

Vista e visione

ADRIANA FIORENTINI
CNR PISA

“Vista e visione” è un titolo molto vasto, e richiede di fare una scelta tra i vari argomenti che si potrebbero trattare. Cominciamo dalla “vista”.

L'acuità visiva e il suo sviluppo

In genere quando si dice che uno ha una buona vista si intende dire che legge senza problemi, e dall'oculista vede correttamente quasi tutta la tabella. Se per vista intendiamo questo, significa che vogliamo parlare, più precisamente, della *acuità visiva*, cioè della capacità di discriminare i dettagli fini, di leggere uno scritto molto piccolo e di scorgere piccoli oggetti anche da lontano: è una proprietà importante. Allora cominciamo a considerare le tabelle che si utilizzano normalmente per misurare

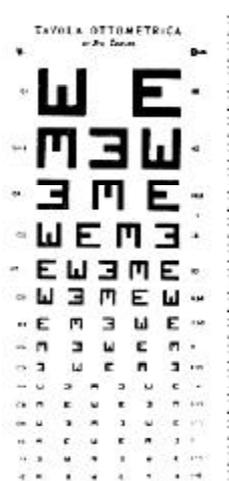


Fig. 1 – Tabella ottometrica con segni convenzionali per la misura dell'acuità visiva. La prima riga corrisponde ad un'acuità di 1/10, la quinta riga ad un'acuità di 2/10, le righe successive ad acuità crescenti fino alla terza ultima riga che corrisponde a 10/10, e l'ultima a 12/10.

l'acuità visiva, e che di solito contengono delle lettere alfabetiche di varie dimensioni. Ne mostro una (Fig. 1) che invece di lettere dell'alfabeto contiene delle E maiuscole, variamente orientate. Qui invece di leggere si deve dire come è orientata la “E”, ma quello che ci interessa di descrivere è la scala con cui variano le dimensioni dei simboli, che è la stessa usata per le tabelle con lettere alfabetiche, e che permette di eseguire una misura dell'acuità visiva. Questi simboli sono fatti in modo che lo spessore di una riga nera è uguale allo spessore dell'intervallo bianco e l'altezza complessiva di un simbolo corrisponde a cinque tratti, tre neri e due bianchi, e ogni simbolo è inscritto in un quadrato. Questo rapporto si mantiene costante lungo la scala mentre si fanno più piccoli i simboli. Questi simboli hanno tutti la stessa forma e perciò sono preferibili alle lettere dell'alfabeto che sono diverse di forma e non hanno quindi tutte la stessa difficoltà di lettura. Per valutare l'acuità visiva, si comincia la lettura dai caratteri più grandi, e si procede per determinare qual'è l'ultima riga i cui caratteri si leggono ancora correttamente, mentre a partire dalle righe successive, con caratteri progressivamente più piccoli, si comincia a sbagliare. Come valore dell'acuità visiva si prende una quantità inversamente proporzionale allo spessore del tratto dei caratteri di quella riga, e cioè si considera il reciproco dell'angolo visivo, che è l'angolo con il vertice nel centro della pupilla dell'occhio, sotto cui si vede lo spessore del singolo tratto. Se la misura dell'angolo visivo è espressa in minuti primi, il suo reciproco, e cioè il valore corrispondente dell'acuità visiva, si

esprime in decimi. La riga a cui corrisponde l'acuità visiva di 10/10, cioè 1, ha dei caratteri in cui il singolo tratto nero ha spessore tale da essere visto dall'occhio sotto

un angolo visivo di 1 minuto primo, e quindi, per una tabella destinata ad essere letta dalla distanza di 5 metri, lo spessore del tratto è di circa 1,45 mm, e l'altezza del carattere è circa 7.3 mm. Le altre righe della tabella, sia quelle con caratteri più grandi, sia quelle con caratteri più piccoli, hanno dimensioni dei tratti che variano in modo inversamente proporzionale ai rispettivi valori di acuità visiva, espressi in decimi. Per esempio, la riga più grossa ha caratteri 10 volte più grandi di quella dei 10/10, e quindi corrisponde ad un'acuità visiva di 1/10, e così via per le righe successive fino ai 10/10, e poi però ci sono anche righe per gli undici decimi (dimensioni delle lettere equivalenti ai 10/11 di quelle dei 10/10), dodici decimi ecc. Questa scala è stata scelta dagli oculisti che proposero queste tabelle ottotipiche agli inizi del secolo scorso, i quali assunsero che l'acuità visiva normale per l'adulto ha circa il valore di 10/10. Come diremo più avanti, l'acuità visiva può avere valori maggiori di questo, e però varia notevolmente con l'età, quindi questa assunzione va rivista.

Occorre però definire anche un altro tipo di mira che è molto usata per gli studi un po' più accurati sull'acuità visiva. Si tratta dei cosiddetti reticoli, che sono costituiti da righe periodiche, alternativamente bianche e nere, di uguale spessore. Sono disponibili vari reticoli, con righe progressivamente più fini da una mira alla

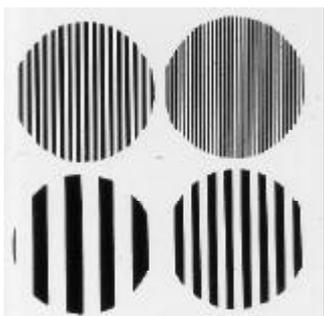


Fig. 2 – Esempi di reticoli. La larghezza del periodo diminuisce dal reticolo in alto a sinistra a quello in basso a destra, e corrispondentemente la frequenza spaziale aumenta.

successiva (Fig. 2). Periodo del reticolo è lo spessore complessivo di due righe, bianca e nera, consecutive. Compito del soggetto è riconoscere il reticolo, cioè essere in grado di vederne le righe, distinguendolo quindi da un campo uniforme. Per misurare l'acuità visiva si devono sottoporre al soggetto reticoli con righe successivamente più fini, e determinare qual è il reticolo con righe più fini che il soggetto è ancora in grado di vedere. Ci si riferisce al periodo di questo reticolo, e come misura dell'acuità visiva si assume la

frequenza spaziale del reticolo, cioè il numero di periodi del reticolo che sono contenuti dentro l'angolo visivo di 1°. Per esempio un reticolo ha una frequenza spaziale di "un ciclo per grado" se lo si guarda da una distanza da cui si vede la coppia bianca-nera sotto l'angolo di 1°. Naturalmente reticoli con righe via via più fini di quello, visti dalla stessa distanza, hanno frequenza spaziale via via più alta, in proporzione inversa allo spessore delle righe. Si avrà ad esempio una frequenza spaziale di 5 cicli per grado per un reticolo nel quale cinque periodi consecutivi vengono visti sotto l'angolo di 1°. Si noti che l'acuità visiva di 10/10, definita sopra con riferimento ai caratteri delle tabelle ottotipiche, corrisponde a una lettera il cui *singolo* tratto viene visto sotto l'angolo di un minuto primo. Il valore di frequenza spaziale equivalente sarebbe di 30 cicli/grado, poiché questa è riferita al periodo del reticolo, quindi allo spessore complessivo di due righe.

Domandiamoci ora due cose. Prima di tutto: da cosa dipende la nostra acuità visiva? In secondo luogo: come si può misurare l'acuità visiva di un soggetto che non parla,

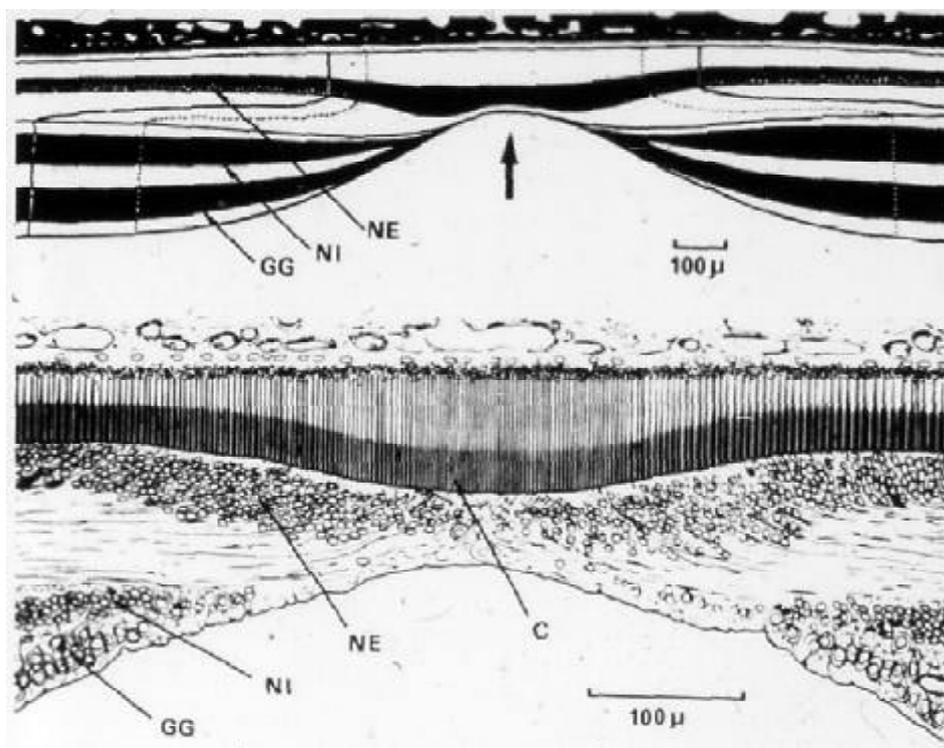


Fig. 3 – Sopra: schema degli strati della retina nella regione foveale. La freccia indica il centro della fovea. Sotto: La parte centrale della fovea, a maggiore ingrandimento. Nella parte superiore sono visibili i singoli coni (sottilissimi quelli del centro). Le cellule degli strati successivi, e in particolare le cellule gangliari (GG) appaiono nelle porzioni laterali della figura, e spostate lateralmente rispetto ai coni.

