

Retina e visione: elogio dell'imperfezione

L'immagine imperfetta e l'informazione biologicamente rilevante

(prima parte)

MARCO PICCOLINO E ANDREA MORIONDO

E' l' "immagine" la metafora attraverso la quale siamo abituati a concepire il funzionamento del sistema visivo: la prima immagine che incontriamo nell'occhio è quella che si forma sulla retina, per il gioco di un delicato apparato di lenti (cornea, cristallino). La retina è la sottile membrana che tappezza la cavità interna del globo oculare ed è formata da vari strati di cellule nervose: nella parte esterna (cioè quella più distante dal centro dell'occhio) troviamo i fotorecettori (coni e bastoncelli), poi le cellule bipolari e orizzontali, ed infine le cellule amacrine e ganglionari. Le cellule ganglionari sono gli elementi di "uscita" della retina, e

le fibre nervose che da esse originano formano i nervi ottici che portano i messaggi visivi verso i centri cerebrali della visione (vedi Fig. 1).

I fotorecettori assorbono i fotoni (quanti di luce visibile) e generano segnali elettrici che permettono di codificare l'immagine ottica in immagine neurale. Quest'ultima viene poi trasmessa alle altre cellule nervose della retina (in particolare alle cellule bipolari e ganglionari), e prende quindi la via dei nervi ottici, per arrivare infine alla corteccia visiva, situata nella parte posteriore del cervello, e ad altre aree cerebrali. Sulla base della metafora dell'immagine, a partire dall'Otto-

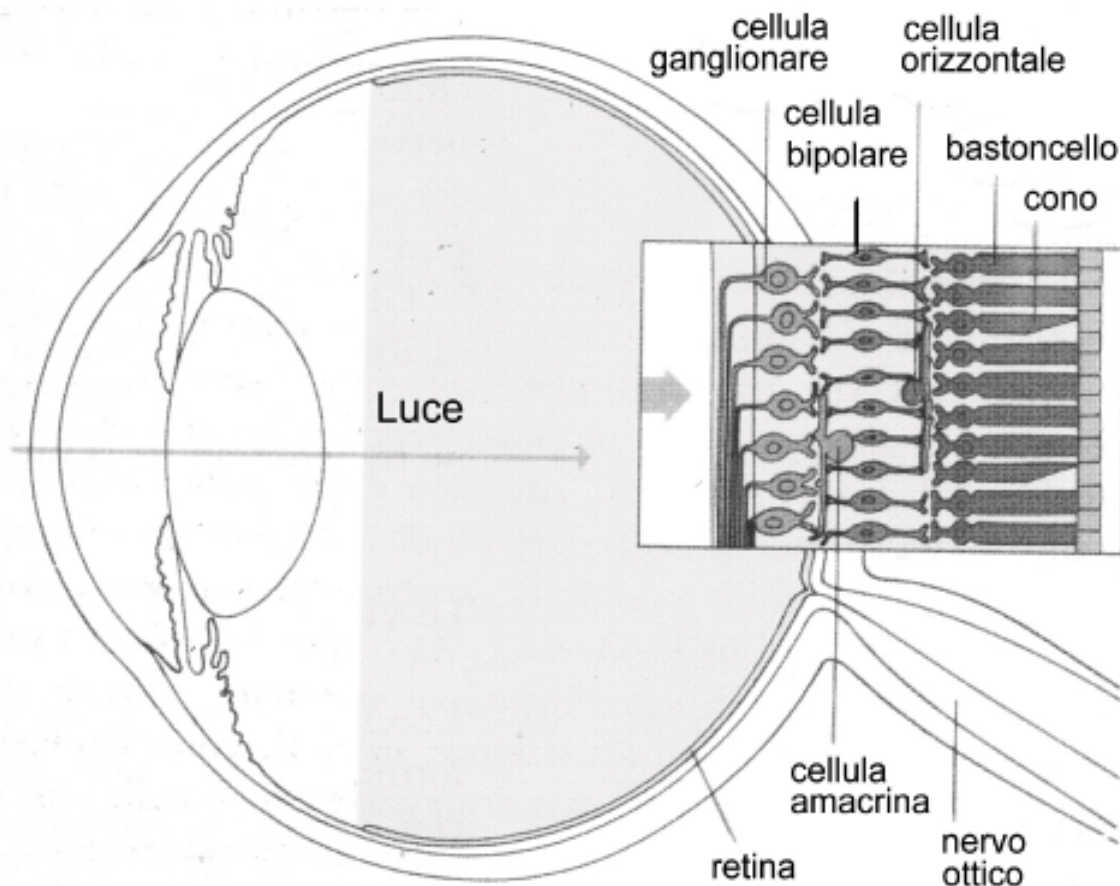


Fig. 1. Immagine schematica dell'occhio, con la visualizzazione dei vari elementi nervosi della retina. Notare come la luce debba attraversare tutti gli strati nervosi della retina prima di raggiungere i fotorecettori.

cento, il funzionamento dell'occhio (e più in generale del sistema visivo) è stato interpretato facendo riferimento a processi di tipo fotografico, e si è considerata la performance visiva tanto più efficace quanto più alta è la capacità dell'occhio di produrre una immagine fedele e precisa del mondo esterno, e di trasferirla poi ai centri cerebrali della visione. Nel cervello questa immagine sarebbe infine "interpretata" dando luogo ai processi percettivi che ci permettono di entrare in un rapporto "visivo" col mondo che ci circonda. Alla luce di questa concezione, la precisione del processo visivo dipenderebbe in primo luogo dalla perfezione dell'apparato ottico dell'occhio, e poi dalla capacità della retina di generare e trasmettere un'immagine neurale fedele e ad elevata risoluzione, attraverso le sue cellule nervose, considerate come i punti sensibili di una pellicola fotografica a grana estremamente sottile.

Fu proprio in rapporto ad una concezione di tipo fotografico infatti che a partire dalla fine dell'Ottocento il grande scienziato spagnolo Santiago Ramón y Cajal (Fig. 2) concepì l'organizzazione funzionale della retina, sulla base di ricerche morfologiche che sono rimaste a lungo riferimenti fondamentali per la fisiologia visiva [Cajal 1888 *a e b* e Cajal 1893]. Cajal pensava che la retina dovesse trasmettere l'informazione visiva attraverso canali nervosi separati, costituiti idealmente da un solo fotorecettore, una sola cellula bipolare ed una sola cellula ganglionare, collegati in serie diretta-

mente l'uno all'altra, senza alcuna diffusione laterale del segnale tra cellule vicine sul piano "orizzontale". Secondo Cajal, infatti, una propagazione laterale del segnale visivo avrebbe necessariamente comportato un degradamento della qualità dell'immagine neurale. "Come è possibile -egli diceva infatti- spiegare la trasmissione e la percezione di una sensazione singola, come un punto luminoso, se esistono così tante associazioni tra le cellule retiniche?" [Cajal, 1894].

