

NEUROSCIENZE

CAPITOLO 2

LA PERCEZIONE ED IL MOVIMENTO

- LA SENSIBILITA' SOMATICA

Diversi sensi somatici. La sensibilità somatica si avvale di **recettori** distribuiti in tutto il corpo, a differenza dei sistemi di senso (detti specifici) che invece hanno recettori raggruppati in organi particolari (gli organi di senso). La sensibilità somatica è aspecifica anche perché comprende diverse modalità di senso, che sono disposte su due fronti (l'esterno e l'interno dell'organismo).

Si distinguono **sensazioni tattili**, provocate dalla stimolazione meccanica della superficie corporea; **sensazioni termiche**, che includono due sensi separati per il caldo e per il freddo; **sensazioni dolorose**, provocate da stimoli nocivi; e **sensazioni propriocettive**, conseguenti allo spostamento meccanico di muscoli ed articolazioni.

Le prime due modalità dipendono dall'area di contatto tra l'organismo e l'esterno (attraverso il contatto della cute), e prende il nome di **sensibilità cutanea**.

Lo studio dei **punti sensitivi** permette di differenziare le diverse modalità della sensazione cutanea, in passato considerate come un unico senso del tatto. Ci sono molti di questi punti sui polpastrelli e sulle labbra, mentre sono pochi nelle braccia, gambe e schiena.

Si possono provare sensazioni dolorose o termiche da aree cutanee puntiformi diverse tra loro per ognuna delle modalità (tattile, dolorosa, etc.)

Secondo Muller una determinata sensazione dipende dal canale nervoso che la trasporta.

I recettori cutanei rispondono a stimoli pressori e le loro caratteristiche dipendono principalmente dalla membrana eccitabile, e solo in parte da strutture diverse, che sono quelle che li fanno distinguere tra loro.

La trasduzione. Il processo di traduzione è quello che trasforma l'energia dello stimolo in segnali nervosi. L'aspetto comune alle varie modalità della sensibilità somatica è l'apertura di canali (Na e K). L'ingresso di Na prevale sulla fuoriuscita di K perché il primo ione è spinto dal gradiente di concentrazione ed attratto dal gradiente elettrico, che invece trattiene il secondo; ne consegue la depolarizzazione della membrana.

La depolarizzazione rappresenta il **potenziale di recettore** (o **potenziale generatore**) ed è un fenomeno sotto soglia, che di per sé si smorza senza propagarsi lungo l'assone. Però ogni volta che si produce una depolarizzazione sopra soglia, nasce un potenziale d'azione nella branca periferica del neurone dei gangli dorsali.

La conduzione. La dimensione dell'assone incide sulla velocità di conduzione degli impulsi nervosi (le fibre di maggior diametro sono quelle che conducono più rapidamente).

Meccanorecezione. È possibile inserire elettrodi sotto la cute dei soggetti e registrare l'attività elettrica di fibre isolate: in questo modo si osserva che per alcune fibre la misura della soglia (cioè l'intensità dello stimolo che fa sì che esso sia rilevabile dal soggetto nel 50% dei casi) coincide con l'intensità dello stimolo che determina la scarica in una singola fibra sensitiva. Queste fibre particolarmente sensibili potrebbero essere quelle che innervano i punti sensitivi cutanei.

Sono state identificate in due classi principali di fibre, definite a **lento** e a **rapido adattamento** in base al fatto che abbiano attività di scarica durante tutta la durata di uno stimolo o solo al suo inizio.

Il tipo principale di fibre a lento adattamento della cute corrisponde al recettore noto come **cellula di Merkel**, che è una cellula localizzata nella parte profonda della pelle glabra (senza peli).

Nel sottocute si trovano recettori a lento adattamento corrispondenti agli **organi di Ruffini**.

I recettori a rapido adattamento corrispondono nella cute senza peli ai corpuscoli di Meissner, che rispondono con diversi impulsi ad uno stimolo stazionario. Nella cute provvista di peli, invece, i recettori sono costituiti dalla ramificazioni che si avvolgono attorno al fusto del pelo.

