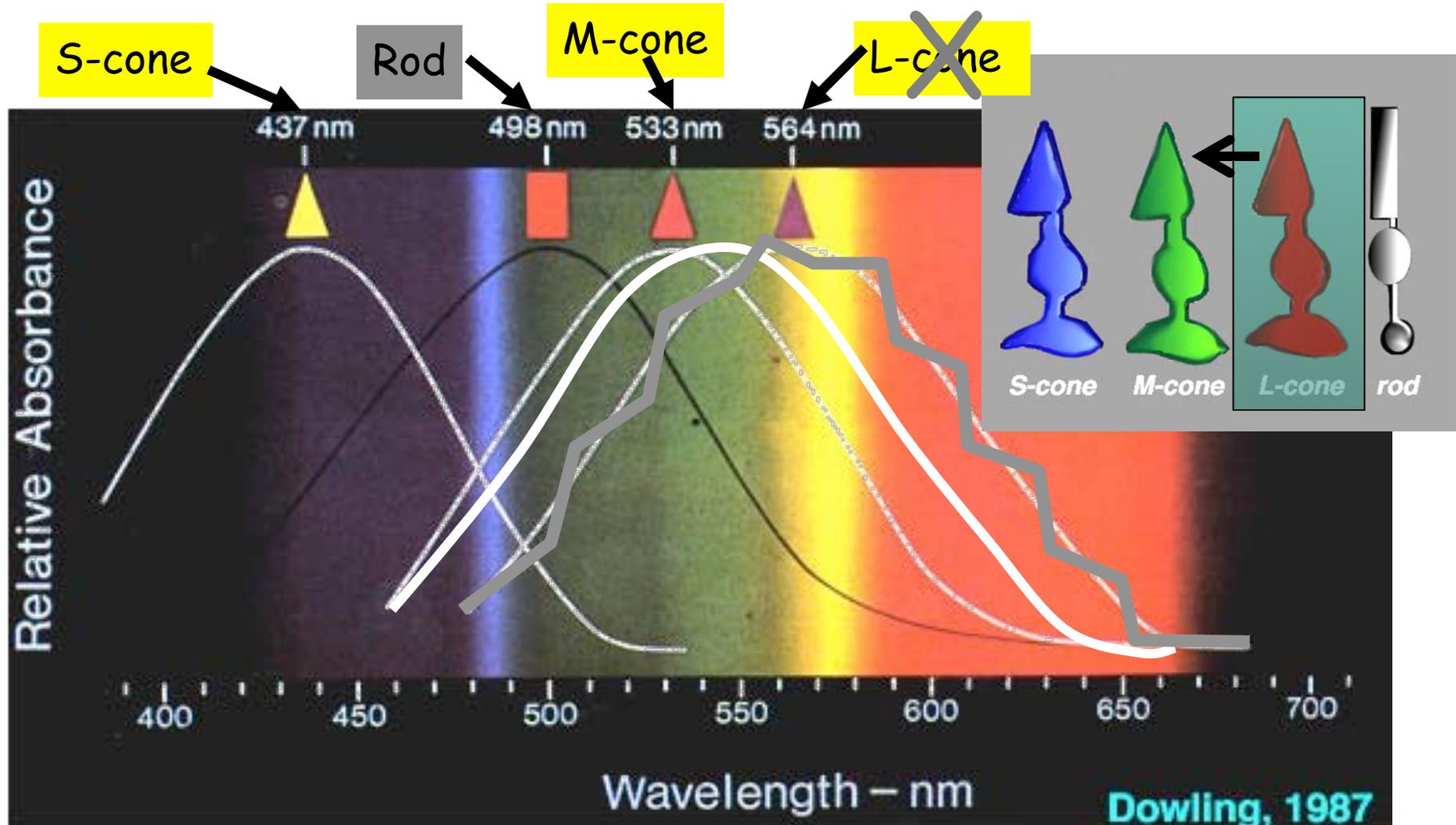


La visione dei colori è uguale per tutti?

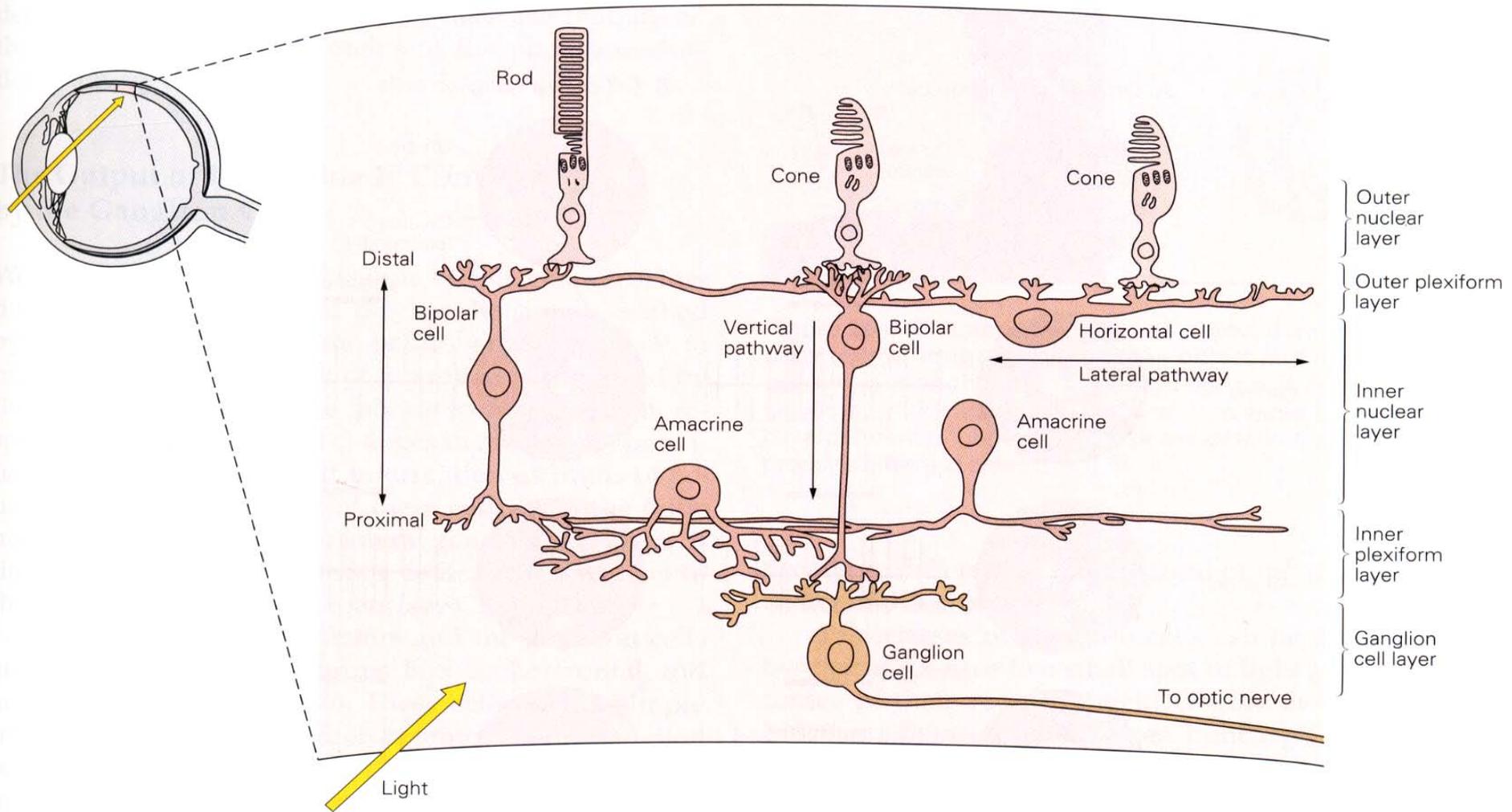
## DEUTERANOMALIA (tricromatici anomali)



# PROTANOMALIA (trichromatici anomali)

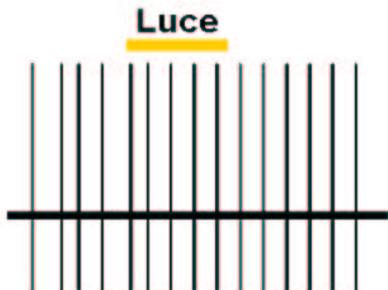
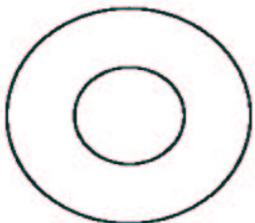
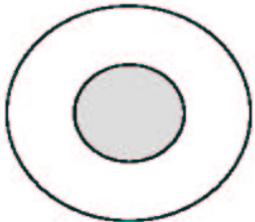
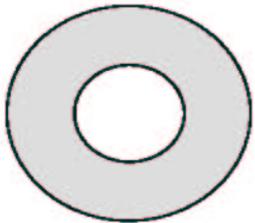
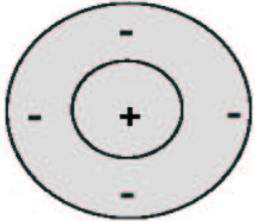


# Struttura della retina

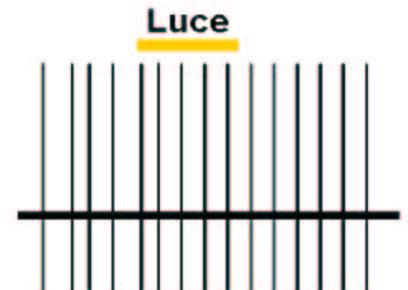
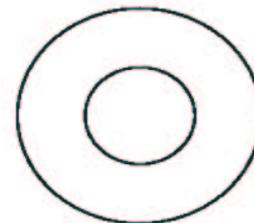
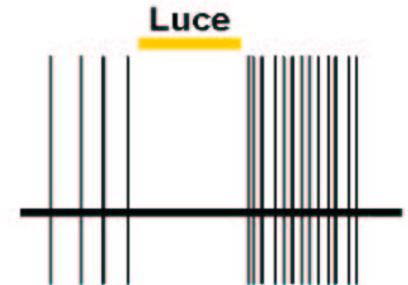
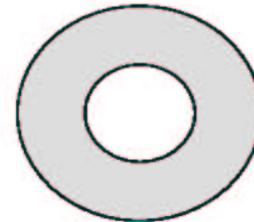
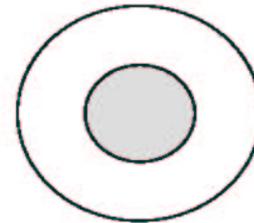
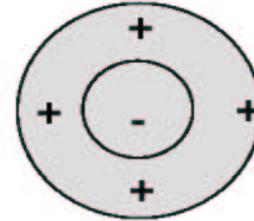


# Campi recettivi delle cellule gangliari

Cellula centro ON



Cellula centro OFF

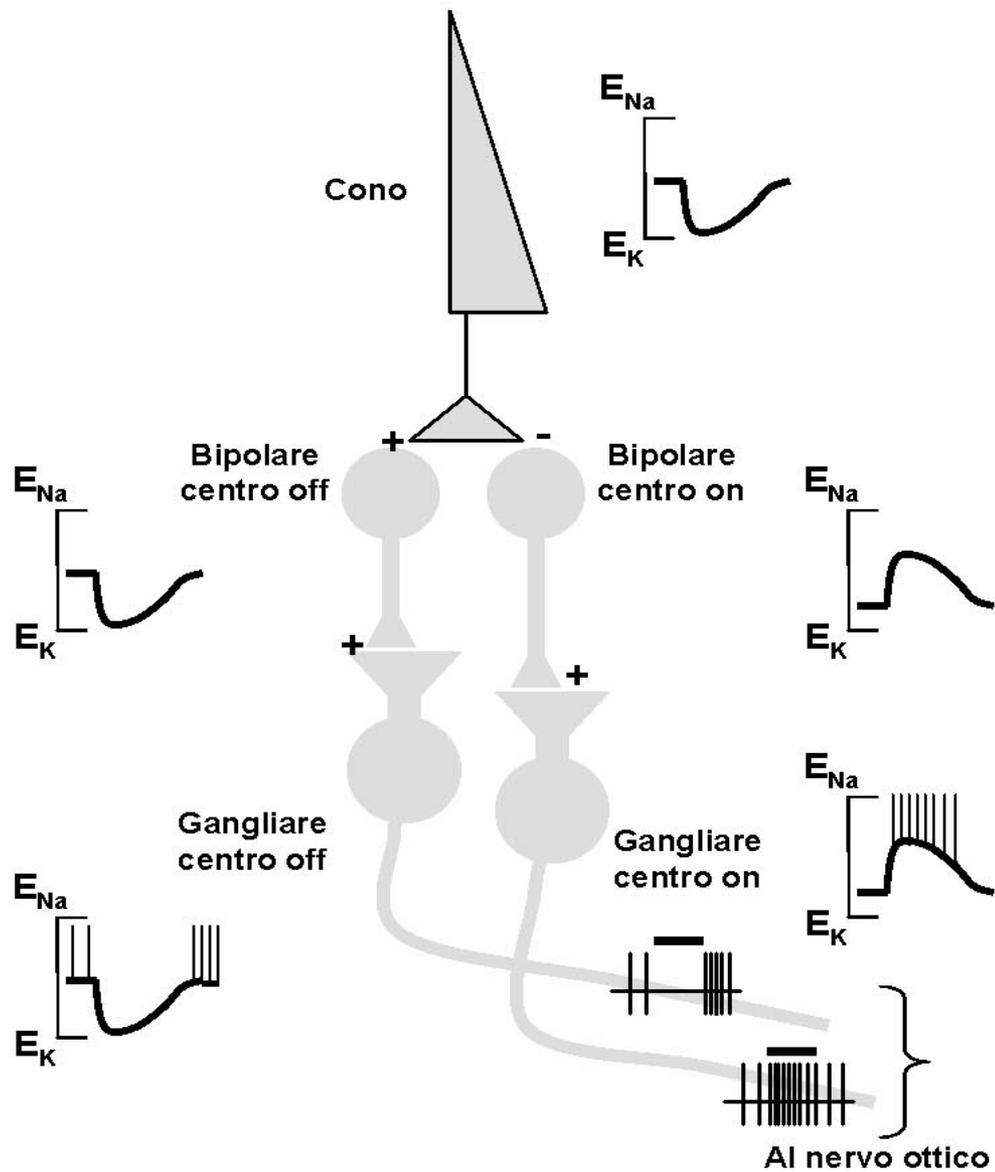


## Campi recettivi delle cellule gangliari

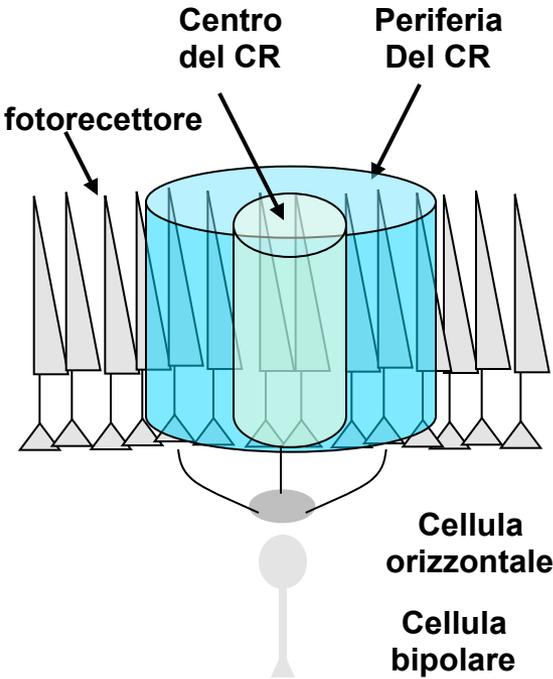
Le cellule gangliari hanno modalita' di attivazione complesse:  
lo stimolo ottimale è uno stimolo di contrasto.

I campi recettivi hanno centri di dimensioni che vanno da 1' nella  
fovea fino a 3-5° in periferia.

# Come si generano le risposte centro-on e centro-off

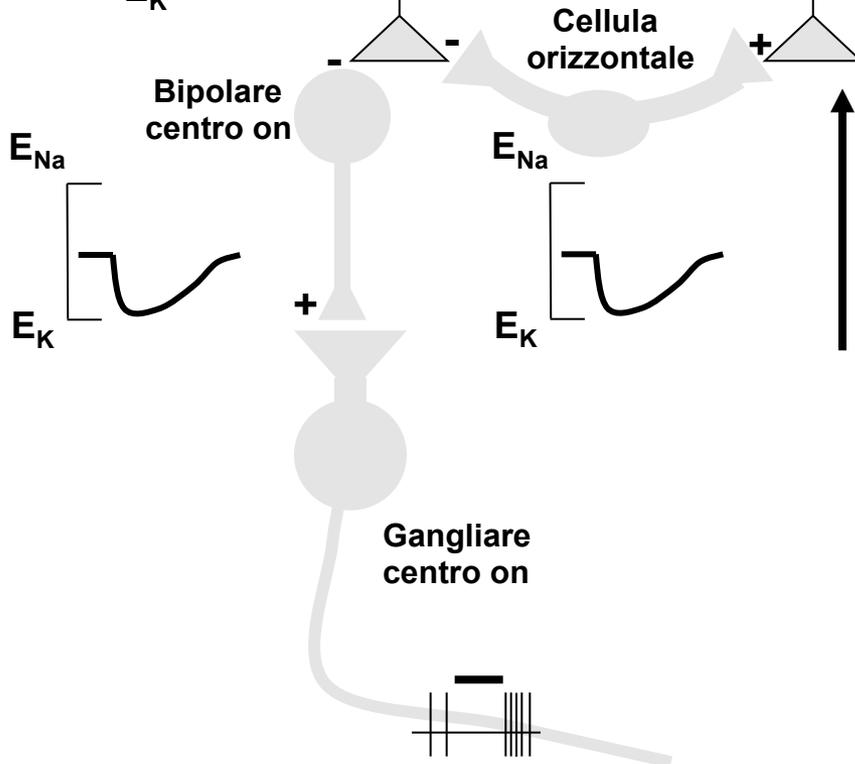
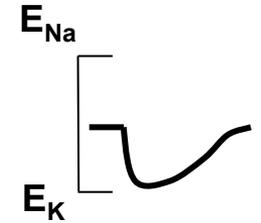


# Come si genera l'opponenza della periferia del campo recettivo

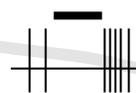


Cono costituente  
Il centro del  
CR della bipolare e  
della gangliare

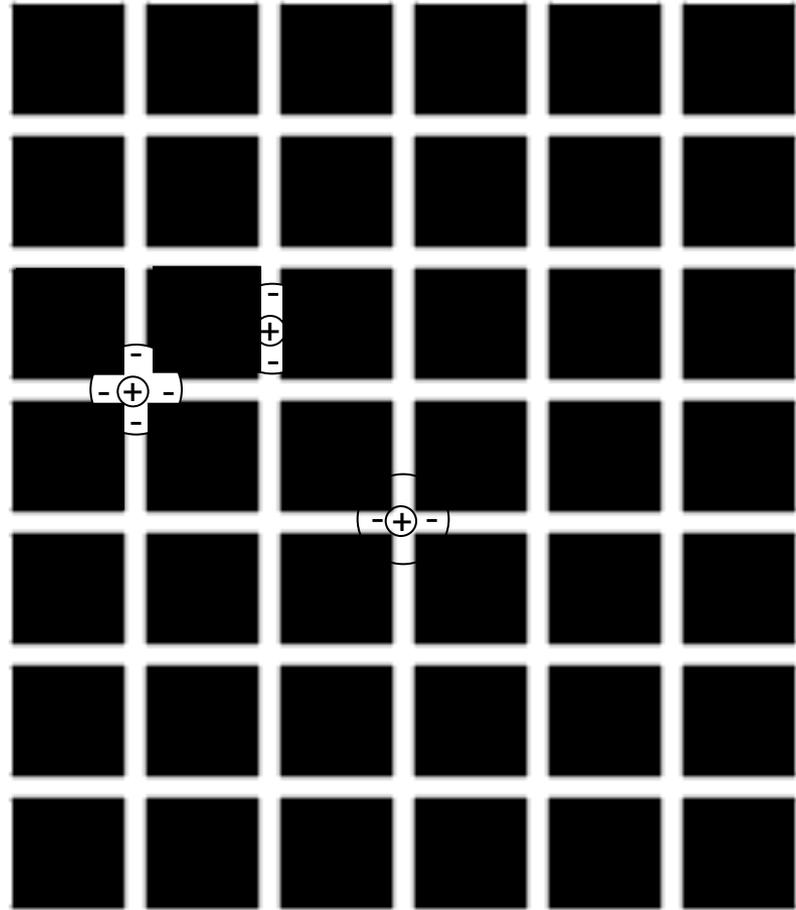
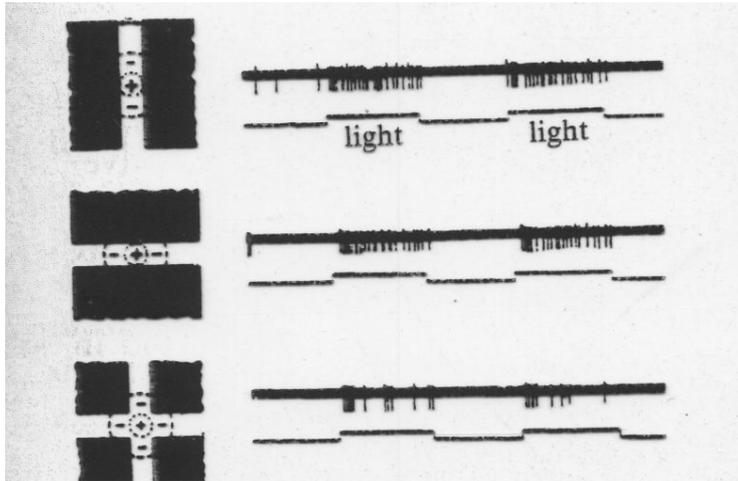
Cono costituente  
la periferia del  
CR della bipolare e  
della gangliare



Luce sul cono  
periferico  
ovvero luce sulla  
periferia  
del CR

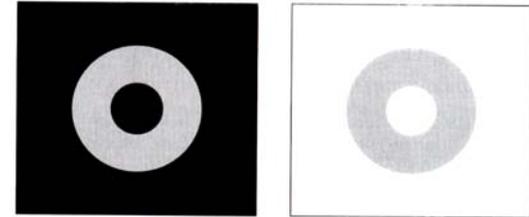


# Griglia di Hermann



## Cellule gangliari

- Sono rivelatori di contrasto.