Nonostante il fascino e l'apparente semplicità di questo modello interpretativo, emergevano però già nell'Ottocento dati discordanti rispetto ad una concezione fotografica del processo visivo. In primo luogo gli studi di ottica fisiologica mettevano in evidenza la qualità relativamente bassa dell'apparato ottico dell'occhio [Helmholtz, 1867]. Se davvero l'occhio funzionava come un apparecchio fotografico, sarebbe stato di qualità piuttosto scadente dal punto di vista della qualità dell'immagine fisica che esso formava sulla retina, una conclusione questa che poneva notevoli difficoltà concettuali in un secolo dominato dalla fiducia positivista nella scienza in generale, e dalla concezione evuzionistica che andava affermandosi in biologia sull'onda della rivoluzione darwiniana. Dal punto di vista anatomico poi, la retina non appariva organizzata secondo il modulo, propugnato da Cajal, di punti sensibili distinti (i fotorecettori) collegati a vie di trasmissione ben separate (cellule bipolari e ganglio-

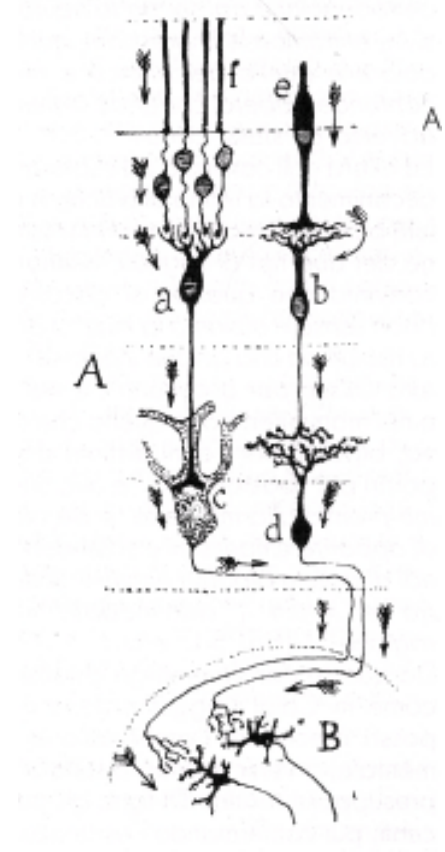


Fig. 2. Cajal e una delle immagini dai suoi studi di morfologia della retina.

nari) senza diffusione laterale del segnale visivo. Oltre ai fotorecettori e alle cellule bipolari e ganglionari, esistono nella retina, come abbiamo già indicato, altre cellule nervose, come le cellule orizzontali ed amacrine: i processi di queste cellule si stratificano in senso “orizzontale” (ad angolo retto cioè rispetto all’asse principale di trasmissione del segnale visivo) e sembrano dunque predisposti per permettere una diffusione laterale del messaggio visivo: una diffusione che, come abbiamo già notato, avrebbe inevitabilmente comportato, secondo Cajal, una degradazione della qualità dell’immagine neurale trasmessa dalle vie nervose della retina verso il cervello. In molti casi inoltre le cellule bipolari ricevono il segnale visivo da numerosi fotorecettori, e, a loro volta, le cellule ganglionari possono ricevere l’input da numerose bipolari, secondo un meccanismo indicato come “convergenza”. Questa disposizione, assieme a quella, in qualche modo reciproca, indicata come “divergenza” (un fotorecettore connesso a molte bipolari, e una bipolare a molte ganglionari), sarebbe stata anch’essa potenzialmente in grado di impoverire la qualità dell’immagine visiva.

Nell’occhio, dunque, un’immagine ottica imperfetta sarebbe stata poi ulteriormente degradata da un apparato neurale caratterizzato da diffusioni laterali del segnale e da meccanismi di convergenza e divergenza, secondo processi che sembravano incompatibili con i principi di funzionamento di un sistema di tipo fotografico di efficienti prestazioni.

Ma c’era di più. Nel corso dell’Ottocento emergevano indicazioni che suggerivano l’esistenza di interazioni

laterali tra i canali percettivi della visione. In particolare appariva chiaro che la percezione suscitata in noi dalla luce proveniente da una certa zona dello spazio visivo dipendeva in modo importante dalla luce proveniente dalle zone circostanti [Chevreul, 1839]. Fu il grande fisico e filosofo austriaco Ernst Mach a dimostrare in modo particolarmente evidente questo aspetto della percezione visiva. Studiando le sensazioni visive indotte da patterns spaziali nei quali la luminosità digradava in modo uniforme dal chiaro allo scuro, Mach mise in evidenza, nell’immagine percettiva indotta da questi stimoli, la presenza di sottili strisce luminose chiare o scure (indicate poi come “bande di Mach”) che non avevano alcun corrispettivo fisico nello stimolo (vedi Fig. 3) [Mach, 1865; su Mach vedi Ratliff, 1965]. Mach interpretò questo fenomeno come conseguenza di processi di interazione laterale di tipo antagonista tra gli elementi nervosi della retina. L’intuizione di Mach sarà, come vedremo, largamente confermata dagli studi di neurofisiologia visiva condotti a partire dalla seconda metà del Novecento.

Le bande di Mach non si producono solo in circostanze artificiali di laboratorio, ma, al contrario, si incontrano facilmente nel nostro mondo visivo quotidiano, ed appaiono, in particolare, al confine tra zone d’ombra e zone illuminate. Di solito però ne riconosce la presenza solo chi si interessa alla fisiologia visiva. Parafrasando Galileo si potrebbe dire che, anche nel caso della bande di Mach, per leggere il libro dell’Universo bisogna conoscerne i caratteri.

Dai tempi più antichi gli artisti si erano resi conto dell’influenza che l’illuminazione di una zona dello

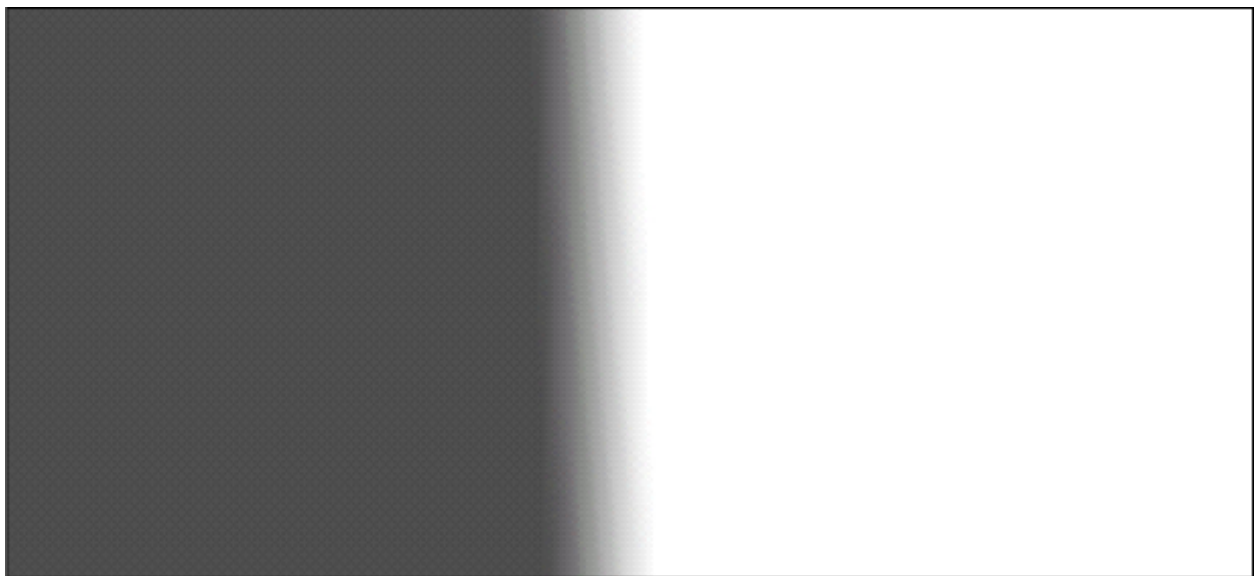


Fig. 3. Le bande di Mach. Nella parte centrale della figura vi è una transizione uniforme di luminosità a partire dalla parte sinistra scura, verso la parte destra più chiara. In una zona a sinistra appare una banda particolarmente scura, mentre a destra è evidente una banda particolarmente chiara. Come si discute nel testo, queste bande non hanno un corrispettivo fisico immediato, ma risultano da processi di interazione laterale antagonista tra i canali percettivi della visione.