Un secondo tipo di recettore, che mostra adattamento veramente rapido, ha una distribuzione diffusa sotto la cute, e corrisponde ai **corpuscoli di Pacini**. In questo caso la fibra è circondata da un rivestimento di membrane cellulari. La rimozione di questo involucro trasforma il corpuscolo di Pacini in un recettore a lento adattamento.

I corpuscoli di Meissner e le cellule di Merkel, che hanno campi recettivi piccoli, sono più adatti a discriminare tra stimoli puntiformi rispetto ai corpuscoli di Pacini o agli organi di Ruffini.

Termorecezione. La sensazione termica è composta di due diverse sub-modalità: il senso caldo ed il senso del freddo. I **recettori per il freddo** (terminazioni di fibre poco mielinizzate) hanno una scarica seguente al cambiamento di temperatura stazionaria, per cui possono informare sulla temperatura ambiente. Il riscaldamento della cute oltre una certa temperatura determina la cessazione della loro attività di scarica. I **recettori per il caldo** (terminazioni di fibre amieliniche) sono situate più profondamente di quelle per il freddo, non mostrano una scarica seguente all'inizio del riscaldamento ma un aumento graduale fino ad un livello stazionario.

Il senso termico ha la caratteristica che l'assenza di sensazione si ha ben al di sopra dello zero assoluto, mentre per le altre modalità corrisponde allo 0. Si può quindi determinare un intervallo di temperatura indifferente in cui c'è completo adattamento della sensazione termica alla stimolazione stazionaria. Al di fuori di questo intervallo, una variazione di temperatura aumenta o diminuisce la sensazione, che rimane comunque di caldo o di freddo.

Nocicezione (sensibilità dolorifica). La sensazione dolorosa ha caratteri determinanti per le altre modalità di senso, prima di tutto per la sua risonanza emotiva, considerata propria dell'uomo.

Non esiste una specifica forma di energia che provoca questa sensazione, come per il tatto o la vista o l'udito: il dolore può essere evocato da energia meccanica, chimica o termica.

I punti cutanei per il dolore sono più frequenti di quelli termici, quindi i recettori del dolore non corrispondono agli altri recettori cutanei; inoltre i recettori del dolore hanno soglie più alte di quelle dei meccanorecettori e dei termorecettori.

Si possono identificare 2 tipi di dolore: **rapido e lento**. Un esempio di dolore rapido seguito da dolore lento è quello che si può provocare pizzicando con le unghie la cute tra le dita alla loro base. (questo dipende da vie nervose separate). Si possono distinguere un dolore **somatico** (che può provenire dalla cute –**superficiale**, o dal muscolo –**profondo**) ed uno **viscerale**. I recettori della sensazione dolorosa sono terminazioni nervose libere.

Le fibre afferenti. Le terminazioni nervose sensibili al dolore corrispondono a 2 diverse classi di fibre afferenti che trasportano sia il dolore rapido sia quello lento.

Si possono avere 2 gruppi di fibre: un gruppo di fibre A che resistono di più agli anestetici locali e sono responsabili del dolore rapido (pungente), e un gruppo di fibre C amieliniche, responsabili del dolore lento (bruciante) e più spiacevole. Il dolore pungente scompare assieme alla sensazione di freddo quando si blocca la conduzione nelle fibre A, mentre persistono la sensazione di caldo ed il dolore bruciante. La sequenza inversa si ottiene con gli anestetici locali: scompare prima il dolore bruciante, poi quello pungente. La diversa durata tra i 2 tipi di dolori può essere dovuta alla diversa velocità di conduzione dei due tipi di fibre (15 m/s contro 1 m/s).

Il dolore rapido porta reazioni riflesse immediate, mentre il dolore lento è accompagnato da fastidio lungo.

La **soglia per il dolore** è stata determinata per stimolazione meccanica e termica della cute. Con radiazioni termiche, la soglia per il dolore si trova intorno a 45 gradi per diverse regioni corporee. La soglia non è legata alla consapevolezza del dolore. Se la temperatura cutanea è mantenuta a 45 gradi per diverse ore, porta a necrosi.

Da scale d'intensità soggettiva per i diversi tipi di dolore, risulta che l'intervallo tra soglia (stimolazione minima efficace) e stimolazione massima, è più lungo rispetto agli altri sensi.