- Sono centro-on oppure centro-off, permettendo l'analisi di cambi veloci di luminosità dovuti ad INCREMENTI o DECREMENTI di luce.
- Sono di tipo **M** (magnocellulari, grandi, grandi campi recettivi, risposta veloce, non discriminano i colori) oppure **P** (parvocellulari, piccole, campi recettivi piccoli) oppure **K** (koniocellulari).

## Cellule con campo recettivo opponente per il colore

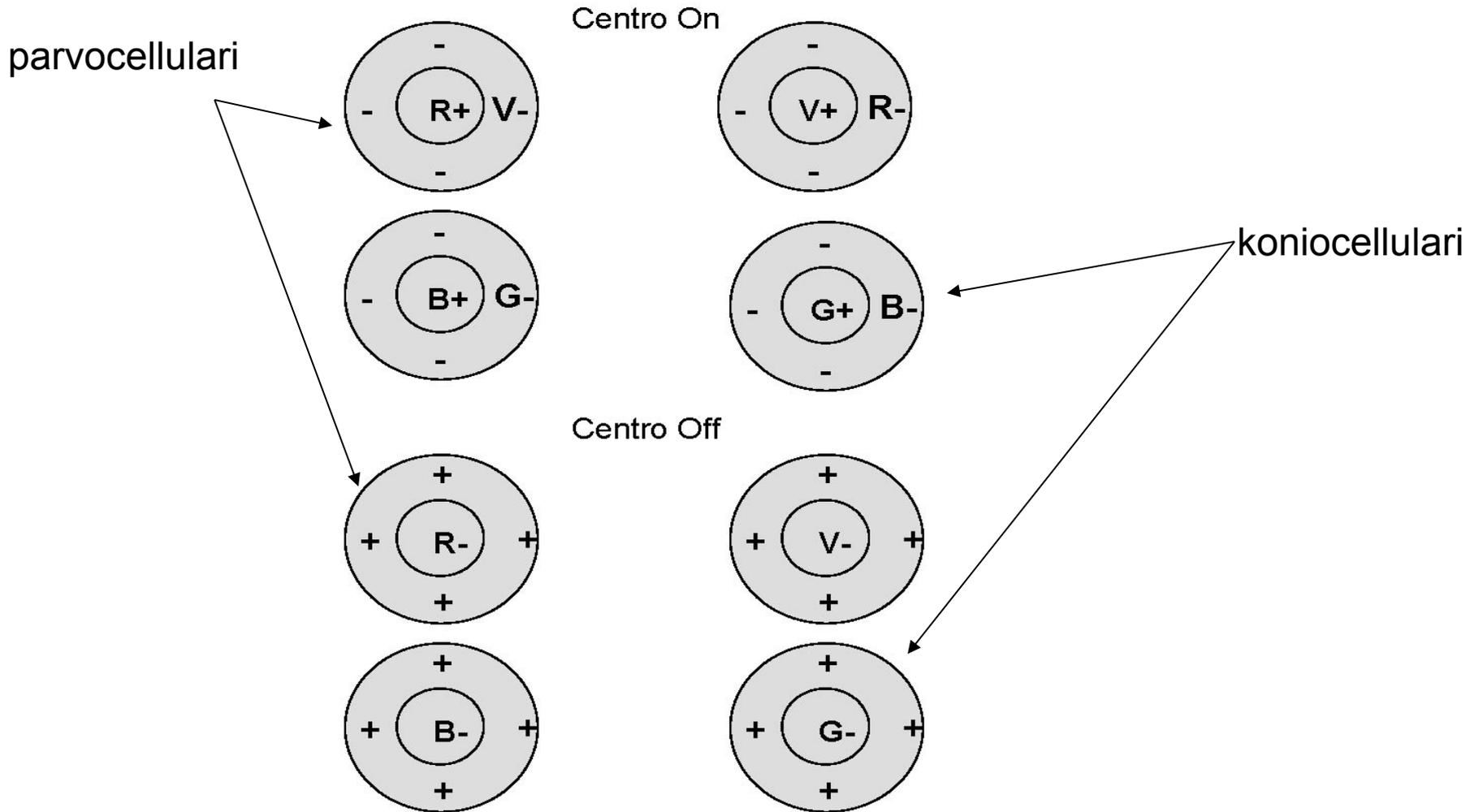
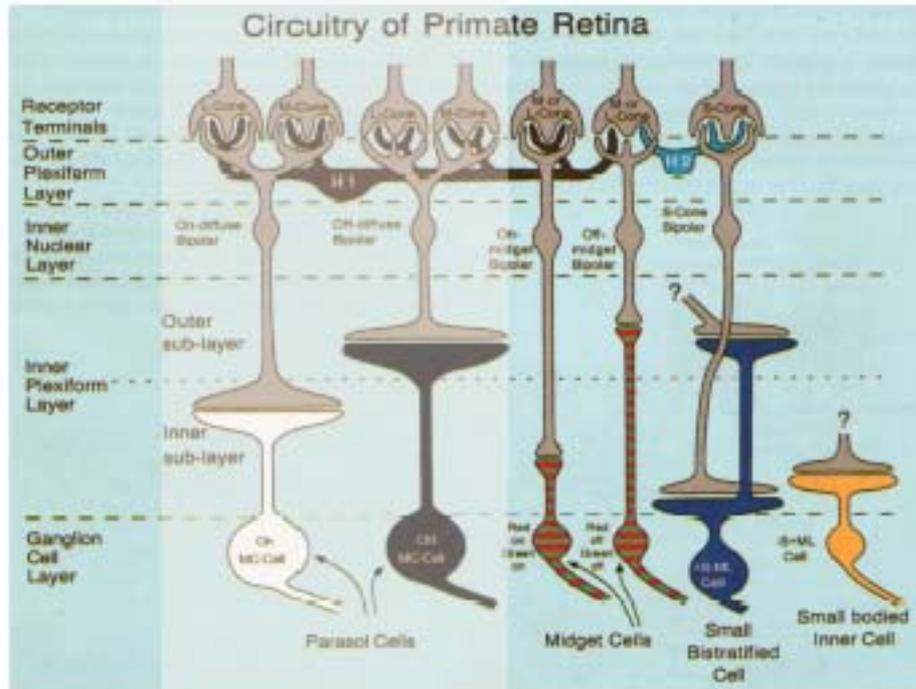


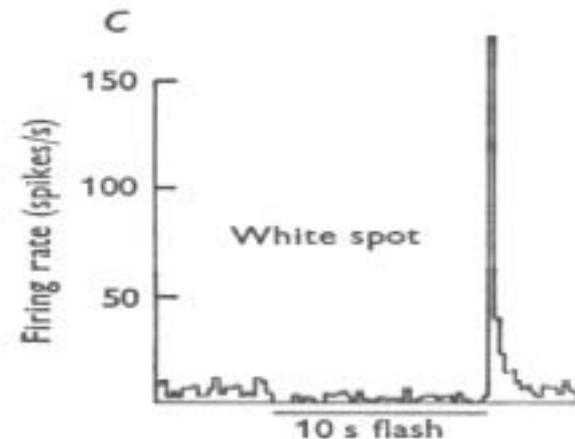
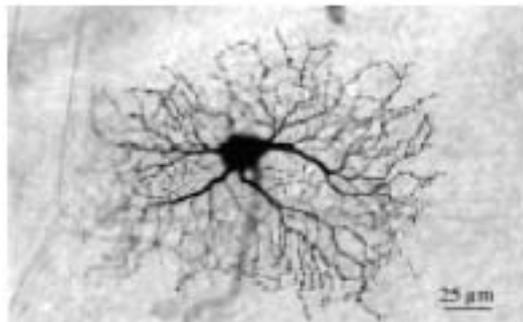
Fig. 9. Esempi di campi recettivi di cellule gangliari retiniche di tipo Parvocellulare (cellule P), le uniche ad avere un CR opponente per il colore. Lo schema è fatto separatamente per le cellule centro On e Centro Off. E' solo attraverso l'esistenza delle cellule P, che combinano, in maniera opponente, l'uscita di coni il cui fotopigmento assorbe su lunghezze d'onda diverse, che è possibile la visione dei colori. In assenza di tali cellule, la visione dei colori si perde completamente.

# Magnocellular Pathway (MC)

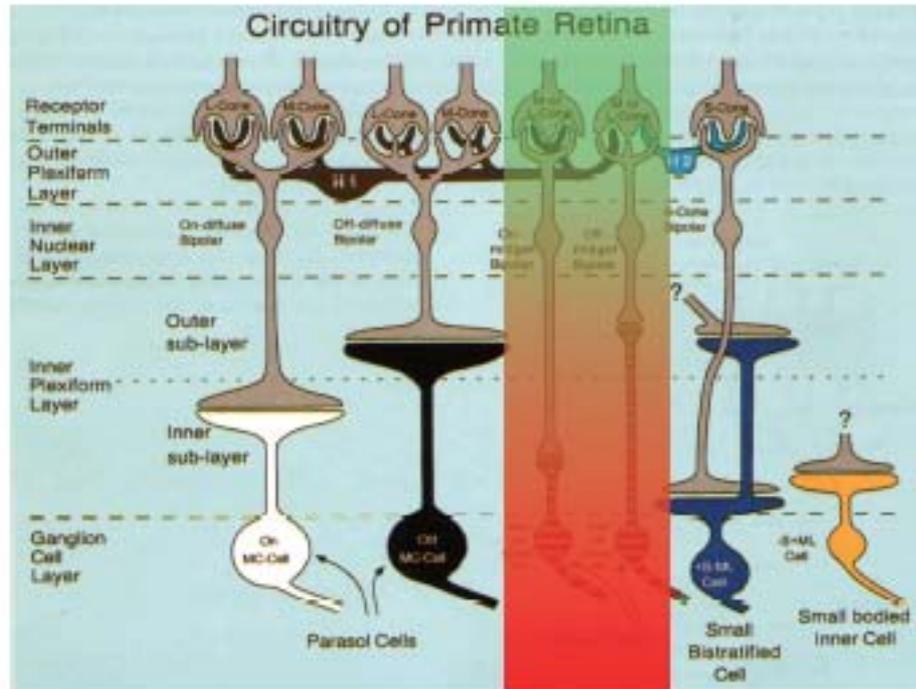


MC cells:

- large cell bodies, thick axons
- transit response
- non-linear response to contrast
- low spatial frequency
- high temporal frequency
- color blind

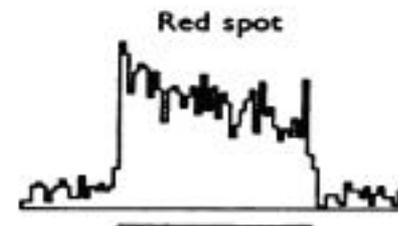


# Parvocellular Pathway (PC)

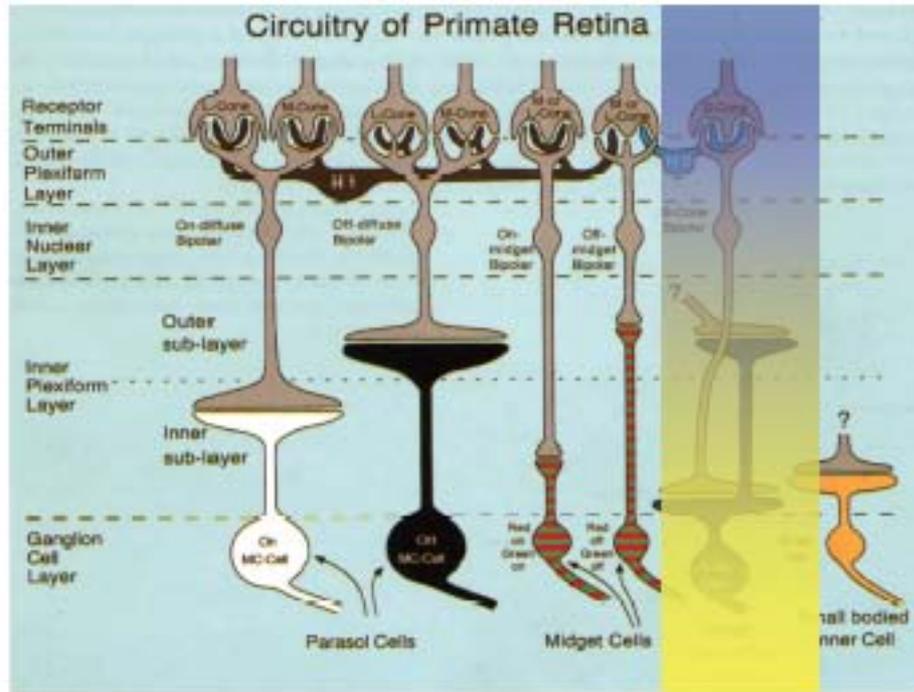


PC cells:

- small cell bodies, thin axons
- sustained response
- more linear response to contrast
- high spatial frequency
- low temporal frequency
- response to color

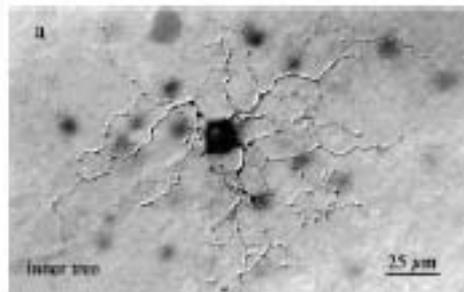


# Koniocellular Pathway (KC)

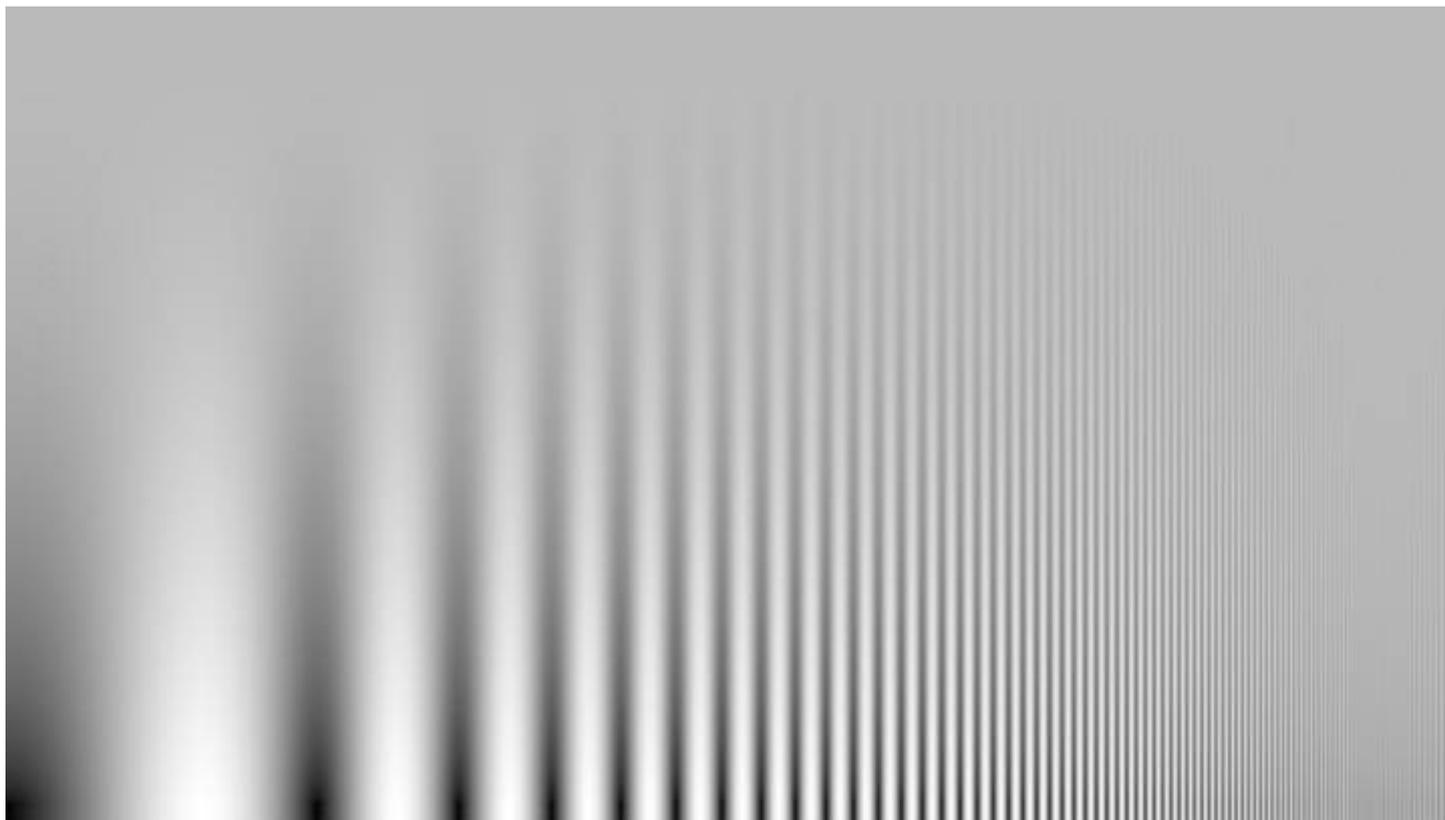


KC cells:

- sustained response
- response to colors

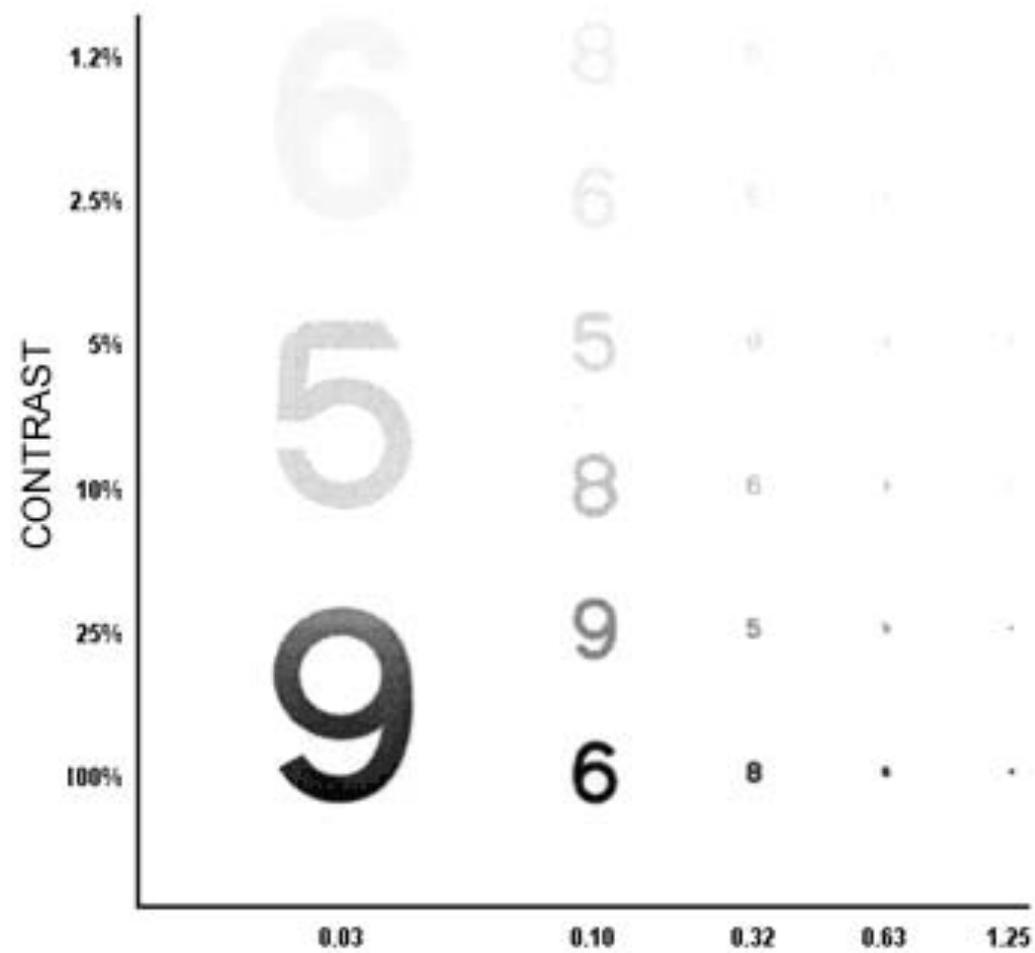


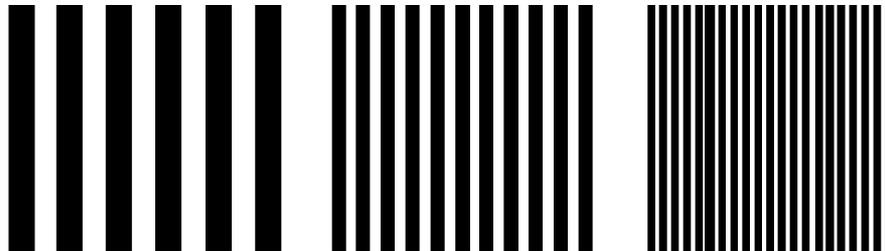
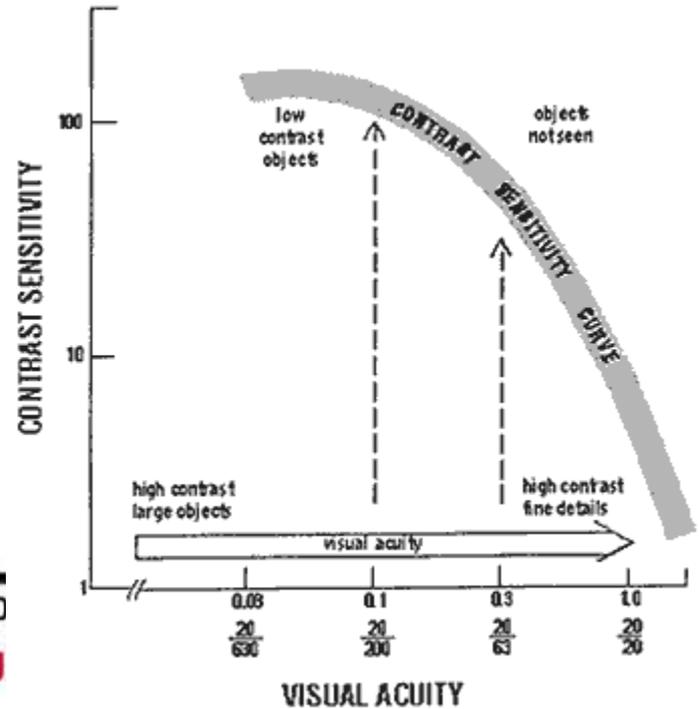
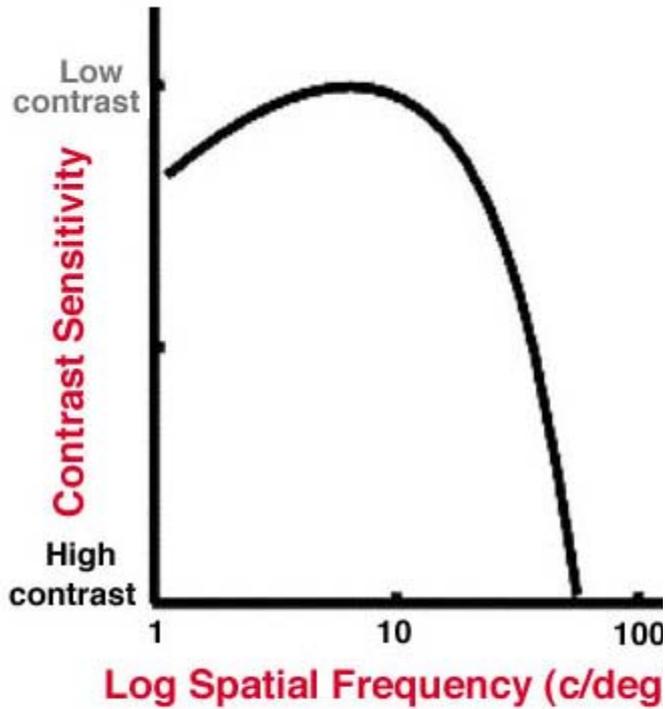
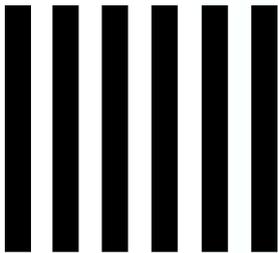
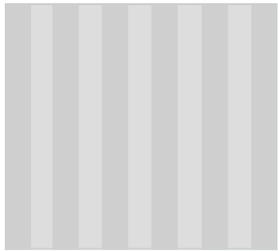
**La finestra sul mondo**