spazio visivo esercita sulla percezione visiva di zone contigue. Leonardo aveva sottolineato in modo esplicito i particolari fenomeni percettivi indotti dall'accostamento sulla tela di zone più chiare e zone più scure, e molti pittori avevano fatto ricorso al contrasto, sia luminoso e cromatico, per ottenere certi effetti visivi, ed in particolare per rendere più viva la rappresentazione della luce (si pensi a Caravaggio, Rembrandt, George de La Tour tra gli altri). A partire dall'Ottocento la riflessione sui meccanismi fisiologici della percezione diventa però un aspetto fondamentale della sperimentazione artistica e pittori come Turner, Monet, Pissarro, Seurat e molti altri conoscono gli studi contemporanei di psicofisiologia visiva e ne applicano in modo esplicito i principi nella loro sperimentazione pittorica [Werner, 1998]. Fenomeni analoghi a quelli messi in evidenza da Mach, o altri effetti di contrasto, sono per esempio rappresentati in modo esplicito nei dipinti di Seurat, dove spesso accade che una zona illuminata in modo uniforme venga resa dal pittore più chiara o più scura, a seconda se è situata in prossimità, rispettivamente, di una zona meno illuminata o di una zona più illuminata. In questo caso l'arte interpreta la realtà, ed in qualche modo la forza, utilizzando però gli stessi principi che sono alla base del funzionamento dei nostri sistemi sensoriali.

L'interazione laterale tra i canali percettivi della visione, emersa nell'opera di scienziati ed artisti, avrebbe potuto forse suggerire una spiegazione del possibile significato delle vie di comunicazione laterale che apparivano dagli studi anatomici della retina (per l'estensione "laterale" dei processi delle cellule orizzontali e delle cellule amacrine). Se l'illuminazione di una zona della retina influenza la percezione visiva in una zona vicina, è logico attendersi che le due zone siano collegate da fibre nervose che rendano possibile la comunicazione fisiologica che è alla base di questa influenza. Ma la persistenza del modello fotografico come schema di interpretazione funzionale della retina, portò Cajal a cercare spiegazioni diverse, che escludessero un ruolo specifico delle cellule orizzontali e delle cellule amacrine (le due classi di cellule nervose che, come si è detto, apparivano predisposte a favorire il flusso laterale del segnale visivo). Cajal considerò le cellule orizzontali non come cellule propriamente nervose, ma piuttosto come "depositi di energia nervosa, in grado -come egli diceva- di rinforzare il segnale visivo fornendogli la tensione necessaria per arrivare fino ai centri" [Cajal, 1899-1904]. Suggerì anche che le cellule amacrine giocassero esclusivamente un ruolo di modulatori della trasmissione visiva, e cercò inoltre di interpretare le evidenti convergenze e divergenze tra cellule nervose della retina, senza che queste disposizioni pregiudicassero la sua concezione della trasmissione del segnale lungo vie precise ed

indipendenti. Cajal si rendeva comunque conto dell'inadeguatezza delle sue spiegazioni, soprattutto per quel che riguardava il ruolo delle cellule orizzontali e delle cellule amacrine. In un articolo pubblicato nel 1933, un anno prima della sua morte, egli discute infatti il "paradosso delle cellule orizzontali della retina" e l'"enigma delle cellule amacrine" [Cajal 1933]. E' solo a partire dalla seconda metà del Novecento che appare chiaro come le connessioni tra punti distanti della retina, lungi dal degradare l'immagine neurale del mondo visivo, giochino invece un ruolo fondamentale nell'ambito dei meccanismi visivi della retina. Il riconoscimento di questo ruolo nella retina dei vertebrati è dovuto alle ricerche eseguite nel 1953 da Horace Barlow e da Steve Kuffler [Barlow, 1953; Kuffler 1953]. Alcuni anni prima però, nel 1949, indicazioni relative ai principi fondamentali di funzionamento del sistema visivo erano emerse negli studi compiuti da Haldan Keffer Hartline nell'occhio del *Limulus*, un invertebrato marino simile nella forma esterna ad un granchio [Hartline 1949]. Come accade in molti altri invertebrati (per esempio nella mosca), l'occhio del *Limulus* è composto da una moltitudine di piccoli occhi, indicati come "ocelli" o "ommatidi", che ricevono separatamente la luce e generano risposte elettriche in particolari cellule fotorecetttrici, notevolmente diverse dai coni e dai bastoncelli dei vertebrati. Hartline notò che la frequenza di scarica degli impulsi elettrici generati dalle fibre nervose di un ommatidio in risposta ad uno stimolo luminoso diminuiva quando veniva illuminato contemporaneamente un ommatidio vicino (Fig. 4). L'antagonismo funzionale tra ommatidi contigui messo in evidenza in questi esperimenti corrispondeva abbastanza da vicino al meccanismo di inibizione laterale che, come abbiamo notato, Mach aveva ipotizzato per rendere ragione di alcuni processi percettivi della visione umana. In effetti Hartline e i suoi collaboratori poterono mettere in evidenza fenomeni neurali simili alle "bande di Mach" nella risposta alla luce degli ommatidi del *Limulus* [Ratcliff e Hartline, 1959].

Facendo seguito agli studi di Hartline, nel 1953 Barlow e Kuffler misero in evidenza fenomeni di interazione laterale di tipo inibitorio nella risposta alla luce di cellule della retina di vertebrati (rana e gatto). I due studiosi trovarono che le cellule ganglionari (gli elementi finali della catena nervosa della retina) rispondevano in modo opposto se lo stimolo luminoso veniva portato rispettivamente nel centro o nella periferia della zona retinica alla cui illuminazione la cellula era sensibile (zona indicata nella fisiologia visiva come "campo recettivo"). Nelle cellule in cui l'illuminazione del centro del campo recettivo produceva una risposta eccitatoria (cioè un aumento della frequenza della scarica degli impulsi elettrici), si otteneva un'inibizione

(cioè una diminuzione della frequenza di scarica) con la stimolazione della periferia del campo recettivo (realizzata di solito utilizzando un anello di luce). In un altro tipo di cellule ganglionari il meccanismo era in qualche modo simmetrico: l'illuminazione centrale provocava una riduzione della frequenza di scarica, mentre l'illuminazione periferica aumentava la frequenza degli impulsi. Negli anni successivi fenomeni di antagonismo spaziale nel campo recettivo furono messi in evidenza nelle cellule ganglionari della retina di tutti i vertebrati studiati, e questo portava a ritenere che si trattasse di un meccanismo generale di funzionamento della retina dei vertebrati. Il fatto poi che un analogo antagonismo esistesse anche negli invertebrati, come gli esperimenti nel *Limulus* avevano dimostrato, indicava che questo meccanismo era un principio fondamentale di funzionamento dei sistemi visivi, comparso in epoche molto antiche dell'evoluzione. Il *Limulus* è in effetti un animale dalle antiche origini, erede dei trilobiti, un tipo di artropodi che abbondava sulla crosta terrestre in epoche molto remote e di cui si trovano numerosi resti fossili.