Agli stimoli dolorosi non ci si adatta mai completamente, anzi c'è una sensibilizzazione della zona stimolata.

Forme particolari di dolore. La stimolazione delle fibre dolorifiche lungo il nervo provoca un dolore che è proiettato per tutta l'innervazione di quelle fibre.

Il SNC attribuisce la stimolazione all'area dalla quale normalmente essa proviene, anziché al punto preciso del tronco nervoso su cui si verifica in quel momento.

Un dolore viscerale può essere riferito ad una zona cutanea, perché le afferenze dolorifiche degli organi interni terminano nel midollo spinale su neuroni comuni alle afferenze cutanee. È per questo che i dolori di origine cardiaca, dovuti all'**ischemia** (difetto di erogazione di sangue al cuore) vengono riferiti al torace e al lato interno del braccio sinistro.

Propriocezione. La propriocezione corrisponde al senso della posizione del corpo nello spazio e del movimento delle singole parti del corpo. Il sistema somatico è responsabile del movimento passivo delle articolazioni, del movimento e della contrazione muscolare.

Dato che in molti casi la sensazione è conseguenza di un movimento volontario o riflesso, fu avanzata l'ipotesi che la propriocezione dipendesse da segnali provenienti dalle aree cerebrali che coordinano il movimento: parallelamente al comando esecutivo, i centri motori invierebbero alle altre aree cerebrali l'informazione sul movimento che è stato comandato: quindi la propriocezione sarebbe legata a questa informazione parallela e non all'attività dei recettori come avviene per gli altri sensi.

Diversi tipi di recettori sono responsabili delle sensazioni propriocettive: **meccanorecettori cutanei** (possono fornire informazioni sull'inizio di un movimento ma non su specifiche caratteristiche); **recettori articolari** (rispondono sia con una scarica attiva al momento dello spostamento dell'articolazione, sia con una scarica stazionaria alla fine dell'articolazione) e **recettori muscolari**.

Stazioni superiori. Le fibre dei cordoni posteriori si raggruppano nei **fascicoli gracile e cuneato**.

Le proiezioni di questi nuclei si incrociano e formano il lemnisco mediale, che sale verso il talamo.

A questo fascio si affiancano le fibre che trasportano le informazioni tattili. L'interruzione successiva avviene nel talamo e, come avviene per gli altri sistemi di senso, prima del loro arrivo alla corteccia.

Il **sistema anterolaterale** contiene fibre che terminano nel tronco dell'encefalo oltre che nel talamo.

Si possono distinguere in base alla terminazione tre tipi di fibre: **spinotalamico**, **spinoreticolare** e **spinotettale**.

La diversa organizzazione dei due sistemi della sensazione somatica determina un quadro caratteristico in caso di lesione di una metà del midollo spinale. Si osserva perdita del tatto e della propriocezione dallo stesso lato della lesione perché le fibre dei cordoni posteriori non si incrociano, mentre le sensazioni termica e dolorifica si perdono dal lato opposto poiché le fibre in questo caso si incrociano.

Nelle stazioni centrali avvengono fenomeni di **convergenza e divergenza** dell'informazione afferente, cioè diversi assoni afferenti entrano in contatto con uno stesso neurone o, viceversa, una singola fibra afferente fa sinapsi con più neuroni; convergenza e divergenza avvengono ordinatamente. A questi processi è legato il fenomeno dell'**inibizione laterale**, che consente una localizzazione spaziale dello stimolo. La precisa localizzazione delle proiezioni di ogni fibra afferente non è sufficiente a questa funzione, poiché non consente di distinguere tra la stimolazione di centro e periferia di un campo recettivo. Infatti l'attività di scarica di una singola fibra potrebbe essere altrettanto elevata per uno stimolo intenso che interessi zone periferiche del campo recettivo che per uno stimolo debole che interessi zone più centrali.

L'**inibizione laterale** consiste nel fatto che le proiezioni di ogni fibra afferente fanno in modo che un neurone eccitato inibisca quelli adiacenti attraverso interneuroni. Grazie alla corrispondenza topografica tra la superficie recettoriale stimolata e la rappresentazione di essa nei centri nervosi, questo meccanismo inibitorio fa sì che l'attivazione della zona più stimolata spicchi sullo sfondo più di una minor attivazione di quella circostante.