cioè non può dare una risposta verbale? La nostra acuità visiva è determinata essenzialmente dalla nostra fovea, perché la retina è molto poco uniforme, e ha una distribuzione di fotorecettori diversissima dal centro verso la periferia. Questa parte particolarissima, la fovea (Fig. 3) è una piccola depressione della retina, del diametro di poco più di 1 mm, dove sono presenti solo fotorecettori, e solo coni (mentre sono assenti i bastoncelli), ed è quindi dedicata esclusivamente alla visione diurna. L'altra cosa singolarissima è che questi coni sono estremamente sottili (hanno una sezione di circa 1 micron) e sono assai più sottili e compatti di quelli che si trovano fuori dalla fovea. Non solo, ma davanti a questi fotorecettori, a differenza di quanto avviene nel resto della retina, non ci sono tutte le altre cellule degli strati successivi, cioè le cellule bipolari, le gangliari ecc., che invece sono spostate lateralmente sulle pareti della fovea; questo fa sì che i raggi di luce provenienti dalla pupilla possono incidere direttamente sui coni foveali, evitando che vi sia anche una leggera distorsione dell'immagine. La fovea è eccezionale per queste proprietà, che consentono di ottenere un'alta risoluzione, ed è perciò della fovea che ci serviamo per leggere e in generale per fissare un oggetto di cui vogliamo vedere distintamente i dettagli. L'alta

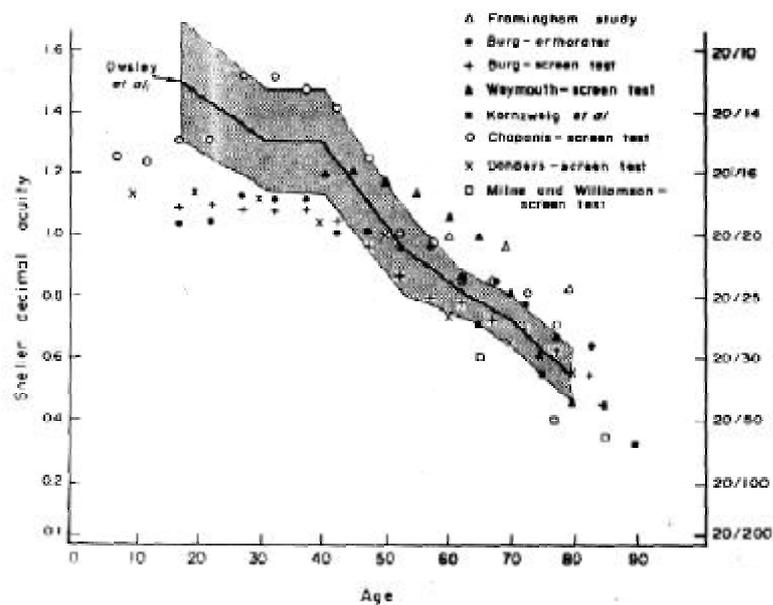


Fig. 4 – Variazione dell'acuità visiva media con l'età (valori ottenuti da vari autori). Il valore dell'acuità in decimi è indicato sull'asse verticale a sinistra, da 0.1 (1/10) fino a 1.6 (16/10). L'età è indicata sull'asse orizzontale, in anni. Si noti come, prima dei quarant'anni, l'acuità media supera largamente i 10/10 (naturalmente in assenza di difetti dell'occhio) e come dai 45 – 50 in poi diminuisce progressivamente.

risoluzione della visione foveale è garantita inoltre dal fatto che il numero di fibre del nervo ottico relative all'area foveale è molto elevato, per l'alto numero dei recettori e per il fatto che vi sono almeno altrettante cellule gangliari quanti sono i recettori foveali. Di conseguenza, le aree occupate nel corpo genicolato dalle fibre del nervo ottico che provengono dalla fovea, e le corrispondenti aree di proiezione nella corteccia visiva primaria, sono enormemente estese rispetto ad aree equivalenti della retina periferica, per le quali la visione del dettaglio decade rapidamente.

Adesso ci domandiamo se l'acuità di 10/10 è l'acuità visiva normale per tutti. E' abbastanza vero, che per un soggetto adulto che non abbia difetti della visione, o solo difetti lievi e ben corretti, l'acuità visiva è di questo ordine; occorre precisare però che l'acuità visiva varia con l'età. Il grafico in Fig. 4 rappresenta misure di acuità visiva in soggetti normali, in funzione dell'età. I giovani adulti in media hanno un'acuità maggiore di dieci decimi, però poi con l'età l'acuità diminuisce: il valore di dieci decimi si raggiunge in media verso i sessant'anni, e successivamente l'acuità continua a diminuire, e ciò anche in assenza di cause patologiche.

E quando nasce un bambino, come ci vede? Una volta si diceva che i bambini erano ciechi alla nascita. Non è vero, ci vedono, però assai meno nitidamente dell'adulto: vedono ad esempio il volto della mamma, ma con i contorni sfumati, non nitidi.

Ma qual è la ragione? e come si può valutare l'acuità visiva di un bambino molto piccolo? Le prime osservazioni che si possono fare sono di carattere anatomico. Nel neonato, se non ci sono patologie ovviamente, l'occhio è normale e l'ottica dell'occhio

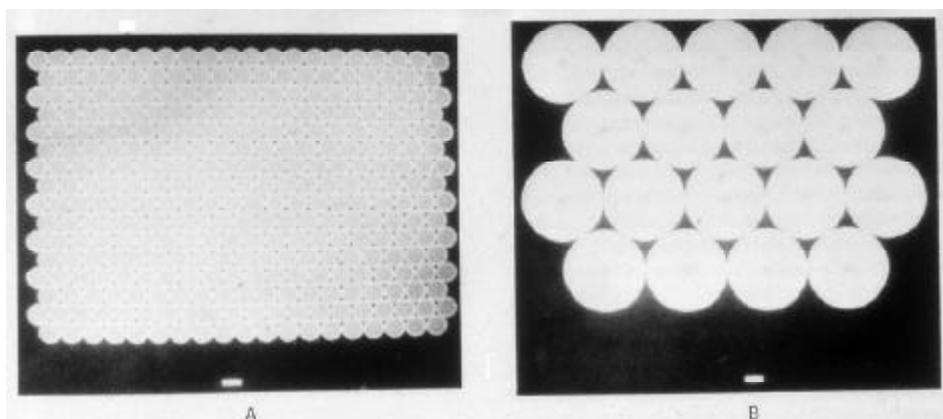


Fig. 5 – Rappresentazione schematica del reticolato di coni foveali (visti in sezione) dell'occhio adulto (A) e in quello del neonato (B). la barre bianche rappresentano un angolo visivo di 0.5 minuti primi.

è trasparente, cosa che non è vera per tutti gli animali. I gattini ad es. nascono con gli occhi ancora non trasparenti, e devono passare almeno tre settimane perché lo diventino. L'occhio del neonato è più piccolo, rispetto a quello dell'adulto, però l'ottica è adeguata alla minore lunghezza del bulbo, quindi le immagini vanno a fuoco sulla retina, sempre che non ci sia miopia o ipermetropia; spesso c'è un po' di ipermetropia che però è correggibile con l'accomodazione. Dunque nell'occhietto normale non ci sono problemi di natura ottica, semmai le questioni sono di natura neurale: retina e corteccia cerebrale. La retina infatti nel bambino ha dei coni che sono ben diversi da quei coni sottilissimi che abbiamo visto essere presenti nella fovea dell'adulto. I coni foveali del bambino sono molto più larghi (Fig. 5), e quindi non possono risolvere dettagli così fini come avviene per l'adulto. Tutta la fovea è ancora assai immatura, è assai più larga che nell'adulto, e vi sono ancora, davanti ai fotorecettori, le cellule degli strati successivi. Quindi è chiaro che l'acuità visiva non può essere alta nel neonato. La fovea si sviluppa lentamente dopo la nascita, ma non raggiunge le proprietà della fovea adulta prima dei tre-quattro anni d'età.