La nostra finestra sul mondo

Non solo l'acuità visiva



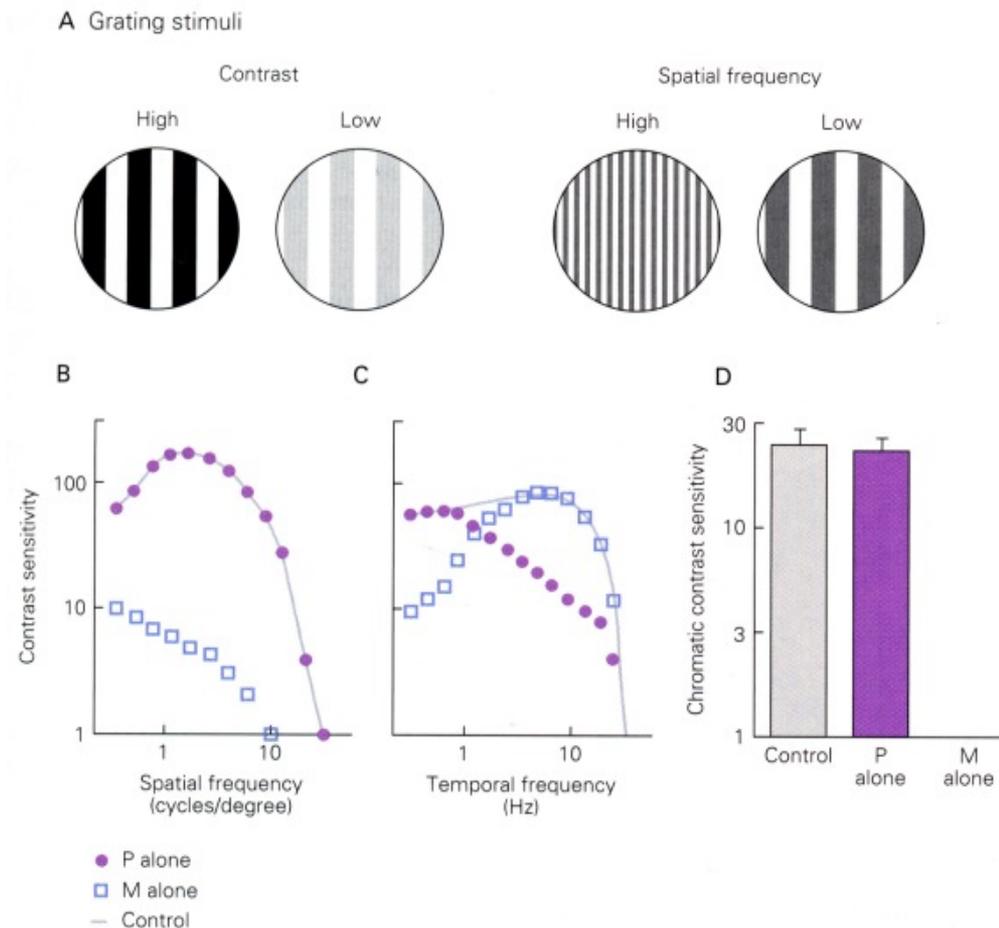


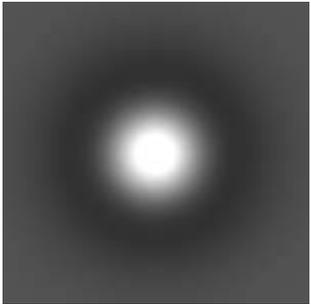
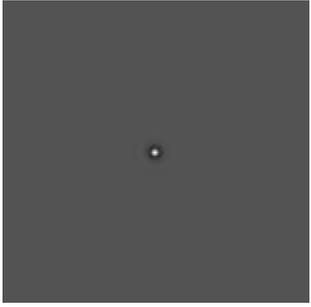
La nostra finestra sul mondo

# Vediamo ciò che le nostre cellule ci consentono di vedere

E' possibile verificare sperimentalmente il contributo ad alcuni aspetti della visione dei canali in parallelo M e P. I due sistemi hanno competenze diverse ma c'è sovrapposizione di compiti.

## La visione del contrasto: le vie parvo e magno cellulari



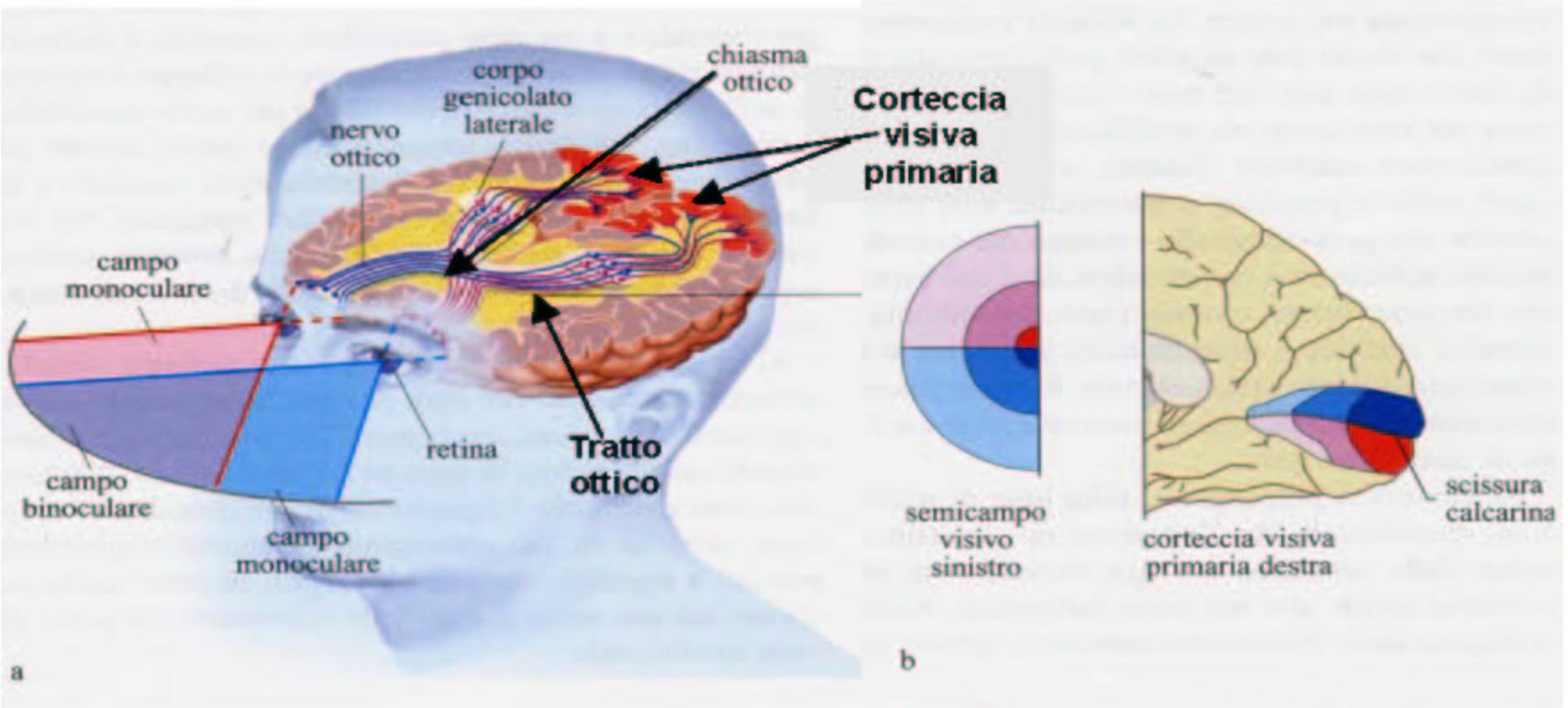


**La via P, la via K e la via M sono vie in parallelo che analizzano aspetti diversi di uno stimolo visivo: queste vie manterranno una relativa separazione lungo le vie visive, per cui sarà possibile individuare **aree visive specializzate nell'analisi del colore e della forma** mentre altre si specializzeranno nell'analisi del **movimento**.**

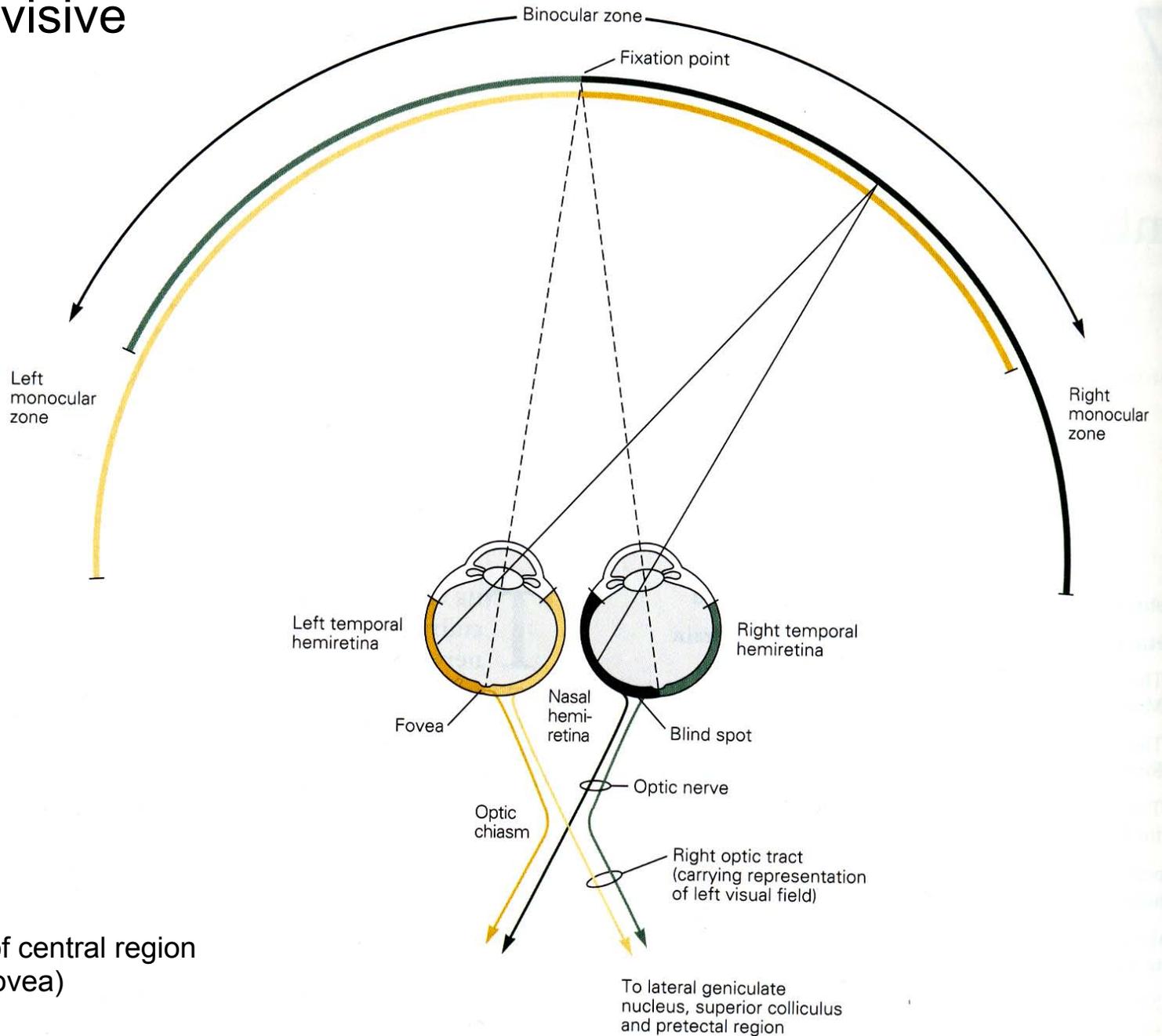
Questa capacità del nostro cervello di elaborare in parallelo aspetti diversi di uno stesso stimolo è una misura delle grandi capacità di elaborazione dei nostri circuiti cerebrali ed è anche alla base della nostra capacità di elaborare con maggiore attenzione un aspetto di uno stimolo piuttosto che un altro a seconda delle necessità.

Usciamo ora dalla retina e vediamo come l'elaborazione dell'informazione visiva prosegue analizzando le proprietà delle cellule visive nelle altre stazioni lungo le vie visive.

# Le vie visive



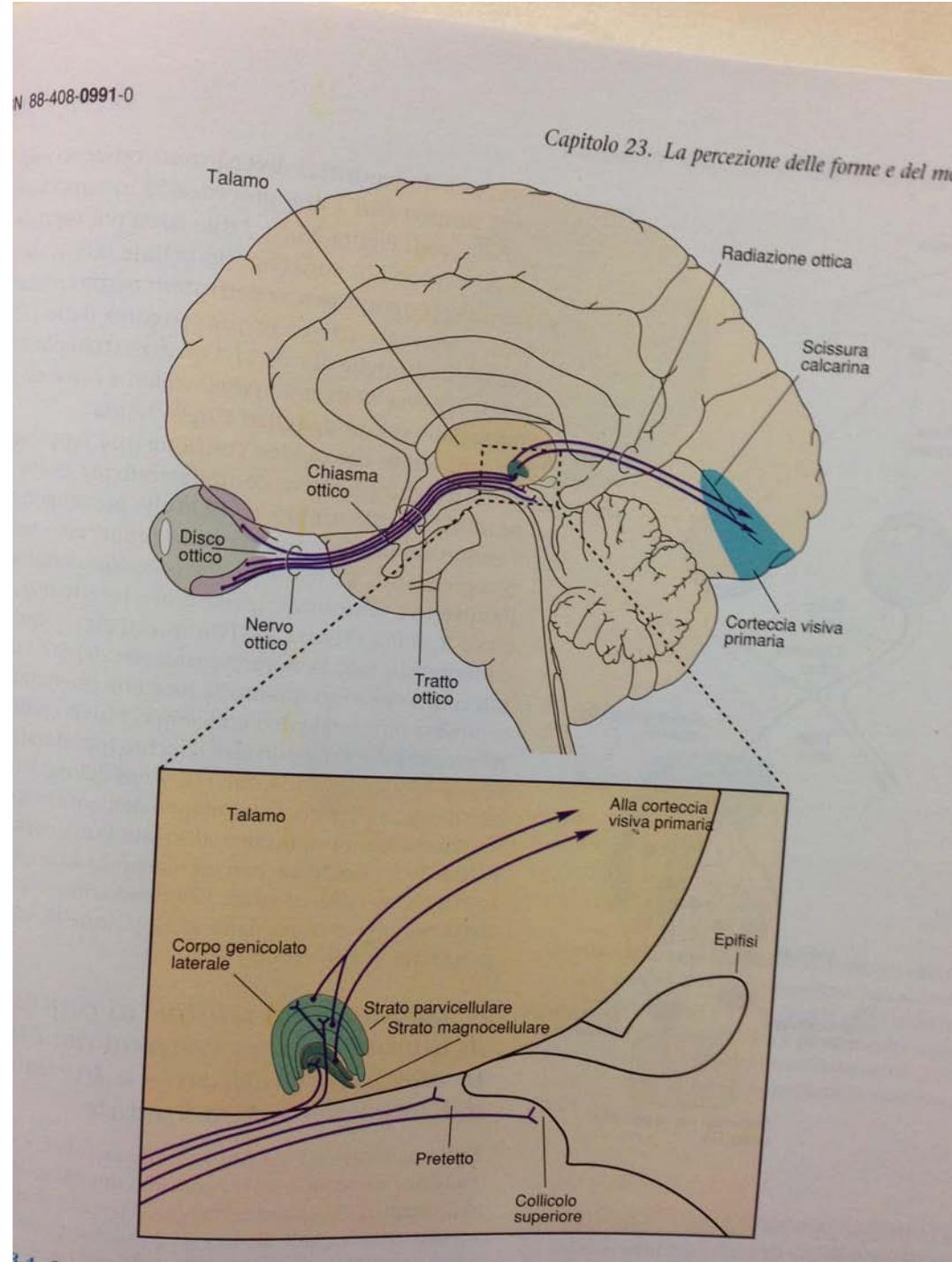
# Le vie visive



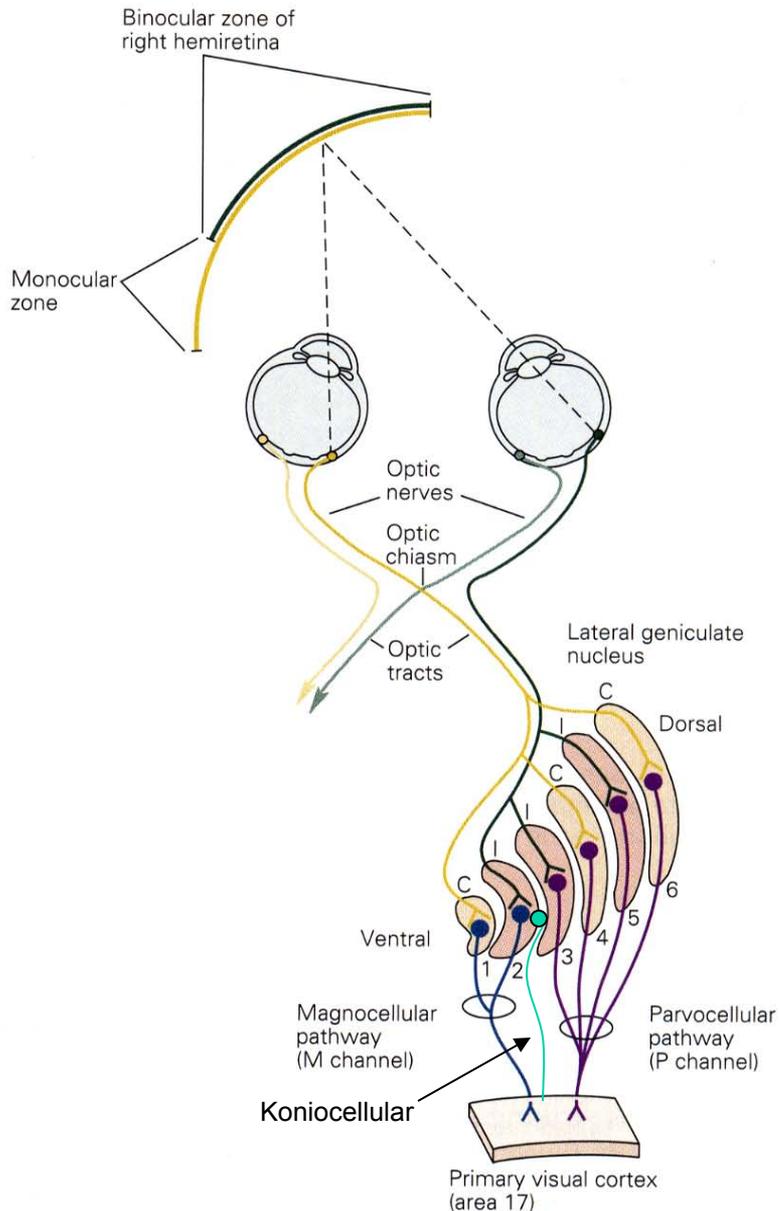
Duplication of central region  
(fovea)

I tratti ottici di destra e sinistra proiettano a 3 zone sottocorticali:

- 1. Area pretettale mesencefalica:** media i riflessi pupillari
- 2. Collicolo Superiore:** media i movimenti saccadici
- 3. Nucleo Genicolato Laterale:** Unica delle tre aree a elaborare i segnali visivi



# Le vie visive



A ciascun corpo genicolato laterale arriva l'informazione relativa all'emicampo visivo contralaterale.

Gli strati 1 e 2 del genicolato ricevono dalle cellule gangliari M e danno origine al canale M.