Organizzazione delle aree somatoestesiche. L'informazione somatica arriva dal talamo in corteccia, all'area primaria **S1** e all'area secondaria **S2** (entrambe situate nel lobo parietale).

Come per le proiezioni delle vie visive, analisi più fini hanno dimostrato che la superficie somatica è rappresentata più volte nella corteccia cerebrale.

Il livello di risoluzione delle mappe corticali è naturalmente legato alla tecnica d'indagine: i primi esperimenti di stimolazione elettrica della corteccia comportavano un'attivazione delle aree motorie insieme a quelle sensitive, tanto da far parlare di corteccia sensimotoria. Da questi studi risulta che nel giro post-centrale del lobo parietale c'è una rappresentazione della metà controlaterale del corpo, definita **homunculus** somatosensoriale. L'arto inferiore è rappresentato medialmente nella corteccia della scissura interemisferica, più lateralmente si trovano il tronco, l'arto superiore ed infine il capo. Le porzioni della superficie cutanea a più alta densità di recettori hanno anche la rappresentazione corticale più estesa. Per questo la rappresentazione del volto e delle mani è sproporzionatamente grande rispetto a quella del tronco e degli inferiori. I neuroni della suddivisione **b** dell'area 3 rispondono al meglio a stimoli cutanei, quelli della suddivisione **a** meglio ai muscoli, poi l'area 1 riceve informazioni dai recettori a rapido adattamento, e l'area 2 risponde a recettori profondi.

E' stata dimostrata un'elevata plasticità della corteccia somatica nell'adulto. A distanza di anni dalla amputazione di un arto, l'area della sua mappa corticale diventa sensibile addirittura a stimoli applicati alla parte inferiore della faccia. Queste osservazioni hanno portato allo studio dei fenomeni di persistere rappresentazione di un segmento corporeo amputato nell'uomo, noti come "arto fantasma". Stimoli applicati alla faccia vengono localizzati anche su punti precisi dell'arto amputato, e questo avviene dopo poco tempo da che è avvenuta la lesione.

Il controllo centrale del dolore. Percezione del dolore e reazioni emotive conseguenti possono essere modulate e diminuite attraverso farmaci. Esistono vie e centri che modulano la percezione del dolore (si può avere più dolore x es. se si ha una lesione del talamo piuttosto che di un'altra parte del corpo). Melzack ha avuto un'ipotesi interpretativa del controllo neurale delle afferenze dolorose al loro ingresso nel sistema nervoso, che è nota come teoria del cancello.

Partendo dal presupposto che la stimolazione cutanea può ridurre la percezione del dolore, egli ipotizza che fibre di grande diametro possono ridurre l'eccitazione delle fibre piccole.

La stimolazione elettrica di varie zone dell'encefalo produce un'analgesia (un tipo di analgesico è la morfina) che è limitata ad un'area somatica precisa.

- LA VISIONE

L'energia luminosa si propaga in maniera ondulatoria in quantità discrete o fotoni. La luce che colpisce un oggetto può essere riflessa, trasmessa o assorbita.

Affinché sulla retina si formi un'immagine a fuoco, la luce riflessa da ogni punto di un oggetto deve cadere sul punto della retina a cui corrisponde. Questo processo dipende dalle proprietà rifrattive dei mezzi trasparenti dell'occhio, cioè cornea, cristallino e umori.

La cornea determina la maggior parte del potere di rifrazione dell'occhio.

L'immagine che si forma sulla retina è invertita e capovolta.

La trasduzione. La retina è il più interno dei 3 strati che costituiscono la parete dell'occhio. Nella retina, a sua volta, si distinguono vari strati; al suo esterno si trovano i **fotorecettori**, che sono i **coni** e i **bastoncelli**. Si tratta di cellule recettoriali dotate di un segmento esterno, che è costituito da vari ripiegamenti della membrana che circonda la cellula o dischi, ed è il settore specializzato per la trasformazione dell'energia luminosa in segnale nervoso, o fototrasduzione. Infatti nei dischi sono inserite proteine che costituiscono i pigmenti visivi. Il pigmento dei bastoncelli è la **rodopsina**, mentre esistono tre diversi pigmenti nei coni, che a loro volta sono di tre tipi diversi.