E forse ancora più vistosa, nel neonato, è l'immaturità della corteccia cerebrale (Fig. 6). La massa cerebrale, anche riferita al peso corporeo, è più piccola nel neonato che non nell'adulto, ma non è soltanto questione di massa. Questa aumenta poi con l'età e occorrono 6-7 anni per arrivare a valori non lontani dall'adulto. Ma la cosa più notevole è la maggiore complessità dei reticolati neurali nel cervello di un bambino di 6 anni rispetto a un neonato: non solo i neuroni sono molto più piccoli nella corteccia del neonato, ma sono molto meno diffuse le connessioni. Ed è soprattutto quest'ultimo fatto che fa ritenere che anche funzionalmente la corteccia visiva sia molto immatura. Di fronte a questa immaturità delle strutture neurali del bambino, sia a livello della retina, sia del cervello, ci si può attendere che l'acuità visiva nel neonato sia inferiore rispetto a quella dell'adulto. Vediamo allora come si può misurare l'acuità di bambini molto piccoli. Vi sono due tipi di metodologie. Una è di tipo elettrofisiologico: mediante degli elettrodi applicati esternamente sulla testa, nella

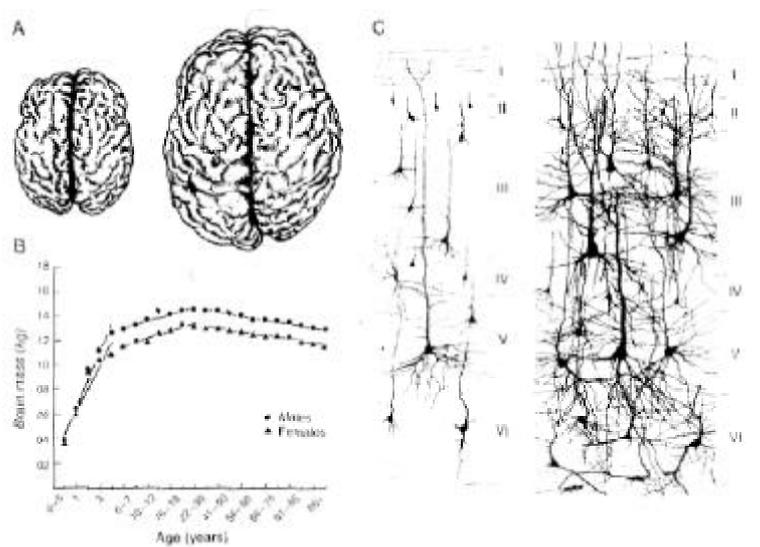


Fig. 6 – Crescita post-natale del cervello dell'uomo. (A) Veduta dorsale del cervello di un neonato (a sinistra) e di un bambino di 6 anni (a destra). (B) Durata della crescita della massa del cervello umano con l'età, in anni. (C) Tracce di neuroni evidenziati col metodo di Golgi nella corteccia cerebrale parietale del cervello di un neonato (a sinistra) e di un bambino di 6 anni (a destra). Si noti il notevole aumento delle dimensioni dei neuroni e soprattutto delle loro connessioni.

regione occipitale, cioè in corrispondenza della parte visiva della corteccia cerebrale, viene registrata la risposta elettroencefalografica a uno stimolo visivo posto davanti al bambino, e che si modifica nel tempo. Questo elettroencefalogramma, opportunamente amplificato e mediato su un numero sufficiente di stimoli successivi, si presenta sotto forma di una variazione di potenziale sincronizzato con lo stimolo che si modifica nel tempo, di cui si può misurare l'ampiezza, e che prende il nome di *potenziale visivo evocato*.

Alcuni esempi sono mostrati in Fig. 7, per bambini di tre diverse età. Questi potenziali evocati sono stati ottenuti presentando al bambino, tenuto in braccio dalla mamma, un monitor su cui vengono proiettati dei reticoli, come quelli di Fig. 2, i quali però non sono fermi, ma vengono alternati periodicamente in contrasto, e cioè il nero sostituisce il bianco e il bianco sostituisce il nero un certo numero di volte in un secondo. Gli elettrodi erano applicati uno nella parte occipitale della testina del bambino, e l'altro, l'elettrodo di riferimento, al culmine della testa. I segnali, opportunamente filtrati e amplificati, e mediati su un numero grande di alternanze dello stimolo, perché sono segnali piccoli pieni di rumore, si presentano come queste onde di potenziale: un'onda per ogni inversione riga bianca/riga nera. L'ampiezza dell'onda però, dipende dallo spessore delle righe del reticolo, e quindi dalla sua frequenza spaziale. Come si vede dalla figura, l'ampiezza del potenziale evocato per il bambino dell'età di 6 mesi è massima per un valore della frequenza spaziale di 2 e di 4 cicli per grado, poi per una frequenza spaziale più alta, si attenua. Il valore dell'acuità visiva viene valutato dalla più alta frequenza spaziale, cioè dalle righe più

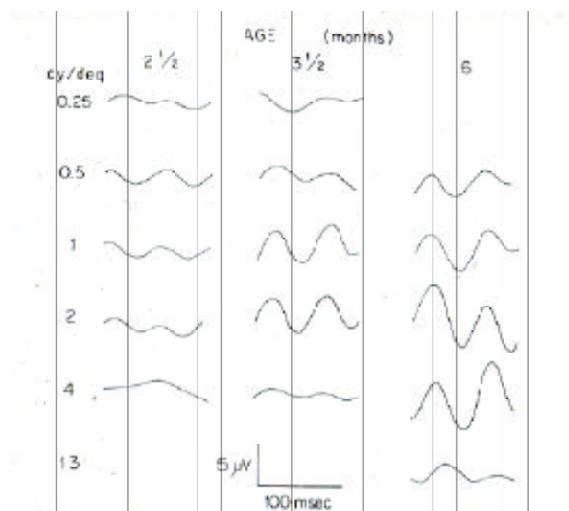


Fig. 7 – Potenziali visivi evocati da reticoli alternanti in contrasto di diversa frequenza spaziale (da 0.25 a 13 cicli/grado) e registrati mediante elettrodi situati in corrispondenza dell'area occipitale della corteccia cerebrale in tre bambini di diverse età, indicate in mesi.

fini, che ancora danno un potenziale misurabile, mentre per frequenze ancora più alte non si ottiene più un'onda leggibile.

In un bambino di 2 mesi e mezzo, i potenziali sono tutti più piccoli, e inoltre a 4 cicli per grado, dove a 6 mesi la risposta è massima, qui non c'è una risposta apprezzabile. A 3 mesi e mezzo già i potenziali aumentano di ampiezza e c'è ancora una risposta, piccola ma ben chiara, a 4 cicli per grado. A 6 mesi c'è ancora una piccola risposta a 13 cicli per grado, una frequenza spaziale abbastanza grande, che corrisponde ai cinque decimi della tabella ottotipica. Questo ci dà un'idea di come si può misurare nel bambino l'acuità visiva con un metodo elettroencefalografico. Per avere una valutazione delle variazioni di acuità visiva con l'età, si fanno registrazioni su tanti bambini, e in ogni bambino si ripetono le misure a età diverse, ecc. Ma prima di vedere i risultati ottenuti con questo metodo, descriviamo gli altri metodi di misura.

C'è un metodo soggettivo per misurare l'acuità visiva nel bambino ed esso si basa su un comportamento istintivo, che è presente anche nell'animale. Se ad un animale, in un ambiente praticamente uniforme, si presentano due stimoli di cui uno contiene dei dettagli e l'altro è invece un campo uniforme, l'animalino istintivamente tende ad avvicinarsi a quello dei due dove vede che c'è qualcosa: questo è un comportamento istintivo. Si sfrutta questo comportamento nel bambino per misurarne l'acuità visiva: è il metodo della *fissazione preferenziale*. C'è un grande schermo scuro con due fori attraverso i quali appaiono gli schermi di due oscilloscopi identici, ma uno è illuminato uniformemente, mentre sull'altro vi è un reticolo (Fig. 8). Nel caso della figura il reticolo è a sinistra e il campo uniforme a destra, ma in prove successive la posizione del reticolo e del campo uniforme viene cambiata a caso, tra la destra e la sinistra. Un adulto tiene in braccio il bambino, di fronte allo schermo, e si suppone che il bambino mostri quel comportamento istintivo che lo fa orientare con la testa e con gli occhi verso il reticolo. Naturalmente perché questo avvenga, bisogna che le barre siano abbastanza larghe, perché il reticolo sia per lui visibile. Dietro allo schermo opaco nel quale sono inseriti gli schermi dei due oscilloscopi, c'è un osservatore che

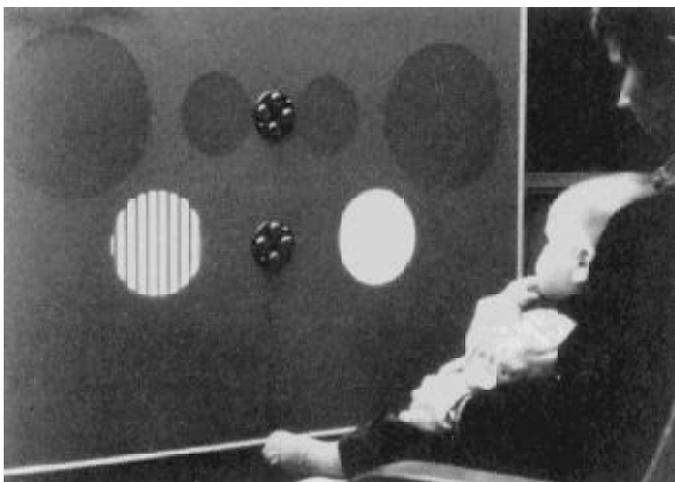


Fig. 8 – Metodo soggettivo di fissazione preferenziale per la misura dell'acuità visiva nei bambini piccoli.

