

SENSI NATURALI E ARTIFICIALI

IL SISTEMA VISIVO

Costruzione del messaggio visivo

- La prima tappa è la FOTOTRASDUZIONE
 - Processo attraverso il quale il segnale luminoso viene convertito a segnale elettrico con formazione del Potenziale del recettore
 - processo di trasduzione recettoriale nasce dall'incontro di un fotone con una molecola di ftopigmento
 - Fotopigmento è contenuto nei dischi dei fotorecettori

FOTOTRASDUZIONE

- Le molecole di ftopigmento si trovano nei ripiegamenti della membrana dei fotorecettori
 - segmento esterno
 - Fotopigmenti diversi per coni e bastoncelli
- Bastoncelli: rodopsina
- Coni: iodopsina o conopsina

FOTOTRASDUZIONE

- La rodopsina è la principale molecola fotorecettore presente in migliaia di unità sulla membrana di ogni singolo disco
- E' una proteina coniugata costituita da una parte proteica, l'opsina, legata a una molecola organica derivata dalla vitamina A, il retinale

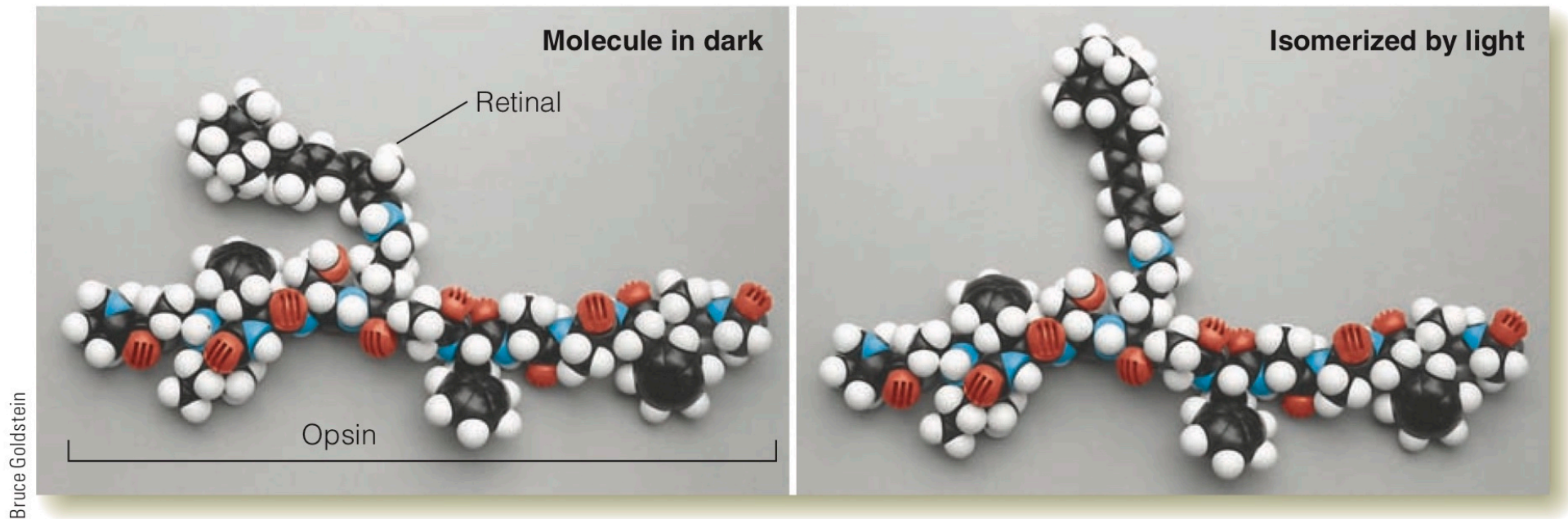
FOTOTRASDUZIONE

- L'interazione di un fotone con la rodopsina ne attiva la parte proteica innescando una cascata di reazioni che porta alla genesi dell'impulso nervoso.
- In particolare, quando assorbe un fotone l'11-cis retinale legato all'opsina, va incontro a una modificazione fotochimica trasformandosi nell'isomero tutto-trans.

FOTOTRASDUZIONE

- Fenomeno dell' ISOMERIZZAZIONE:
 - Quando il fotorecettore assorbe un fotone di luce il retinale passa dalla forma cis alla forma trans
- Questo passaggio modifica la forma complessiva della struttura dell'opsina
 - Questo processo è chiamato sbiancamento
 - è possibile notare una variazione del colore della retina, appunto un colore molto più chiaro

Isomerizzazione



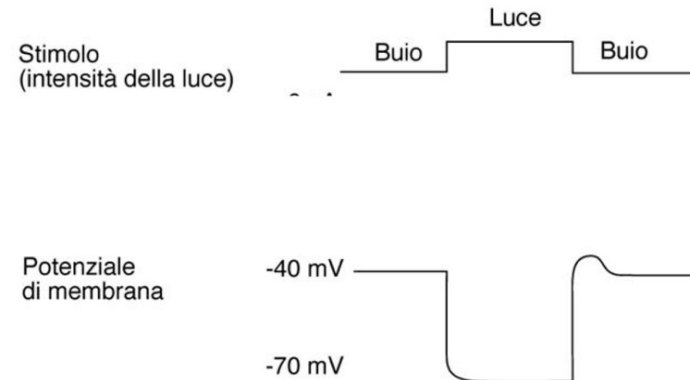
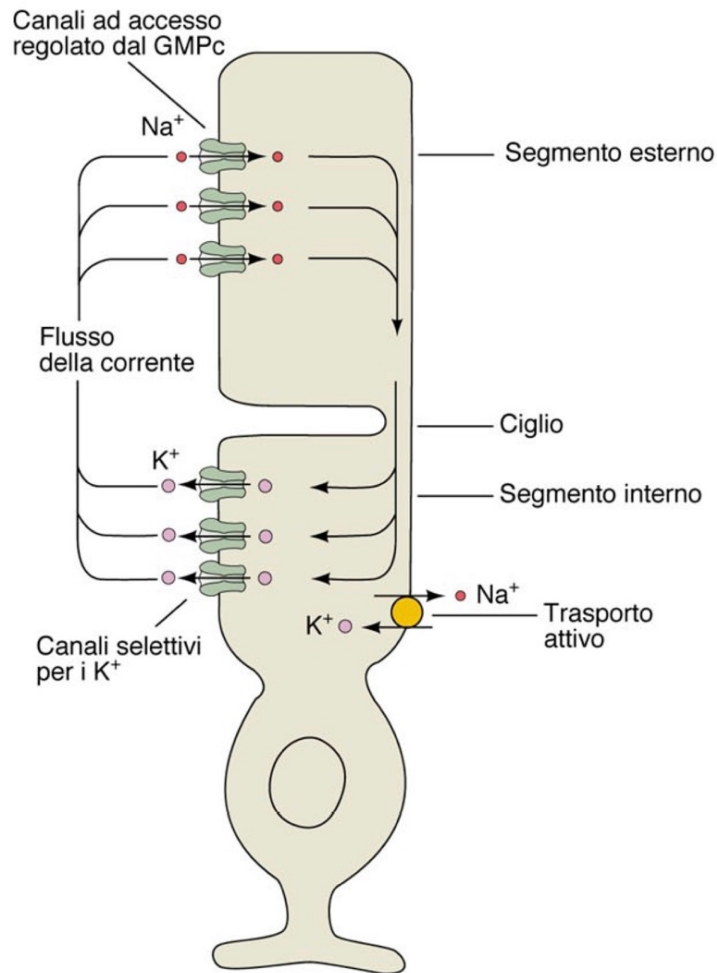
Assorbimento nei Coni

- I coni sono di 3 tipi, ognuno sensibile per lunghezze di onda diverse:
 - L-coni: sensibili alle onde lunghe (rosso)
 - M-coni: sensibili alle onde medie (verde)
 - S-coni: sensibili alle onde corte (blu)
- Ciascuno ha una differente forma di opsina ma hanno tutti lo stesso retinale
- Le differenti sensibilità a porzioni dello spettro specifico sono dovute a 3 forme diverse di iodopsina

Processi nei Fotorecettori

- Nel segmento esterno sono presenti canali di ingresso per gli ioni sodio
- Nel segmento interno sono presenti pompe sodio-calcio per far uscire gli ioni sodio
- Le membrane del segmento esterno e interno dei fotorecettori sono permeabili agli ioni potassio
 - Entrando nella cellula tendono ad abbassare il potenziale di riposo
- I canali e le pompe creano un processo che attiva un flusso di corrente tra il segmento esterno e quello interno

Processi nei Fotorecettori

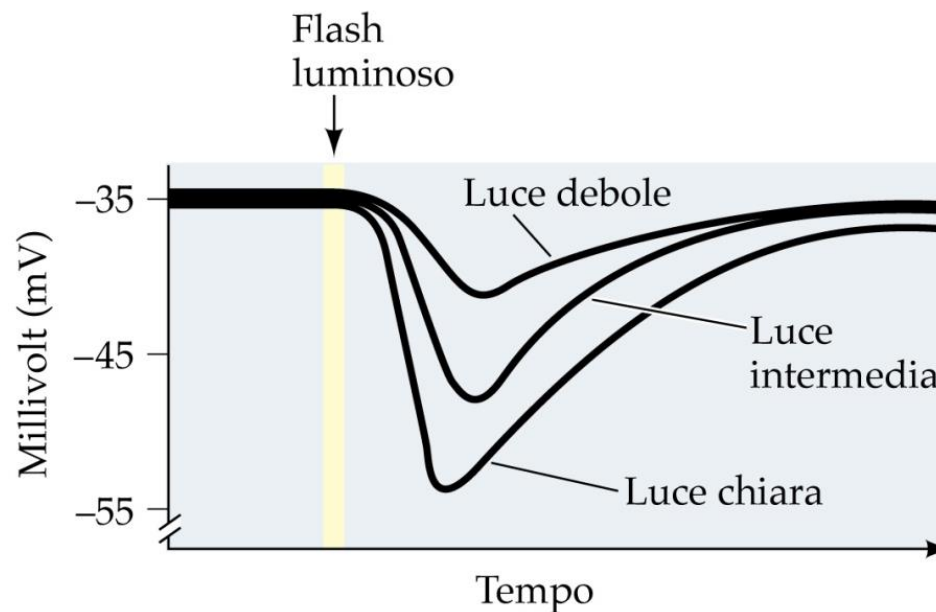


Processi nei Fotorecettori

- Al buio, nei fotorecettori e' fortemente attiva una guanilato ciclastasi che produce tonicamente cGMP
- Il cGMP mantiene aperti i canali per il Na^+ che portano una corrente cationica (corrente al buio)
- Al buio i fotorecettori sono depolarizzati
 - Potenziale a riposo $-35/40$ mV