La sensibilità dei **bastoncelli** è tale che possono rispondere ad un singolo fotone; la loro maggior sensibilità rispetto ai coni è dovuta in parte al fatto che il loro segmento esterno è più lungo.

La porzione di pigmento visivo specifica per ognuno dei 3 tipi di coni determina un picco di assorbimento ottimale rispettivamente per il *blu*, il *verde* e il *rosso*.

La visione dei colori richiede la presenza di almeno 2 tipi di pigmento, che consentono di discriminare la lunghezza d'onda diversa di luci di pari intensità. I difetti della visione dei colori hanno di solito base genetica e dipendono da un'anormalità retinica. Sotto il nome di *daltonismo* si comprendono la mancanza dei coni sensibili alle lunghezze d'onda più elevate.

La molecola di pigmento quando è attivata dalla isomerizzazione (procedimento di trasformazione strutturale) del retinale stimola un enzima, la *fosfodiesterasi*, che a sua volta fa diminuire la concentrazione del cGMP. Questa sostanza controlla l'apertura di canali di membrana che fanno entrare ioni Na nei fotorecettori. Al buio, la concentrazione di cGMP è elevata e permette l'ingresso di tanto Na che il potenziale di membrana del fotorecettore è -40 mV (rispetto ai -70 mV delle altre cellule nervose), cioè il fotorecettore è relativamente depolarizzato. La luce, causando diminuzione di cGMP, riduce questo flusso di Na all'interno del fotorecettore, per cui la polarizzazione del fotorecettore aumenta, cioè il suo interno diventa più elettronegativo. Lo stimolo quindi iperpolarizza anziché depolarizzare la membrana eccitabile come avviene di solito.

I fenomeni di adattamento. Anche lo ione Ca entra dai canali controllati dal cGMP, per cui anche il suo ingresso diminuisce in presenza di luce. Il Ca ha un ruolo nel fenomeno dell'adattamento alla luce, che consente di superare in pochi secondi l'abbagliamento che si subisce passando da un ambiente buio ad un ambiente illuminato. Molto più lento (10 minuti) è l'adattamento al buio. In esso si distinguono una fase rapida, legata al ripristino di sensibilità dei coni, ed una fase lenta, legata ai bastoncelli. Il entrambe le forme dell'adattamento (al buio ed alla luce), avvengono modificazioni del diametro della pupilla in senso inverso alla luminosità: la pupilla si dilata passando dalla luce al buio, e si restringe passando dal buio alla luce.

L'elaborazione del segnale interno della retina. Nei recettori avvengono variazioni di potenziale elettrico che sono sotto la soglia per la nascita di potenziale d'azione e quindi non vengono trasmessi ai centri. La modulazione del potenziale di membrana dei recettori retinici si riflette però in variazioni della quantità di mediatore che essi liberano pur senza generare potenziali d'azione.

La liberazione è elevata al buio quando il recettore è relativamente depolarizzato e diminuisce alla luce quando la sua polarizzazione aumenta. In questo modo l'informazione della luce viene trasmessa a 2 tipi di neuroni: le *cellule bipolari* e le *cellule orizzontali*. Anche questi interneuroni producono variazioni di potenziale sotto soglia. Il potenziale può variare nel senso della depolarizzazione o in quello della iperpolarizzazione.

Elaborazione del segnale nelle cellule bipolari della retina.

A. Le cellule bipolari centro-on sono depolarizzate dai coni corrispondenti al centro del loro campo recettivo, mentre le cellule bipolari centro-off sono iperpolarizzate.

B. I coni corrispondenti alla periferia del campo recettivo delle cellule bipolari esercitano un'influenza antagonista sulla loro risposta attraverso le cellule orizzontali.

E' stato provato che alcune cellule bipolari, dette *centro on*, si depolarizzano, mentre le altre, *centro off*, si iperpolarizzano, quando la luce stimola i coni corrispondenti al centro del loro campo recettivo. Il mediatore liberato dai coni agisce su canali diversi nei due casi: fa entrare Na nelle cellule bipolari a centro off (quindi alla luce ne entra meno e la depolarizzazione si riduce), riduce l'ingresso di Na o aumenta la fuoriuscita di K nelle cellule bipolari a centro on.