Le cellule ganglionari sono, come abbiamo detto, gli elementi di uscita della retina. Con la scoperta dell'antagonismo spaziale nel loro campo recettivo sorgeva la domanda se questo antagonismo fosse il risultato di interazioni nervose che operavano a livello di queste cellule, o se non riflettesse invece processi che avevano luogo in stadi più iniziali della catena nervosa retinica. Gli studi eseguiti tra il 1969 e il 1970 da John Dowling e Frank Werblin [Werblin e Dowling 1969] e da Akimichi Kaneko [Kaneko, 1970] misero in evidenza la presenza di un antagonismo spaziale anche nelle cellule bipolari, i neuroni di secondo ordine della catena nervosa della retina. Esperimenti successivi dimostrarono la presenza di antagonismo spaziale nelle cellule bipolari della retina di molti altri animali e questo tendeva a sottolineare l'importanza fondamentale del processo che ne era alla base.

Fu comunque una sorpresa quando, nel 1971, un gruppo di ricerca che faceva capo a Michelangelo Fuortes, uno scienziato italiano che lavorava negli Stati Uniti, mise in evidenza nella tartaruga un antagonismo

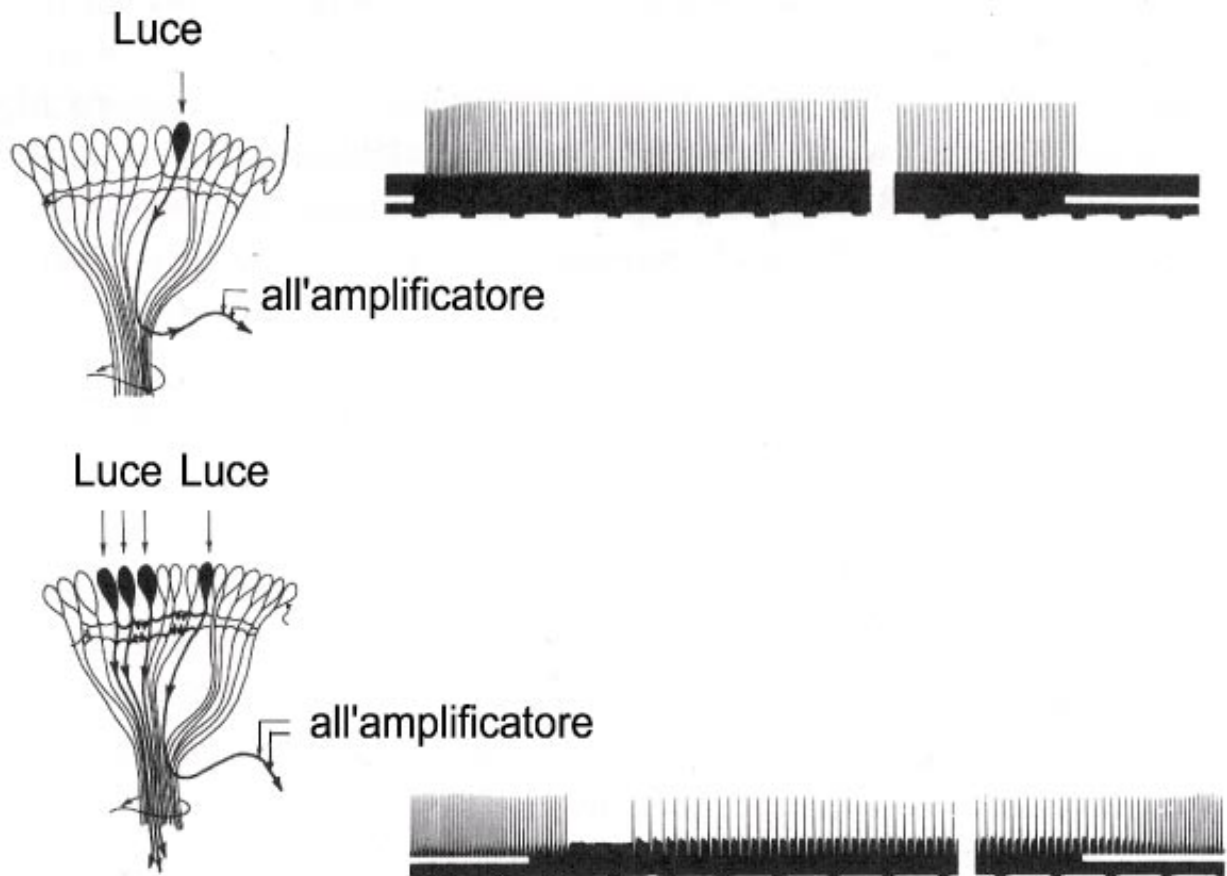


Fig. 4 L'occhio del *Limulus* (visto dalla superficie corneale, al centro della figura) e l'inibizione laterale tra gli "ommatidi". Nella parte superiore della figura è illuminato il solo ommatidio di cui si registra la risposta, sotto forma di impulsi elettrici derivati da una fibra del nervo ottico (la luce è applicata nella fase in cui la linea chiara sottostante le tracce elettriche si interrompe). Si noti l'elevata frequenza di scarica degli impulsi elettrici durante l'illuminazione. Nella parte inferiore vengono stimolati alcuni ommatidi vicini, nel corso della illuminazione dell'ommatidio centrale. Si noti la netta diminuzione della frequenza degli impulsi elettrici.

spaziale anche nella risposta alla luce dei coni, uno dei due tipi di fotorecettori retinici [Baylor, Fuortes e O'Bryan, 1971]. La zona centrale del campo recettivo di un cono era circondata da un'area retinica molto estesa la cui illuminazione provocava una risposta di segno opposto rispetto a quella indotta dalla stimolazione centrale. Due anni dopo, Fuortes e collaboratori dimostrarono che in alcune classi di coni, come ad esempio quelli contenenti il pigmento sensibile alla luce verde, l'antagonismo spaziale poteva avere anche una connotazione cromatica. Utilizzando stimoli luminosi abbastanza grandi poteva infatti accadere che la risposta cambiasse di segno quando si stimolava la retina con luci rosse invece che con luci verdi [Fuortes, Schwartz e Simon 1973]. Questo avveniva perché la zona centrale del campo recettivo, sensibile alla luce verde, era circondata da una zona periferica, sensibile alla luce rossa, la cui stimolazione esercitava un'azione antagonista rispetto a quella indotta dalla stimolazione centrale. Studi successivi, da noi condotti, in collaborazione con i colleghi francesi Hersch Gerschenfeld e Jacques Neyton, hanno poi messo in evidenza nei coni contenenti il pigmento verde l'esistenza di una terza zona più esterna ancora, la cui stimolazione esercita un'azione opposta a quella indotta dalla periferia "immediata" [Piccolino, Neyton e Gerschenfeld, 1980; Neyton, Piccolino e Gerschenfeld, 1981]. Queste complesse proprietà di risposta dei coni erano dovute, come aveva dimostrato Fuortes, e come i nostri studi confermavano, ad una azione di ritorno (o a "feed-back") esercitata dalle cellule orizzontali sui coni. A causa della loro stratificazione tangenziale nella retina, e in rapporto anche alle strette interconnessioni che stabiliscono l'una con l'altra, le cellule orizzontali raccolgono l'eccitazione visiva da un'area retinica molto vasta e generano segnali elettrici che, attraverso il circuito a feed-back, vanno ad inibire i coni situati al centro del loro campo recettivo. (1)