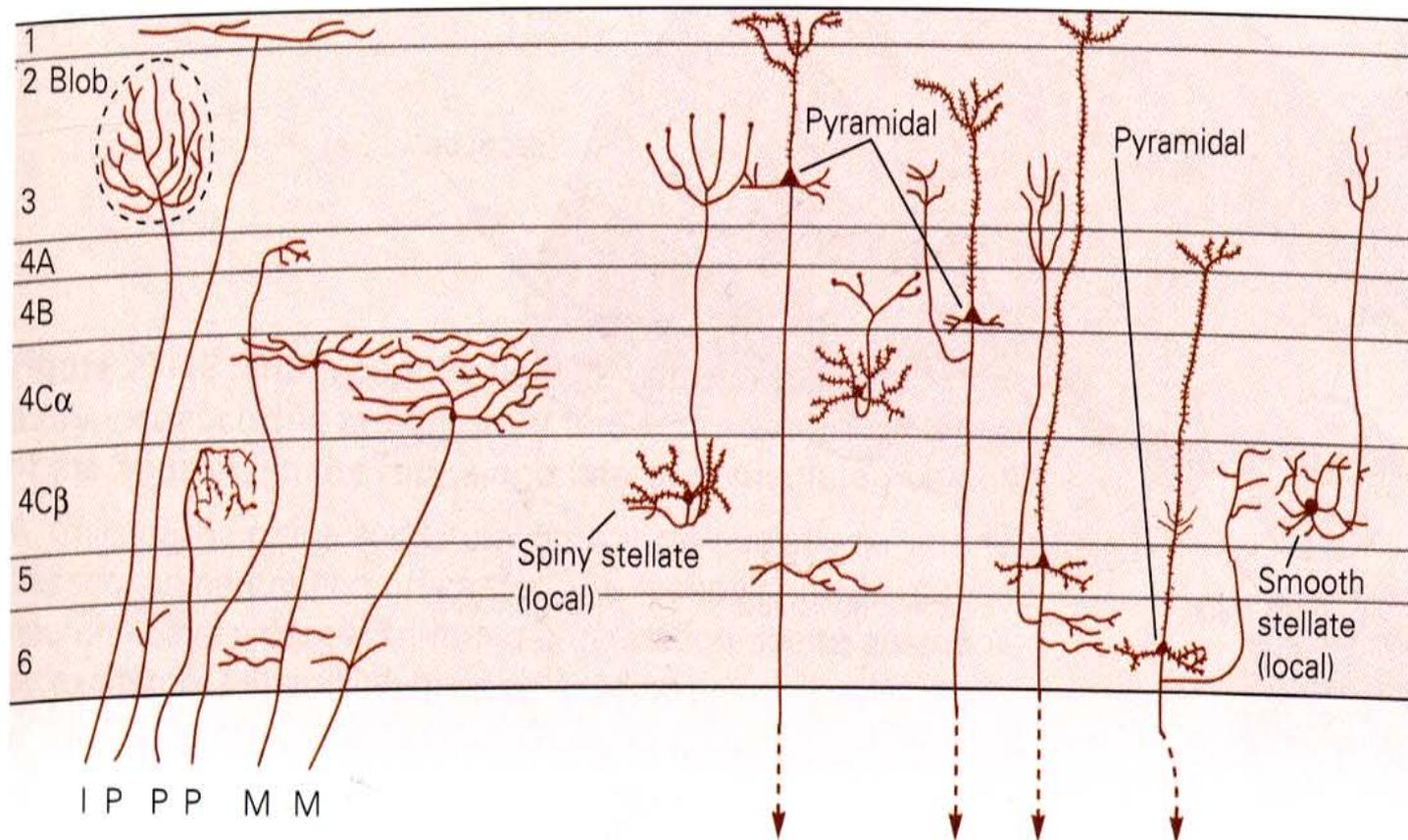
Gli altri strati fanno parte del canale P. Le K terminano negli strati intralaminari. Continua l'elaborazione in parallelo di aspetti diversi dell'immagine. Le cellule sono tutte monoculari

I campi recettivi sono simili a quelli retinici. Il genicolato non opera grandi trasformazioni dell'ingresso dalla retina. Però riceve connessioni da centri come la sostanza reticolare che regolano lo stato di veglia (nel sonno una cellula del NGL non risponde a stimoli visivi mentre una cellula gangliare della retina risponde).

# Struttura della corteccia visiva

A Inputs from lateral geniculate nucleus

B Resident cells



## Colonne di dominanza oculare

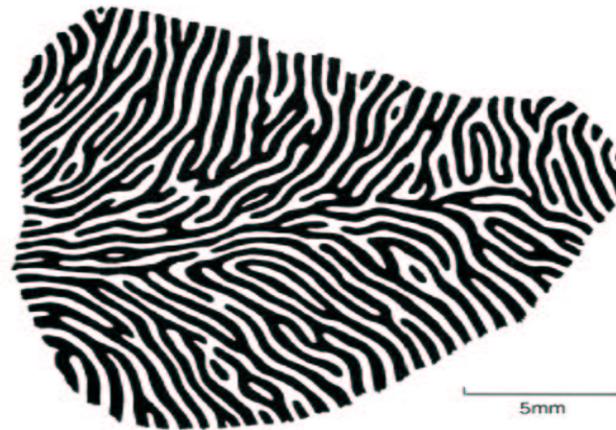
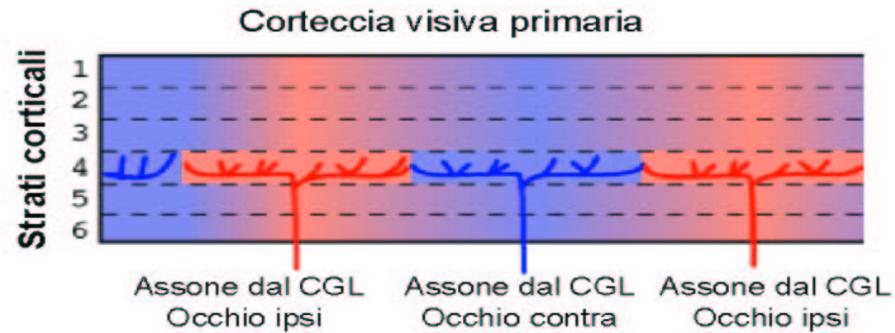
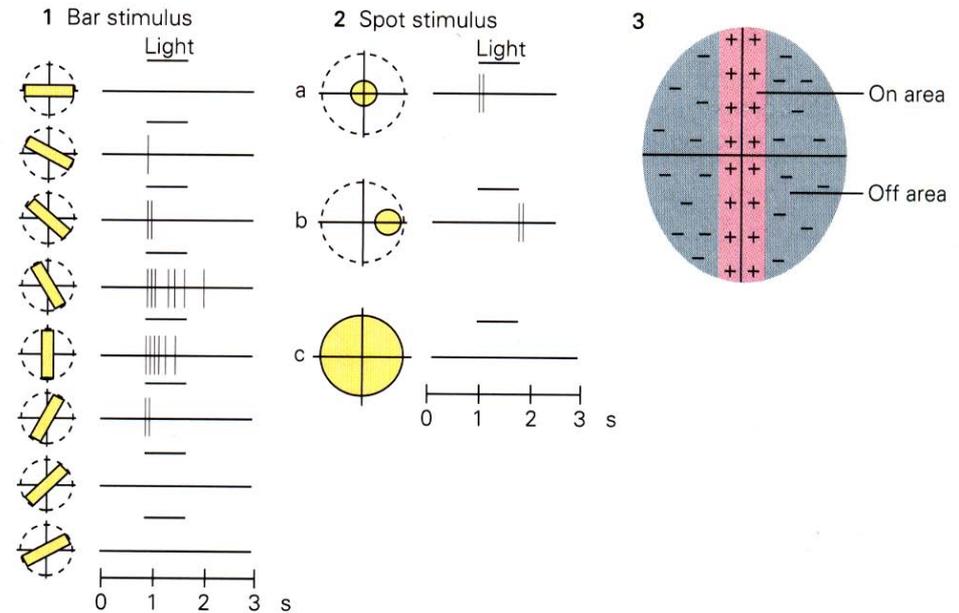
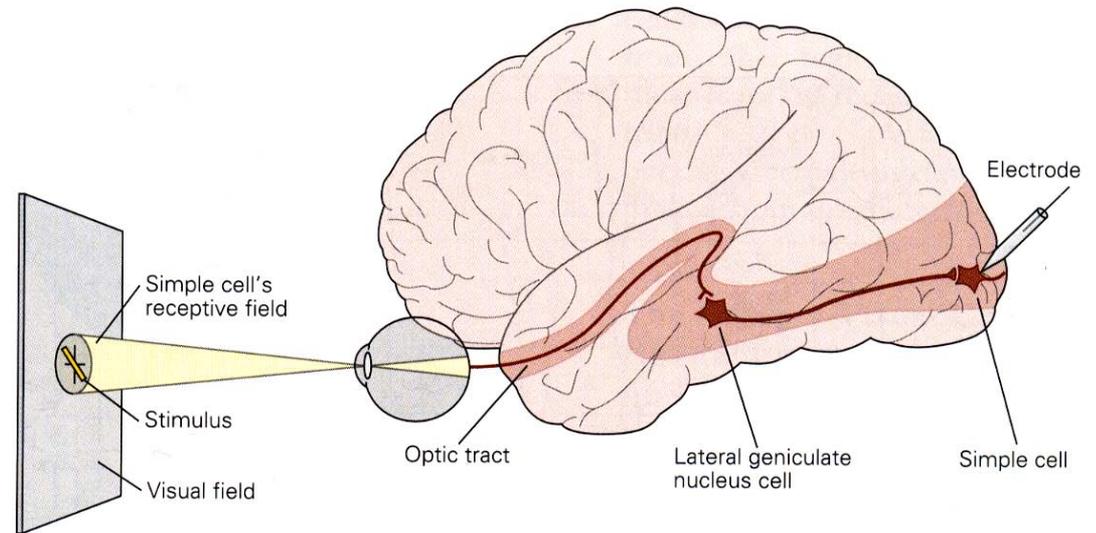


Fig. 11. In alto. Schema che mostra l'alternanza, nello strato 4 della corteccia visiva primaria, dei terminali assonici provenienti dalle lamine del genicolato che ricevono ingresso dall'occhio ipsi o controlaterale. In basso: Ricostruzione completa delle colonne di dominanza oculare nello strato IV della corteccia visiva della scimmia. Sono state utilizzate diverse autoradiografie di sezioni tangenziali in modo da visualizzare le colonne di dominanza oculare sull'intera parte esposta della corteccia visiva primaria destra. Notare l'intricata disposizione della mappa completa delle colonne di dominanza.

# Campi recettivi delle cellule corticali

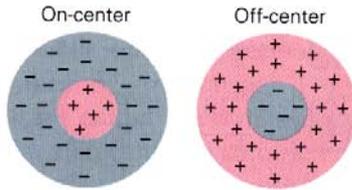
Le cellule corticali affinano l'analisi dell'informazione visiva:

1) sono selettive per l'orientamento dello stimolo.

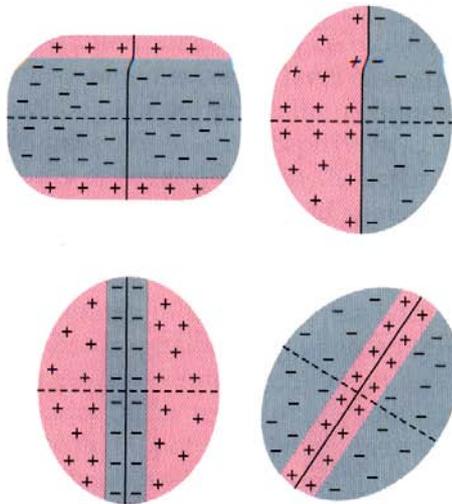


# Campi recettivi delle cellule corticali

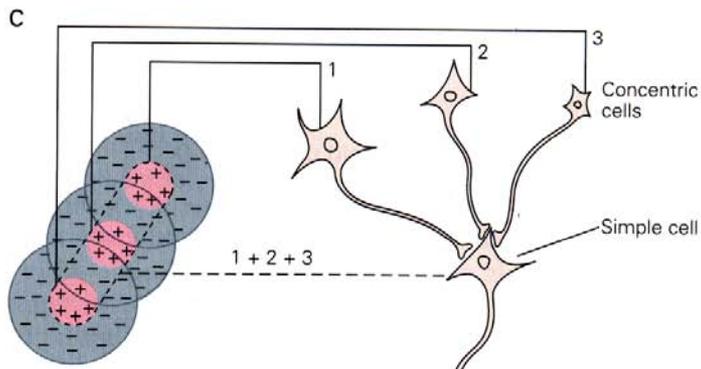
A Receptive fields of concentric cells of retina and lateral geniculate nucleus



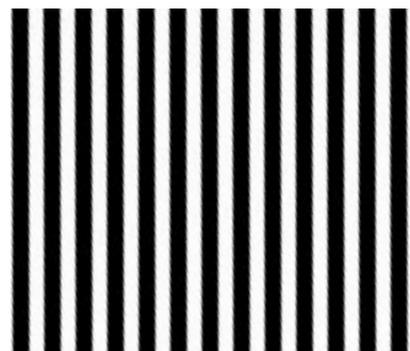
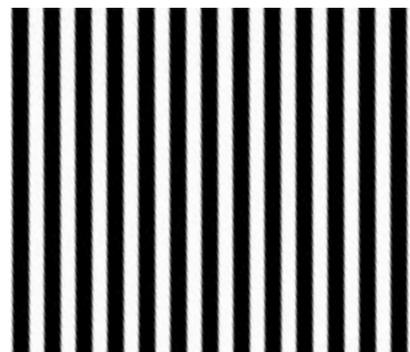
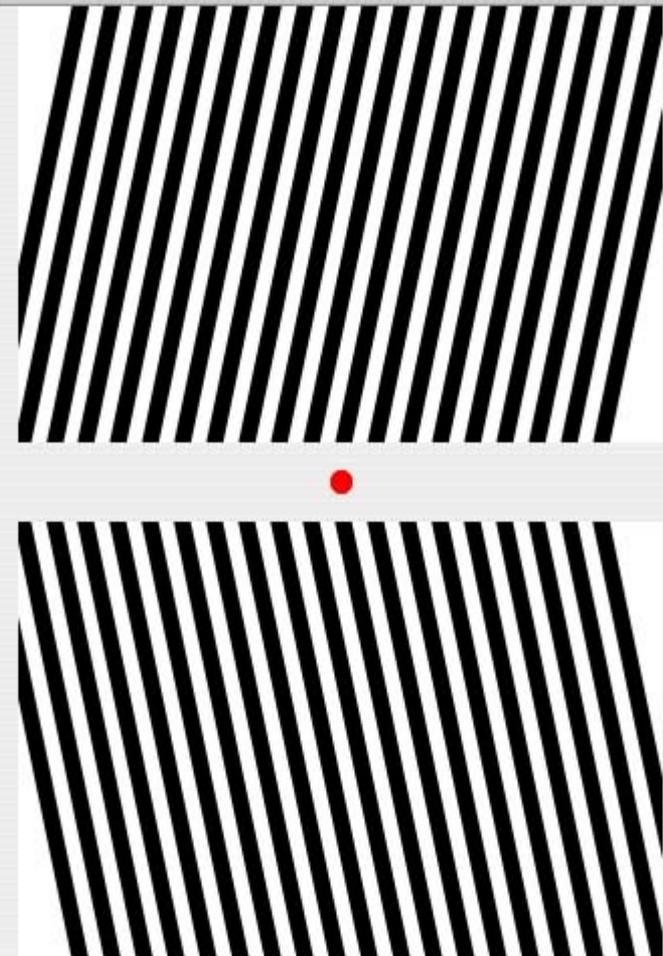
B Receptive fields of simple cells of primary visual cortex



I campi recettivi allungati delle cellule orientazionali derivano dall'arrangiamento ordinato degli ingressi del genicolato e sono ulteriormente definiti da circuiti intracorticali.



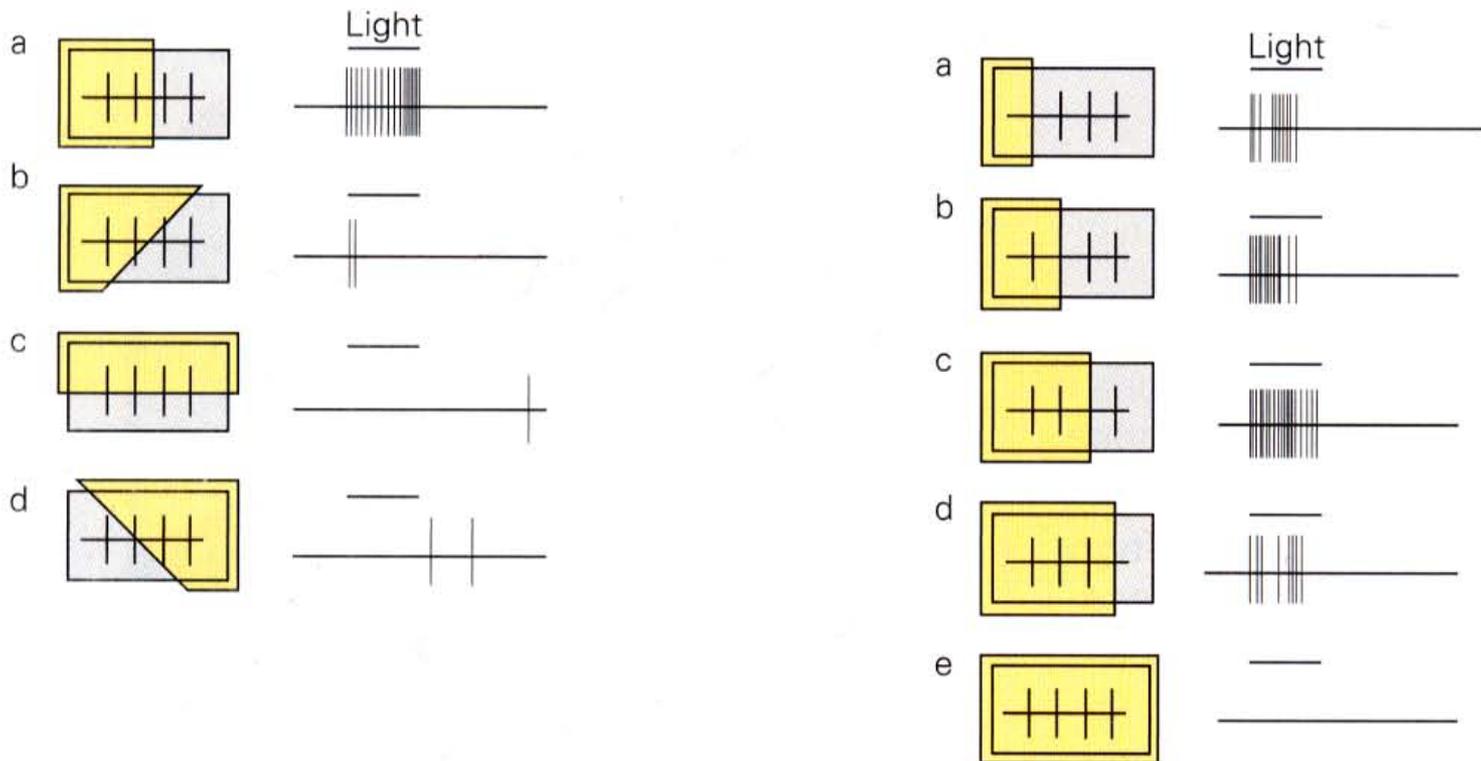
Tilt Aftereffect



# Campi recettivi delle cellule corticali

2: sono selettive per la direzione di movimento e le dimensioni dello stimolo

Le cellule descritte finora sono state classificate come cellule “semplici”. Esistono però cellule dove le aree on e off e zone non sono molto ben definite, queste cellule sono classificate come “complesse”. Per alcune cellule complesse il movimento è un ottimo trigger. Alcune cellule semplici o complesse sono selettive anche per la lunghezza della barra luminosa (cellule con margini di arresto).