guarda attraverso un forellino il volto e gli occhi del bambino e che non sa se il reticolo viene presentato sull'oscilloscopio a destra o quello a sinistra in quella prova. L'osservatore deve dire soltanto se il bambino sta guardando in una direzione o nell'altra; poi l'operatore, che sa dov'era il reticolo realmente, confronta la vera posizione del reticolo con la risposta dell'osservatore, e se queste coincidono considera corretta quella prova; dopo un certo numero di prove con un dato reticolo, viene valutata la percentuale di risposte corrette. Questo viene poi ripetuto con reticoli di frequenze spaziali via via più alte e si ottiene così un grafico che riporta la percentuale delle risposte corrette, in funzione della frequenza spaziale del reticolo. Per frequenze basse, la percentuale può essere 100%, mentre una percentuale del 50% indica che non c'era correlazione tra la posizione destra o sinistra del reticolo e le risposte dell'osservatore: la risposta è a caso. Come valore di acuità visiva, cioè come



massima frequenza spaziale visibile al bambino, si assume quella per cui la percentuale di risposte corrette è il 75%. Un esempio, per una bambina di 3 mesi è presentato in Fig. 9. La risposta è al 100% corretta per frequenze spaziali molto basse, fino a 1.5 cicli per

Fig. 9 – Acuità visiva di una bambina di 12 settimane, valutata con il metodo di fissazione preferenziale. In ordinate la percentuale di risposte corrette, sull'asse orizzontale l'acuità visiva in cicli/grado e in decimi. I reticoli con cui sono state eseguite le prove erano di quattro frequenze spaziali diverse: 0.4, 1.5, 3 e 6 cicli/grado. L'acuità visiva risultante è indicata dalla freccia, in corrispondenza di una probabilità di risposte corrette di 75%, ed è di poco superiore a 1/10.

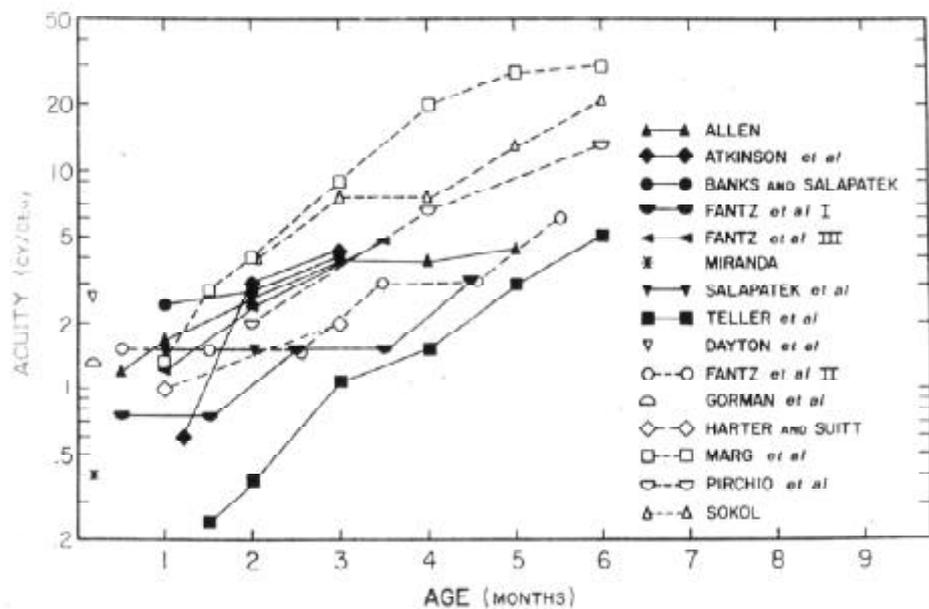
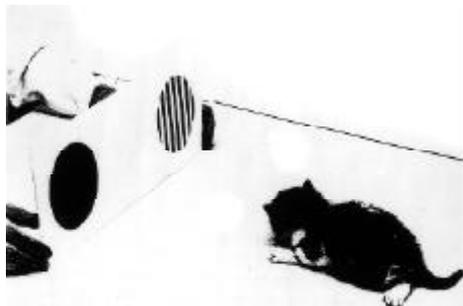


Fig. 10 - Acuità visiva (in cicli/grado) di bambini nei primi sei mesi di età, ottenuta da diversi gruppi di ricerca, con metodi soggettivi (simboli pieni) o con potenziali evocati (simboli vuoti).

grado che corrisponde a un visus di meno di 1/10, quindi a lettere due volte più grosse di quelle che ci sono nella riga più grossa di una tabella ottotipica. A 3 cicli/grado, cioè a 1/10, sono soltanto 80% le risposte corrette, e poi la percentuale precipita; si può quindi valutare che l'acuità visiva di quella bambina è di circa 1/10. Questo metodo dunque consente di fare una misura accurata dell'acuità visiva anche in bambini molto piccoli.

Vediamo ora quali sono i risultati. La Fig. 10 mostra i risultati di misure di acuità visiva eseguite in vari laboratori in bambini nei primi sei mesi di età, alcuni ottenuti con metodi psicofisici (simboli pieni), e alcuni con metodi elettrofisiologici (simboli vuoti). Si vede che in media l'acuità a un mese è molto bassa, inferiore a 1/10, e poi cresce progressivamente. A sei mesi siamo a vicini a valori dell'adulto, però ancora non si arriva a 10/10. Misure eseguite nel nostro laboratorio indicano che l'acuità visiva valutata a livello della corteccia visiva (mediante potenziali visivi corticali evocati da reticoli alternati in contrasto) e quella valutata a livello della retina



(elettroretinogramma registrato mediante elettrodi posti sulle palpebre, contemporaneamente alla registrazione del potenziale corticale, e in risposta agli stessi stimoli) crescono in parallelo du-

Fig. 11 - Dispositivo per la misura dell'acuità visiva con metodo di condizionamento operante nel gattino.

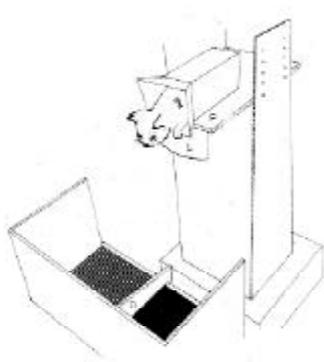


Fig. 11 – Dispositivo per la misura dell'acuità visiva con metodo di condizionamento operante nel gattino.

animale, che è un metodo di *condizionamento operante*. Il soggetto, bambino o animale, viene condizionato, mediante un premio, a fare una scelta che, se è corretta, viene premiata. Per esempio (Fig. 11) c'è un gattino che si affaccia da una scatola, sotto ci sono due piattaforme, una con campo uniforme, l'altra con le righe di un reticolo; se il gattino si butta giù sulla piattaforma con le righe riceve un premio, un pezzetto di formaggio o altro, se invece va dall'altra parte, no. Viene inizialmente addestrato a fare il salto corretto cambiando di volta in volta a caso la posizione delle righe, con righe molto grandi, in modo che è facile per lui la discriminazione. Poi però quando ha imparato, cioè quando è praticamente al 100% corretto con dei reticoli a righe molto larghe, si comincia a diminuire la larghezza delle righe e si controlla fino a quale frequenza spaziale del reticolo le sue risposte sono corrette.

Questo si può fare anche coi bambini, quando camminano. Il bambino è di fronte a un separatore, e da un parte di questo, a una certa distanza, c'è un cubo con delle righe verticali, dall'altra parte, alla stessa distanza dal bambino, ce n'è uno con le righe orizzontali. Il bambino viene condizionato a fare la scelta "righe verticali" rispetto a "righe orizzontali"; per esempio se va dalla parte di quelle verticali è premiata, se va dall'altra parte no, e una volta che ha imparato a fare questa discriminazione con le

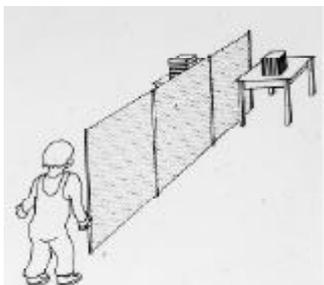


Fig. 12 – Misura dell'acuità visiva con il metodo di condizionamento operante nel bambino.

rante i primi sei mesi di vita. Abbiamo visto che nel neonato anatomicamente c'è un perfezionamento della fovea e c'è anche un aumento di complessità corticale; sembra quindi che la maturazione della retina e quella della corteccia avvengano in parallelo dopo la nascita, per quanto riguarda le proprietà che determinano il valore dell'acuità visiva.