Il campo recettivo. Ogni cellula a ciascun livello delle vie visive risponde alla luce proiettata su una porzione specifica della retina che è il suo *campo recettivo*.

Il processo di convergenza è più accentuato a partire dai bastoncelli, contribuendo alla maggior sensibilità alla luce della via che da essi origina rispetto a quella che origina dai coni.

I coni invece hanno un ruolo più importante nel determinare l'acuità visiva. Nell'occhio adattato al buio l'iperpolarizzazione dei bastoncelli interessa uno specifico tipo di cellula bipolare direttamente e non attraverso i coni come nell'occhio adattato alla luce).

Le cellule gangliari. Il segnale che percorre le fibre del nervo ottico è un potenziale d'azione che nasce dalle cellule gangliari della retina, che le cellule bipolari trasmettono segnali. È più facile studiare l'attività delle cellule gangliari, registrando i loro potenziali d'azione dalle fibre del nervo ottico. I campi recettivi delle cellule gangliari sono circolari e di dimensioni crescenti dal centro della retina (*fovea*) alla periferia. I campi non sono omogenei, ma hanno un'organizzazione *on-off* simile a quella già vista per le cellule bipolari. Le cellule *on* rispondono con una scarica di potenziali d'azione all'illuminazione del centro del loro campo recettivo, mentre l'illuminazione della periferia riduce l'attività di scarica.

Le cellule *off* invece hanno centri inibitori e periferie eccitatorie, cioè la loro scarica aumenta quando il centro smette di essere illuminato o quando viene illuminata la periferia. L'organizzazione dei campi recettivi delle cellule gangliari costituisce la base retinica della funzione fondamentale che è la *visione del contrasto*.

La variazione di luminosità fornisce le informazioni necessarie per identificare gli oggetti molto più dell'intensità della luce, e l'informazione fornita da ogni cellula gangliare riguarda proprio la differenza di luminosità tra 2 punti.

Inoltre, le cellule gangliari centro *on* aumentano rapidamente la loro frequenza di scarica quando l'intensità della luce aumenta, mentre le cellule gangliari centro *off* segnalano una diminuzione della luce con un rapido aumento della loro attività di scarica.

Risposte delle cellule gangliari "on" e "off" alla stimolazione del centro del loro campo recettivo. Lo stimolo luminoso il cui decorso temporale è indicato dalla traccia in alto induce un aumento della scarica impulsiva quando è posto nel centro del campo recettivo di una cellula "on". Al contrario se posto nel centro di una cellula "off" provoca una diminuzione della frequenza di scarica. Effetti opposti a quelli del centro si verificano in periferia. I segni + e - rappresentano l'aumento e la diminuzione della scarica.

Le cellule gangliari centro *on* e centro *off* costituiscono 2 vie parallele di elaborazione dell'informazione visiva dalla retina ai centri. A questa organizzazione utile per elaborare le informazioni sul contrasto, ne è sovrapposta un'altra, che serve per l'analisi di colore, forma e movimento e che corrisponde a classi di cellule distinte. Gli elementi più numerosi appartengono alla classe definita P. Si tratta di piccole cellule gangliari nel cui campo recettivo si osserva non solo antagonismo on/off tra centro e periferia, ma anche opponenza cromatica.

Un'altra classe di cellule, definite M, corrisponde ad elementi di dimensioni maggiori, dotati di elevata sensibilità al contrasto. Rispondono, per poco tempo, all'illuminazione con luce bianche.

Rappresentazione del campo visivo. Nella retina di ciascun occhio si distinguono una metà nasale (verso il naso), ed una metà temporale (verso le tempie), rispetto alla zona centrale di maggior acuità, la *fovea*. Il *campo visivo* corrisponde all'estensione di tutta la scena che è visibile in un certo punto di fissazione senza muovere gli occhi. Il punto di fissazione corrisponde al centro della *fovea* di ciascun occhio. L'inversione operata dal sistema ottico fa sì che la metà nasale del campo visivo di ciascun occhio si proietti alla metà temporale della retina (emiretina sinistra dell'occhio sinistro ed emiretina destra dell'occhio destro), e la metà temporale si proietti all'emiretina nasale (destra per l'occhio sinistro e sinistra per l'occhio destro).