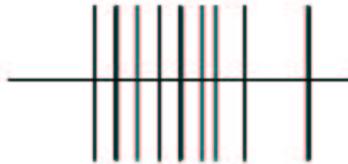
# Binocularità: dominanza oculare

## 3: sono binoculari

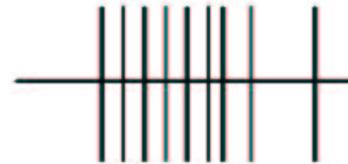
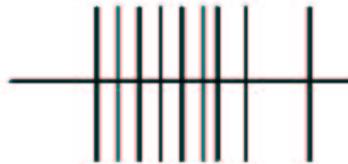
**Stimolo  
luminoso presentato  
all'occhio destro**

**Stimolo  
luminoso presentato  
all'occhio sinistro**

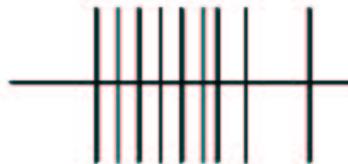
**Cellula binoculare  
dominata da un occhio**



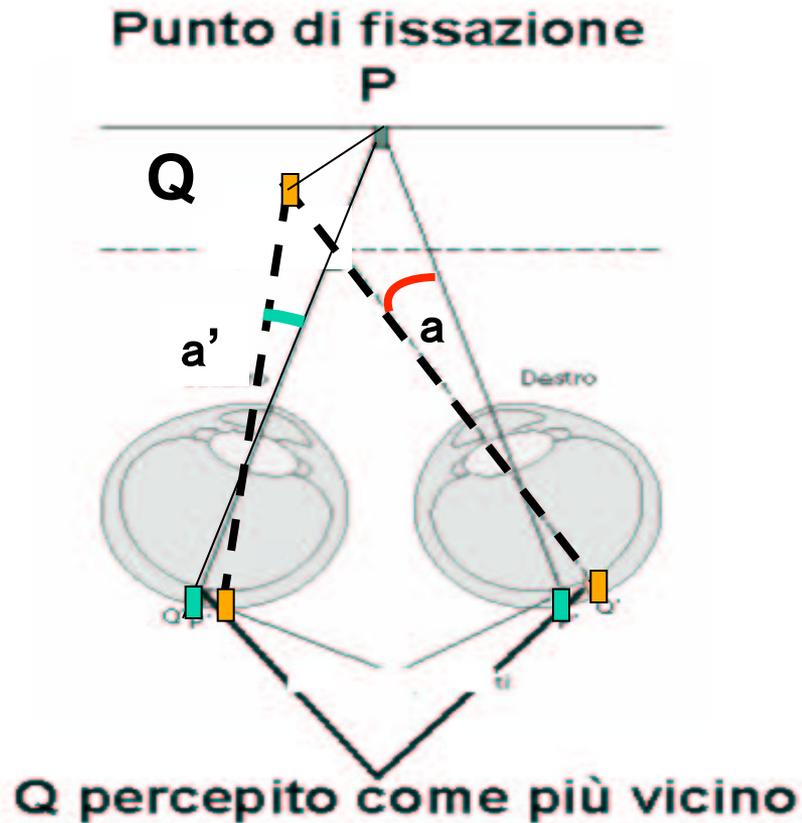
**Cellula perfettamente  
binoculare**



**Cellula  
monoculare**



# Binocularità: selettività per la disparità retinica

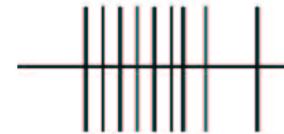


Stimolo luminoso  
presentato all'occhio  
destro e all'occhio  
sinistro in maniera  
dicottica

Disparità zero



Disparità positiva



Disparità negativa



$$a - a' = \text{disparità retinica}$$

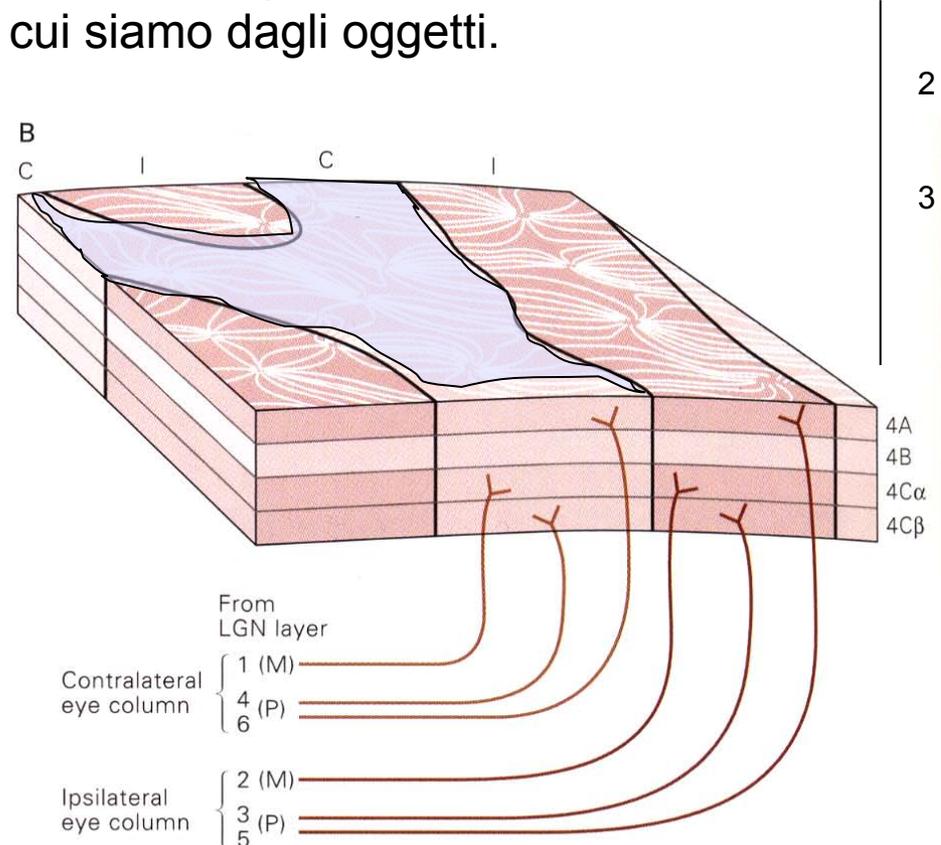
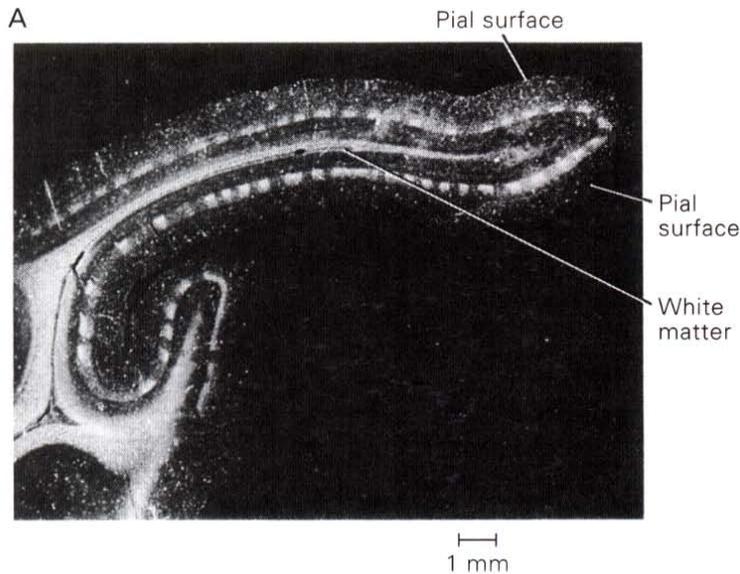


# Organizzazione modulare della corteccia visiva: le mappe

## La mappa della dominanza oculare

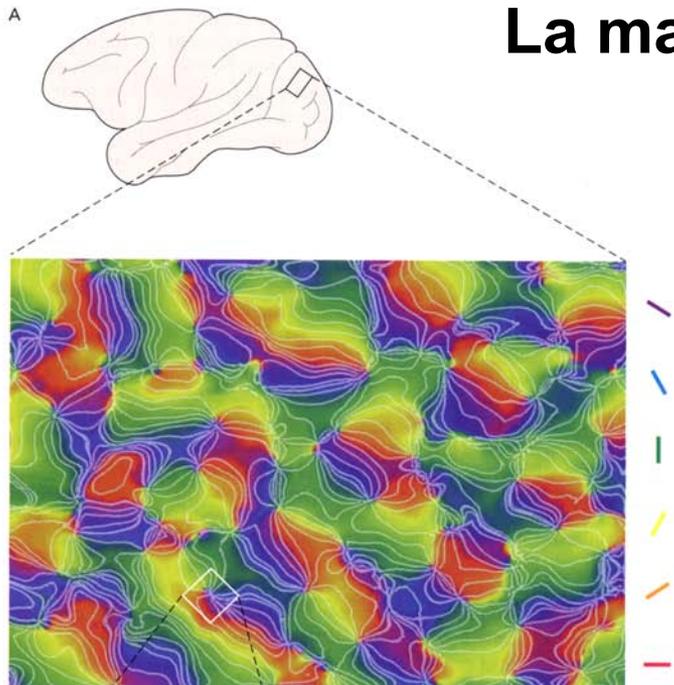
La corteccia visiva primaria è la prima stazione del sistema visivo in cui compaiono cellule che ricevono informazione da entrambi gli occhi (cellule binoculari).

Queste cellule, presenti negli strati 2-3 e 5-6, sono eccitabili dalla stimolazione di una sola piccola area di campo visivo (campo recettivo) che però è vista da entrambi gli occhi. Le cellule binoculari sono in grado di valutare la profondità e permettono di stimare la distanza a cui siamo dagli oggetti.

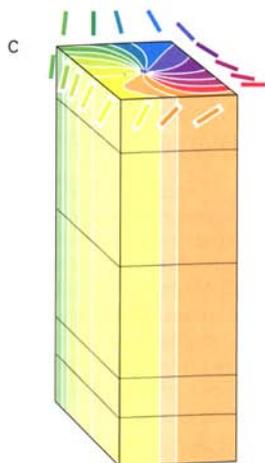


# Organizzazione modulare della corteccia visiva: le mappe

## La mappa della selettività per l'orientamento



Le cellule con uguale orientamento preferenziale sono raggruppate in colonne. Le colonne di orientamento sono disposte a “girandola”.



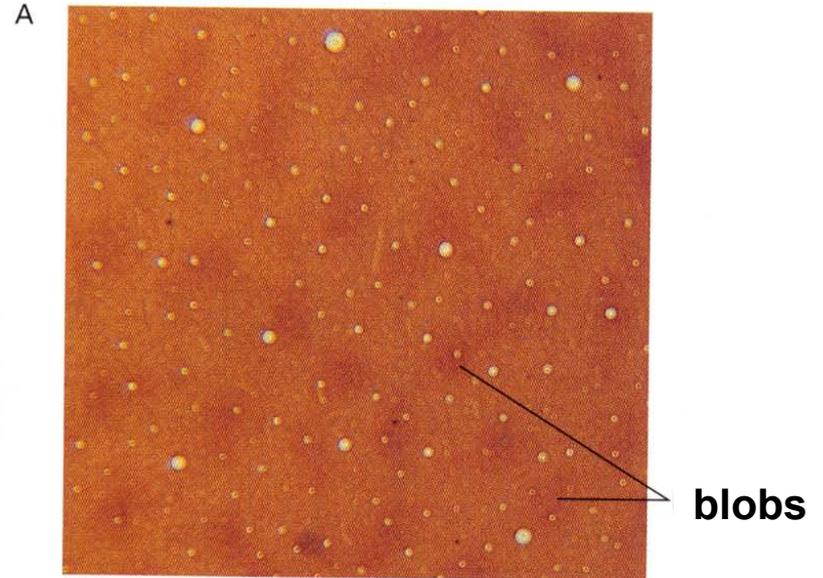
# Organizzazione modulare della corteccia visiva: le mappe

## La mappa della sensibilità cromatica

La corteccia visiva contiene anche piccole aree costituite da cellule con attività metabolica particolare, rivelabili con la colorazione per la citocromo ossidasi, dette “blob”.

Le cellule dei blob appartengono agli strati 2-3 e sono coinvolte nel riconoscimento dei colori.

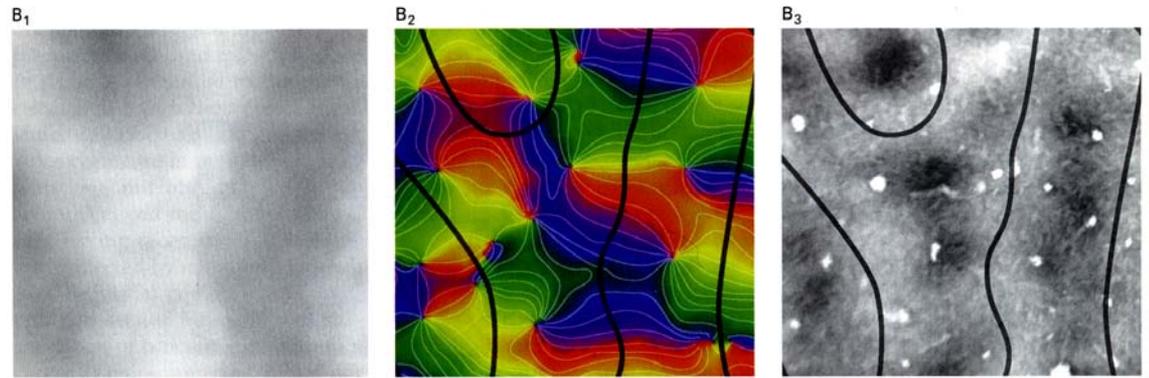
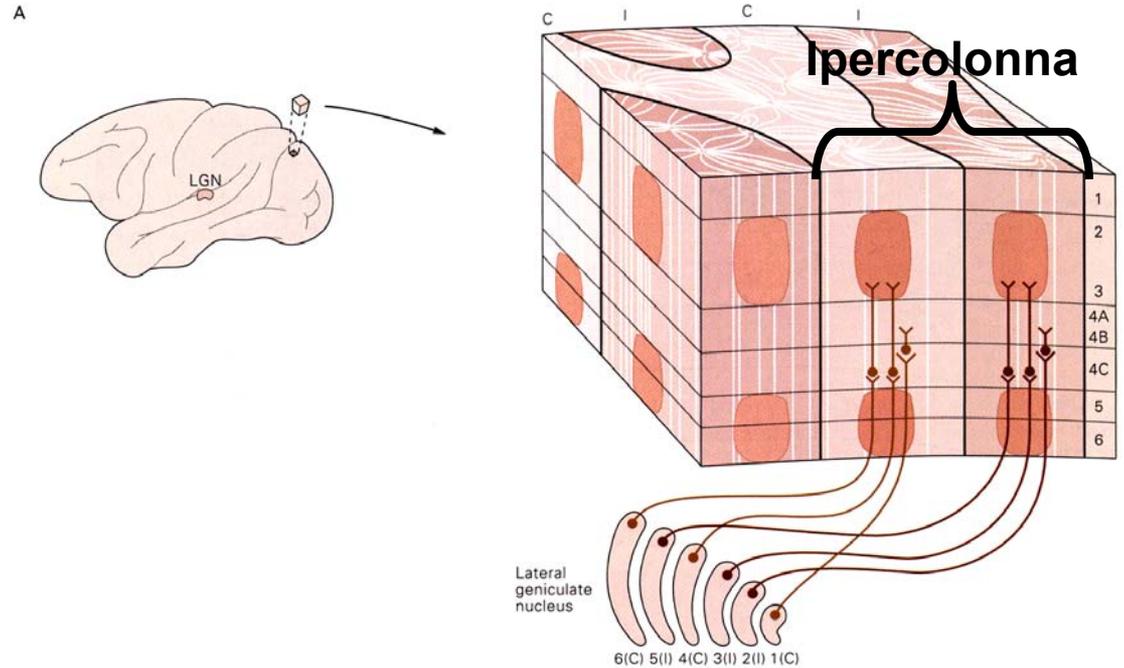
Esse ricevono ingresso dalla via P (attraverso le cellule dello strato IV) e dalla via K (diretta).

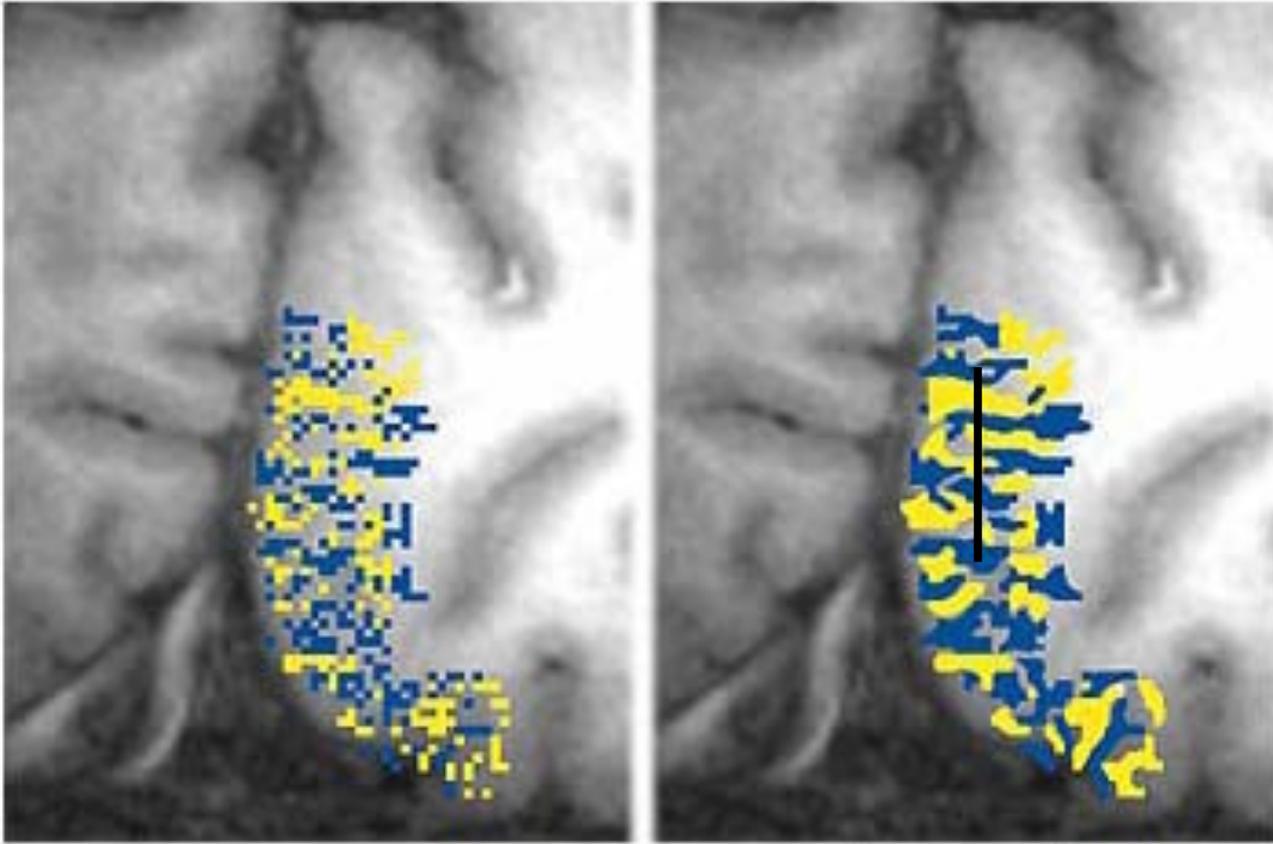


# Organizzazione modulare della corteccia visiva: le mappe

## L' ipercolonna

Le cellule con campi recettivi nella stessa area di campo visivo sono funzionalmente raggruppate e formano una ipercolonna che contiene una coppia di colonne di dominanza oculare nello strato IV, cellule che rispondono ad entrambi gli occhi con tutte le possibili dominanze oculari negli strati II-III e V-VI, cellule che rispondono a tutti gli orientamenti e blob per l'analisi del colore.



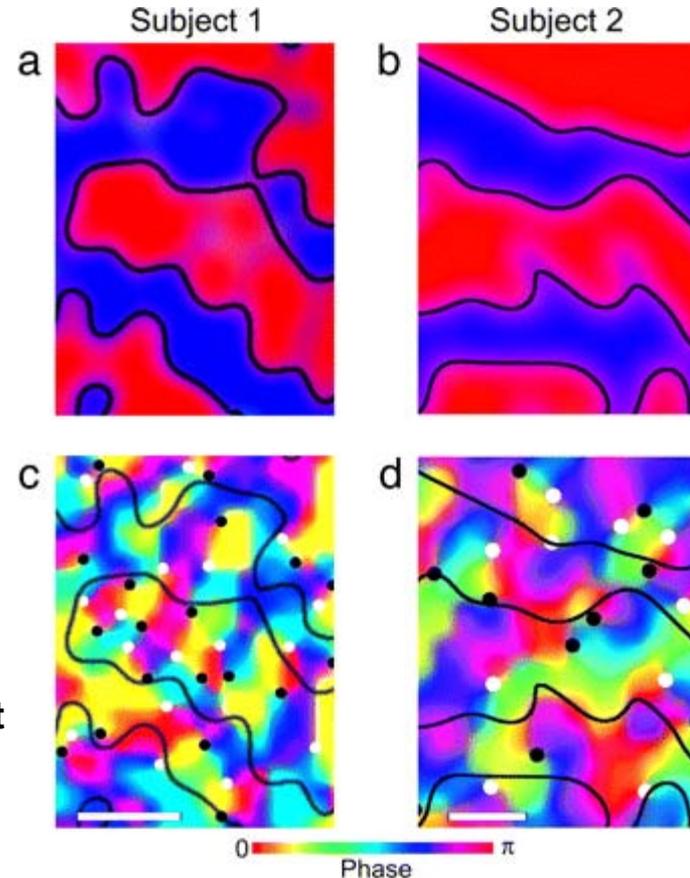
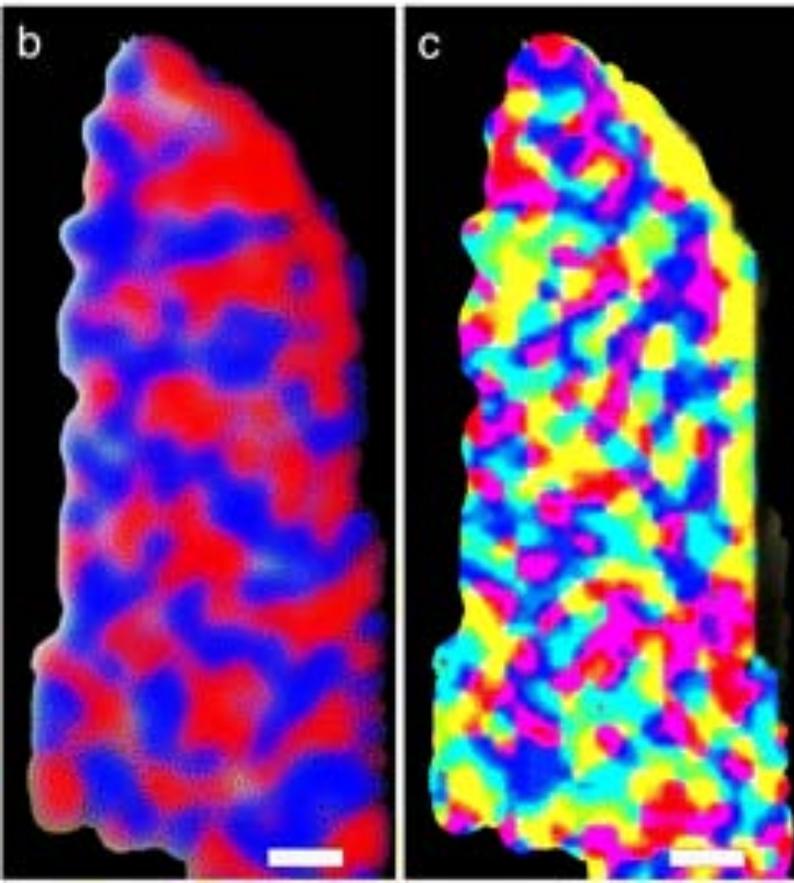
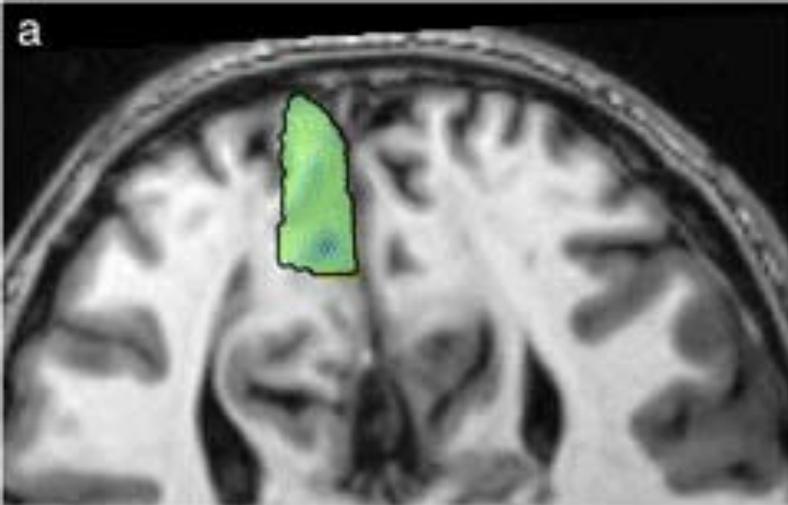