Non è possibile, per ragioni di brevità, addentrarci nell'analisi della complessità dei meccanismi di risposta dei fotorecettori e degli altri neuroni retinici emersi in questi ed altri studi eseguiti negli ultimi decenni. Questi studi, insieme a quelli che venivano eseguiti sui neuroni delle stazioni più centrali del sistema visivo, ed in particolare della corteccia cerebrale, ad opera inizialmente di David Hubel e Torsten Wiesel [Hubel e Wiesel, 1959], e poi di molti altri, hanno imposto una revisione di tipo "copernicano" della concezione sulla base della quale era stata concepita la funzione visiva. L' "immagine", considerata a lungo, come abbiamo detto, metafora fondamentale di un processo visivo di tipo fotografico, che aborriva l'idea di diffusioni laterali del segnale ottico o neurale, era costretta a cedere il passo ad una concezione nuova, in cui le interazioni laterali tra cellule nervose diventavano meccanismi

fondamentali della funzione percettiva. La "nuova verità", basata come vedremo su un paradigma nuovo, quello della "informazione biologicamente rilevante", rendeva ragione anche di quella che sembrava una qualità relativamente scadente degli apparati ottici dell'occhio [vedi Piccolino e Navangione 1998].

In effetti, se consideriamo da un punto di vista generale il problema del significato del sistema visivo, possiamo renderci conto in modo abbastanza agevole della inadeguatezza sostanziale di concezioni di tipo fotografico della visione. Supponiamo che la retina formi un'immagine neurale perfetta del mondo (cosa del resto impossibile come vedremo tra poco), e la trasmetta senza distorsioni fino alla corteccia visiva, allora la domanda che ci si potrebbe legittimamente porre è dove sia poi situato nel cervello l'occhio che permette di "vedere" questa immagine neurale. Perché, con la formazione di un'immagine nella corteccia visiva, avremmo solo spostato dall'occhio al cervello il problema del "vedere", ma tutto (o quasi) rimarrebbe poi ancora da fare. In effetti "vedere" significa anche "capire", come è indicato, tra l'altro, dalla parziale sovrapposizione, che esiste in varie lingue, tra il campo semantico della "visione" e quello della "comprensione" (si pensi a espressioni come "avere una visione chiara del problema" in italiano, *je vois bien* in francese, *I see...* in inglese, *ya lo veo* in spagnolo e ad analoghe espressioni che esistono anche in lingue molto lontane come, per esempio, il giapponese).

Se il processo della visione si esaurisse nella trasmissione di un'immagine più o meno fedele del mondo che ci circonda, allora dovremmo dire che un sistema televisivo è capace di "vedere" il mondo verso cui è puntata la telecamera. Ma che, a dispetto del termine con cui la indichiamo, la televisione in effetti non sia in grado di "vedere" (nel senso che attribuiamo normalmente a questo termine) apparirebbe ben evidente se chiedessimo all'apparecchio televisivo di "dirci" cosa "vede". Anche ammesso che l'apparecchio potesse parlare, esso non sarebbe in grado di dirci che quell'insieme di punti di color rosa circondati da contorni abbastanza netti che appare sul suo schermo è il viso di una persona e magari indicarcene il nome; o che quelle superfici verdi-azzurre che appaiono sullo sfondo sono montagne lontane. E soprattutto non potrebbe dirci, la televisione, cosa sia conveniente per noi fare in rapporto agli oggetti e alle persone che appaiono nel nostro campo visivo. Immaginate una gazzella che nel corso dell'evoluzione abbia sviluppato un sistema televisivo molto sofisticato che le permetta di trasmettere alla corteccia cerebrale un'immagine perfetta del leone che compare nel suo campo visivo; una gazzella che però, come la nostra televisione, non sia capace di interpretare il significato dell'immagine. Di queste gazzelle "hitech", semmai fossero esistite in tempi

lontani, non rimarrebbe traccia, perché da lungo tempo sarebbero state divorate da leoni equipaggiati con sistemi visivi apparentemente meno perfetti, ma dalle prestazioni certamente più utili ai fini della sopravvivenza.

Se consideriamo il problema delle immagini “perfette” ci rendiamo poi conto di altre difficoltà insormontabili, che hanno fatto sì che nel suo lungo cammino l'evoluzione sviluppasse meccanismi visivi (e più in generale meccanismi sensoriali) basati su un tipo di “disegno” completamente diverso da quello fondato sull'immagine. L'immagine di un oggetto può dirsi perfetta solo se essa contiene tutta l'informazione presente nell'oggetto originale. In un bel saggio pubblicato alcuni anni fa il fisico e scrittore inglese Arthur C. Clarke calcolava che, per trasmettere tutta l'informazione presente nella disposizione spaziale degli atomi di un corpo umano attraverso un sistema televisivo, sarebbero necessari venti trilioni di anni, e che prima che la trasmissione si compisse, le stelle del cielo si sarebbero probabilmente estinte [Clarke, 1962]. In effetti un'immagine “perfetta” che conservi tutta l'informazione presente nel mondo visivo, non potrebbe essere altro che una replica in scala naturale del mondo che ci circonda. Come la mappa in scala uno-a-uno del racconto *Sylvie e Bruno* di Lewis Carroll, e quella analoga dei cartografi dell'Impero nella “finzione” di Borges *Del rigore della scienza*, una replica di questo tipo sarebbe inutilmente ingombrante e non servirebbe a nulla dal punto di vista della conoscenza, perché non potrebbe servirci per orientarci nel mondo attorno a noi [Lewis Carroll, 1889; Borges, 1960].

L'esempio di Clarke ci fa capire che non vi sarebbe nessuna possibilità realistica per una gazzella di trasmettere al suo cervello in tempi utili per la sua sopravvivenza l'immagine perfetta del leone che le sta dinanzi. E ci dice anche, cosa questa molto importante, che quand'anche la cosa avvenisse, non potrebbe poi in alcun modo accadere che il cervello della gazzella interpretasse efficacemente l'immagine ricevuta. Questo perché il cervello non avrebbe neppure lontanamente la capacità di calcolo necessaria ad elaborare in tempi rapidi una quantità di informazione così prodigiosamente grande. Si tenga presente, a questo riguardo, che le cellule nervose hanno una capacità di trasmissione dell'informazione molto minore dei cavi utilizzati nella moderna tecnologia delle comunicazioni (a causa soprattutto della limitata frequenza degli impulsi elettrici che esse possono scaricare).

Sorge allora la domanda di come accada che gli esseri umani, e gli animali, possano interpretare in tempi straordinariamente brevi le immagini che compaiono nel loro mondo visivo. Un bambino di pochi mesi riconosce il volto della mamma in una frazione di secondo, un cane, un uccello impiegano pochi istanti

per riconoscere l'oggetto o l'animale che sta loro davanti (e questo accade anche per le gazzelle “reali”, quelle, per intenderci, che sono riuscite a sfuggire ai leoni).

Queste considerazioni ci portano al concetto di “informazione biologicamente rilevante” a cui avevamo già accennato, e ci riconducono al problema iniziale, quello dell'organizzazione funzionale del sistema visivo. Se l'informazione “fisica” presente in un qualsiasi oggetto del nostro mondo visivo è prodigiosamente grande, come l'esempio di Clarke ci indica, è allora di fondamentale importanza selezionarla (“filtrarla” come si dice), privilegiando quella ricca di valore adattativo per l'individuo e la specie, ed al tempo stesso eliminando (o trasmettendo con minore “priorità”) quella di minor significato biologico.