Aumenterà poi ancora l'acuità visiva del bambino: entro il primo anno più lentamente che nei primi mesi, e poi ancora più lentamente negli anni successivi, fino a stabilizzarsi intorno ai 3-4 anni su valori dell'adulto, superiori ai dieci decimi. Questo però non si misura più con il metodo di fissazione preferenziale. C'è un altro metodo soggettivo, anche questo utilizzato sugli

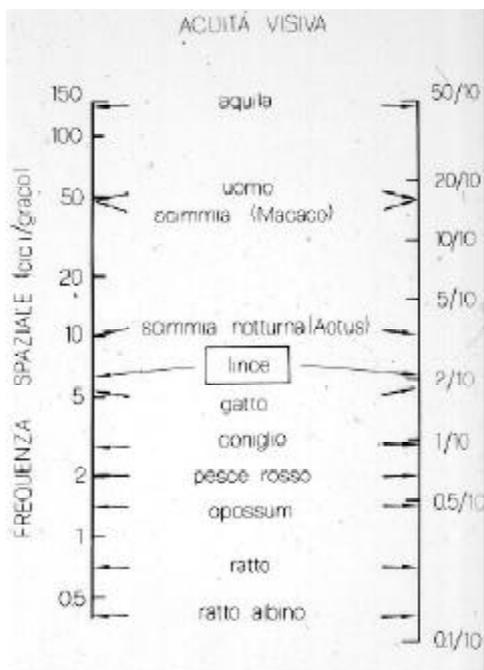
animali, che è un metodo di *condizionamento operante*. Il soggetto, bambino o animale, viene condizionato, mediante un premio, a fare una scelta che, se è corretta, viene premiata. Per esempio (Fig. 11) c'è un gattino che si affaccia da una scatola, sotto ci sono due piattaforme, una con campo uniforme, l'altra con le righe di un reticolo; se il gattino si butta giù sulla piattaforma con le righe riceve un premio, un pezzetto di formaggio o altro, se invece va dall'altra parte, no. Viene inizialmente addestrato a fare il salto corretto cambiando di volta in volta a caso la posizione delle righe, con righe molto grandi, in modo che è facile per lui la discriminazione. Poi però quando ha imparato, cioè quando è praticamente al 100% corretto con dei reticoli a righe molto larghe, si comincia a diminuire la larghezza delle righe e si controlla fino a quale frequenza spaziale del reticolo le sue risposte sono corrette. Oppure si può fare la scelta tra reticolo e campo uniforme. Naturalmente in questo metodo di condizionamento operante è necessario che la distanza da cui viene fatta la scelta sia prefissata, e rimanga la stessa quando si cambiano gli stimoli.

Un controllo precoce delle capacità visive nei bambini è importante, perché eventuali difetti oculari è bene che siano corretti tempestivamente. A volte può presentarsi cataratta congenita in entrambe gli occhi, e questo produce ovviamente cecità binoculare. In que-

sto caso bisogna operare al più presto, entro i primissimi mesi, perché la visione possa poi svilupparsi normalmente. Molto più spesso invece accade che un occhio non vede bene, o quanto meno vede peggio dell'altro e di questo è più difficile accorgersi. Ma se c'è differenza fra i due occhi e questa non si corregge tempestivamente durante il periodo di aumento spontaneo dell'acuità visiva, quel difetto rischia di diventare poi permanente quando il sistema nervoso non è più così plastico come nei primissimi anni (vedi lezione sulla plasticità).

L'acuità visiva degli animali

Passiamo ora a parlare degli animali. Anche negli animali l'acuità visiva si può misurare sia con metodi elettrofisiologici, cioè con la registrazione di potenziali visivi evocati, sia con i metodi soggettivi a cui abbiamo accennato. Ovviamente ci attendiamo delle differenze di acuità visiva nella scala animale, se non altro tra animali diurni e animali notturni: l'animale notturno non ha tanto bisogno di una vista acuta, quanto piuttosto di avere una notevole sensibilità, per essere capace di vedere qualcosa anche a livelli di illuminazione molto bassi: il pericolo oppure il nutrimento. Questo richiede che le risposte di tanti fotorecettori, contenuti in un'area abbastanza grande, convergano su una singola cellula gangliare, così da sommare gli effetti dei deboli stimoli presenti in ambienti notturni. Tali proprietà di convergenza nella retina, sono ovviamente poco favorevoli a consentire un'alta acuità visiva, perché questa invece richiede che le risposte di singoli fotorecettori vicini tra loro siano discriminabili. Al contrario l'animale diurno, soprattutto se è un animale da preda, che sceglie la sua preda da lontano, ha bisogno di vederci nitidamente in ambienti di elevato livello di illuminazione. E quindi ci aspettiamo che abbia un'alta acuità visiva. Anche noi ci possiamo aspettare di essere abbastanza in alto sulla scala animale, insieme con le scimmie, perché siamo animali diurni e altamente visivi. Anche questo infatti, è un parametro importante: sappiamo bene che altri animali, ad esempio il cane, basano prevalentemente il riconoscimento non tanto sulla visione, quanto su altri sensi: l'udito, l'olfatto. E infatti (Fig. 13) noi siamo al di sopra dei 10/10 e così le scimmie diurne, mentre le scimmie notturne sono molto inferiori a noi, ovviamente. Poi ci sono altri animali: i roditori, ratti, topi, sono al di sotto di 1/10 quindi acuità molto basse; sono essenzialmente animali notturni. Il cane è circa come il gatto, circa 2/10. Ma ci sono in particolare due animali che mi piaceva citare: sono la lince e l'aquila. La lince era famosa sin dall'antichità perché si riteneva che avesse una vista molto acuta, e l'Accademia dei Lincei fu chiamata così per indicare simbolicamente col nome della lince le alte qualità intellettuali dei suoi membri: Galileo fu molto fiero di essere un linceo. Un membro della Accademia dei Lincei di oggi, il Prof. Lamberto Maffei, come neurofisiologo, ha posto in dubbio che la lince che è un felino, possa avere un'acuità visiva molto diversa da quella del gatto. Su due di questi bellissimi animali, sotto anestesia, sono state fatte le registrazioni di potenziali evocati in risposta a dei reticoli alternanti di varie frequenze spaziali e si è trovata una risposta identica a quella del gatto, come era presumibile: l'acuità della lince è solo di circa 2/10.



C'è invece chi ci vede molto più di noi e sono gli uccelli predatori, i falchi e le aquile. E una paziente signora australiana ha fatto un esperimento per misurare l'acuità visiva di un'aquila con il metodo del condizionamento operante, simile a quello che abbiamo descritto per i gatti: l'aquila, che si trovava su un treppiede, aveva davanti a sé ad alcuni metri di distanza, due tavole, una con campo uniforme e una con le righe, e doveva volare in direzione di quella con le righe per ricevere un premio. Ha trovato così che l'acuità visiva dell'aquila è 140 cicli/grado (corrispondente a 47/10) e quindi circa tre volte superiore alla nostra. A cosa è dovuto questo? Gli uccelli in generale, ma soprattutto gli uccelli predatori, hanno due fovee, una che serve

Fig. 13 – Acuità visiva di vari animali, in frequenza spaziale (scala a sinistra) e nei corrispondenti con i due occhi insieme qualcosa di valori in decimi (a destra).

relativamente vicino: la loro preda che discendono a beccare; questa fovea ha la forma di un lieve avvallamento, simile a quello della nostra fovea. L'altra invece è destinata alla visione laterale, si trova sulla retina più dalla parte del becco, ed è molto profonda. La fovea di alta acuità visiva è quella profonda, e ci possiamo domandare come mai essa consente un'acuità visiva tanto maggiore della nostra, dato che i fotorecettori, per ragioni fisiche, non possono essere tanto più fini dei nostri. La risposta sta nel fatto che questa fovea, per la sua forma si comporta come una lente divergente (o meglio un diottro divergente, tenuta presente la presenza del liquido interno all'occhio). Insieme alla parte anteriore dei mezzi diottrici dell'occhio, che è un sistema convergente, si forma così un sistema telescopico che ingrandisce l'immagine sul fondo della fovea stessa e quindi contribuisce otticamente alla maggiore risoluzione. Penso che non si possa non essere ammirati di quanto l'evoluzione ha sviluppato in questi animali.

La visione del colore

Nell'ambito del tema "Vista e Visione", abbiamo parlato della acuità visiva. Sotto questo titolo si potrebbero trattare molti altri argomenti. Ho pensato di dirvi qualcosa sulla visione del colore perché anche questa ha degli aspetti interessanti nel raffronto con gli animali.