1 cm

## Colonne di dominanza oculare nell'uomo

4 Tesla scanner, spatial resolution  $\approx$  1 mm through a number of modifications and improvements.

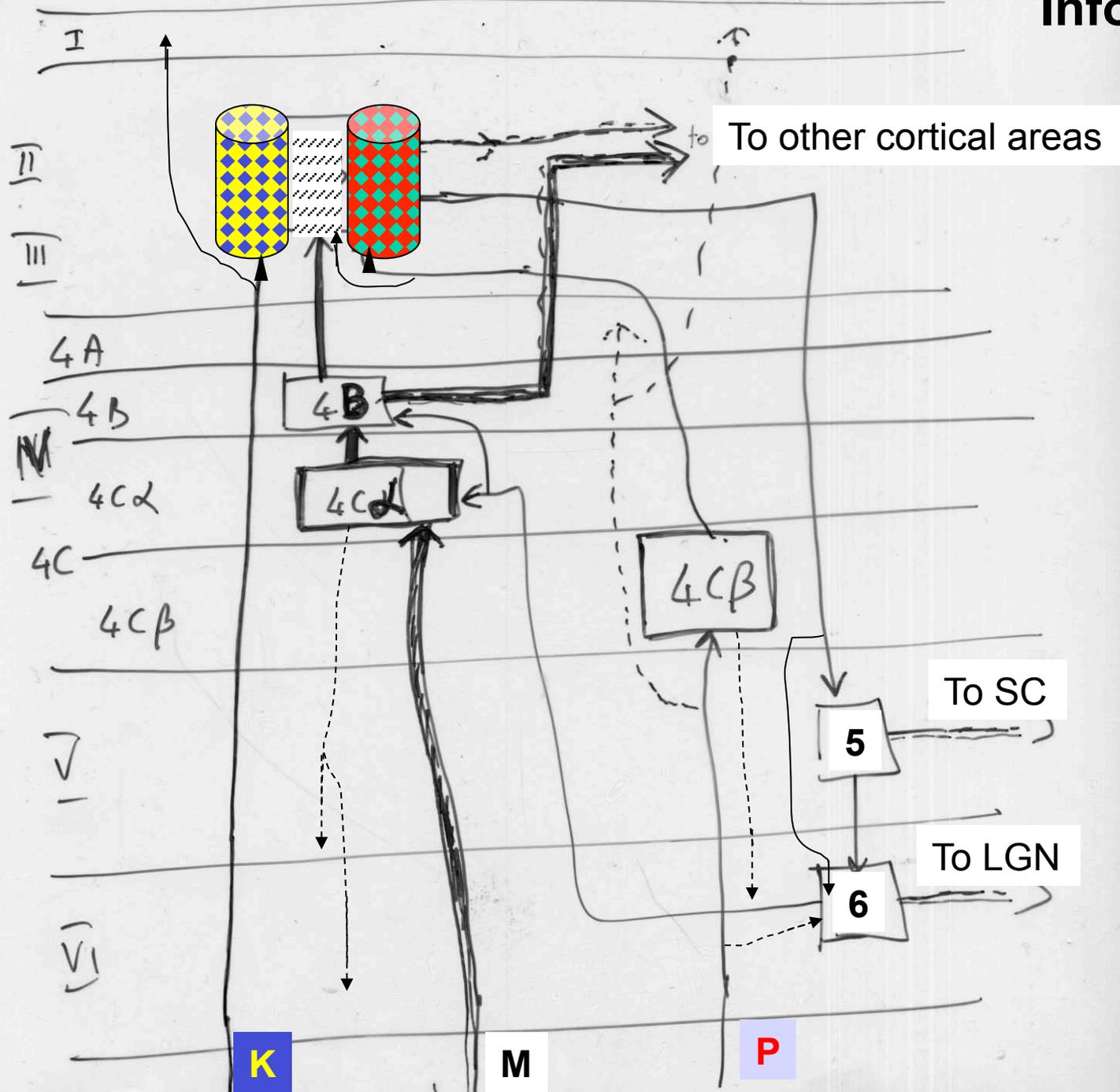
## 7 Tesla, orientation columns in humans



Yacoub et al., 2008

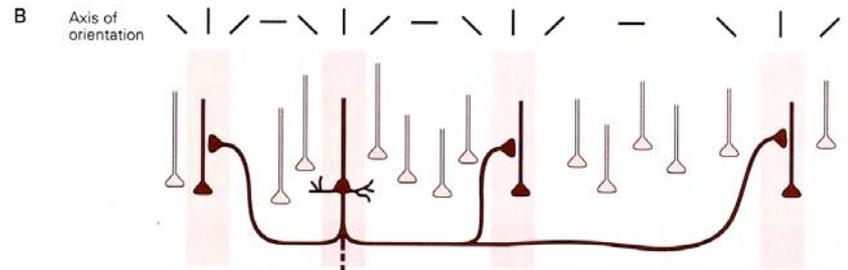
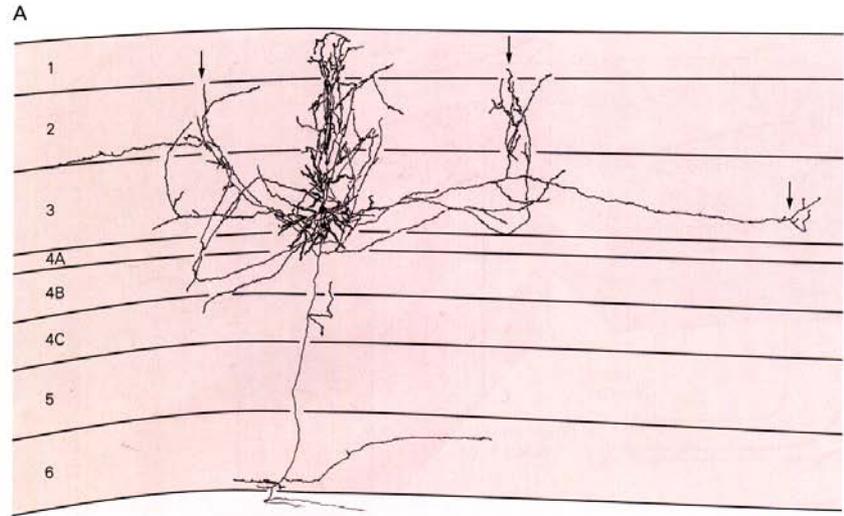
Ocular dominance and orientation columns in human visual cortex. Shown in *a* and *b* are additionally zoomed ODC maps from the image left *b* (subject 1) and from another subject (subject 2), respectively. **Red and blue represent voxels that demonstrated preference to right and left eye stimulation, respectively.** fMRI maps in *c* and *d* depict the orientation preference maps from the same cortical areas as their corresponding ODC maps in *a* and *b*, respectively. ODC borders are marked with solid black lines on both the ODC and orientation maps. The black and white circles on the orientation preference maps represent areas where multiple preferences converge, or the so called pinwheel centers. This radial arrangement can be either CW (white) or CCW (black). (Color bar: calculated phase at the stimulus frequency; **scale bar: 0.5 mm.**)

# Information flow in V1

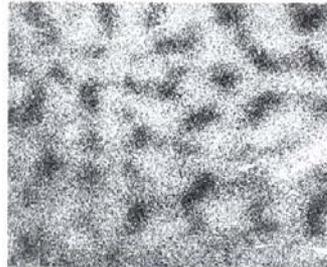


# Organizzazione modulare della corteccia visiva

I moduli con proprietà simili sono connessi tra loro da connessioni orizzontali.



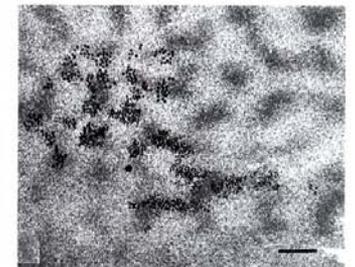
C<sub>1</sub>



C<sub>2</sub>



C<sub>3</sub>



Queste **connessioni orizzontali**, che corrono cioè parallele alla superficie corticale connettendo colonne diverse, consentono di integrare l'informazione su zone di campo visivo molto più grandi delle dimensioni dei campi recettivi delle singole cellule corticali. Come risultato della loro esistenza, una cellula può essere influenzata da stimoli al di fuori del suo campo recettivo e può quindi cambiare la sua risposta in funzione del **contesto** in cui lo stimolo visivo cui risponde è inserito.

Questo è un punto importante, perché è stato suggerito che la presenza di gruppi di cellule che mostrano attività correlata, fenomeno che sembra facilitato durante stati in cui c'è un'alta attività sulle frequenze gamma (40-70 Hz), potrebbe essere sfruttata per segnalare relazioni funzionali selettive durante stati di attesa o di attenzione focalizzata e questi pattern dinamici di attività potrebbero consentire il raggruppamento e la selezione di risposte neuronali distribuite nello spazio corticale per inviarle come un "unicum" ad ulteriori stadi di elaborazione.

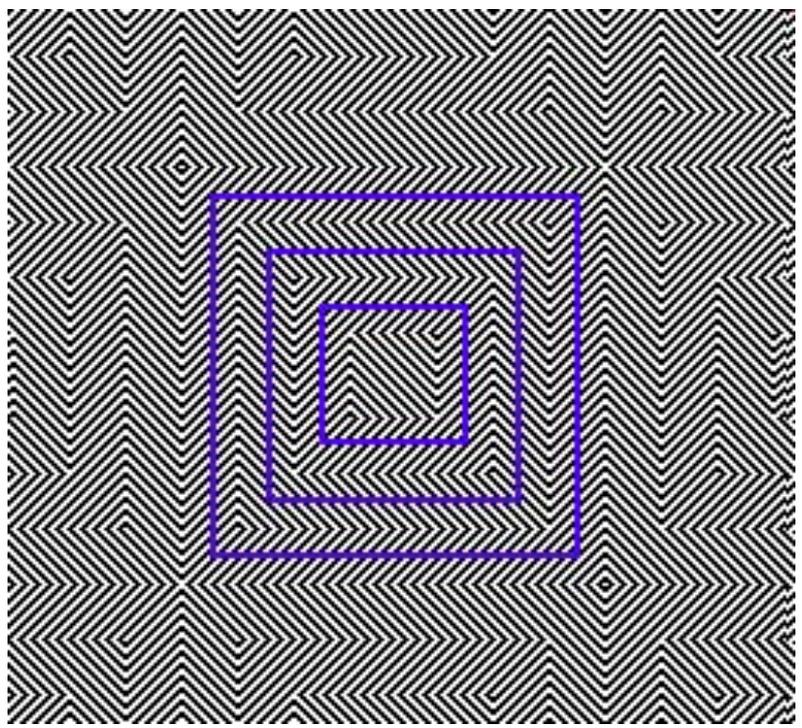
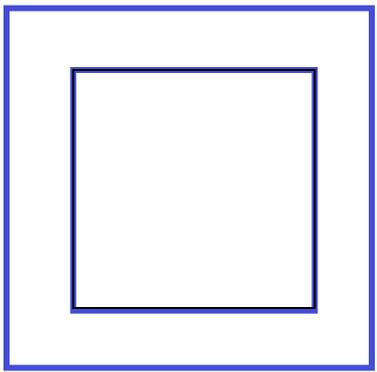
Facendo un esempio banale, un bordo verticale che si estenda per diversi gradi di angolo visivo verrebbe segnalato come un bordo continuo e non come una serie di frammenti verticali dall'attività fortemente sincrona delle cellule con campi recettivi selettivi per il verticale che sono collocate in punti diversi lungo tale bordo.

Ora, supponiamo che un oggetto attivi una certa popolazione di neuroni nella corteccia visiva, ogni neurone attivato da diverse caratteristiche dello stimolo a seconda del tipo di campo recettivo posseduto.

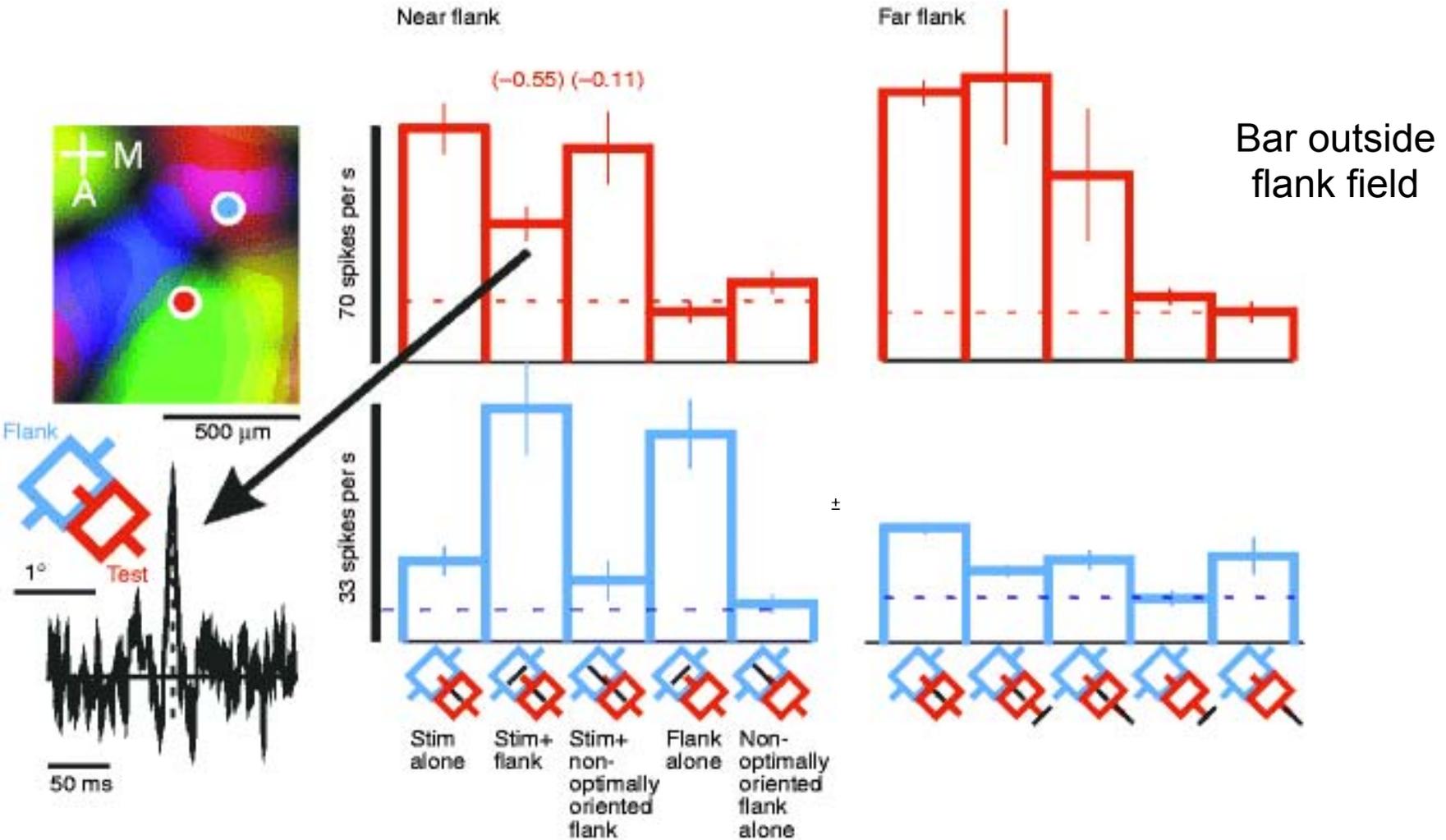
L'attività oscillatoria sincrona di diverse popolazioni neuronali che condividono le stesse caratteristiche (risposta a bordo verticale, risposta a contrasto cromatico, risposta allo stesso grado di disparità retinica) potrebbe costituire un "legame" fra popolazioni che rispondono a caratteristiche differenti dello stesso oggetto.

Questa informazione potrebbe favorire il "**legare insieme**" queste caratteristiche per giungere ad un percetto unico (asta verticale verde e rossa, posta di fronte ad un muro bianco). Il grado di sincronia dell'attività di queste cellule dipenderebbe anche dall'arrivo di segnali da aree visive superiori, in particolare segnali legati all'attenzione. L'attenzione è un requisito essenziale affinché le diverse caratteristiche di un oggetto vengano a confluire in un percetto coerente.

Le connessioni orizzontali anche a corto raggio mediano gli effetti di contesto



# Specific suppressive influence of flanking visual elements (context effects)



Top left: The test site ( $135^\circ$  orientation) is labelled red; blue marks a recording site monitoring activation of the neighbouring cortical region of  $45^\circ$  orientation, selected as the flank. Right: Histograms of responses in the test and flank neurons. Black lines in the key below the flank response histogram indicate the stimulus configuration for each pair of test and flank responses; numbers in parenthesis quantify test suppression (see Methods; error bar, s.e.m.;  $n = 11$ ). Lower left: Cross-correlogram obtained from the spike trains stimulated by the 'Near flank', 'Stim + flank' configuration. (Correlogram shuffle-corrected and normalized: peak, 0.79; area, 0.006.)

Cosa siamo in grado di “vedere” con le cellule di V1?

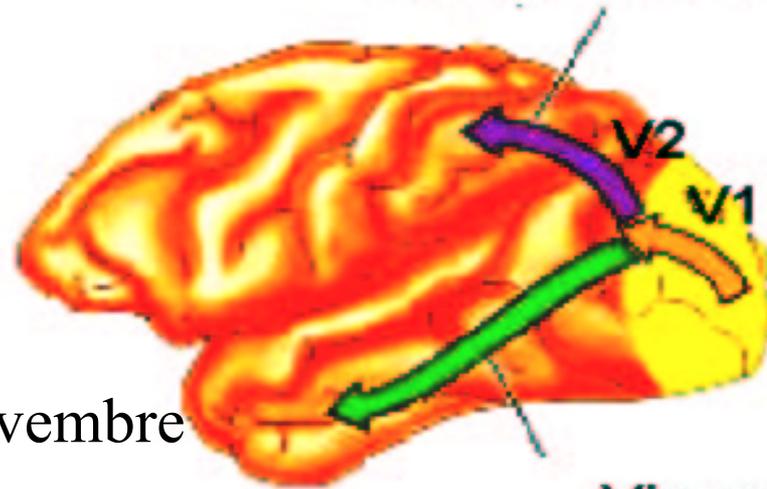
La V1 ci consente la visione dell'orientamento locale di bordi di contrasto

La visione del contrasto “orientato” locale su scale diverse

La visione locale del contrasto cromatico

La percezione locale della disparità retinica, necessaria per la visione binoculare in 3D

**Via dorsale, via della visione spaziale o  
via del “dov’è”**



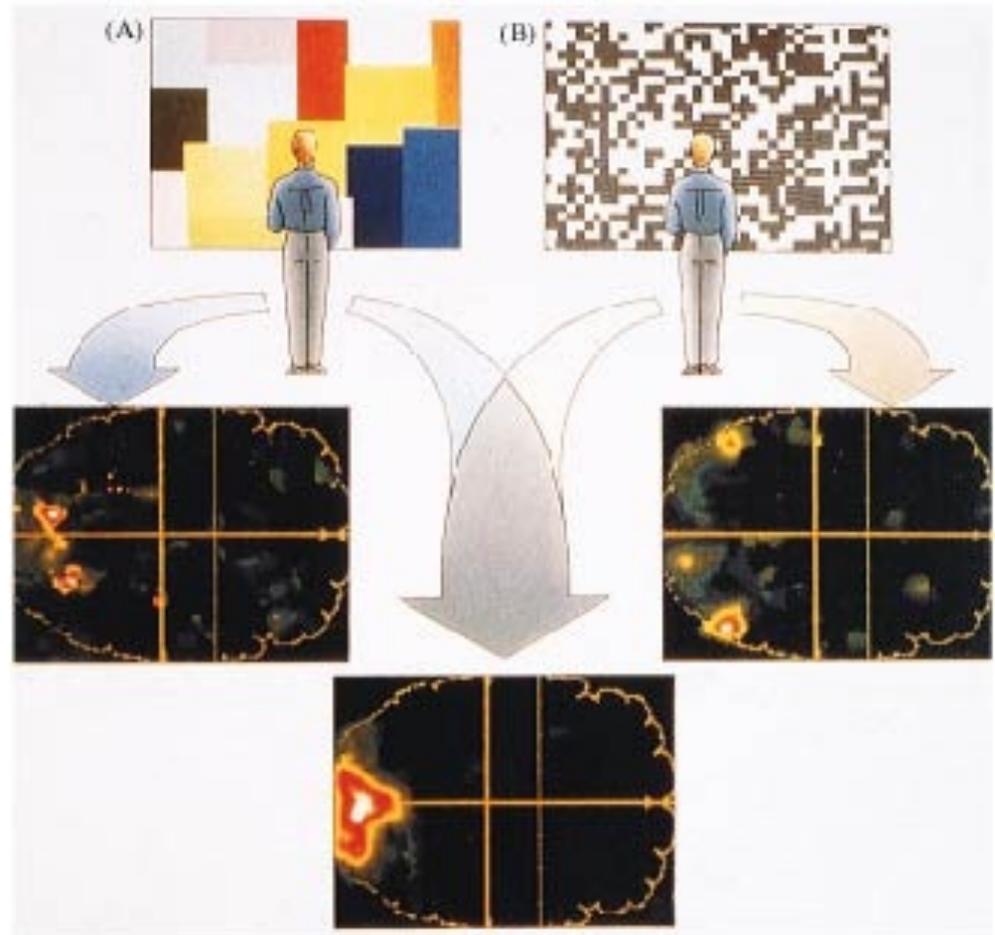
Fin qui 11 novembre

**Via ventrale,  
via della visione spaziale o  
via del “cos’è”**

**Fig. 14: schema che illustra come, dalla corteccia visiva primaria V1 le proiezioni arrivino tutte alla corteccia visiva secondaria V2 e come da qui si dipartano due vie di proiezione, una diretta verso le aree corticali inferotemporali, via ventrale ed una diretta verso le aree parietali, via dorsale. La via ventrale è principalmente coinvolta nel riconoscimento degli oggetti e nell'analisi del colore. La via dorsale è principalmente coinvolta nell'analisi del movimento e nella stereopsi.**