L'immagine oltre che rovesciata è anche capovolta, per cui il quadrante inferiore di ogni emiretina vede il quadrante superiore dell'emiretina opposta.

L'emiretina nasale è più estesa di quella temporale, per cui ogni occhio vede una porzione di campo visivo maggiore di quella che vede dal lato opposto: questa porzione estrema si definisce segmento monoculare. C'è poi una zona che non è vista da entrambi gli occhi e che è la *macchia cieca* (papilla del nervo ottico).

La distinzione tra le due emiretine su cui proiettano i due emicampi visivi è importante perché le due metà della retina di ciascun occhio proiettano ai due opposti emisferi cerebrali.

Gli assoni che provengono dalle emiretine nasali si incrociano nel chiasma ottico, passando nel tratto ottico controlaterale. Quindi, ciascun tratto ottico è composto dalle fibre dell'emiretina temporale dello stesso lato e dell'emiretina nasale del lato opposto, che insieme corrispondono all'emicampo controlaterale. I danni unilaterali delle vie visive post-chiasmatiche, producono un difetto dell'emicampo visivo controlaterale. Il difetto si definisce emianopsia laterale omonima (cioè che interessa lo stesso lato per entrambi gli occhi).

Proiezioni del tratto ottico. Gli assoni delle cellule gangliari terminano in 3 stazioni sottocorticali principali:

1. il **corpo genicolato laterale** (che elabora l'informazione);
2. il **pretetto** (che controlla i riflessi della pupilla);
3. il **collicolo superiore** (presiede i movimenti dell'occhio).

Il **pretetto** è situato nel mesencefalo e riceve l'informazione sui cambiamenti del livello di illuminazione. La risposta all'aumento di illuminazione porta alla contrazione del muscolo della pupilla e alla riduzione del diametro della pupilla (**miosi**). La riduzione di illuminazione invece comporta inibizione ed attivazione di una via che fa aumentare il diametro della pupilla (**midriasi**).

Le fibre radiali della pupilla sono sensibili alla noradrenalina (che fa dilatare la pupilla in presenza di emozioni e dolore). Una riduzione del diametro della pupilla si osserva anche nella visione da vicino.

Il **collicolo superiore** è l'altra struttura del mesencefalo in cui terminano gli assoni della retina.

Il suo ruolo è quello di coordinare le informazioni visive, somatiche e uditive producendo movimenti adeguati degli occhi. Gli strati superiori ricevono afferenze anche dalla corteccia, mentre i neuroni degli strati più profondi controllano i movimenti oculari saccadici, cioè di orientamento rapido degli occhi verso lo stimolo visivo. La stessa funzione è svolta dai campi visivi frontali.

Il collicolo poi controlla i motoneuroni dei muscoli del capo e del collo.

Il **corpo genicolato laterale** è il nucleo annesso al talamo, in cui termina la maggior parte degli assoni della retina. Il campo recettivo dei neuroni del genicolato assomiglia a quelle delle cellule gangliari con un'organizzazione antagonista on-off tra centro e periferia. Il genicolato rappresenta un luogo di controllo dell'informazione visiva in ingresso.

Le fibre afferenti del genicolato terminano nella **corteccia visiva primaria** o **area 17 di Brodmann** o V1. I campi recettivi dei neuroni della corteccia visiva riproducono una mappa della scena visiva.

Ci sono 2 tipi di neuroni a seconda delle caratteristiche di risposta:

- **cellule semplici**: rispondono a stimoli allungati presentati in una zona specifica del campo visivo e il loro campo recettivo è costituito da bande eccitatorie ed inibitorie distinte;
- **cellule complesse**: rispondono a stimoli che sono in movimento lungo una specifica direzione, e il loro campo non contiene zone eccitatorie ed inibitorie distinte.