Consideriamo quindi di nuovo la retina e in particolare i coni, ma questa volta non soltanto i coni foveali, che sono eccezionali per la loro capacità di risoluzione spaziale, ma i coni più in generale per raffronto con i bastoncelli. Sappiamo che i coni sono

specializzati per la visione diurna e i bastoncelli per la visione notturna, e questo soprattutto per la grande capacità di convergenza dei bastoncelli, che convergono in gran numero su ogni singola cellula gangliare. Come abbiamo detto sopra, questo processo di sommazione rende possibile rispondere anche a stimoli molto deboli, mentre va a scapito della risoluzione. La retina dei coni, invece, è una retina che almeno nella regione centrale (foveale, parafoveale) ha tanti recettori quante gangliari, anzi dalle ricerche più recenti sembra che nell'uomo vi sia un maggior numero di gangliari che di fotorecettori. Dunque non vi è convergenza, e viceversa come abbiamo già detto, c'è tanta amplificazione della proiezione foveale a livello corticale e del genicolato. Però, mentre la fovea contiene solo coni, al crescere della distanza dalla fovea la densità dei coni diminuisce. L'altra proprietà interessante, specifica dei coni, è ovviamente la loro capacità di darci sensazioni cromatiche e questo come ben sappiamo deriva dal fatto che esistono coni che contengono pigmenti diversi, mentre i bastoncelli contengono tutti lo stesso pigmento, la *rodopsina*. I pigmenti dei fotorecettori sono sostanze fotosensibili che assorbono in proporzioni diverse le singole radiazioni dello spettro, per cui i fotorecettori che li contengono rispondono con eccitazioni di ampiezza diversa a seconda della lunghezza d'onda della radiazione dello spettro che hanno assorbito. Nella Fig. 14 sono rappresentate sull'asse orizzontale le lunghezze d'onda delle radiazioni dello spettro in nanometri, da 400 a 700, che sono i limiti di visibilità dell'occhio. C'è una curva che rappresenta la sensibilità spettrale della *rodopsina*, che ha un massimo di sensibilità per radiazioni di lunghezza d'onda dell'ordine dei 500 nanometri. E' la sensibilità spettrale quindi della visione notturna, dei bastoncelli. Le altre tre curve invece rappresentano le curve di

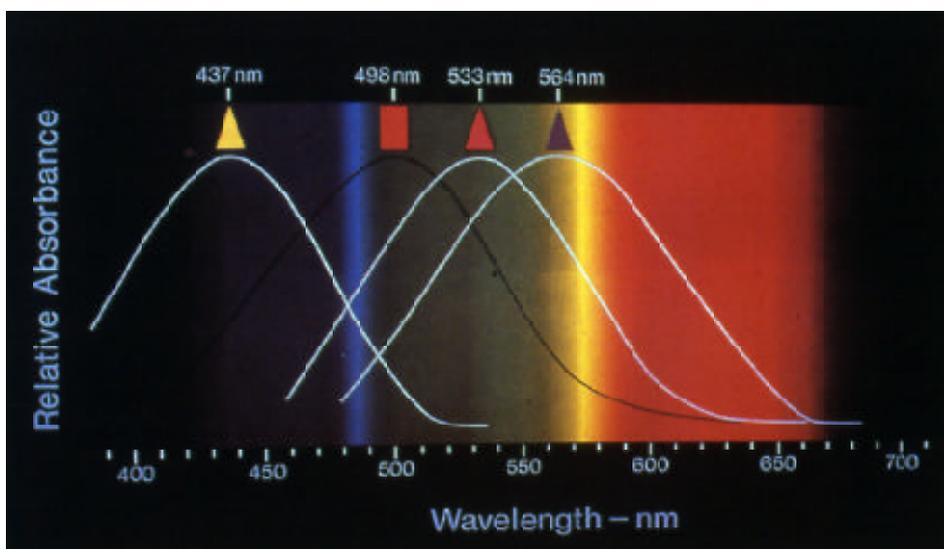


Fig. 14 – Curve che rappresentano come varia l'assorbimento relativo delle varie radiazioni dello spettro da parte dei pigmenti dei coni (tre curve bianche) e del pigmento dei bastoncelli (curva nera). Sull'asse orizzontale è rappresentata la lunghezza d'onda delle radiazioni, in nanometri. La sensibilità spettrale dei vari tipi di fotorecettori è proporzionale al corrispondente valore dell'assorbimento per le diverse lunghezze d'onda.

sensibilità spettrale dei tre tipi di coni. I coni sono fisicamente molto simili, morfologicamente quasi irriconoscibili l'uno dall'altro, ma si differenziano tra loro per pigmenti che hanno proprietà spettrali diverse. Che ce ne siano tre di questi pigmenti era stato ipotizzato già dalla fine del Settecento da Thomas Young sulla base delle proprietà della nostra visione cromatica, poi questa ipotesi è stata ripresa da Helmholtz nell'Ottocento, e sostanziata da lui. L'ipotesi era che avessimo tre sensori distinti con sensitività spettrale diversa. La dimostrazione che questi tre sensori esistono realmente, e che le loro proprietà spettrali sono quelle rappresentate in Fig. 14, è stata data intorno agli anni '65, da due gruppi americani simultaneamente, con un metodo molto accurato di microscopia, facendo passare con un microscopio un fascetto di luce così sottile che penetrava in un singolo cono, e misurando quanta luce il cono assorbiva in funzione della lunghezza d'onda. Le curve spettrali dei tre fotorecettori hanno l'una un massimo di assorbimento intorno a 430 nanometri, quindi nella regione di lunghezze d'onda corte, e due dei massimi molto vicini 530 e 560 circa, nelle zone dello spettro che noi vediamo rispettivamente verdi e gialle. La tradizionale affermazione che abbiamo tre tipi di coni, uno per il rosso, uno per il verde e uno per il blu, non significa che abbiamo un recettore che ha il massimo di sensibilità nella regione dello spettro che noi vediamo rossa: noi vediamo rosso laddove la radiazione eccita maggiormente i coni con massimo di sensibilità a 560, rispetto a quelli con sensibilità massima a 530, cioè dove il rapporto della eccitazione del primo tipo di coni rispetto all'altro è più marcata. Nella regione dello spettro in cui questi due tipi di coni sono all'incirca ugualmente sensibili, vediamo giallo, dove invece l'eccitazione del secondo tipo di coni (con picco a 530 nm) è maggiore del primo (560 nm) vediamo verde. Ciò che determina il colore delle varie regioni dello spettro è il rapporto tra l'eccitazione dei tre tipi di coni, di cui due sono molto vicini fra loro come sensibilità spettrale. Attualmente, anziché parlare di coni rossi, verdi, blu, si preferisce indicare i tre tipi di coni rispettivamente con le lettere L (long), M (medium) e S (short), con riferimento alle lunghezze d'onda delle tre regioni dello spettro. I tre tipi di coni non sono presenti nella stessa proporzione: sia nell'uomo, sia nella scimmia, i coni S sono una minoranza, e sono totalmente assenti dal centro della fovea, mentre i coni L ed M hanno in media la stessa frequenza; tuttavia le loro frequenze relative possono variare anche notevolmente da un occhio ad un altro e anche, nello stesso occhio, tra una porzione di retina e un'altra. I tre tipi di coni non contribuiscono ugualmente alla sensazione di intensità luminosa: a questa contribuiscono prevalentemente i coni L ed M (in modo additivo), mentre i coni S hanno una forte valenza cromatica.

Può sorprendere il fatto che abbiamo due pigmenti con sensibilità spettrali così simili, mentre il terzo è molto differenziato rispetto a loro. Tra i mammiferi, questa proprietà è presente nei primati (nelle scimmie del vecchio mondo e nell'uomo), mentre nella maggioranza degli altri mammiferi la retina contiene solo due tipi di coni: uno di tipo S, cioè con sensibilità massima nell'ambito delle corte lunghezze d'onda, e uno con sensibilità spettrale intermedia tra quelle dei coni M e L dell'uomo. I soggetti che hanno tre pigmenti diversi per i coni sono *tricromati*. Per un tricromate, sono necessarie

e sufficienti tre radiazioni scelte nella gamma delle lunghe, medie e corte lunghezze d'onda, per poter eguagliare mediante una loro miscela con opportune intensità relative, il colore di qualunque altra radiazione. E' il principio su cui si basa la riproduzione dei colori in fotografia, in televisione, ecc. Ad esempio la televisione a colori utilizza tre fosfori di colore rosso, verde e blu per riprodurre sullo schermo televisivo immagini di molti colori diversi. Gli animali che hanno due soli tipi di coni sono invece *dicromati*.