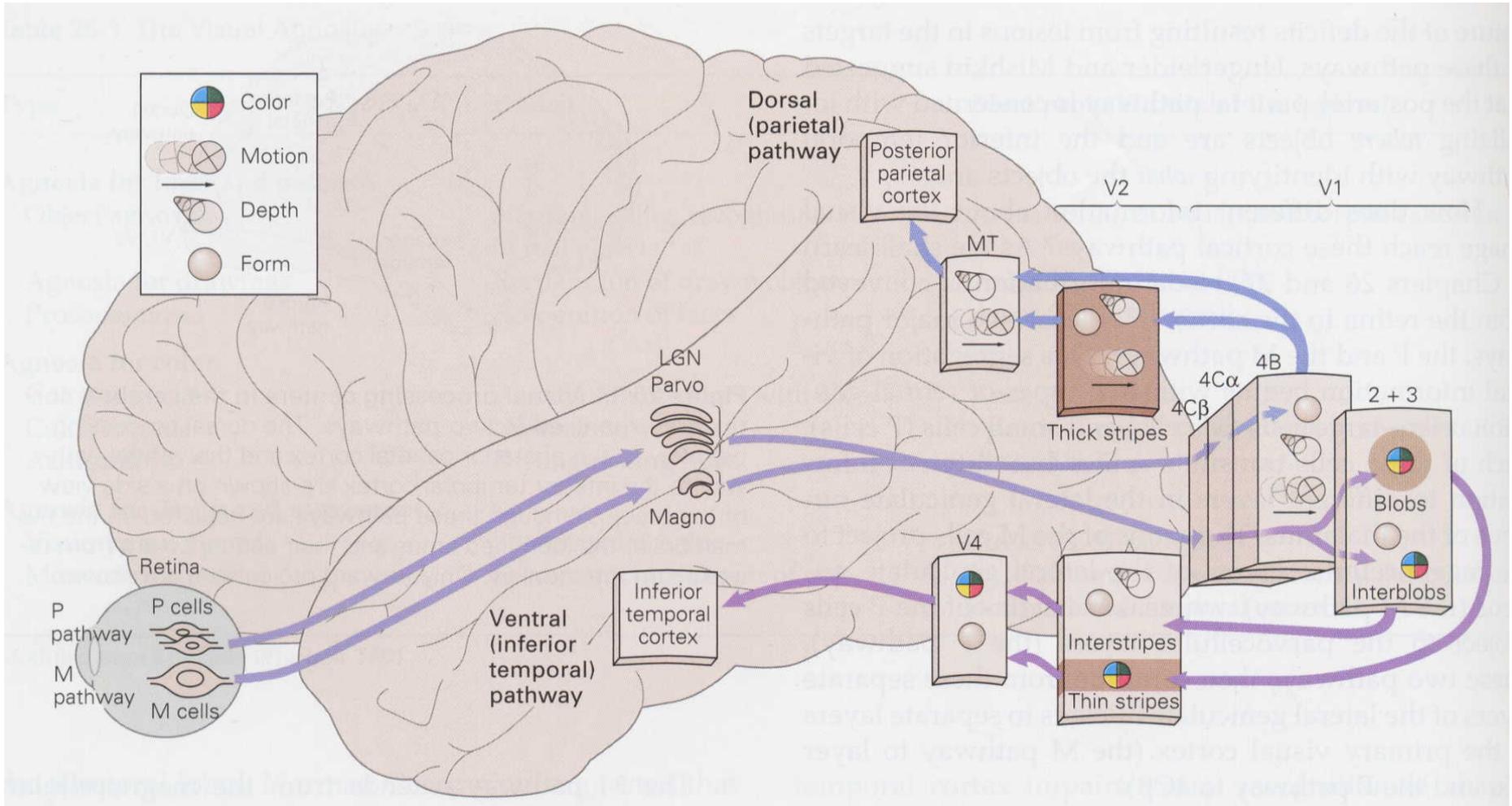
## Oltre la corteccia visiva primaria (V1)

Aree visive superiori diverse si attivano per stimoli diversi, colore e stereogrammi attivano entrambi la V1 ma selettivamente il colore attiva aree IT (V4) mentre lo stereogramma attiva l'area medio-temporale (MT).



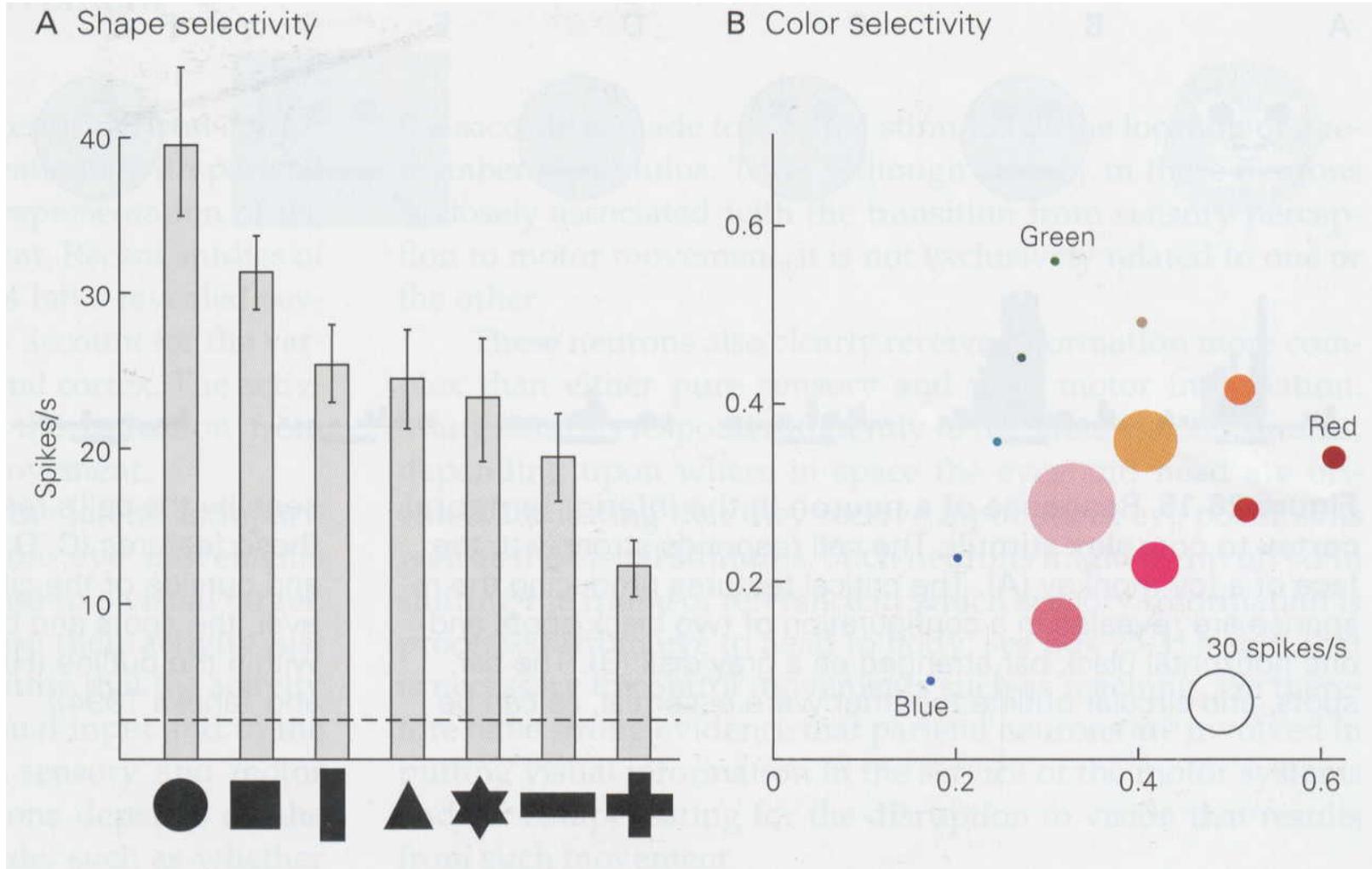
# Oltre la corteccia visiva primaria (V1)

Riepilogo dell'analisi in parallelo di movimento, colore, tridimensionalità e forma nelle aree visive superiori. Esistono più di 30 aree visive, è la modalità sensoriale più rappresentata nel cervello umano



# Oltre la corteccia visiva primaria (V1)

Esempio delle proprietà dei neuroni della corteccia infero temporale (IT; via del “what”)



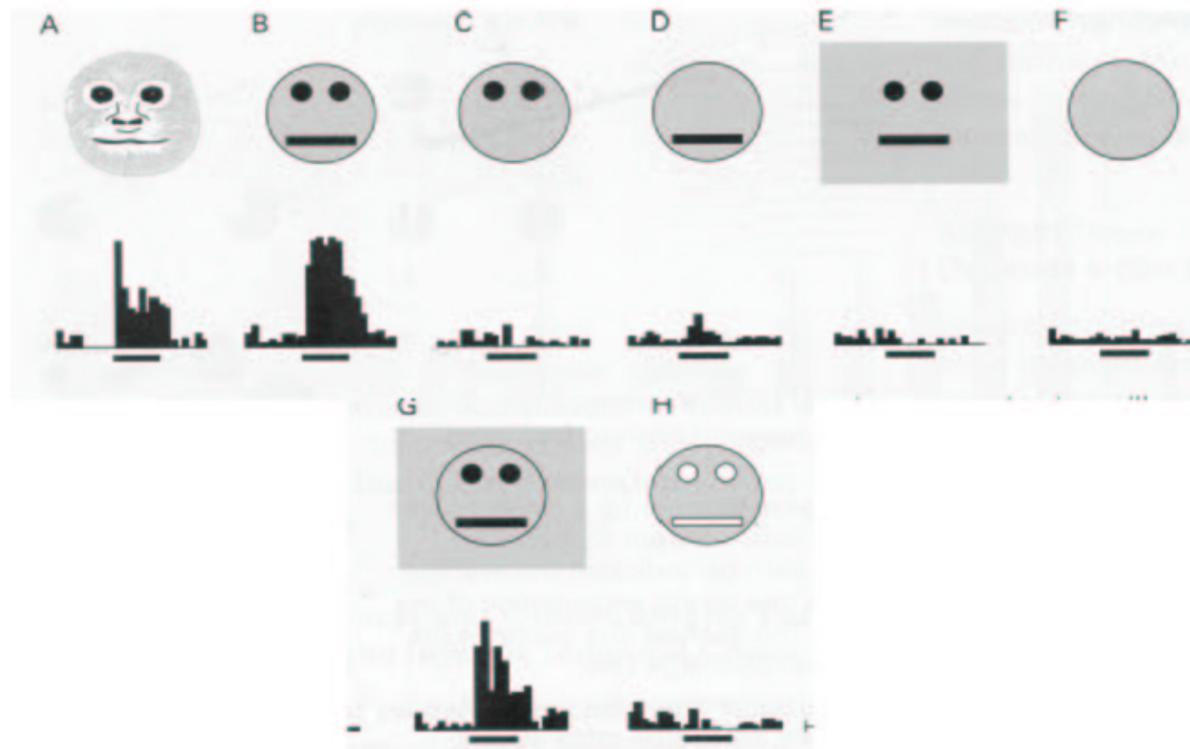
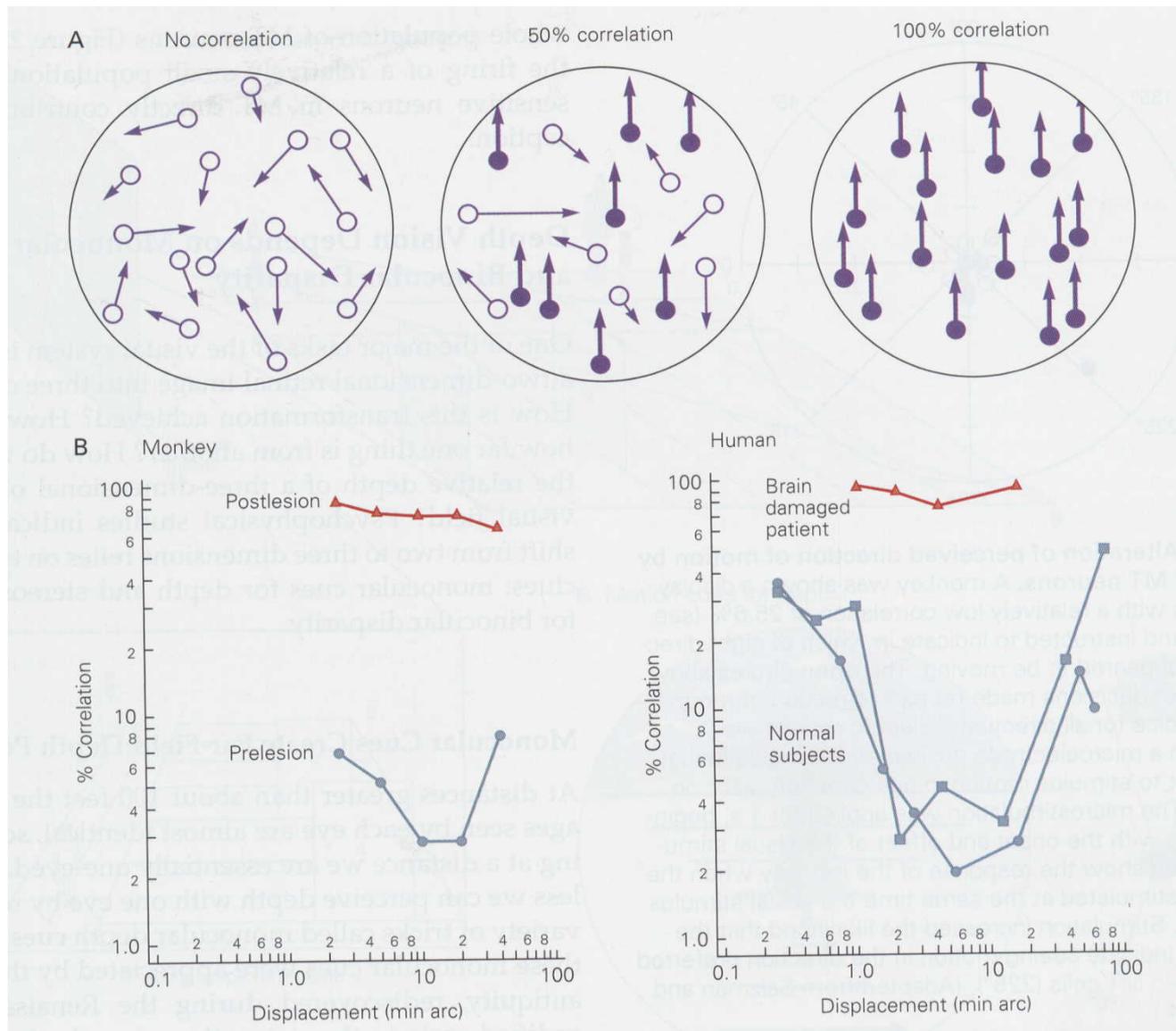


Fig. 15. I neuroni nella corteccia inferotemporale rispondono alla presentazione di stimoli complessi. Il neurone mostrato in figura, registrato in una scimmia, risponde vigorosamente (istogramma sotto lo stimolo) alla presentazione di un giocattolo con la forma della faccia di una scimmia (A). Le caratteristiche che determinano la risposta sono la presenza di due punti neri e di una barra nera in configurazione "tipo faccia", come si vede dalla risposta altrettanto vigorosa data allo stimolo in (B). La barra, i punti e il contorno circolare devono essere tutti presenti, come si vede dalla mancanza di risposta agli stimoli (C, D, E ed F). Il contrasto fra l'interno e l'esterno del contorno non è essenziale (vedi risposta allo stimolo G) ma i punti e la barra devono essere più scuri del "viso" (vedi H). Modificato da Kobatake e Tanaka, 1994.

# Oltre la corteccia visiva primaria (V1)

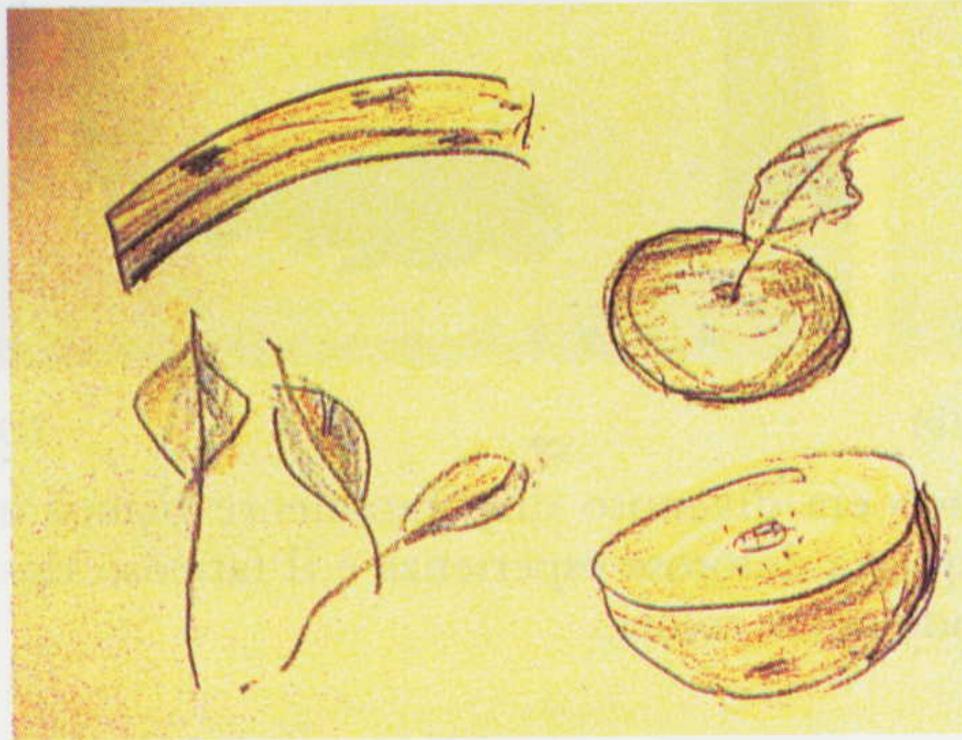
La corteccia medio-temporale (MT, via del “dove”) è responsabile della percezione del movimento



Recentemente l'utilizzo della stimolazione transcranica magnetica (TSM) ha consentito di studiare nell'uomo gli effetti dovuti al disturbo recato all'attività di cellule corticali in aree ben precise.

E' stato così dimostrato che la TSM applicata all'area MT/V5 dell'uomo interferisce con la percezione di un classico effetto postumo del movimento. La stimolazione di V1 non produce alcun effetto

## Oltre la corteccia visiva primaria (V1)



**Figura 10.13**

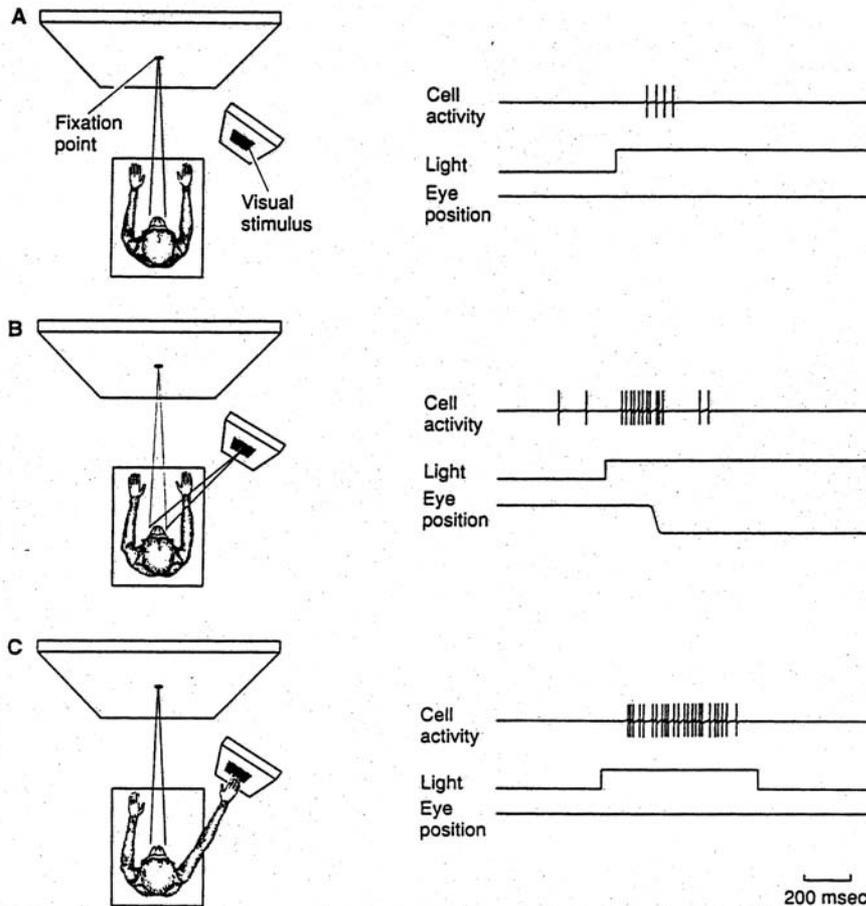
Questo disegno di una banana, un pomodoro, alcune foglie e una zucca, eseguito a memoria da un paziente pittore affetto da acromatopsia corticale, mostra come egli abbia conservato la visione delle forme, ma perso quella del colore. (da Zeki, 1993).