Basta una riflessione critica sul nostro senso visivo per avere un'indicazione generale di cosa possa significare informazione “biologicamente rilevante”. Liberiamoci per un attimo delle strutture culturali che pure condizionano in modo importante la nostra capacità visiva, e torniamo a rivivere per un istante le necessità adattative che hanno condizionato in modo fondamentale l'evoluzione dell'hardware del nostro sistema visivo in tempi lontani. Immaginiamoci dunque animali della foresta, o cacciatori primitivi, la cui sopravvivenza dipenda in modo essenziale dalla possibilità di individuare nel nostro campo visivo possibili prede (senza essere da esse prima riconosciuti), e al tempo stesso di evitare di essere individuati da pericolosi predatori. Ci sforzeremo allora di mantenere l'immobilità più assoluta, perché sappiamo per istinto che, se ci muovessimo, attireremmo su di noi l'attenzione e saremmo rapidamente individuati (da predatori o da prede con conseguenze negative in entrambi i casi). Al tempo stesso cercheremo di cogliere nel nostro mondo visivo figure in movimento, o variazioni temporali rapide della luminosità o del colore, perché questi elementi sono fondamentali per rilevare la presenza di target visivi importanti (prede o predatori, soprattutto, in questo esempio).

Dunque il movimento o le variazioni temporali dello stimolo luminoso rappresentano un primo aspetto biologicamente rilevante dell'informazione visiva, e potremmo attenderci che la rilevazione e la trasmissione di questi aspetti siano privilegiati dal nostro sistema visivo. E così accade in effetti. La capacità di rilevare preferenzialmente le variazioni temporali dello stimolo e il movimento sono soprattutto espressione di processi di interazione laterale tra i neuroni visivi, che fanno sì, per esempio, che un neurone sia eccitato preferenzialmente quando lo stimolo luminoso colpisce il suo campo recettivo con un breve ritardo rispetto all'eccitazione di un neurone contiguo (secondo una opportuna sequenza spazio-temporale). Esiste nel

nostro sistema visivo una via nervosa che è deputata proprio alla trasmissione della informazione concernente il movimento di oggetti nel nostro campo visivo, una via che si serve, nella retina e nei percorsi più centrali del sistema nervoso, di cellule e fibre particolarmente grandi e a grande velocità di trasmissione del segnale neuro-elettrico.

Anche se non ci sentiamo più (di solito) animali della foresta, sappiamo però istintivamente che il movimento rende gli oggetti più visibili. E' questa la ragione per cui agitiamo le braccia quando vogliamo attirare lo sguardo su di noi. "Le cose in movimento più presto catturano l'occhio, di ciò che non si agita", dice infatti Ulisse ad Achille nel *Troilo e Cressida* di Shakespeare per indurlo ad uscire dall'inazione e guadagnarsi la fama e la venerazione dei Greci.

Quello che forse non sappiamo è che il movimento attira lo sguardo non tanto per ragioni diciamo "psico-

logico-comportamentali", svincolate dai meccanismi di funzionamento dell'hardware visivo. Ci sono neuroni visivi che rispondono solo ad immagini in movimento e non rispondono (o rispondono poco) ad immagini immobili. Con opportuni esperimenti si può dimostrare in effetti che noi siamo completamente "ciechi" rispetto a immagini che siano assolutamente immobili sulla nostra retina. Nella nostra vita quotidiana è difficile rendersi conto di questa caratteristica del nostro sistema visivo, per l'esistenza di piccoli movimenti involontari degli occhi che non riusciamo a sopprimere, e che rendono di fatto irrealizzabile la completa immobilità dell'immagine retinica. E' possibile però mettere in evidenza l'"invisibilità" delle immagini stazionarie tenendo lo sguardo fisso per un tempo abbastanza lungo su di un pattern luminoso costituito da bordi molto sfumati come nella Fig. 5. L'impossibilità di rilevare immagini stazionarie sulla

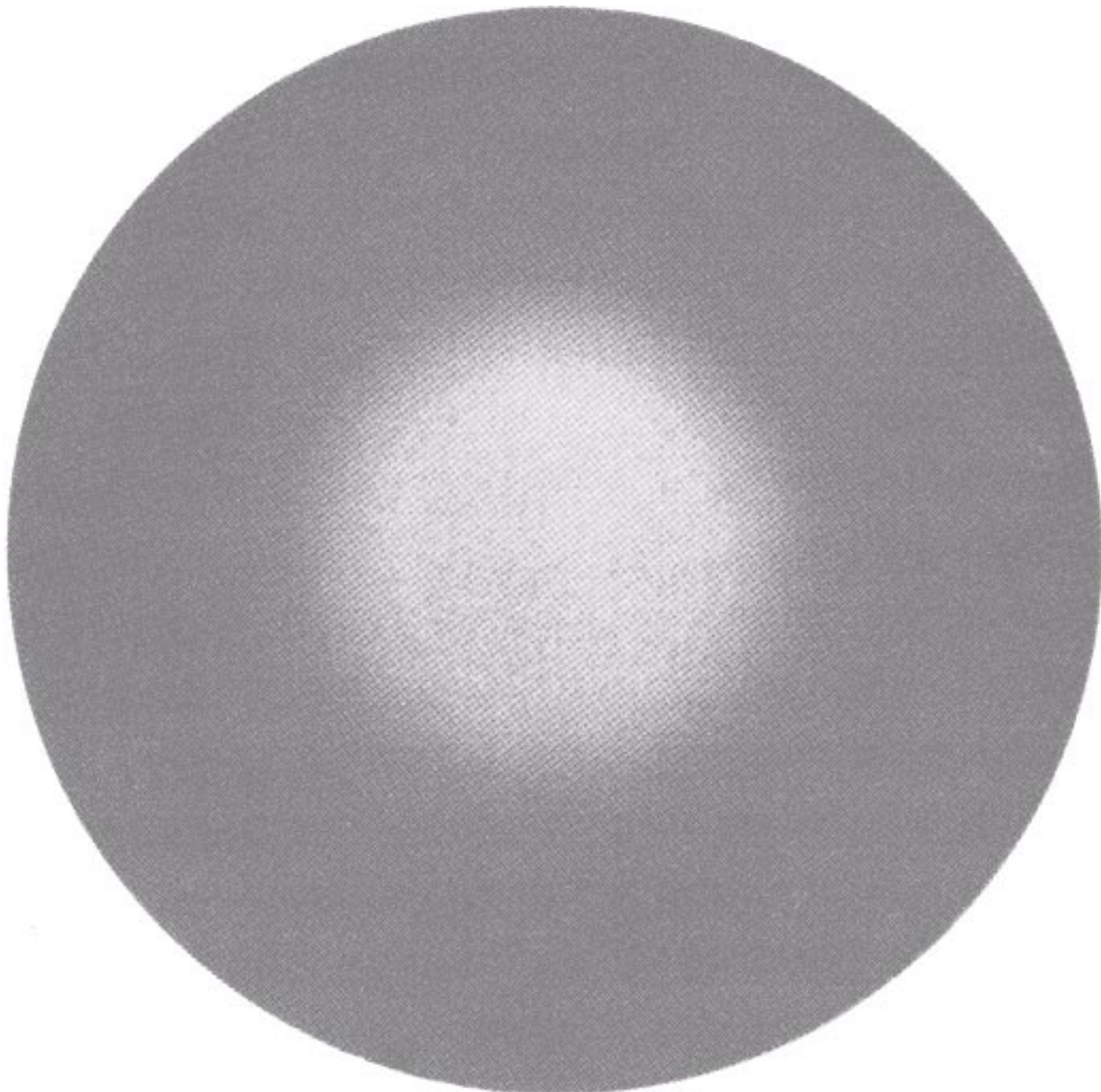


Fig. 5 Scomparsa della percezione di una immagine stazionaria. Se si fissa il centro della figura, preferibilmente utilizzando un solo occhio, cercando di tenere lo sguardo il più possibile immobile, dopo circa trenta secondi non si vede più la parte centrale chiara dell'immagine, che riappare poi appena si torni a muovere l'occhio.