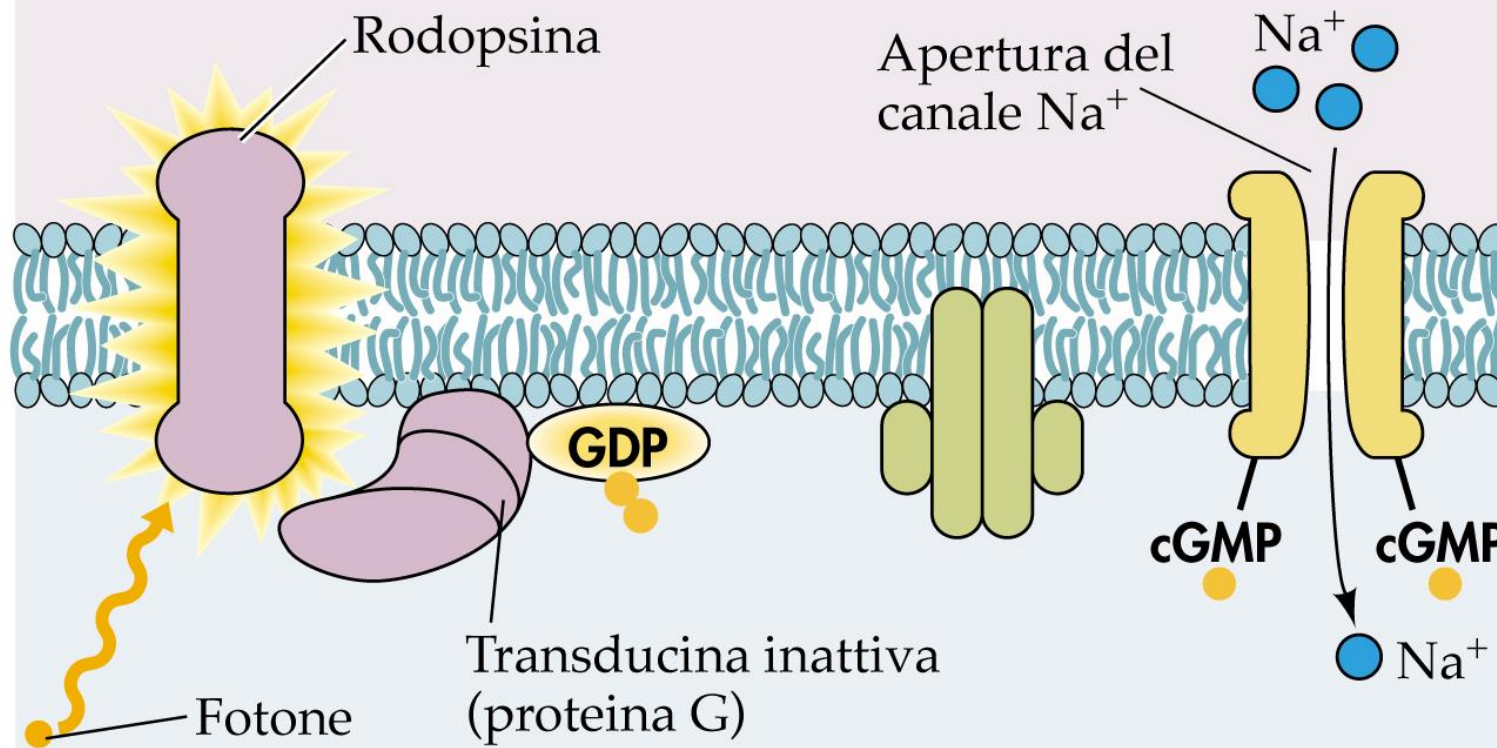
Potenziale di membrana

- Quando il fotorettore è colpito da un fascio luminoso, il potenziale di membrana descresce
 - Iperpolarizzazione della membrana cellulare
 - Valori fino a $-70/80$ mV