# Vediamo ciò che “vogliamo” vedere

Effetti dell' attenzione sulla risposta di neuroni nelle aree parietali

462

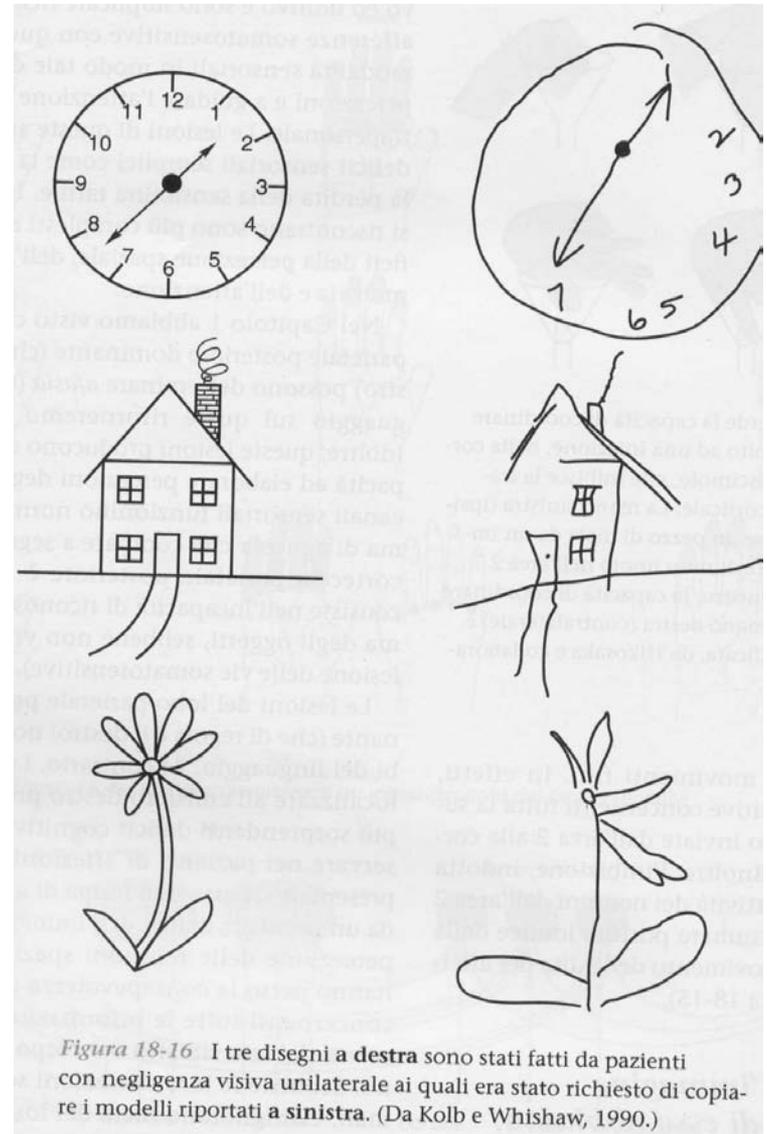
Part V. Sensory Systems of the Brain



## Vediamo ciò che “vogliamo” a vedere

La lesione del lobo parietale destro causa una eminegligenza dell' emicampo visivo sinistro.

**L' attività di V1 non è sufficiente alla percezione cosciente.**

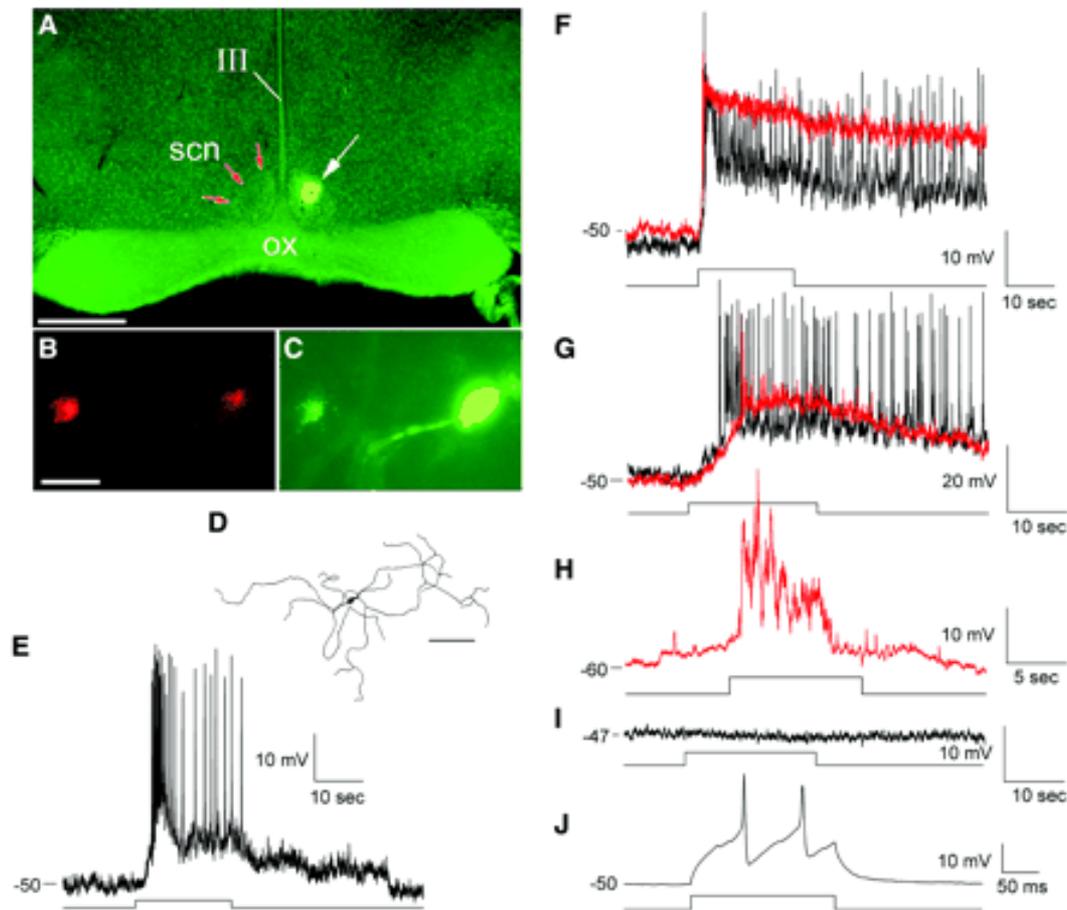


Come può dall'attività di cellule in aree diverse emergere una consapevole, unitaria esperienza percettiva, che contenga tutte le caratteristiche di un oggetto (forma, colore, velocità di movimento, posizione relativa ad altri oggetti)?

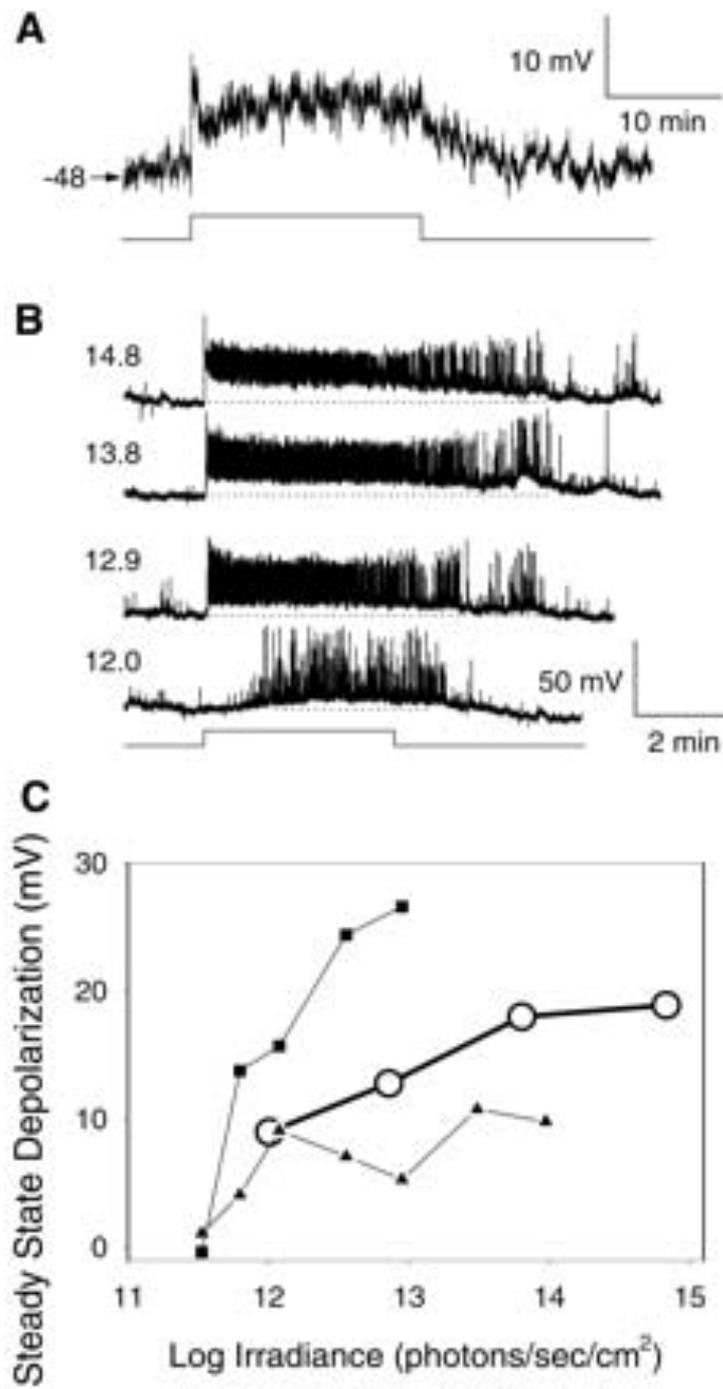
Binding problem

# Appendice

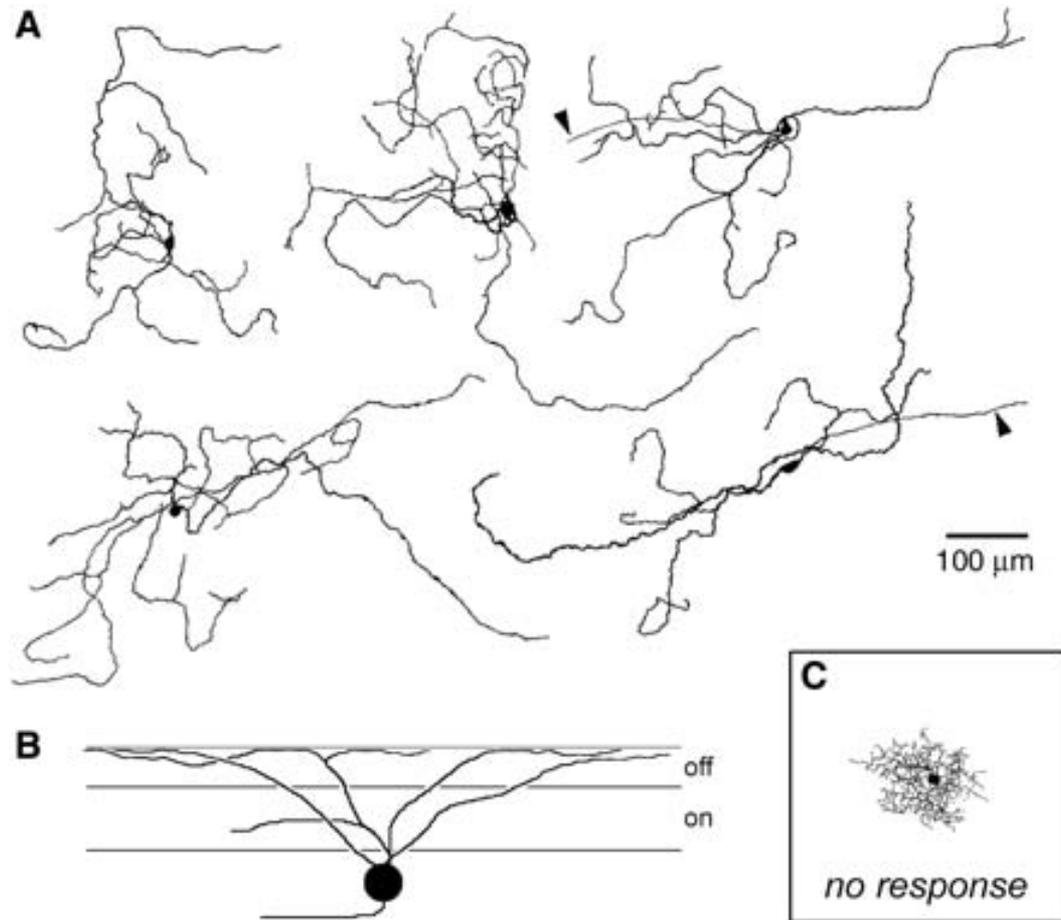
## Cellule gangliari fotorecettrici



**Figure 1.** Labeling and light responses of rat ganglion cells innervating the SCN. (A) Fluorescence photomicrograph showing deposit (white arrow) of mixed red and green fluorescent microspheres (appears as yellow) in the SCN. The red arrows mark boundaries of contralateral SCN. Acridine orange was used for green fluorescent Nissl counterstain. ox, optic chiasm; III, third ventricle. Scale bar, 500  $\mu\text{m}$ . (B) Two ganglion cells back-filled from the SCN, photographed in whole mount with rhodamine filter set to show retrograde labeling. The cell at right was patched and recorded. Scale bar, 20  $\mu\text{m}$ . (C) Same cells viewed under blue excitation, to show LY filling of the recorded cell. (D) Camera lucida drawing of cell filled in (C), as viewed in the whole mount after antibody to LY immunostaining (35). Scale bar, 100  $\mu\text{m}$ . (E) Strong depolarization and fast action potentials evoked in this cell (D) by a light pulse indicated by step in horizontal line below. (F to H) Evidence for the intrinsic photosensitivity of ganglion cells selectively retrolabeled from the SCN. (F and G) The light response apparent in control Ames solution (black traces) persisted during bath application of 2 mM  $\text{CoCl}_2$  (red traces) either alone (F) or in combination with a drug mixture blocking ionotropic and metabotropic glutamate receptors as well as ionotropic GABA and glycine receptors (G) (14). The absence of evoked spikes during drug application probably reflects depolarization block (tonic sodium channel inactivation) because weaker stimuli evoked spikes (40). (H) Light response recorded from the isolated soma of a ganglion cell retrolabeled from the SCN. The cell body was bathed in an enzyme solution (papain,  $\sim 20$  units/ml) with a puffer pipette and then mechanically removed from the retina with an empty patch pipette under visual control, amputating its dendrites and axon. (I and J) Control recordings from a conventional ganglion cell (Fig. 4C) labeled nonselectively by a deposit of rhodamine beads in the optic chiasm and filled with LY. Light evoked no detectable response (I), although synaptic transmission was not blocked and responses to current injection were normal (J) (+50 pA). Retinal irradiance of stimuli (in photons  $\text{s}^{-1} \text{cm}^{-2}$ ): (E)  $7 \times 10^{12}$ , (F)  $2.6 \times 10^{13}$ , (G)  $7.2 \times 10^{12}$ , (H)  $\sim 1 \times 10^{13}$ , and (I)  $9 \times 10^{13}$ . Stimuli in (E), (F), and (G) were 500 nm.

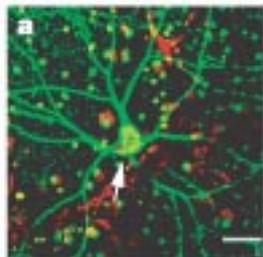


**Figure 3.** Tonic encoding of light intensity by photosensitive ganglion cells. **(A)** Maintained depolarization evoked by 20 min of constant, diffuse illumination (retinal irradiance =  $3 \times 10^{13}$  photons  $s^{-1} cm^{-2}$ ; 500 nm); spikes obscured by low sampling rate. **(B)** Voltage responses evoked in another cell by 4-min stimuli varying in intensity ( $\log_{10}$  irradiance in photons  $s^{-1} cm^{-2}$  indicated at left; 500 nm). Note tonic depolarization, maintained spiking, and, for near-threshold stimulus (bottom trace), extremely long response latency. **(C)** Magnitude of maintained depolarization as a function of stimulus energy for the cell in **(B)** (open circles) and for two other cells. Bathing medium: Ames.

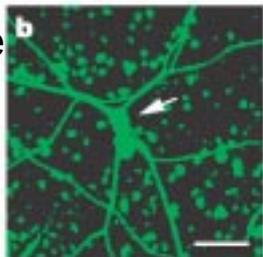


**Figure 4.** Morphology of photosensitive ganglion cells as revealed by intracellular staining. (A) Camera lucida drawings of cells stained with LY and viewed in retinal flat mounts. Arrowheads indicate axons. (B) Schematic summary of dendritic stratification of these cells, predominantly in the OFF sublayer of the inner plexiform layer. (C) Morphology of a control ganglion cell that lacked any light response under these conditions (Fig. 1I). Scale bar applies to all panels.

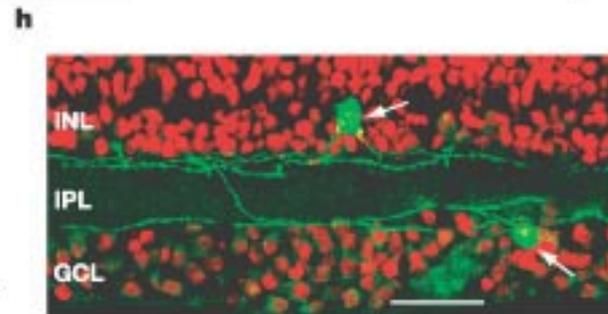
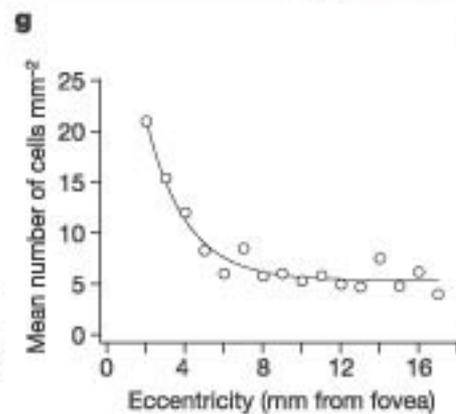
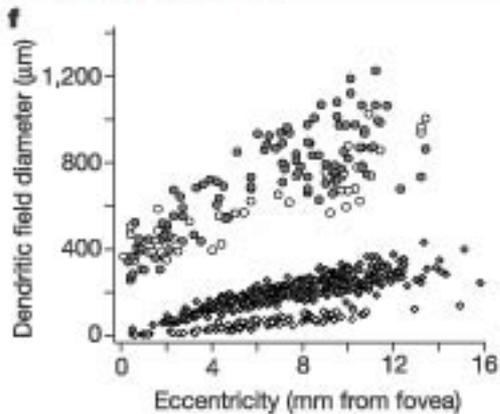
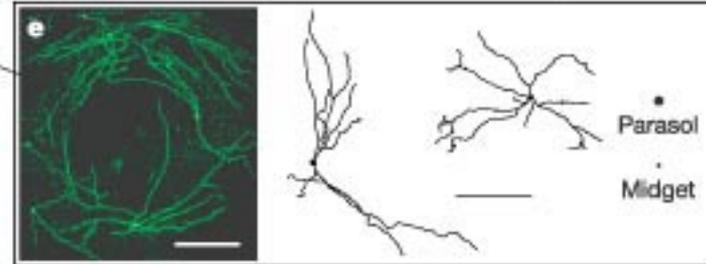
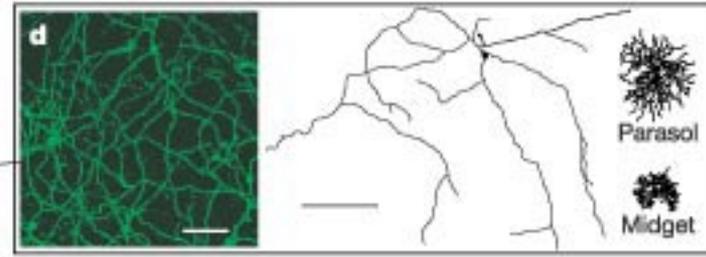
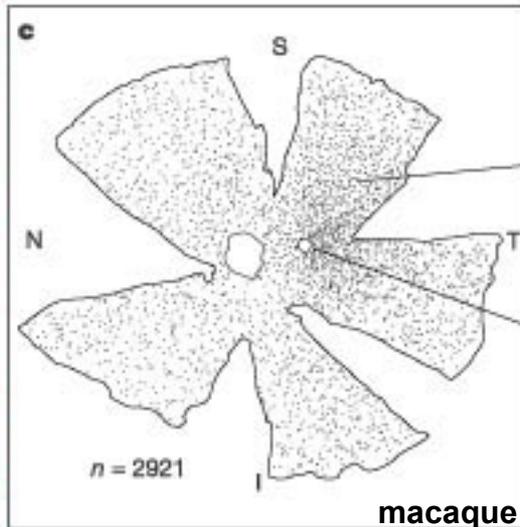
human



macaque



Barra di  
calibrazione,  
50 μm



a, Human cell (arrow); propidium iodide red counterstain. Scale bar, 50 μm. b, Macaque cell (arrow). Scale bar, 50 μm. c, Macaque retina tracing; dots represent melanopsin cells. T, temporal retina; N, nasal retina; S, superior retina; I, inferior retina. d, Melanopsin cells in peripheral retina (left; scale bar, 100 μm). Tracing of a peripheral HRP-stained giant cell (right; scale bar, 200 μm). Parasol and midget cells (far right) are shown for comparison. e, Melanopsin cells encircling the fovea (left; scale bar, 200 μm). Tracings of two HRP-stained giant cells 1–1.5 mm from the fovea (right; scale bar, 200 μm). Circles (far right) indicate size of foveal parasol and midget cells. f, Dendritic field size of melanopsin cells versus eccentricity (inner cells, filled circles,  $n = 93$ ; outer cells, open circles,  $n = 63$ ). Parasol (filled diamonds,  $n = 333$ ) and midget cells (open diamonds,  $n = 93$ ) are shown for comparison. g, Mean cell density of melanopsin cells versus eccentricity (total 614 cells in 78 1 mm<sup>2</sup> samples). h, Dendritic arbours (green) of melanopsin cells (arrows) from stacked confocal images of 5 consecutive vertical sections (25 μm thick). The soma of the outer cell is displaced to the inner nuclear layer (INL). GCL, ganglion cell layer; IPL, inner plexiform layer. Scale bar, 50 μm.