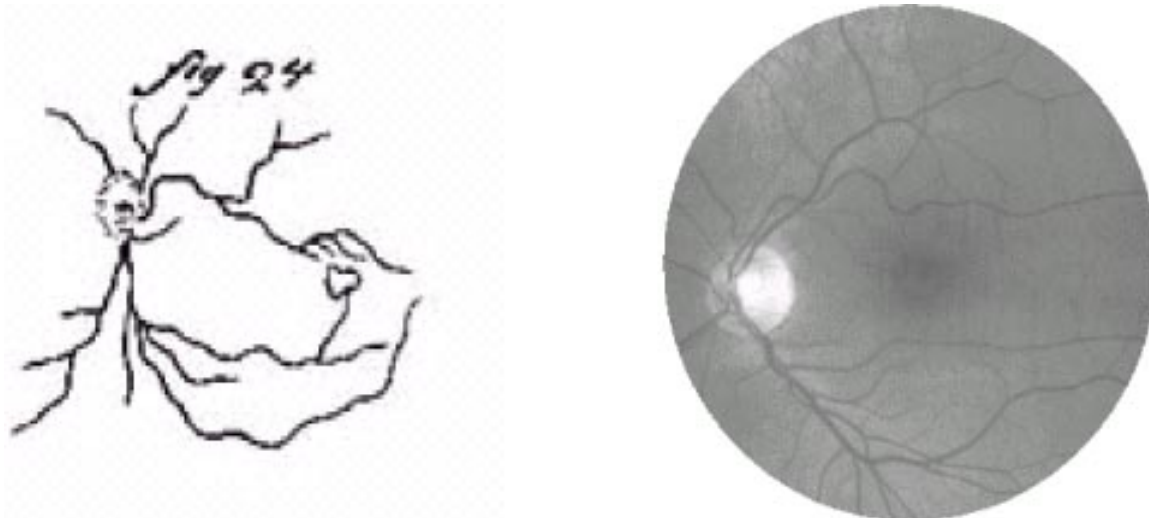


Fig. 6 Il fenomeno dell' "albero di Purkinje" e i vasi sanguigni della retina. Se con una piccola torcia elettrica a fascio luminoso sottile si illumina lateralmente il bulbo oculare (evitando di proiettare la luce direttamente sulla pupilla), e si fa oscillare rapidamente il fascio luminoso, si vede dopo pochi secondi apparire il disegno dei vasi sanguigni della retina. Il fenomeno riesce meglio se l'esperimento viene condotto nella penombra, e si fissa una superficie uniforme volgendo lo sguardo nella direzione opposta rispetto a quella da cui proviene il fascio luminoso. La parte sinistra della figura rappresenta questo fenomeno in un disegno originale di Purkinje, mentre la parte destra mostra il fondo dell'occhio come appare all'oculista quando usa l'oftalmoscopio.

retina è la ragione per cui noi non vediamo le arterie e le vene della circolazione retinica nonostante che l'ombra di questi vasi sia proiettata sulla retina, e rappresenti quindi uno stimolo potenziale per i fotorecettori. Come ha dimostrato per la prima volta nell'Ottocento lo scienziato cecoslovacco Jan Evangelista Purkyne (o Purkinje), i vasi retinici possono essere visualizzati muovendo rapidamente una fonte luminosa in vicinanza del globo oculare: si produce allora un piccolo movimento delle ombre dei vasi e appare al nostro

sguardo l'"albero di Purkinje" che corrisponde all'immagine di queste ombre [Purkinje, 1819] (vedi Fig. 6). Un altro aspetto dell'informazione visiva di grande significato biologico è la variazione spaziale della luminosità. Un muro bianco o di colore uniforme contiene poca informazione, come pure è povero di informazione un cielo uniformemente azzurro o lo sfondo monotono di un deserto giallo. Sono ricche di informazioni invece le variazioni spaziali di luminosità abbastanza improvvise, come i bordi, le linee chiare o scure, i contorni che definiscono di solito la presenza nel nostro campo visivo di persone, animali e oggetti potenzialmente importanti per la nostra sopravvivenza. Sperimentalmente si può dimostrare che, quando guardiamo un volto o un oggetto, il nostro sguardo scandaglia frequentemente le zone ricche di contorni e contrasti (nel caso del volto, per esempio, gli occhi, il naso, la bocca) mentre si sofferma poco sulle superfici uniformi (guance, capelli). Alcuni pattern visivi, come in particolare quello responsabile dell'effetto Cornsweet, pongono in particolare evidenza l'importanza dei bordi nell'apparenza visiva. Di due superfici che hanno la stessa luminosità "fisica", l'una appare chiara e l'altra scura per le particolari caratteristiche del bordo che le separa (vedi Fig. 7). Questo effetto, che gli studiosi di psicofisica hanno messo in luce nel Novecento, era peraltro noto agli artisti da lungo tempo, come è dimostrato dalle decorazioni di alcuni vasi cinesi delle dinastie Tang e Song, da pitture rupestri europee e da alcuni disegni di Albrecht Dürer [si veda Ratliff, 1972]. L'importanza visiva dei bordi e delle linee è la ragione per cui bastano pochi tratti ad un



Fig. 7 L'effetto Cornsweet. Osservando la figura sembra che la parte centrale sia più chiara della parte periferica. Se però si ritaglia un anello di carta di dimensioni tali da poter mascherare il bordo di separazione tra le due zone, allora si vede che queste hanno la stessa luminosità.

bravo disegnatore per farci apparire su un foglio di carta il volto di una persona, o la figura di un oggetto. La capacità del nostro sistema visivo di “vedere” in modo privilegiato i bordi e i contorni (aspetti del cosiddetto “contrasto spaziale”) può essere valutata con moderne tecniche di analisi funzionale, secondo procedure messe a punto da Fergus Campbell a Cambridge e da Lamberto Maffei a Pisa, che in qualche modo applicano al sistema visivo le metodiche dell’analisi sinusoidale utilizzate da lungo tempo per lo studio della funzione uditiva [vedi Campbell e Maffei, 1973]. Vengono generati su uno schermo pattern visivi bidimensionali nei quali la luminosità varia in modo sinusoidale lungo un asse dello schermo. Di questi “reticoli sinusoidali” è possibile variare la luminosità media, il contrasto (che dipende dalla differenza tra la luminosità delle bande chiare e quella delle bande scure), e la larghezza delle bande. Utilizzando questi patterns si può dimostrare che noi vediamo in modo preferenziale bande di media larghezza (se guardiamo

lo schermo da una distanza di circa 60 centimetri le bande meglio visibili sono quelle che hanno una larghezza, riferita all’insieme della banda chiara e di quella scura, di circa un terzo di centimetro); distinguiamo invece poco le bande molto fitte (con larghezza, per esempio, di un trentesimo di centimetro o meno guardate dalla stessa distanza) e bande molto larghe (più di un centimetro). La poca visibilità di bande fitte è un fenomeno atteso e intuitivamente comprensibile. Sorprende invece che noi non riusciamo a distinguere bene le bande troppo larghe, perché questo comporta l’inattesa previsione che un reticolo con bande larghe a contrasto basso, appena visibile se guardato da distanze medio-lunghe, possa diventare del tutto invisibile se guardato da vicino. Questo accade perché, avvicinandosi allo schermo, la larghezza delle bande nell’immagine retinica aumenta, e le bande entrano allora nella “fascia” di minore visibilità (vedi Fig. 8). L’uso delle sinusoidi spaziali permette, come avremo modo di discutere, uno studio accurato della perfor-