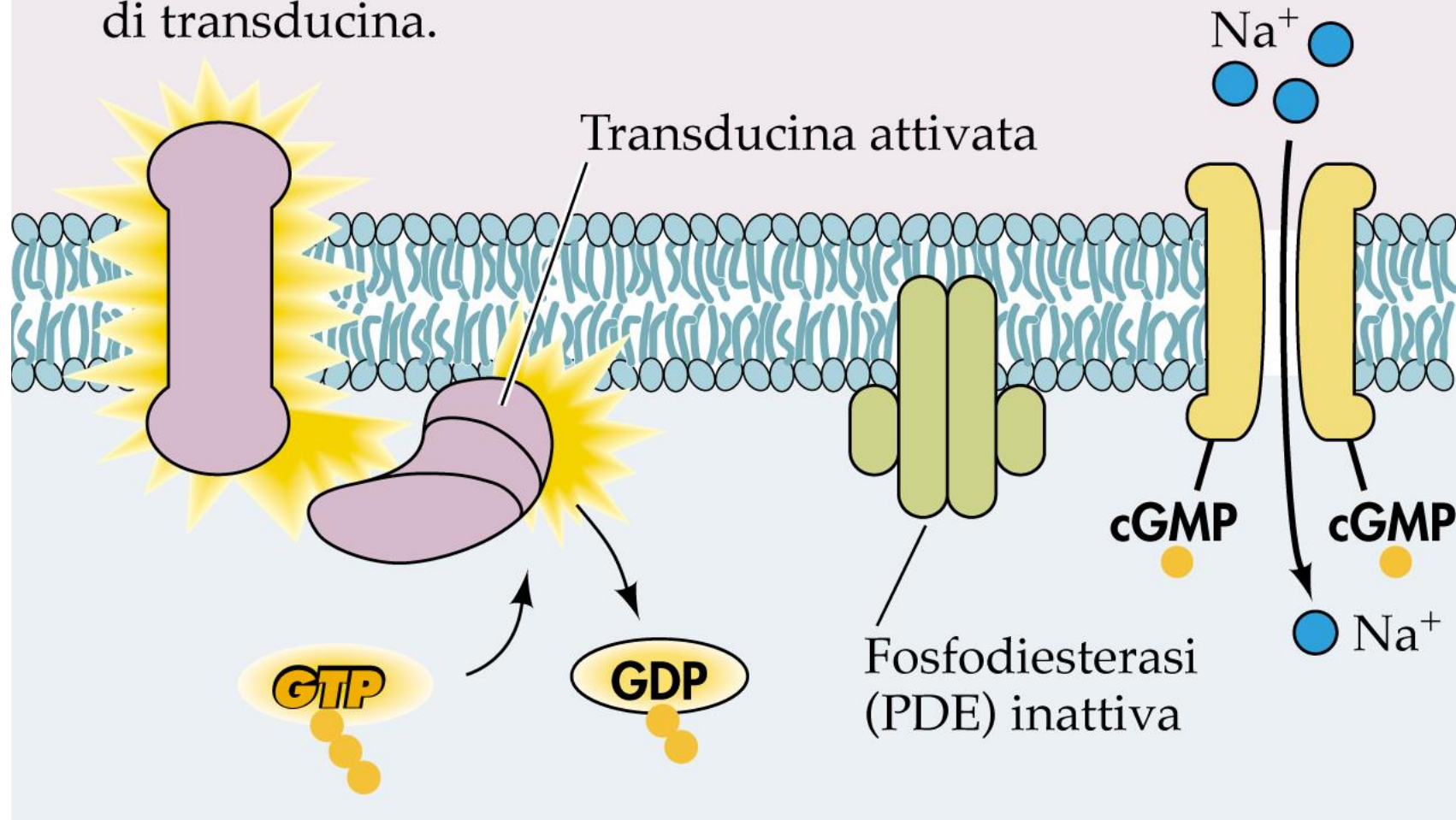
Sequenza Fototrasduzione

1. La rodopsina nei dischi dei bastoncelli viene eccitata dalla luce.



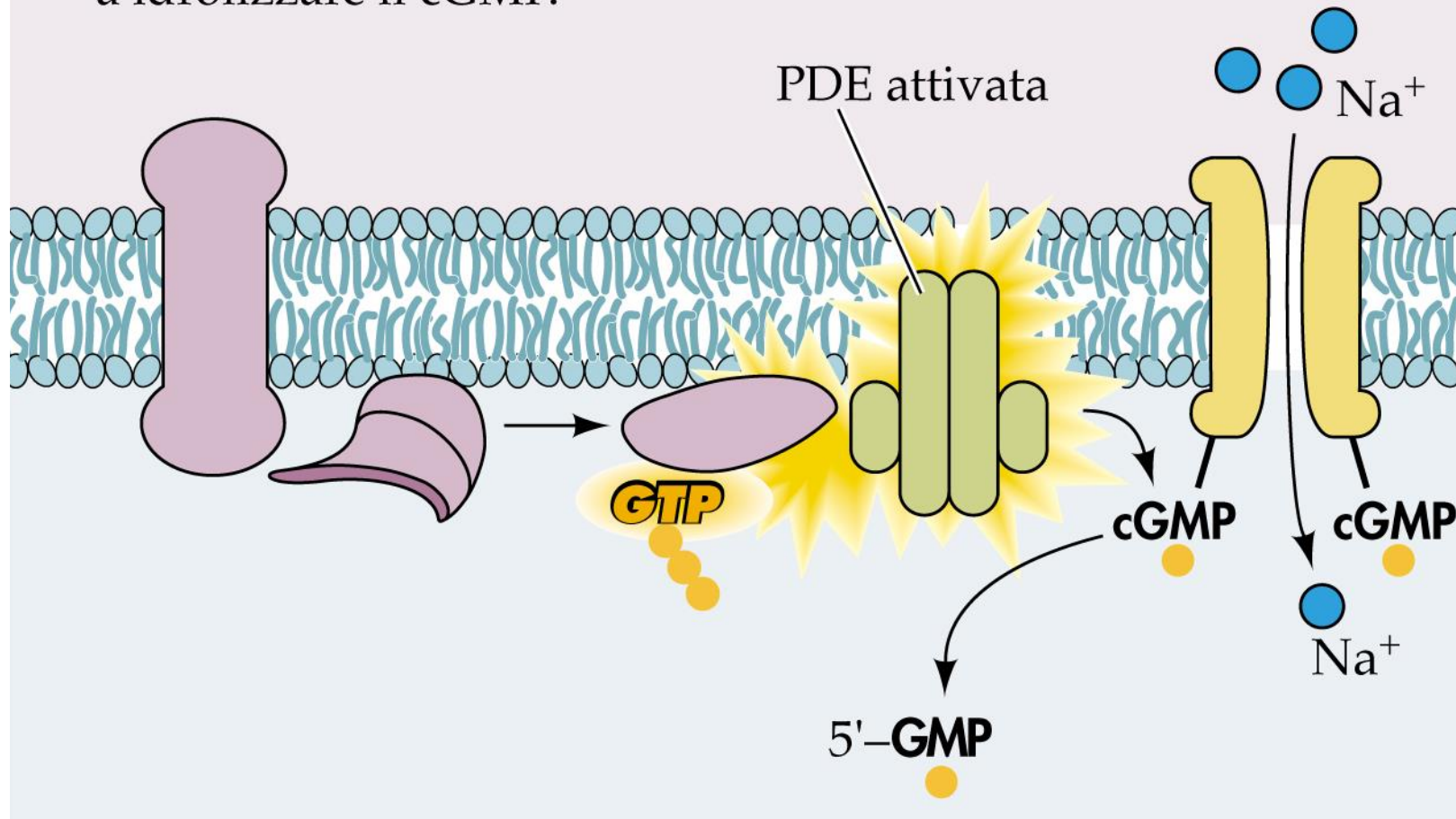
Sequenza Fototrasduzione

2. La rodopsina eccitata attiva circa 500 molecole di transducina.



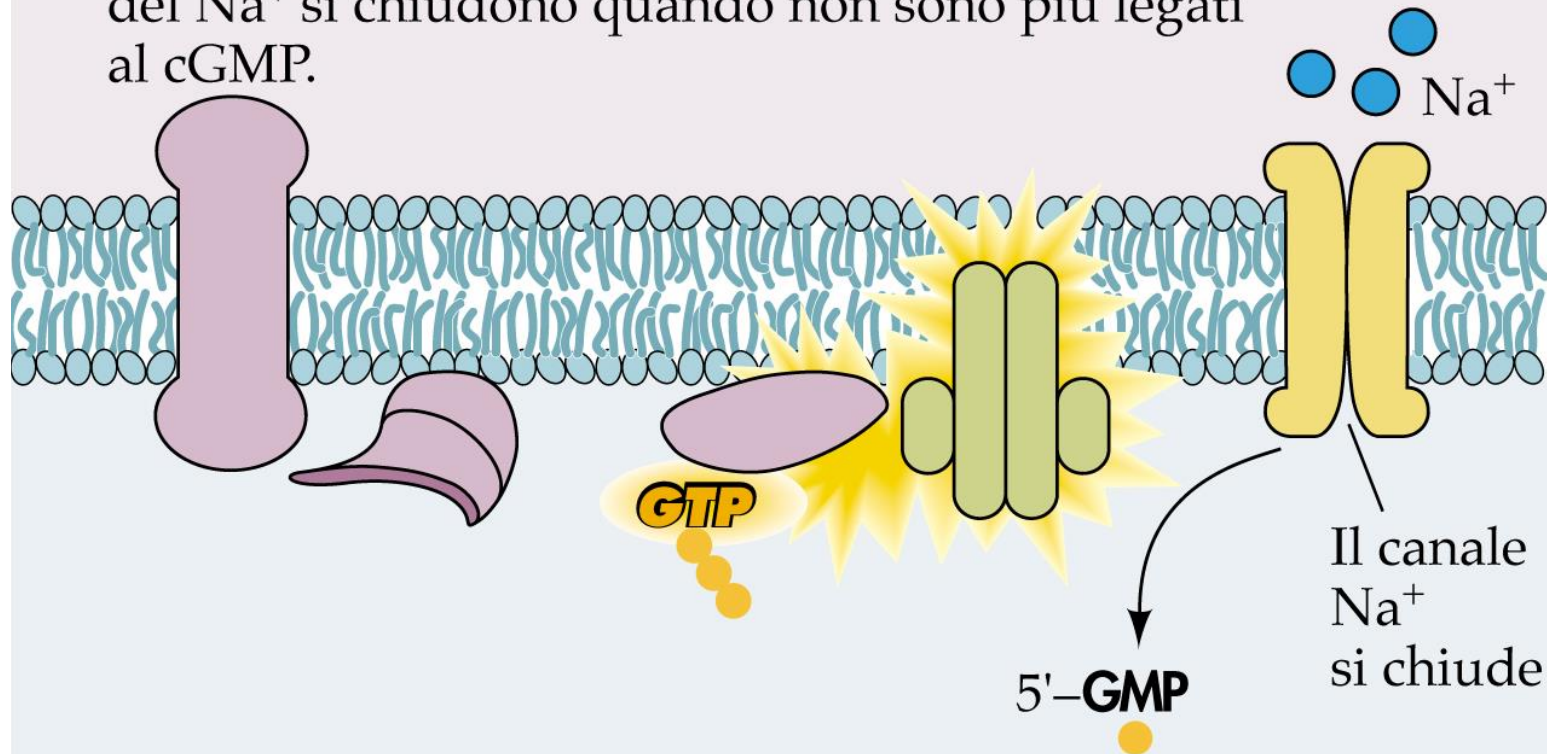
Sequenza Fototrasduzione

3. La transducina attivata a sua volta attiva la PDE che comincia a idrolizzare il cGMP.



Sequenza Fototrasduzione

4. La PDE idrolizza fino a 4000 molecole di cGMP. I canali del Na^+ si chiudono quando non sono più legati al cGMP.



Un fotone di luce può bloccare l'entrata di più di un milione di ioni Na^+ !

Sequenza Fototrasduzione

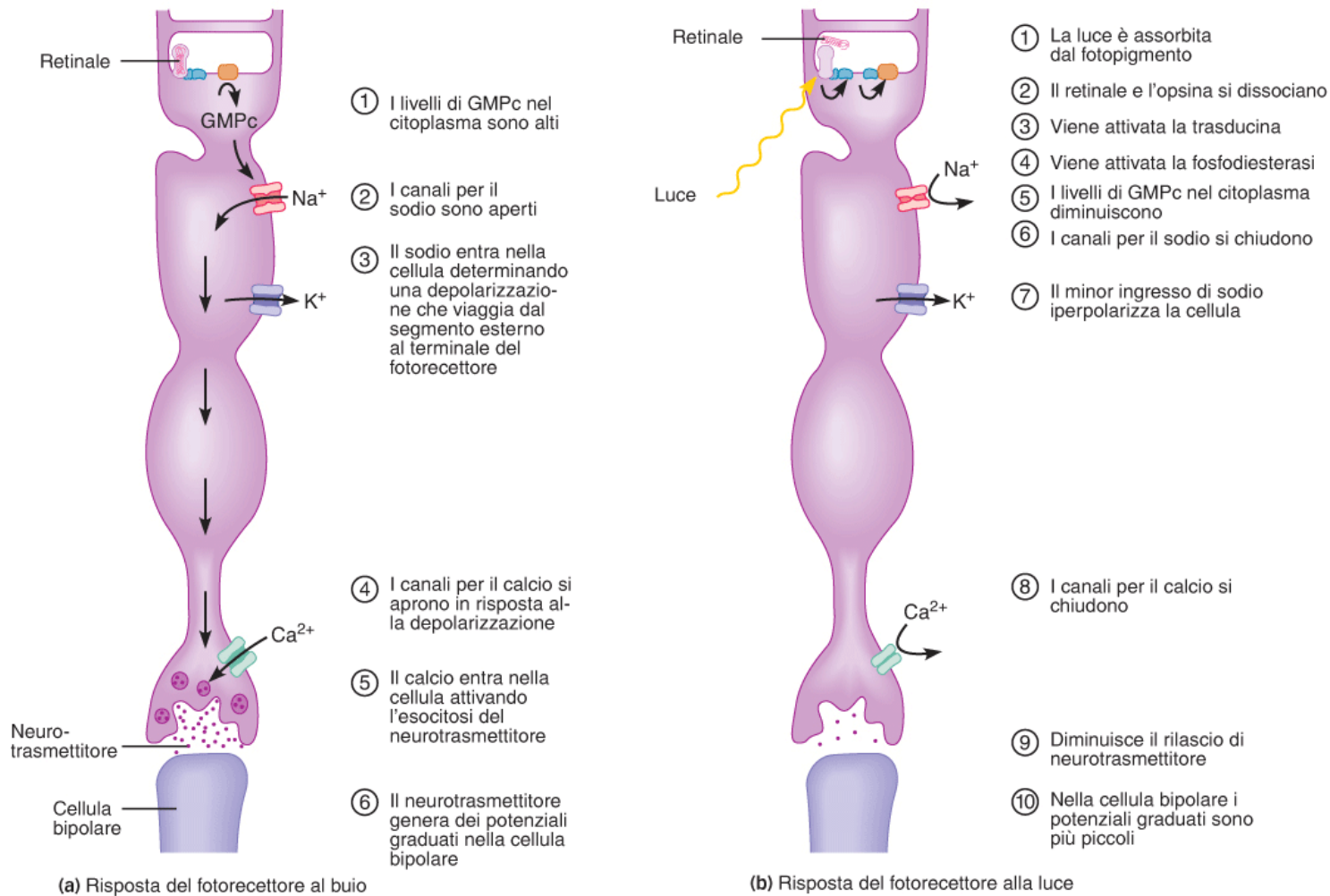


Immagine tratta dal libro Fisiologia, German Stanfield

Tempi di rigenerazione dei pigmenti visivi

- William Rushton (1961) ha sviluppato una procedura per misurare il tempo richiesto per la rigenerazione dei pigmenti visivi nell'uomo
- Ha effettuato la misura durante l'adattamento al buio
- Risultati:
 - i fotopigmenti dei coni impiegano circa 6 min per rigenerarsi completamente
 - I fotopigmenti dei bastoncelli circa 30min

Tempi di rigenerazione dei pigmenti visivi

- I risultati dello studio di Rushton sono in perfetto accordo con quanto ricavato sul tempo di adattamento al buoi di coni e bastoncelli

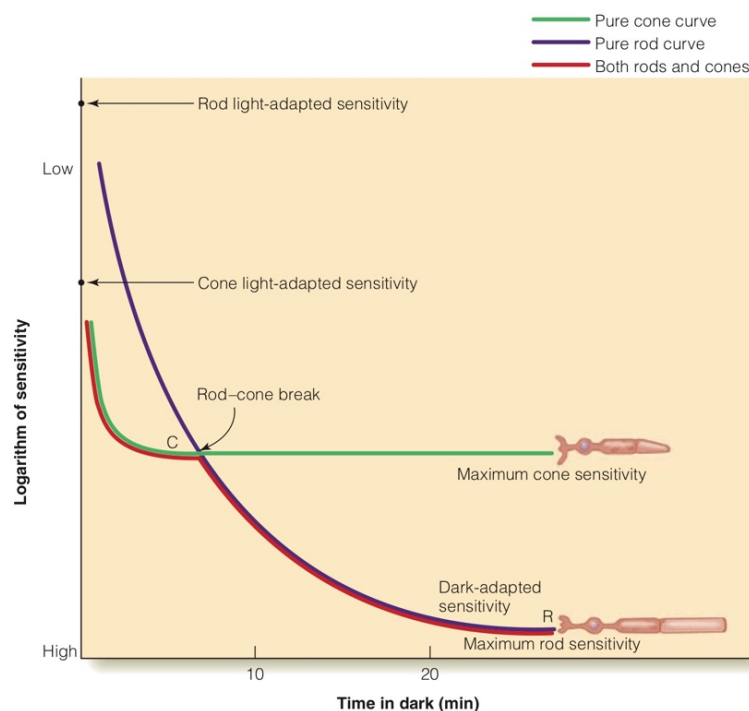


Immagine tratta dal libro
Sensation and Perception,
B. Goldstein

Tempi di rigenerazione dei pigmenti visivi

- Lo studio di Rushton dimostra 2 importanti risultati:
 - 1) La nostra sensibilità alla luce dipende dalla concentrazione di una specie chimica, il pigmento visivo
 - 2) La velocità con cui la nostra sensibilità si adatta al buoi dipende da una reazione chimica, la rigenerazione dei pigmenti visivi

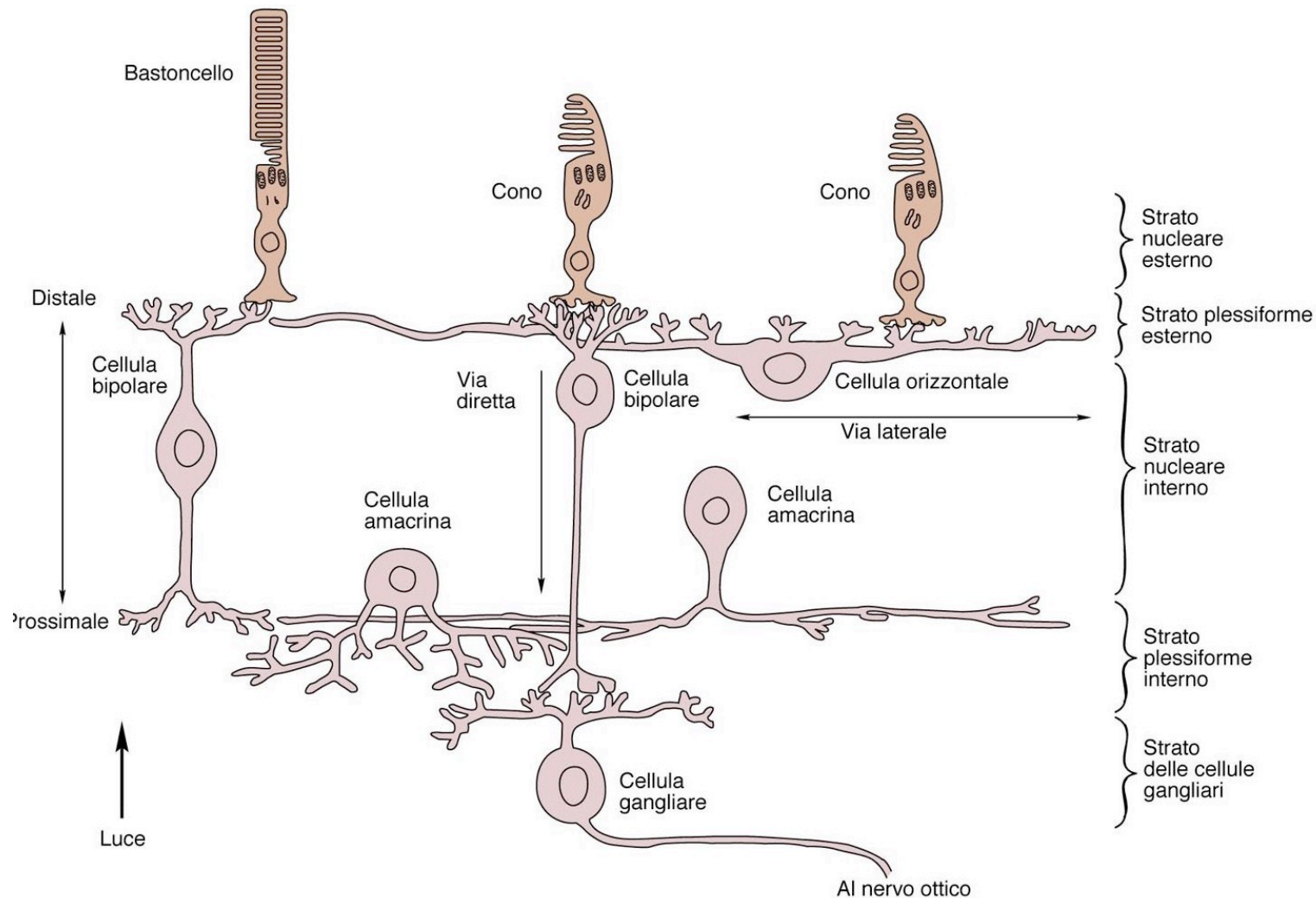
Prima elaborazione del segnale

- La retina non si limita soltanto a trasformare la luce in impulsi elettrici, ma effettua anche una prima elaborazione a basso livello delle informazioni
- La seconda tappa per la costruzione del messaggio visivo è la rete cellulare retinica