Il campo recettivo delle cellule semplici risulta dalla somma dei campi recettivi di cellule del genicolato. Più cellule semplici con lo stesso orientamento convengono su una cellula complessa alternando le loro bande eccitatorie ed inibitorie, per cui lo stimolo efficace risulta essere un bordo. Processi simili spiegano anche la presenza di cellule, sia semplici che complesse, dotate di **inibizione terminale** (per le quali cioè esiste uno stimolo di lunghezza ottimale).

Colonne corticali. L'informazione visiva che arriva dal genicolato laterale viene trasmessa ai neuroni che si trovano al di sopra e al di sotto, cosicché si costituiscono delle colonne di cellule corticali che hanno ognuna un ruolo nella comunicazione con gli altri centri nervosi. L'attività di una serie di colonne corticali diverse è interrotta qua e là dai **blobs**, che servono ad orientare per il colore. Le cellule dello strato IV ricevono separatamente le afferenze dai diversi strati del genicolato laterale e quindi dai due occhi.

Le afferenze corticali dal genicolato laterale alla nascita hanno un aspetto diffuso, e la loro segregazione avviene in seguito per un processo di competizione tra i due occhi.

La regolarità di questo processo è alterata dalla **deprivazione unilaterale**, in cui un occhio mantenuto chiuso non vede la luce, o vede la luce ma non distingue le forme (es. cataratta), o dallo strabismo. La conseguenza della deprivazione monoculare è che poche cellule della corteccia visiva rispondono all'occhio deprivato. Ne consegue una compromissione della visione della profondità (o **stereopsi**), che si basa in gran parte sull'attività di neuroni che possono paragonare lievi differenze del segnale proveniente dai due occhi.

La percezione visiva. L'elaborazione che avviene nella corteccia striata è solo un primo livello dei processi che portano alla percezione visiva. Le fasi successive coinvolgono una serie di neuroni "privati", ognuno dedicato al riconoscimento di un determinato stimolo visivo. Ci sono come detto 2 vie: M (**magnocellulare**) e P (**parvocellulare**).

La via magnocellulare (che nasce dalle cellule gangliari M) della retina è considerata responsabile dell'analisi del movimento; le 2 vie parvocellulari (che invece derivano dalle cellule gangliari P) sono dedicate una alla forma e l'altra al colore. Le vie M e P sono coinvolte nella stereopsi.

La percezione del movimento e della forma. La percezione del movimento è una funzione indipendente del sistema visivo (come è dimostrato dall'illusione del movimento apparente). Questa funzione richiede il paragone tra immagini registrate a brevi intervalli l'una dall'altra, e va attraverso la via magnocellulare (procedendo dallo strato V1 allo strato V3).

La percezione della forma invece permette di riconoscere oggetti o persone ed è legata alla via parvocellulare. Si tratta del settore della via P che nell'area primaria termina al di fuori dei blobs. Quest'area non ha una mappa retinica: i campi recettivi dei suoi neuroni sono grandi tanto da estendersi spesso nei due emicampi visivi.

La percezione del colore. Questa coinvolge cellule a doppia opponenza e sono situate nei blobs della corteccia striata, la cui caratteristica di risposta viene determinata dal convergere di afferenze ad opponenza singola dal genicolato del sistema P. I neuroni ad opponenza singola hanno zone centrali e periferiche eccitate.

La percezione della profondità o stereopsi. Questa si basa sul fatto che i due occhi hanno punti di vista lievemente diversi. La disparità tra le due immagini retiniche è analizzata indipendentemente dalla percezione di una forma attraverso l'uno o l'altro occhio. Lo dimostrano gli studi con stereogrammi costituiti da punti che hanno una disposizione casuale se visti separatamente di due occhi, ma evocano un'impressione di profondità quando sono visti fondendo l'immagine di ciascun occhio, e a questo punto compare l'immagine di una forma stagliata su uno sfondo.

Esiste quindi una distinzione fondamentale tra vie responsabili della percezione del movimento (**il sistema M**), e vie responsabili di forma e colore (**il sistema P**). La loro destinazione ultima al lobo parietale nel primo caso, e al loro temporale nel secondo, ha fatto sì che si parli di una via dorsale specializzata per il "**dove**" si trova un oggetto, contrapposta ad una via specializzata per il "**cosa**" un oggetto è. Si tratta di una distinzione utile perché dimostra che le due vie non lavorano in modo isolato.