Fig. 8 Reticolo a bande sinusoidali larghe che diventa meno visibile quando ci si avvicina all’immagine. L’immagine è costituita da bande verticali di dimensioni relativamente grandi e a bassissimo contrasto. Per un individuo senza difetti visivi, le bande sono visibili in modo ottimale osservando la figura dalla distanza di circa 2-3 metri. Se ci si avvicina molto (15-20 cm) allora può accadere che le bande diventino del tutto invisibili e l’immagine appaia allora come uno sfondo grigio-chiaro omogeneo.

mance visiva di notevole importanza sia per i suoi aspetti generali che per i suoi riflessi pratici. Analizzando gli aspetti spaziali della visione potremo renderci conto inoltre, e in modo sorprendente, di come l’apparente imperfezione del sistema ottico dell’occhio nasconda una straordinaria perfezione del disegno globale del sistema visivo. Ma di questo parleremo nella seconda parte del nostro scritto.

Marco Piccolino e Andrea Moriondo

Gli autori ringraziano Adriana Fiorentini per l’aiuto ricevuto durante la preparazione di questo articolo

Nota

(1) Gli studi sul feed-back cellule orizzontali-coni sono stati condotti nella retina di vertebrati a sangue freddo (tartarughe, pesci, salamandre) che si prestano particolarmente bene a questo tipo di indagine per le grandi dimensioni dei neuroni retinici. Per lungo tempo molti hanno ritenuto che il feed-back non operasse nella retina dei mammiferi. Studi recentissimi condotti da Julie Schnaps e dai suoi collaboratori e presentati nel mese di maggio 2002 al congresso dell’Association for Research in Vision and Ophthalmology (Verweij et al. 2002) hanno dimostrato che il feedback opera invece anche nella retina della scimmia, e questo porta a ritenere che si tratti di un meccanismo operativo presente in tutti i vertebrati e molto verosimilmente anche nell’uomo.

Bibliografia

- H.B. Barlow (1953) *Summation and inhibition in the frog's retina* J. PHYSIOL. (Lond.) 119:69-88
- D. A. Baylor, M. G. F. Fuortes, P. M. O'Bryan (1971) *Receptive fields of cones in the retina of the turtle* J. PHYSIOL. (Lond.) 214:265-294
- J. L. Borges (1960) *El hacedor* Emecé. Buenos Aires (trad. italiana L'artefice Rizzoli Milano 1963)
- F. W. Campbell, L. Maffei, M. Piccolino (1973) *The contrast sensitivity of the cat* J. PHYSIOL. (Lond.) 229:719-731
- L. Carroll (1889) *Sylvie and Bruno* Macmillan & Co, London
- A. C. Clarke *Le nuove Frontiere del Possibile* Rizzoli, Milano 1965
- M. E. Chevreul (1839) *De la loi du contraste simultanées couleurs, et de l'assortiment des objets colores ...* Pitois-Levrault, Paris
- M. G. F. Fuortes, E. A. Schwartz, E. J. Simon (1973) *Colour-dependence of cone responses in the turtle retina* J. PHYSIOL. (Lond.) 234:199-216
- H. K. Hartline (1949) *Inhibition of activity of visual receptors by illuminating nearby retinal elements in the Limulus Eye* Fed. Proc. 8: 69
- H. L. F. Helmholtz (1867) *Handbuch der physiologischen Optik* L. Voss, Leipzig
- D. H. Hubel, T. N. Wiesel *Receptive field of single neurons in the cat's striate cortex* J. PHYSIOL. (Lond.) 148: 574-591
- A. Kaneko (1970) *Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar and amacrine cells in goldfish retina* J. PHYSIOL. (Lond.) 207:623-633
- S. W. Kuffler (1953) *Discharge patterns and functional organization of mammalian retina* J. NEUROPHYSIOL. 16:37-68
- E. Mach (1865) *Über die Wirkung der räumlichen Vertheilung des Lichtreizes auf die Netzhaut. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien* 52/2:303-322
- J. M. Neyton, M. Piccolino, H. Gerschenfeld (1981) *Involvement of small-field horizontal cells in feedback effects on green cones of turtle retina* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78:4616-4619
- M. Piccolino (1998) *Un système sensoriel a haute performance: la rétine des vertébrés* In: *PHYSIOLOGIE DU NEURONE* (a cura di Paupardin-Tritsch D, Feltz A, Chenois-Marchais D), pp 603-652. Doin, Paris
- M. Piccolino, J. Neyton, H. M. Gerschenfeld (1980) *Synaptic mechanisms involved in responses of chromaticity horizontal cells of turtle retina* NATURE 284:58-60.
- J. E. Purkyne (1819) *Beitrag zur Kenntniss des Sehens in subjectiver Hinsicht* Vetterl, Prague
- S. Ramón y Cajal (1888 a) *Morphología y conexiones de los elementos de la retina de las aves* REV. TRIM. HISTOL. NORMAL. PATOL. 1:11-16
- S. Ramón y Cajal (1888 b) *Estructura de la retina de las aves* Rev. Trim. Histol. Normal. Patol. n. 2
- S. Ramón y Cajal (1893) *La rétine des Vertébrés* LA CELLULE 9, 119-257
- S. Ramón y Cajal (1894) *Die Retina der Wirbelthiere* (Trad. tedesca della *La rétine des Vertébrés* con note ed introduzione, a cura di Richard Greeff)
- S. Ramón y Cajal (1899-1904) *Textura del sistema nervioso del Hombre y de los vertebrados* Moya Madrid.
- S. Ramón y Cajal (1933) *Les problèmes histophysiologiques de la rétine*. XIV Conc. Ophthal. Hispan. 11:11-19
- F. Ratliff (1965). *Mach Bands: Quantitative studies on neural network in the retina* Holden-Day, San Francisco
- F. Ratliff (1972) *Contour and contrast* SCIENTIFIC AMERICAN 226:91-101
- F. Ratliff, H. K. Hartline (1959) *The response of Limulus optic nerve fibres to patterns of illumination on the receptor mosaic* J. GEN. PHYSIOL. 42:1241-1255
- F. Werblin, J. E. Dowling (1969) *Organization of the retina of the mudpuppy, Necturus maculosus II Intracellular recording* J. NEUROPHYSIOL. 32:339-355
- J. Verweij, E. P. Hornstein, J. L. Schnapf *Feedback from Horizontal Cells to Cones in the Primate Retina* Proceedings of the 2002 A.R.V.O. Meeting, P. 2921 si veda il sito <http://www.arvo.org>
- J. S. Werner (1998) *Aging through the eye of Monet* in *Color vision. perspectives from different disciplines* (a cura di G. K. Werner, R. K. Backhaus, J. S. Werner) de Gruyter, Berlin