Prima elaborazione del segnale

- Le cellule gangliari sono i neuroni di uscita della retina
 - scaricano potenziali di azione
- Fotorecettori modificano solo gradualmente il loro potenziale di membrana
- Gli assoni delle cellule gangliari formano il nervo ottico, che proietta al talamo, al corpo genicolato laterale, al collicolo superiore, al pretetto e ad altri nuclei bersaglio

Struttura retinica



Trasmissione del segnale visivo

- I fotorecettori sono sinapticamente connessi con le cellule bipolari che a loro volta trasmettono l'informazione alle cellule gangliari
- Flusso verticale dell'informazione

Trasmissione del segnale visivo

- Le cellule orizzontali mediano interazioni di inibizione laterale fra fotorecettori e le cellule amacrine
- Modulano la trasmissione dell'informazione fra cellule bipolari e cellule gangliari
- Flusso orizzontale dell'informazione
 - elaborano e combinano i segnali di numerosi fotorecettori per estrarre informazioni spaziali e temporali, che vengono poi trasmesse dalle cellule gangliari

Trasmissione del segnale visivo

- Se il fotorecettore risponde alla luce iperpolarizzandosi
 - come nasce il treno di potenziali d'azione a livello delle cellule gangliari?
- L'occhio umano contiene circa 130 milioni di fotorecettori e solo 1,25 milioni di cellule gangliari
- Le cellule gangliari devono raccogliere informazioni da tutti i fotorecettori e riassumerle in modo da conservare le caratteristiche essenziali dell'immagine
 - con l'aiuto delle cellule orizzontali, bipolari e amacrine

Convergenza

- Ci sono circa 120 milioni di bastoncelli e almeno 6 milioni di cono ma solo un milioni di cellule gangliari
 - un fattore generale di convergenza 126:1,
 - in realtà il fattore di convergenza varia con l'eccentricità della retina

Convergenza

- Per studiare come funziona la convergenza nella retina, torniamo a studiare le differenze tra coni e bastoncelli
- I segnali dei bastoncelli convergono molto di più di quelli dei coni
 - In generale 120 bastoncelli convergono verso una sola cellula gangliare, mentre solo 6 coni verso una cellula gangliare
- Nella fovea questo rapporto si modifica, ogni cono è collegato a una cellula gangliare
 - No convergenza, i coni hanno una linea preferenziale

Convergenza

- Il grado di convergenza determina la risoluzione spaziale.
- La risoluzione misurata come acuità visiva si riferisce all'abilità di distinguere le differenze nella distribuzione spaziale della luce nell'immagine.
- La dimensione del campo recettivo della gangliare sarà grande se il fattore di convergenza è elevato, al contrario sarà piccolo.
- Al centro della retina i campi recettivi sono molto piccoli, pertanto la risoluzione spaziale è ottima
 - Acuità visiva massima
- Verso la periferia (bastoncelli) la dimensione dei campi recettivi aumenta rapidamente e diminuirà l'acuità visiva.

Sensibilità Bastoncelli vs Coni

- Perché i Bastoncelli hanno sensibilità migliore dei Coni?
 - 1) Hanno bisogno di meno luce rispetto ai coni per generare una risposta
 - 2) Hanno una convergenza maggiore rispetto ai coni

Sensibilità Bastoncelli vs Coni

- Assumiamo di poter stimolare individualmente coni e bastoncelli, con una luce con intensità finemente regolabile
 - Possibilità di selezionare singoli fotoni
- Facciamo anche le seguenti ipotesi:
 - Un fotone genera l'attivazione del trasmettitore, che porta ad attivare la cellula gangliare
 - La soglia con cui la cellula gangliare produce il potenziale di azione è di 10 unità

Sensibilità Bastoncelli vs Coni

- Aumentando l'intensità luminosa otteniamo la risposta dei bastoncelli, ma non dei coni

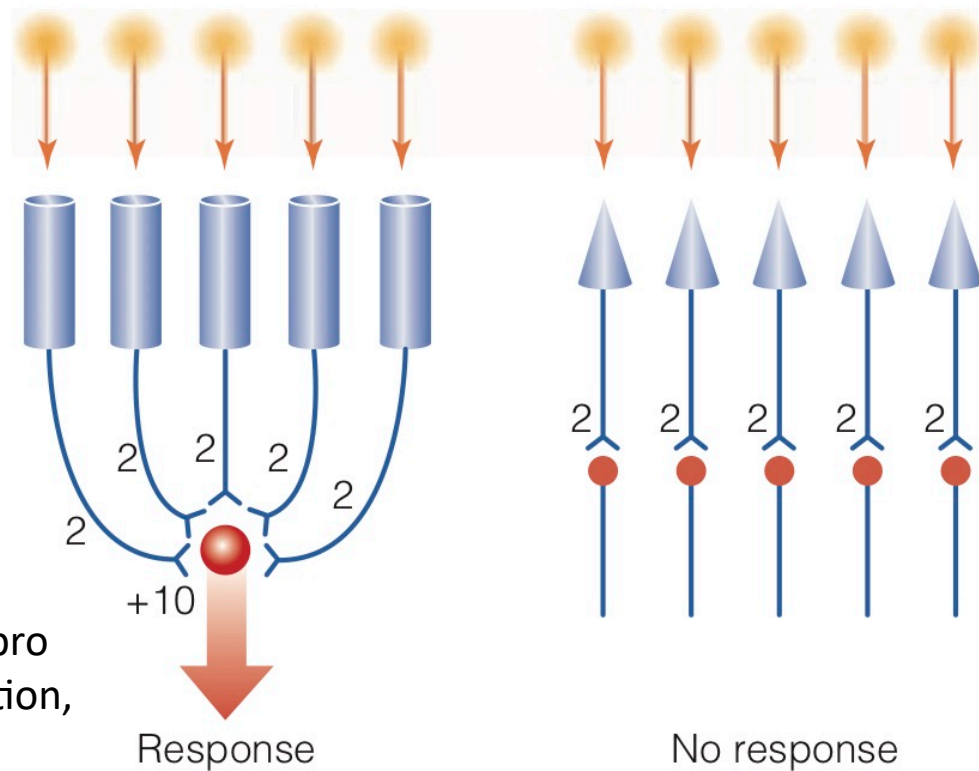


Immagine tratta dal libro
Sensation and Perception,
B. Goldstein

Sensibilità Bastoncelli vs Coni

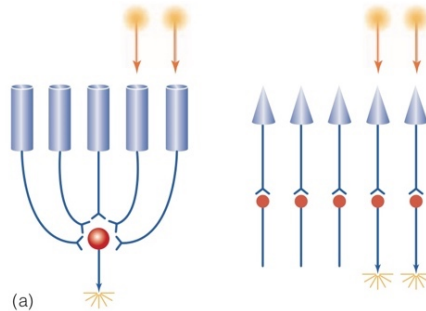
- Il risultato di questo esempio dimostra che i bastoncelli hanno una sensibilità maggiore rispetto ai coni grazie alla loro elevata convergenza.
 - Una minore luce permette di attivare la cellula gangliare associata al gruppo di bastoncelli
 - La risposta di ogni singolo bastoncello viene sommata a livello cellulare

Sensibilità Bastoncelli vs Coni

- Con una luce debole, solo una piccola proporzione di fotorecettori sarà illuminato.
- Se il campo recettivo è piccolo, allora solo pochi di essi saranno stimolati, mentre se è grande una maggiore quantità di fotorecettori saranno attivi è in grado di rilasciare una quantità sufficiente di neurotrasmettitori per stimolare la cellula gangliare.
- L' aumento delle dimensioni del campo recettivo ha però il vantaggio di migliorare la sensibilità.

Acuità Coni vs Bastoncelli

- Perché i Coni hanno visione spaziale (acuità) migliore rispetto ai bastoncelli?
- Mettiamoci nelle condizioni di prima: intensità luminosa 10, supera la soglia, come faccio a distinguere due sorgenti distinte guardando soltanto alla risposta delle cellule gangliari?



Acuità Coni vs Bastoncelli

- La struttura dei bastoncelli che convergono in una sola cellula gangliare non da nessuna informazione
- Che due stimoli separati sono stati presentati ai fotorecettori.
- Nei coni, la connessione diretta con le cellule gangliari permette di distinguere quale fotorecettore è stato stimolato

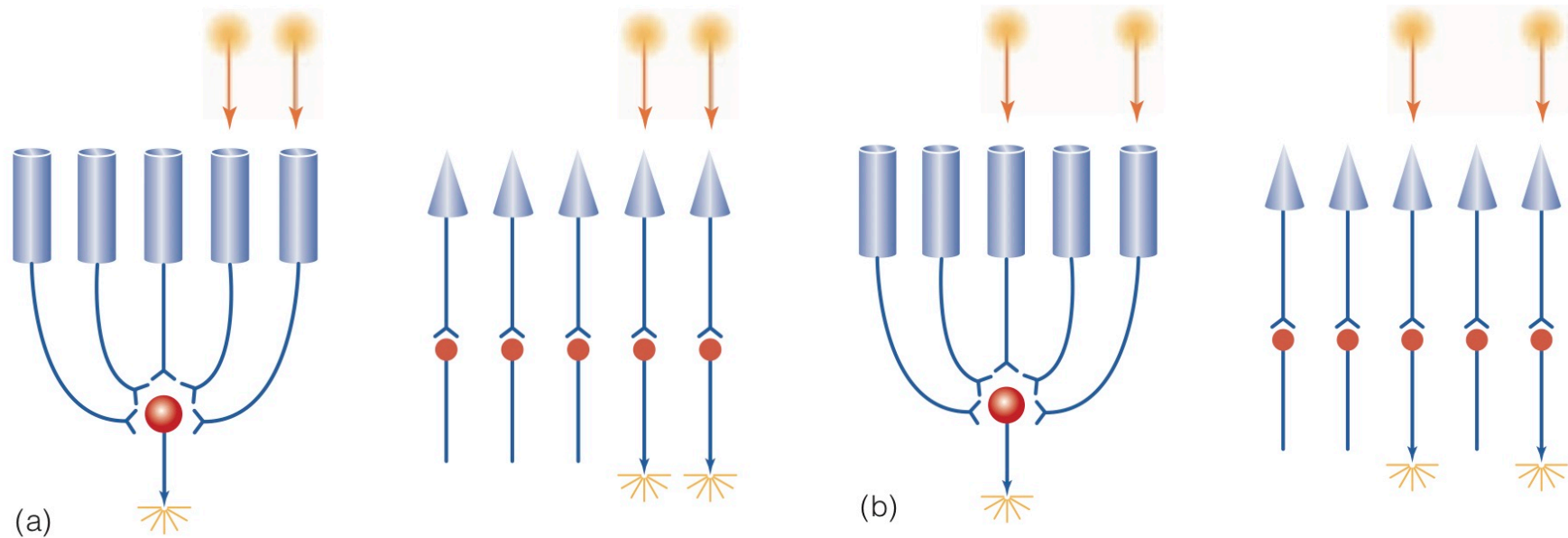


Immagine tratta dal libro Sensation and Perception, B. Goldstein

Acuità visiva

- Viene definita come il più piccolo angolo visivo sotteso da un ciclo di reticolo che è possibile percepire
 - Ciclo di un reticolo: la coppia formata dalla barra chiara e quella scura