Ma come apparirebbe lo spettro a chi avesse solo due tipi di coni (un pigmento di tipo S, con massimo assorbimento alle corte lunghezze d'onda e un altro pigmento, con massimo di assorbimento a lunghezze d'onda medio-lunghe)? Lo spettro appare come una striscia luminosa con due regioni di colore rispettivamente azzurro-viola, dalla parte delle brevi lunghezze d'onda, e di colore giallo dalla parte delle lunghezze d'onda più lunghe, mentre tra queste due zone cromatiche appare il bianco (Fig. 15, primi due spettri in alto). Mancano invece nello spettro tutte le tonalità di verde, giallo, arancione, rosso che sono presenti nello spettro di chi ha tre tipi diversi di coni. E' la presenza dei due pigmenti L e M che consente infatti di avere una gamma di sensazioni cromatiche diverse nella regione delle lunghezze d'onda tra 500 e 700 nanometri, e

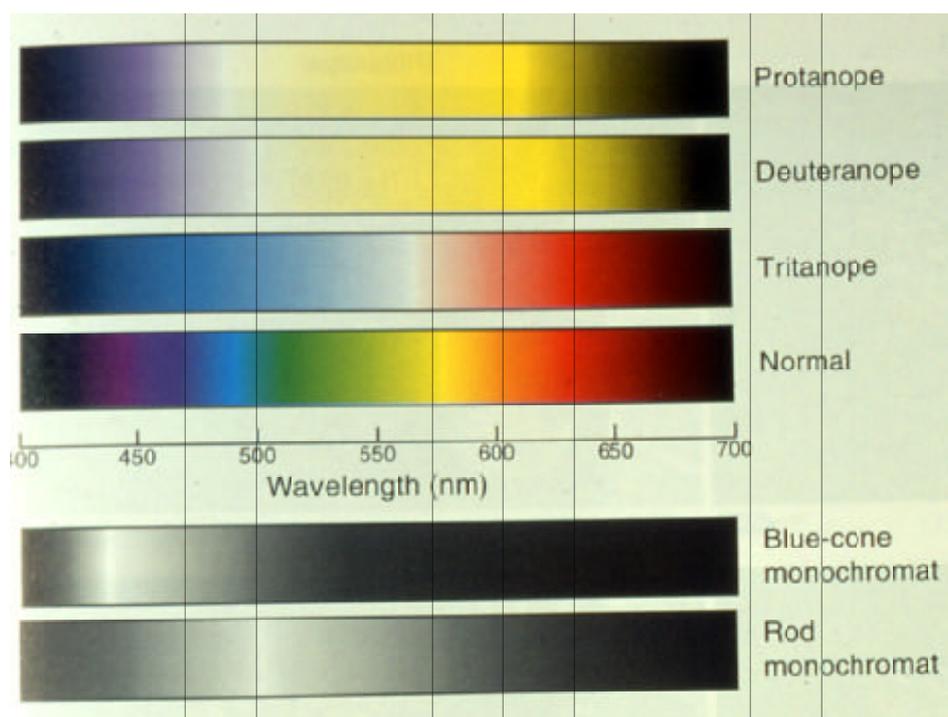


Fig. 15 – (Sopra). Come appare lo spettro a soggetti dicromati (protanope, deuteranope, tritanope) per confronto con l'occhio normale. I protanopi mancano dei coni L, i deuteranopi dei coni M e i tritanopi dei coni S (quest'ultimo difetto è molto raro, e in genere non di origine genetica). (Sotto). Cecità completa al colore in soggetti aventi come unico tipo di recettori i coni blu o i bastoncelli (rods).

cioè di vedere il giallo diverso dal verde, l'arancione diverso dal giallo, il rosso diverso dall'arancione, e inoltre tutte le gradazioni intermedie.

Si pensa che questa proprietà abbia un'origine evolutiva, e cioè che si sia sviluppata circa 30 milioni di anni fa quando i progenitori dei primati si sono trovati a vivere in un ambiente di piante tropicali molte delle quali hanno frutti di colore giallo o arancione. Per le scimmie arboricole che si stavano sviluppando, i frutti di queste piante, di dimensioni abbastanza grosse da non essere beccati dagli uccelli, erano un alimento appetibile. Però per vedere un frutto giallo o arancione, discriminandolo facilmente dalle foglie, era necessario che queste apparissero di un colore diverso dal frutto. Probabilmente la spinta evolutiva a duplicare il pigmento delle lunghezze d'onda medie e lunghe, è venuta da questo. E questo tra l'altro era un vantaggio anche per le piante, perché le scimmie mangiando i frutti lontano dall'albero dove li avevano colti, sputavano poi i semi o li eliminavano con le feci, lontano dall'albero stesso, e questo facilitava la riproduzione dell'albero, tanto che giocosamente si potrebbe dire che la nostra visione è tricromatica per merito di certe piante tropicali con i frutti gialli.

Il daltonismo

Vediamo allora qual è la struttura chimica di questi pigmenti che per noi sono così utili, ma che peraltro sono anche fragili, proprio perché sono evolutivamente recenti. Questi pigmenti sono suscettibili di esserci o non esserci, a causa di errori di carattere genetico.

Nella Fig. 16 vediamo a sinistra il segmento esterno del cono, dal quale viene assorbita la radiazione che arriva sul fondo della retina. Nella membrana lipidica del segmento esterno del cono sono contenute le lunghe molecole che costituiscono il pigmento (in basso a destra). Queste sono catene di circa 350 aminoacidi che attraversano la membrana piegandosi in su e in giù sette volte e che contengono il cromoforo (11-*cis* retinal), nel quale l'assorbimento di un fotone dà luogo ad una variazione dalla forma *cis* ad una forma *trans*, dando così inizio all'evento che costituisce l'eccitazione del fotorecettore. Vediamo come queste molecole differiscono per i quattro pigmenti, cioè il pigmento dei bastoncelli (la rodopsina) e i tre pigmenti dai coni.

Nella Fig. 17 (in alto a sinistra) la molecola della rodopsina è confrontata con il pigmento dei coni S. Le due molecole hanno la stessa forma, e circa lo stesso numero di aminoacidi, ma alcuni aminoacidi sono presenti sia nella rodopsina che nel pigmento dei coni S (circa il 40% del totale), mentre gli altri differiscono per i due pigmenti: sono quelli segnati in blu. A destra in alto sono confrontati il pigmento dei coni M e la rodopsina; anche qui circa il 40% di aminoacidi sono gli stessi per il cono M e per la rodopsina, e lo stesso se si confrontano i coni M con i coni S. Ma se si confrontano le molecole dei coni L e dei coni M, solo il 4% di aminoacidi sono diversi nei due pigmenti, e questo ci dice come è piccola, e quindi anche fragile geneticamente, la differenza fra questi due pigmenti.

Infatti, mentre un soggetto normale ha i tre pigmenti che abbiamo già descritto, si verifica abbastanza spesso nell'uomo che un soggetto abbia, oltre al pigmento dei coni

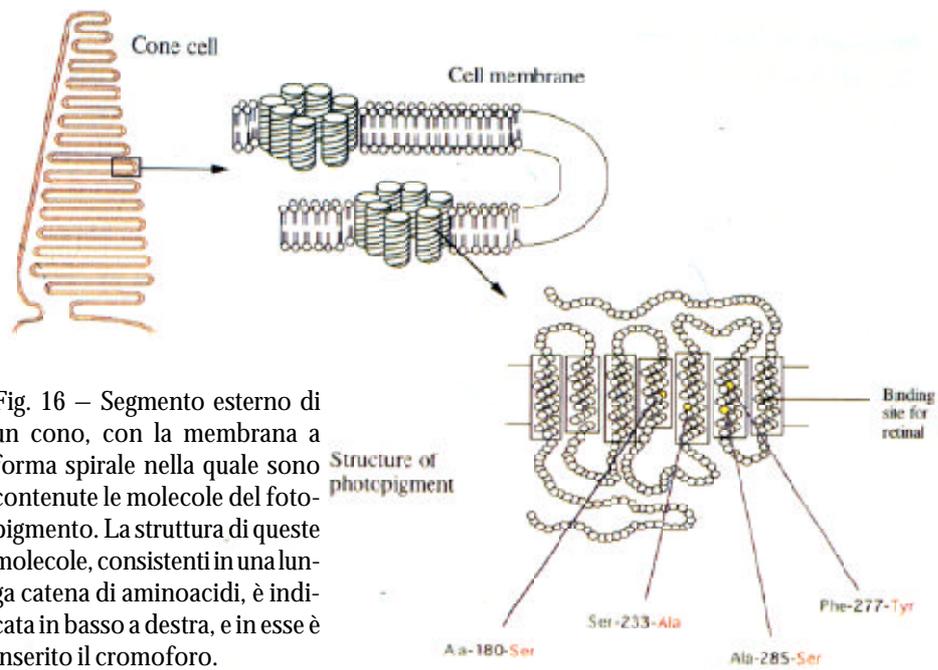


Fig. 16 – Segmento esterno di un cono, con la membrana a forma spirale nella quale sono contenute le molecole del fotopigmento. La struttura di queste molecole, consistenti in una lunga catena di aminoacidi, è indicata in basso a destra, e in esse è inserito il cromoforo.