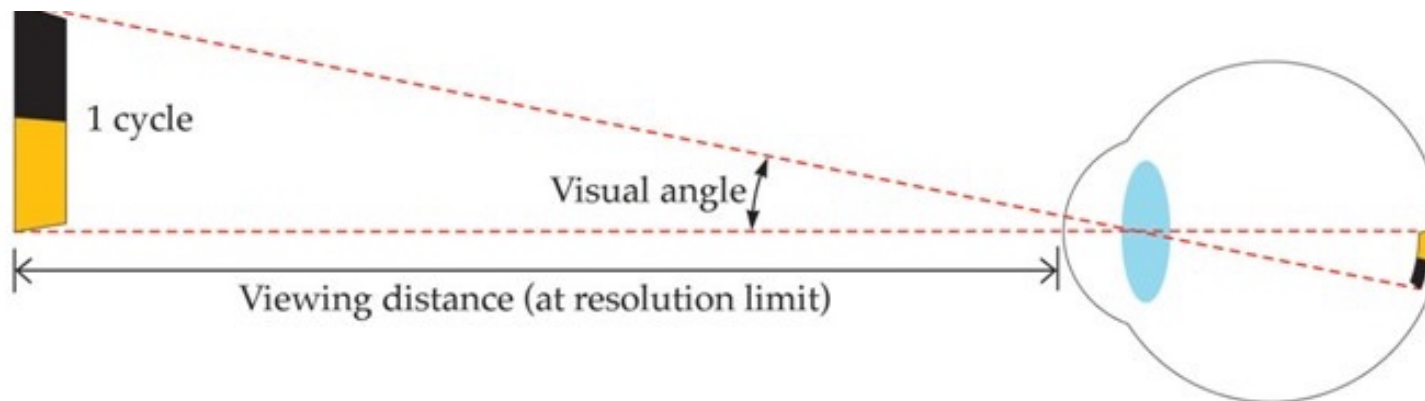
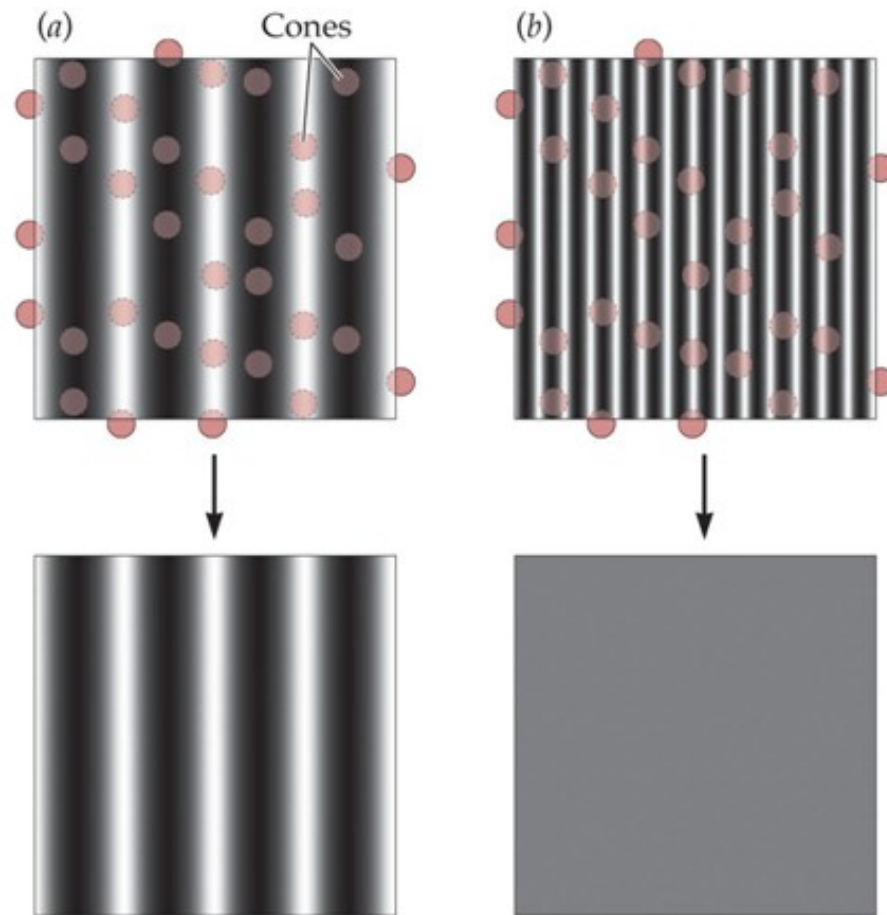


Immagine tratta dal libro Sensation and Perception, J. Wolfe

Acuità visiva

- Il limite dell'acuità visiva per la visione foveale è circa 0°
- Infatti il limite è dato dalla distanza centro a centro dei coni a livello della fovea
 - acuità visiva per la visione foveale è circa 0.017°

Acuità visiva



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 3.3 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Misura dell'acuità visiva

- Gli oculisti non descrivono l'acuità visiva attraverso angoli visivi e cicli retinici
- Sfruttano un metodo studiato da un olandese Herman Snellen nel 1862
- Snellen ideò delle lettere con dei rapporti fissi
 - Ogni lettera è 5 volte maggiore dei tratti che la compongono

Misura dell'acuità visiva

- La lettera di Snellen: la grandezza totale è 5 volte la dimensione di ogni tratto



Misura dell'acuità visiva

- Definizione di Snellen:
 - Rapporto tra la distanza che permette appena di identificare la lettera/ la distanza che una persona normale riesce appena a identificare quella lettera
 - Modifiche successive: Osservatore è posizionato a una distanza fissa e deve leggere delle lettere che diminuiscono via via in grandezza
- In Italia si usa un sistema adattato
 - Il test di Monoyer, in cui si valuta la capacità visiva del soggetto attraverso la capacità di riconoscere le lettere in 10 righe
 - Valutata come 10/10, ovvero riusciamo a distinguere dettagli che sottendono un 1' di angolo.

Differenze nei Fotorecettori

Bastoncelli	Coni
Acromatici (1 fotopigmento)	Tri-cromatici (3 fotopigmenti)
Sensibilità elevata	Sensibilità bassa
Alta convergenza	Bassa convergenza
Bassa acuità: non è presente nella fovea, vie retiniche altamente convergenti	Alta acuità: particolarmente concentrato nella fovea, vie retiniche meno convergenti
Periferici 100 milioni	Centrali 6milioni
Risposta lenta	Risposta rapida
Lento adattamento al buio	Veloce adattamento al buio
Saturazione della risposta	No saturazione della risposta

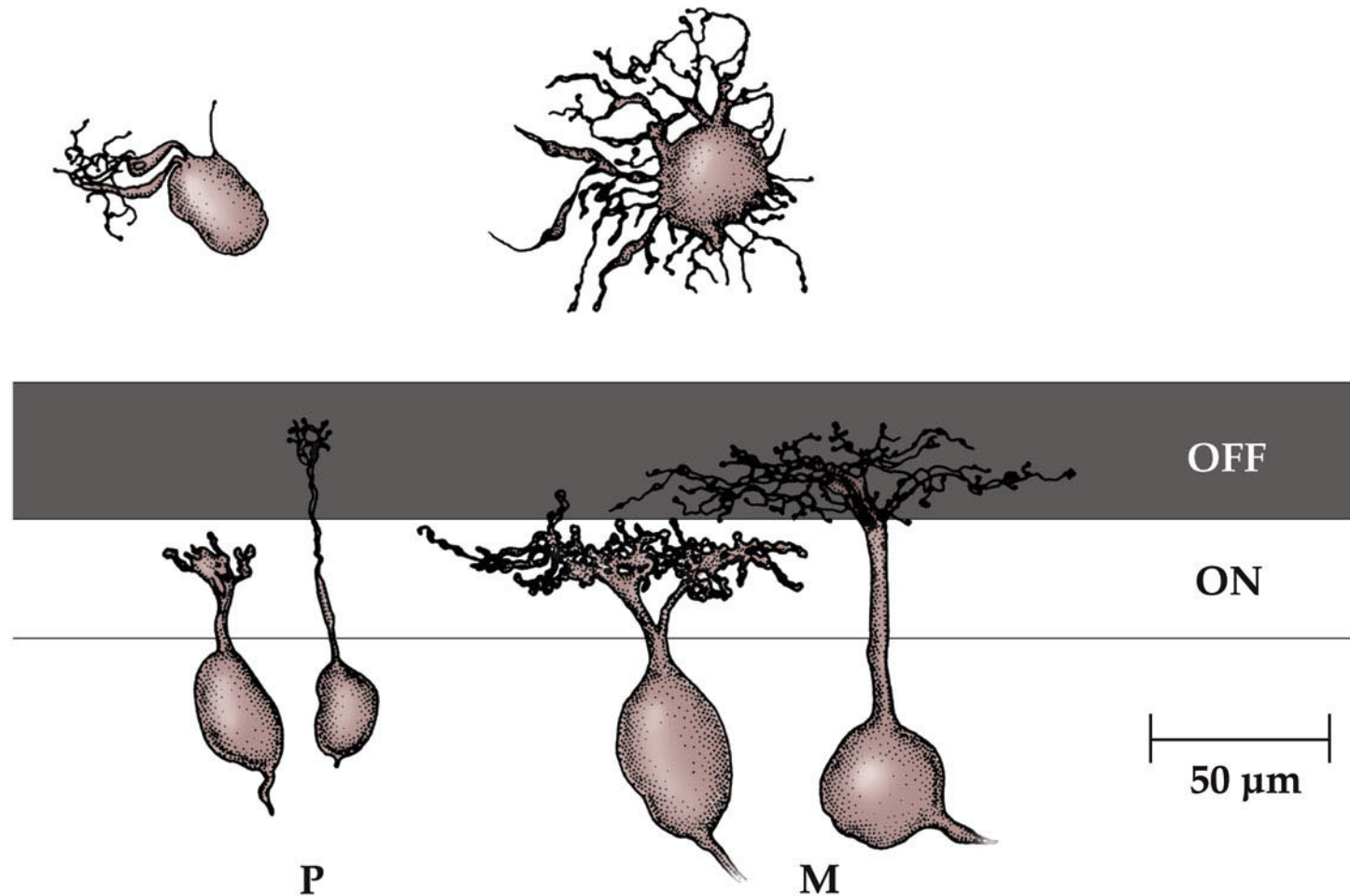
L'elaborazione del segnale visivo

- La seconda tappa per la costruzione del messaggio visivo è la risposta delle cellule gangliari
- Lo stimolo luminoso raccolto dai fotorecettori non viene inviato al cervello come tale, ma subisce una prima rielaborazione già a livello della retina.

L'elaborazione del segnale visivo

- Le cellule gangliari retiniche hanno proprietà che permettono loro di mettere in evidenza i contrasti di luminosità ed i mutamenti rapidi delle immagini visive.
- I diversi tipi di cellule gangliari sono specializzati per l'analisi di particolari aspetti dell'immagine visiva (colore, forma, movimento ecc)

Struttura delle cellule gangliari



SENSATION & PERCEPTION 3e, Figure 2.13
© 2012 Sinauer Associates, Inc.

Campo recettivo

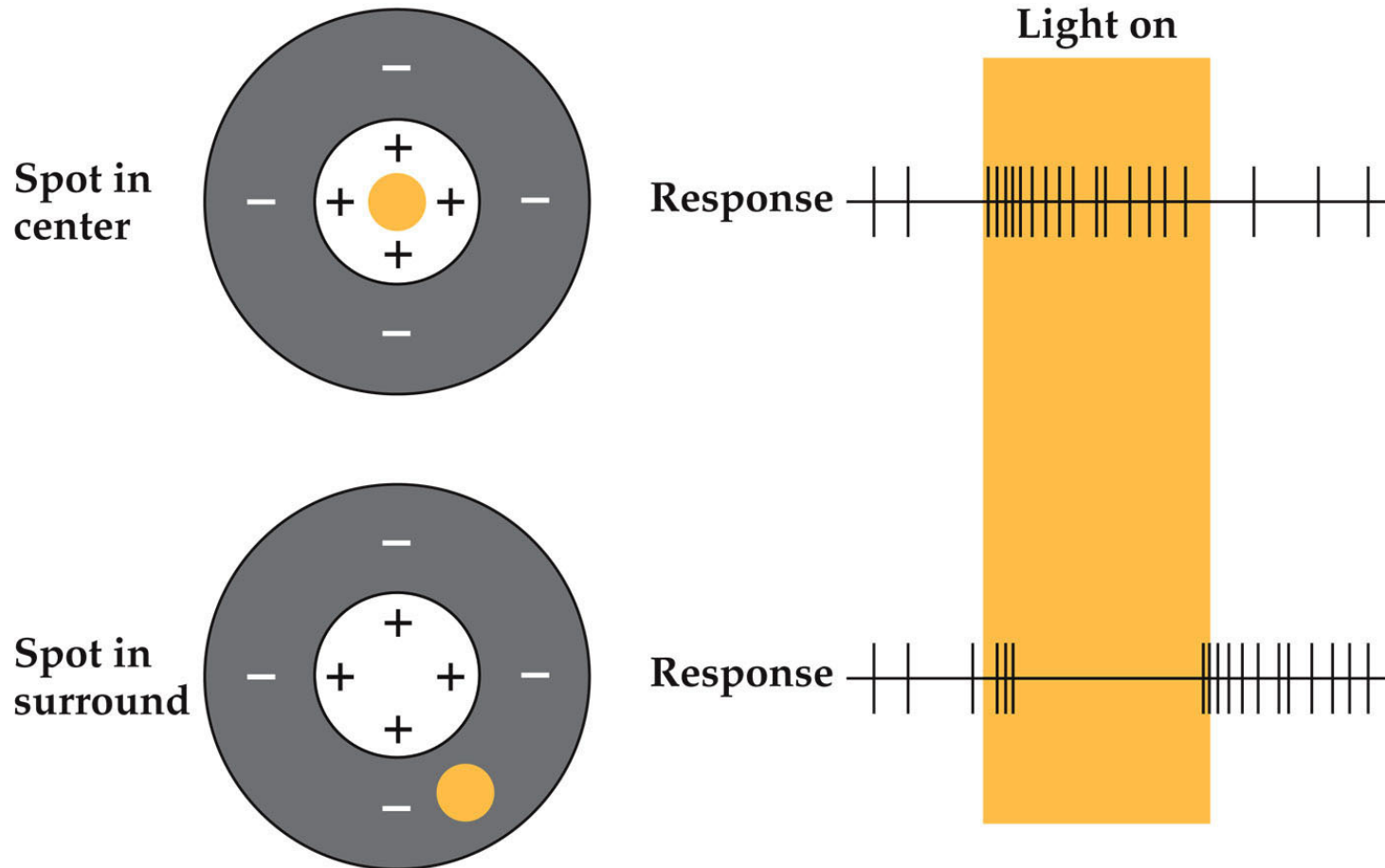
- La regione dello spazio in cui uno stimolo è in grado di attivare un neurone
- Determinato dalla grandezza del campo dendritico della cellula
 - Cellule grandi sono in contatto con più fotorecettori → campo recettivo grande
 - cellule grandi risponde a porzione del campo visivo più grande

Differenza Cellule Grandi e Piccole

- Differenti risposte temporali:
 - Grandi tendono a dare risposte più transitorie
 - Breve raffica di impulsi quando è presente la luce, dopo ritorna alla sua scarica temporale standard anche se la luce rimane accesa
 - Piccole tendono a mantenere l'informazione
 - Rispondono con scariche sostenute durante tutto il tempo che lo stimolo è presente nelle regioni eccitatorie

Cellule Centro On

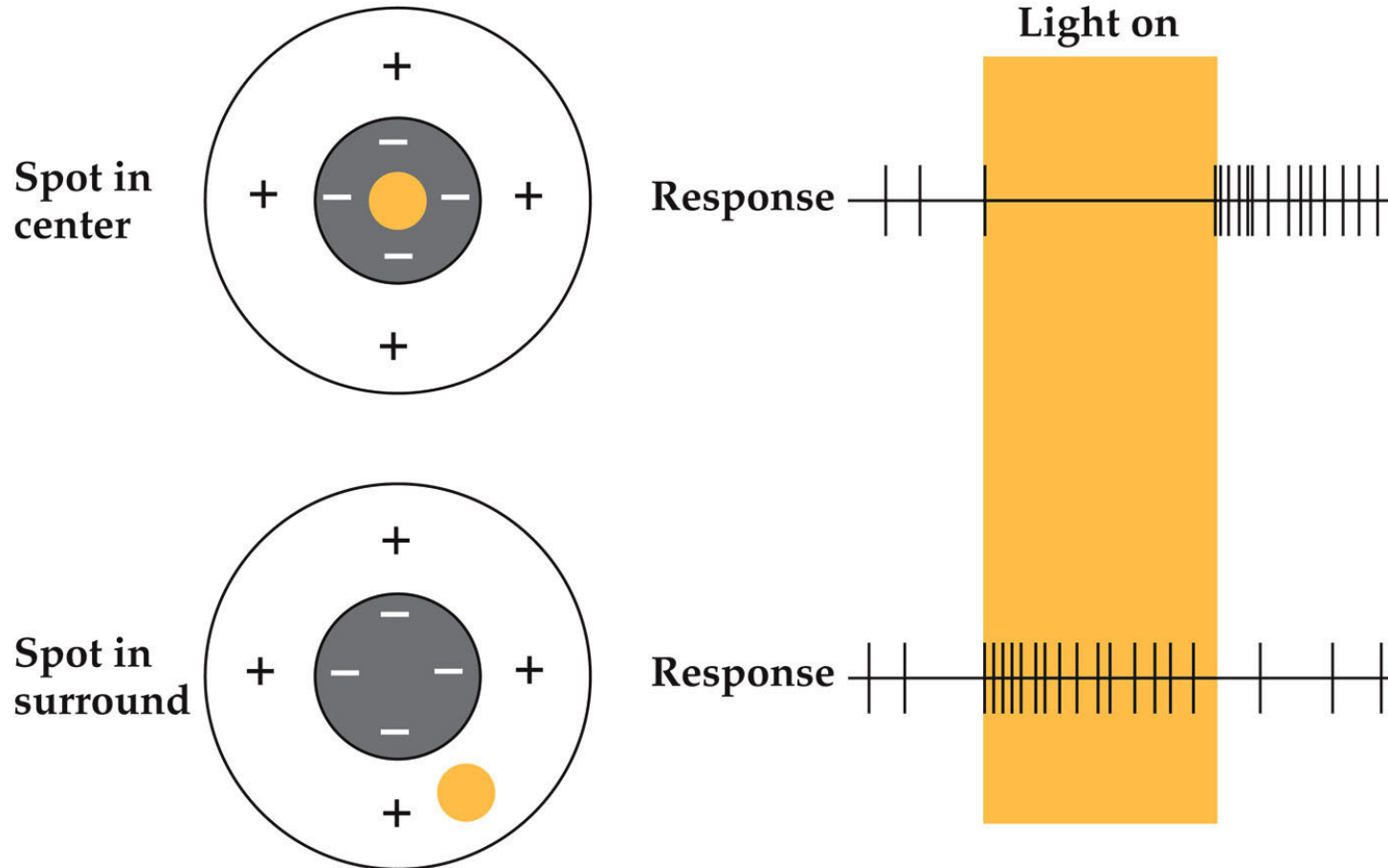
(a) ON-center ganglion cell



SENSATION & PERCEPTION 3e, Figure 2.14 (Part 1)
© 2012 Sinauer Associates, Inc.

Cellule Centro Off

(b) OFF-center ganglion cell



SENSATION & PERCEPTION 3e, Figure 2.14 (Part 2)
© 2012 Sinauer Associates, Inc.

Cellule Gangliari

- Lavoro principale delle cellule gangliari è l'analisi del contrasto.
- L'organizzazione centro-periferia porta ad una risposta neurale che amplifica il contrasto dei bordi
- Al sistema visivo interessano soprattutto le variazioni di luminosità locali, piuttosto che quelle assolute

Cellule Gangliari

- Per una cellula gangliare retinica il campo recettivo è quella porzione di retina che se stimolata produce la massima risposta in quella cellula gangliare
- Il campo recettivo di una cellula gangliare è circolare con 2 regioni concentriche ad attività antagonista

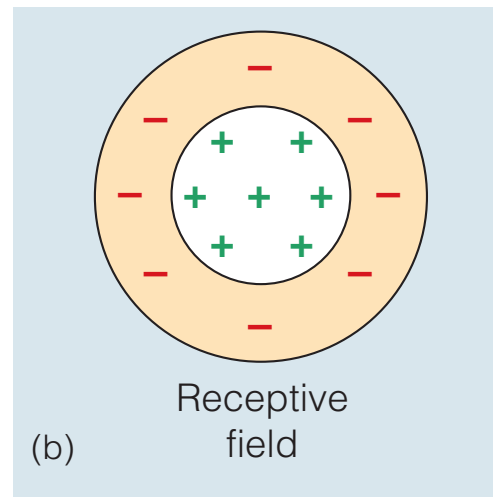
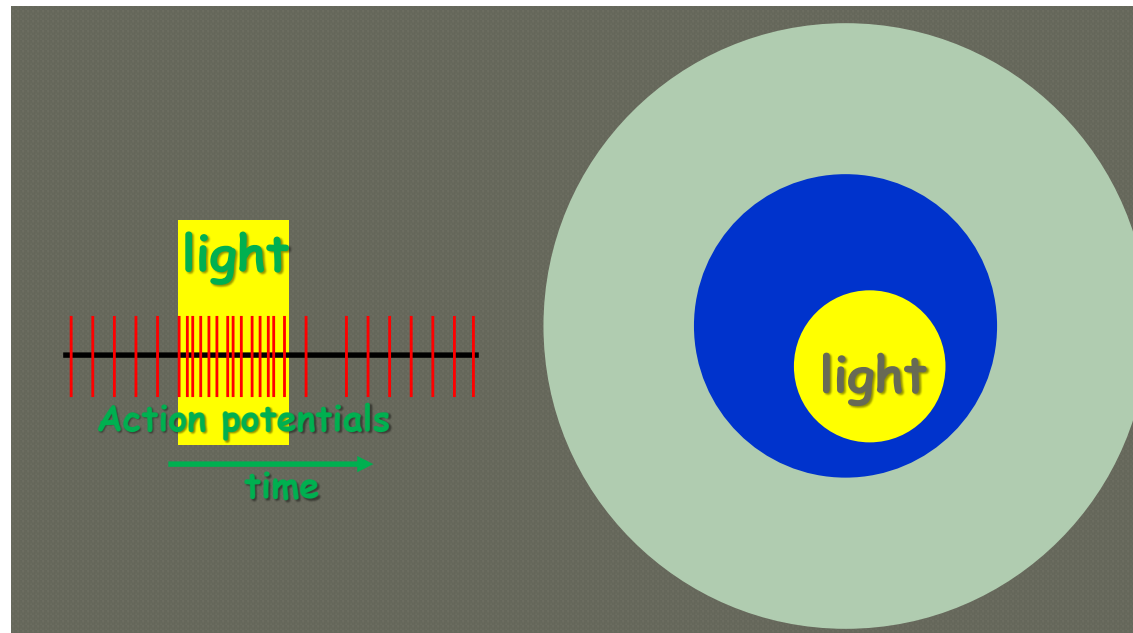