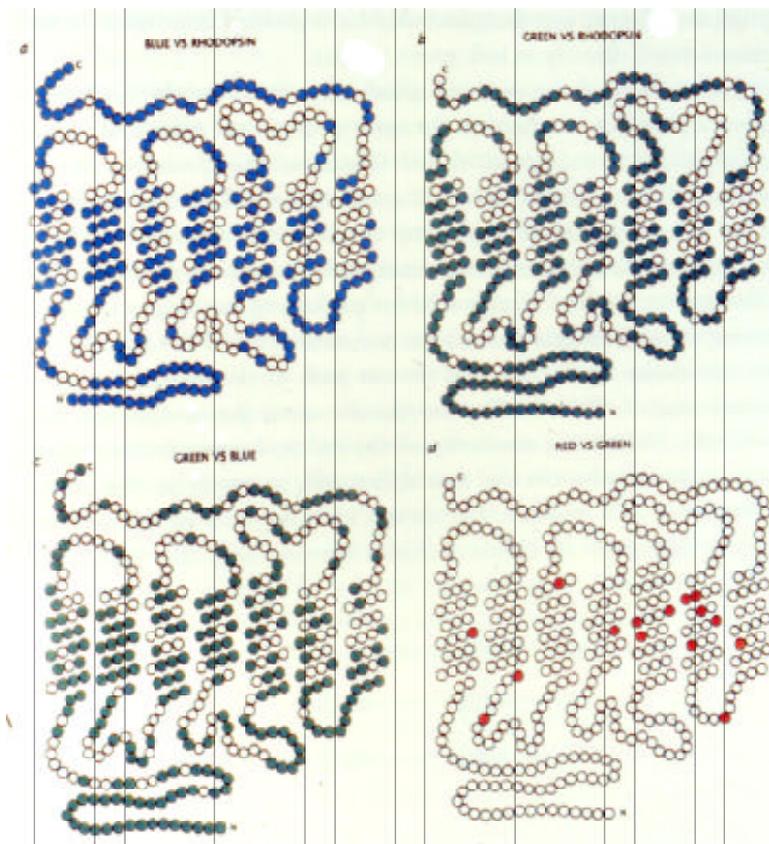


Fig. 17 - Confronto tra le molecole di coppie di pigmenti (a: coni blu e rodopsina, b: coni verdi e rodopsina, c: coni verdi e coni blu, d: coni rossi e coni verdi). I dischi vuoti rappresentano gli aminoacidi che sono presenti in entrambe i pigmenti della coppia considerata, e i dischi colorati gli aminoacidi che sono invece diversi nei due pigmenti della coppia.

S, uno solo degli altri due pigmenti, L o M, ma non l'altro. Questi soggetti dunque non sono *tricromati*, ma *dicromati*: sono quelli che normalmente chiamiamo *daltonici*, dal nome dello scienziato inglese John Dalton che era affetto da questo difetto e lo descrisse. Possono essere di due tipi: protanopi o deuteranopi a seconda che manchi il pigmento L o il pigmento M. Sono casi abbastanza frequenti negli uomini (circa l'1% della popolazione maschile, per ciascuno dei due difetti) e rari nelle donne (circa lo 0,03%). Infatti, mentre i geni che danno luogo alla produzione della rodopsina sono contenuti nel cromosoma 3, e quelli del pigmento dei coni S sono contenuti nel cromosoma 7, i geni per i pigmenti dei coni L e M si trovano entrambi nel cromosoma X; inoltre le istruzioni geniche per i due pigmenti sono portate da un tratto di Dna situato nella stessa porzione del cromosoma X e sono costituite da due sequenze che si succedono l'una all'altra testa-coda. Nella Fig. 18 (prima riga in alto) è schematicamente rappresentata la sequenza di DNA, con i due tratti che corrispondono al pigmento L e al pigmento M, come si troverebbero in un cromosoma X normale. Talvolta (e questo è abbastanza frequente negli uomini), vi è più di un gene per il pigmento M (seconda e terza riga nella figura) e si arriva anche fino a 7 geni M, mentre vi è un solo gene per il pigmento L; tuttavia questo non influisce sulla capacità di vedere i colori. Ma nel momento della meiosi, siccome i due tratti di DNA sono così simili, e vicini l'uno all'altro, basta un piccolo slittamento per cui, invece di trasferirsi tutta la sequenza se ne trasferisce solo un tratto (Fig. 18 d). Ne risulta un cromosoma X che ha solo il tratto di DNA relativo al cono L e manca di quello per il cono M, per cui un maschio che lo eredita è dicromate (*deuteranope*). Oppure può accadere che la divisione avvenga in un altro modo inappropriato (Fig. 18 d) così che venga a mancare la sequenza corretta per il pigmento L, e allora il maschio che lo eredita è *protanope*. Le donne che ereditano un solo cromosoma X difettoso, cioè sono eterozigote, sono portatrici del difetto, ma hanno visione dei colori normale. Ci possono essere anche degli altri errori, più sottili, per cui si forma un pigmento anomalo (Fig. 18 e) e sono quei casi di *tricromati anomali*, che hanno una visione dei colori più povera del normale, pur essendo tricromati.

La visione cromatica in altri animali

E gli altri animali? Abbiamo detto che i mammiferi sono quasi tutti dicromati eccetto le scimmie, poi ci sono altri animali (alcuni pesci e uccelli) che hanno più di tre recettori cromatici. Questo è ottenuto di solito mediante dei filtri cromatici situati in prossimità di fotorecettori, che selezionano sottili bande dello spettro. Ma un caso interessante è quello delle scimmie del nuovo mondo che hanno una visione cromatica diversa dalle scimmie del vecchio mondo. I maschi di queste scimmie hanno tutti il pigmento dei coni S, con massimo di sensibilità a 430 nanometri, ma hanno solo un altro pigmento con massimo nella regione delle medio - lunghe lunghezze d'onda: tutti i maschi quindi sono dicromati. Se si considera l'intera popolazione, si osserva che c'è una variazione della lunghezza d'onda ottimale del pigmento medio-lungo: ci sono dei maschi che, oltre al pigmento per i coni S, hanno un pigmento con massimo a 536 nm, altri maschi un pigmento con massimo a 550 nm, altri un pigmento con massimo a

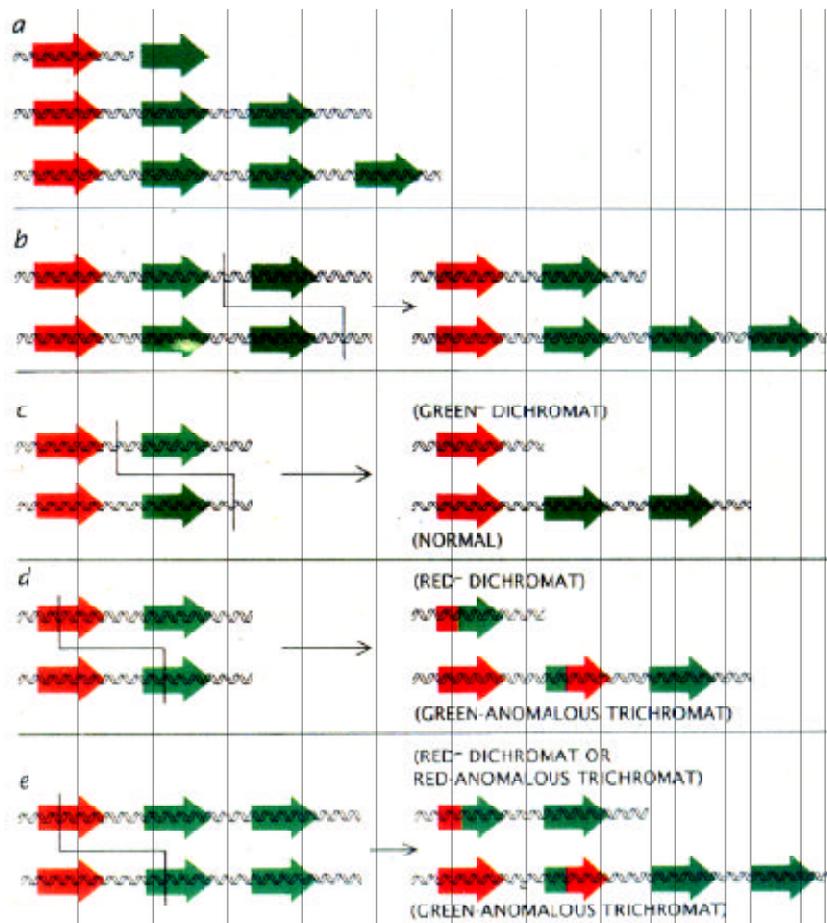


Fig. 18 – (a) Tre varianti normali del numero e della posizione dei geni per i pigmenti dei coni rossi e verdi sul cromosoma X (indicato dalla linea nera). (b) La linea tratteggiata indica un errore di ricombinazione durante la meiosi. Il gene verde viene tolto da un cromosoma e aggiunto all'altro, che ha già due geni verdi. (c) L'errore di ricombinazione dà luogo qui ad un cromosoma X con solo il gene rosso, corrispondente quindi ad una visione dicromatica (soggetto deuteranope). (d) Errore di ricombinazione che dà luogo ad un gene anomalo, e causa visione da protanope. (e) Errore di ricombinazione che dà luogo a pigmenti anomali, e a visione tricromate, ma anomala.

564 nm. Le femmine invece, se sono eterozigote, hanno il vantaggio che possono ereditare oltre al gene per il pigmento S, i geni per una coppia di quei pigmenti, con massimi 536 e 550, oppure 550 e 564, oppure 536 e 564. Quindi le femmine eterozigote sono tricromati. Probabilmente ad esse è affidata la scelta di frutti che richiedano una buona discriminabilità del loro colore da quello dello sfondo. Ma le osservazioni circa il comportamento di queste scimmie e le loro abitudini dietetiche sono ancora materia di studio.