Immagine tratta dal libro
Sensation and Perception,
B. Goldstein

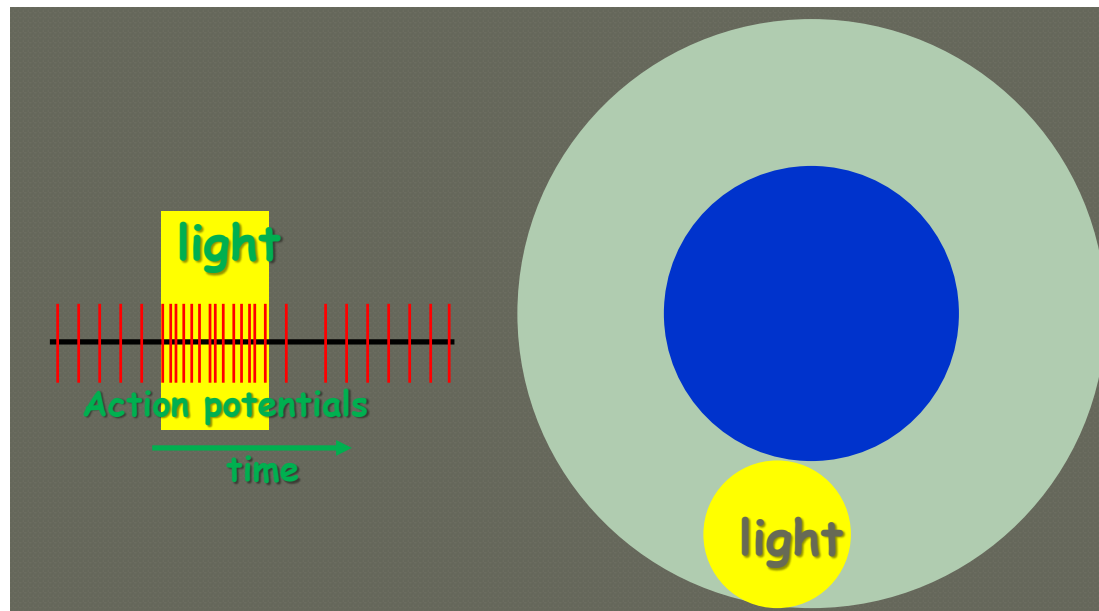
Cellule Centro-on

- Rispondono aumentando la frequenza dei potenziali di azione quando la luce illumina la il centro del campo recettivo



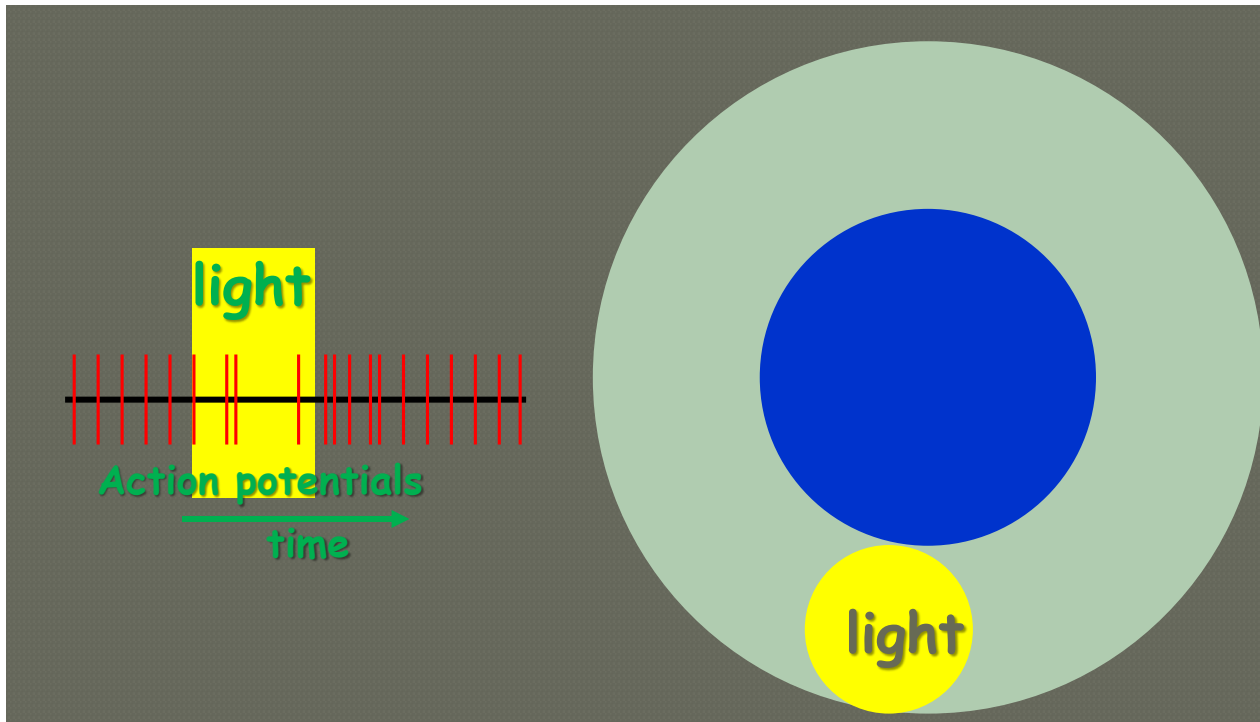
Cellule Centro off

- Rispondono aumentando la frequenza dei potenziali di azione quando la luce illumina la periferia del campo recettivo



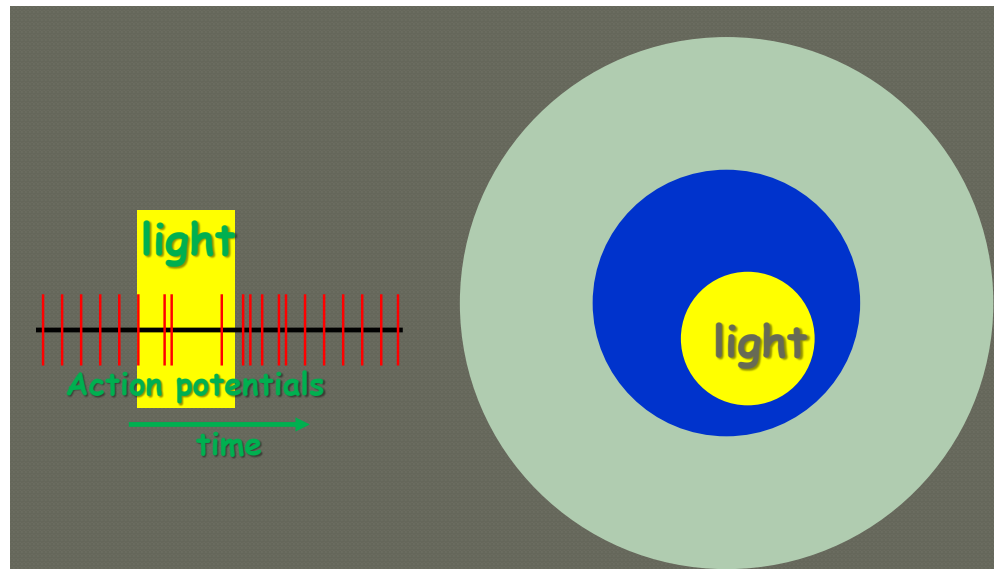
Cellule Centro-on

- Sono inibite quando la luce illumina la periferia del loro campo recettivo



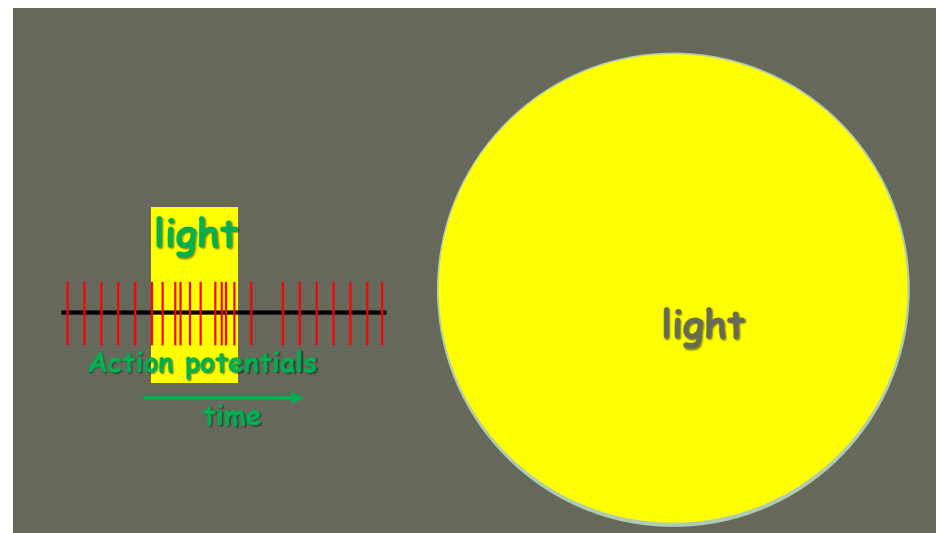
Cellule Centro off

- Sono inibite quando la luce illumina il centro del loro campo recettivo

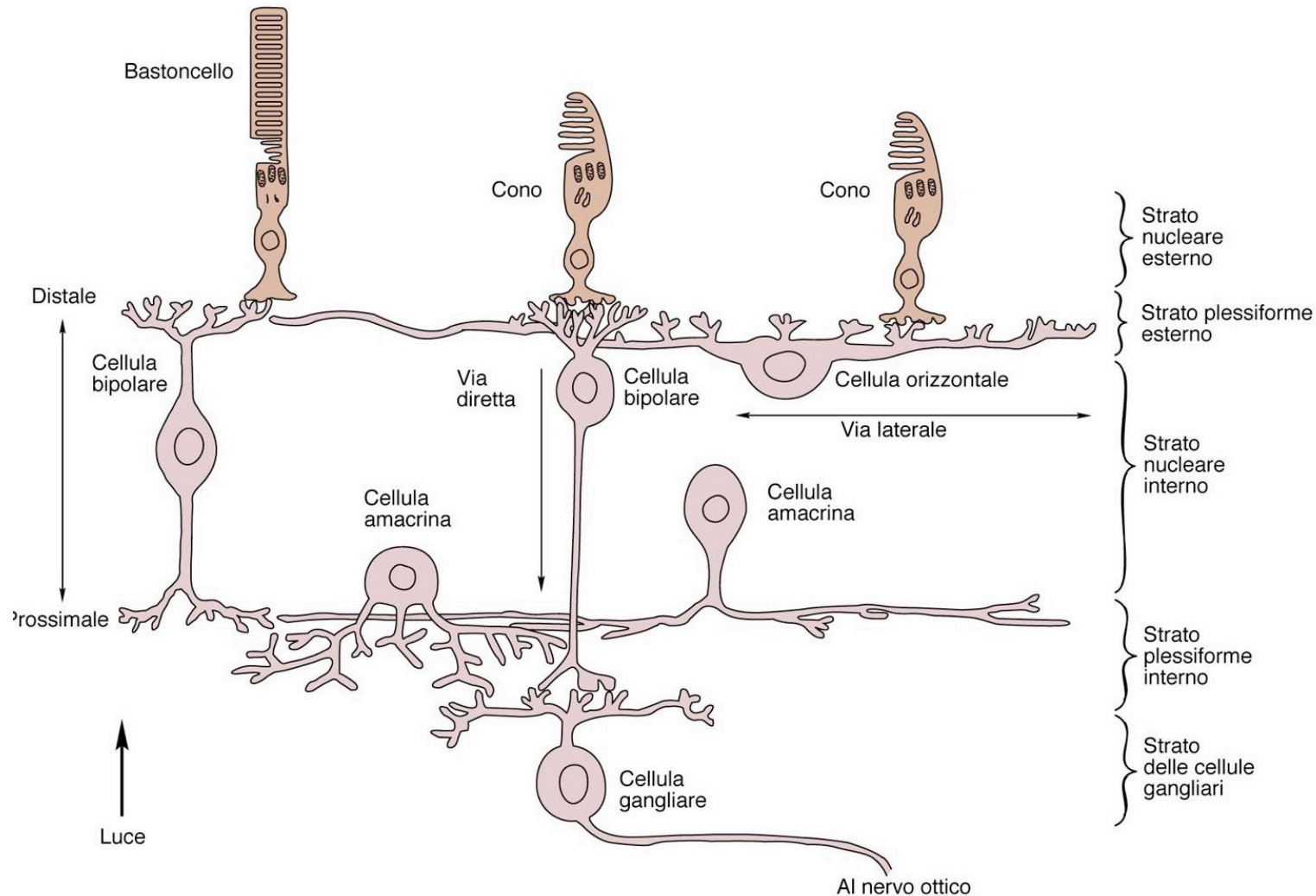


Cellule Centro-on

- Rispondono con una debole costante attività quando la luce illumina l'intero campo recettivo



Trasmissione del segnale visivo



L'elaborazione dell'immagine

- La presenza dell'antagonismo centro-periferia nella retina è un meccanismo generale per aumentare il contrasto in un'immagine visiva.
- Il nostro occhio, infatti, è disegnato non per misurare le intensità assolute di luminosità ma i valori relativi degli stimoli provenienti da diverse zone del campo visivo, cioè i contrasti
 - Le derivate della luce e non i valori assoluti dell'intensità
- Per questo motivo, quanto chiaro-scuro vediamo in una regione del campo visivo, non dipende solo dall'intensità dello stimolo fisico, ma anche dal contesto
- Infatti, due aree fisicamente uguali possono apparire l'una più chiara dell'altra se circondate rispettivamente da uno sfondo più scuro o più chiaro

L'elaborazione dell'immagine

- Contrasto simultaneo
 - I quadrati piccoli hanno la stessa intensità.
 - A causa del differente sfondo però non sembrano uguali



L'elaborazione dell'immagine

- La spiegazione dell'antagonismo centro-periferia si è avuta quando si è capito che le cellule gangliari ereditano tale comportamento dalle cellule bipolari dello stesso tipo
- Quindi anche le cellule bipolari saranno centro-on e centro-off

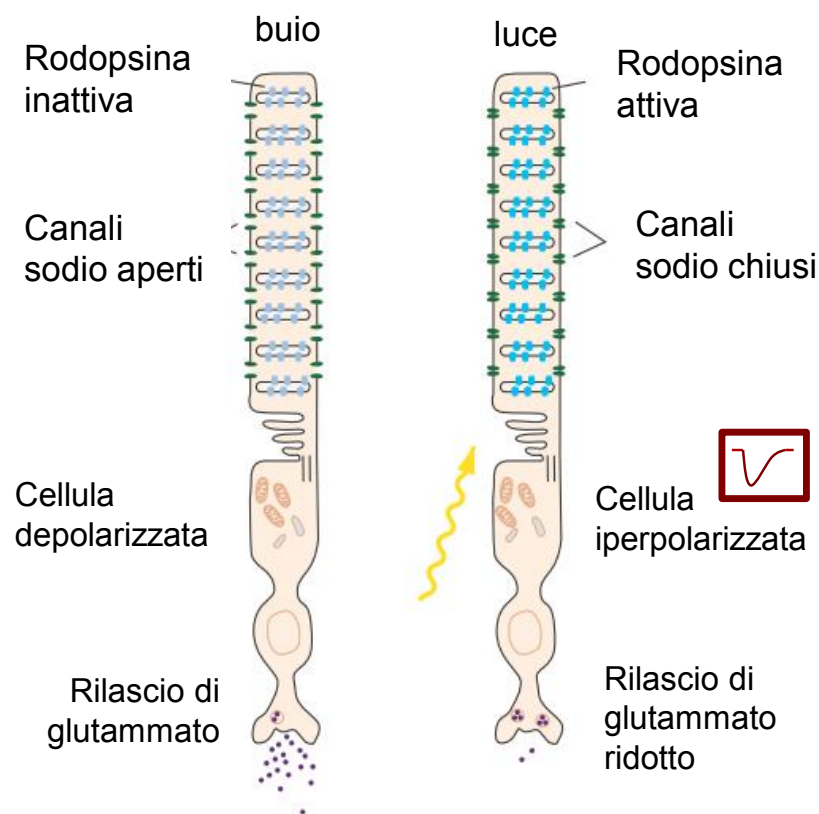
- I percorsi centro-on e centro-off iniziano già dalle cellule bipolari: infatti cellule bipolari centro-on depolarizzate dalla luce, a loro volta depolarizzano le cellule gangliari centro-on.
- Analogamente, le bipolari centro-off, iperpolarizzate dalla luce, iperpolarizzano la cellula gangliare centro-off corrispondente

Cellule Bipolari

- Chi è che determina una diversa risposta delle cellule Bipolari?
- Questo avviene perché le bipolari centro-on e centro-off hanno un comportamento diverso al glutammato rilasciato dal fotorecettore

Cellule Bipolari

- Rilascio del glutammato dal fotorecettore

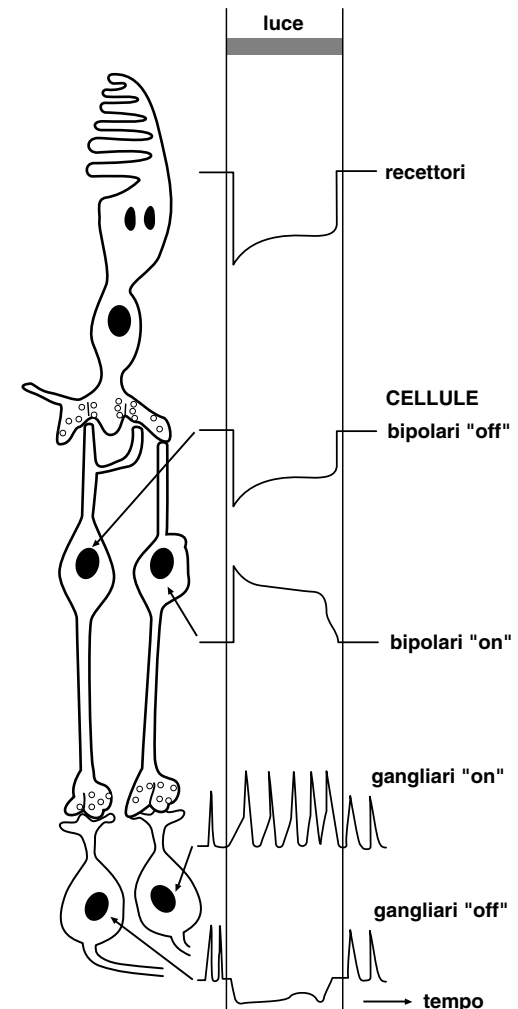


Cellule Bipolari

- Cellule ON
 - Glutammato agisce come neurotrasmettitore inibitore
 - Attivazione di un processo che porta alla chiusura dei canali cationici con conseguente iperpolarizzazione
- Cellule OFF
 - Glutammato agisce come neurotrasmettitore eccitatore
 - Attivazione di un processo che porta alla apertura dei canali cationici con conseguente depolarizzazione

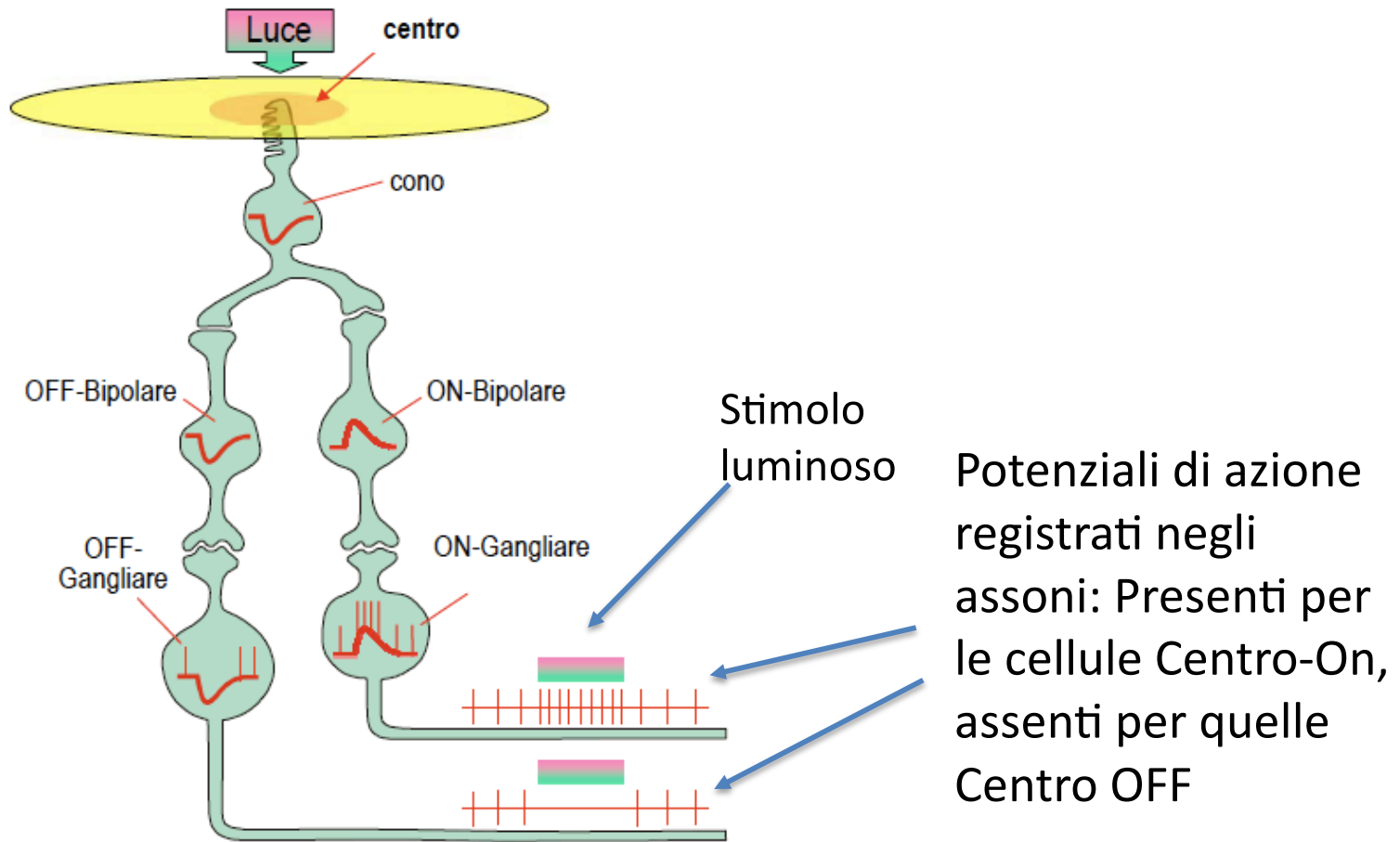
Funzionamento Cellule Bipolari

- Ogni cono si connette a due tipi di cellule bipolari.
- Al buio, il recettore è depolarizzato e libera il suo mediatore, che provoca depolarizzazione delle bipolari "off" e iperpolarizzazione delle bipolari "on".
- In risposta a un lambo di luce, il cono si iperpolarizza (prima traccia in alto) e diminuisce perciò la liberazione di mediatore sinaptico. Segue poi l'iperpolarizzazione nelle bipolari "off" (seconda traccia) e la depolarizzazione delle bipolari "on" (terza traccia).
- Gli effetti evocati dalla luce nelle bipolari si trasmettono infine alle cellule gangliari (tracce inferiori) che si dividono anch'esse in due popolazioni, la prima eccitata e la seconda inibita dalla luce.



Funzionamento Cellule Bipolari

- Segnale luminoso nel centro del campo recettivo di un cono



Cellule orizzontali

- Le cellule orizzontali connettono i fotorecettori ad altri fotorecettori immediatamente circostanti
- Fotorecettori di centro ON: le connessioni con le cellule orizzontali inibiscono i fotorecettori della zona anulare OFF - inibizione laterale
- Fotorecettori di centro OFF: le connessioni con le cellule orizzontali attivano i recettori della zona anulare ON

Cellule orizzontali

- Questi fenomeni permettono di definire meglio le variazioni di illuminazione tra le due zone (effetto di contrasto)
- In conclusione, l'attività spontanea di una cellula gangliare può essere esaltata o inibita in funzione della localizzazione retinica dello stimolo. Ciò vale specularmente anche per i centri OFF

Cellule amacrine

- Le cellule amacrine ricevono impulsi eccitatori dalle cellule bipolari
- Trasmettono quindi un segnale eccitatorio alle cellule gangliari
- In funzione della localizzazione retinica dello stimolo luminoso, la frequenza di scarica di una cellula gangliare potrà essere influenzata