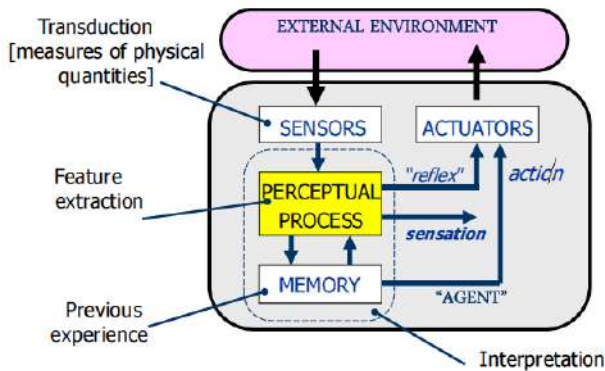


## Sistemi neurosensoriali

### 1. Introduzione

### 2. Funzione e struttura del sistema neurosensoriale

1. Interazione tra il soggetto e l'ambiente esterno. Il processo percettivo può fermarsi alla sensazione, senza sfociare necessariamente nell'azione; è influenzato dalla memoria, che permette di pianificare l'azione e agire sulla base delle esperienze precedenti. Senza il cervello ad interpretarle, le sensazioni non esistono! (i colori sono solo lunghezze d'onda, essendo proprietà fisiche, possiamo misurarli)



La *percezione* è un'organizzazione accurata delle proprietà degli oggetti, che ci permette di interagire con essi. Non è una mera registrazione dell'ambiente esterno, in parte dipende da costrutti interni, secondo

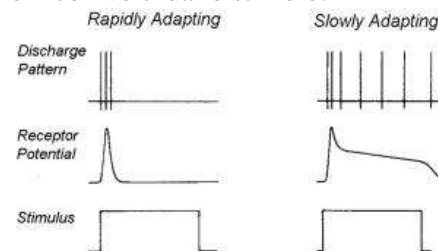
le limitazioni del nostro SN.

I *processi percettivi* ci permettono di capire la struttura dei segnali che arrivano ai recettori, ovvero le loro proprietà fondamentali.

La percezione avviene in 3 step: stimolo fisico, trasduzione dello stimolo in un messaggio elettrochimico, risposta (tipicamente l'esperienza cosciente o la sensazione). Ci sono due approcci possibili di studio: la psicofisica e la fisiologia sensoriale.

La **psicofisica** studia la relazione tra le caratteristiche fisiche dello stimolo e i 4 attributi dell'esperienza sensoriale:

- *modalità*, come si rileva lo stimolo; opera di recettori specifici sollecitati da trigger features.
- *intensità*. Dipende dall'intensità dello stimolo che produce la sensazione; è legata al concetto di soglia, sotto la quale lo stimolo non viene percepito. L'intensità viene codificata per frequenza dei singoli neuroni e attività della popolazione di neuroni coinvolti dallo stimolo.
- la *durata* della percezione differisce, in generale, dalla durata dello stimolo, ed è legata alla sua intensità. Possono intervenire meccanismi di adattamento per cui i recettori smettono di rispondere a stimoli costanti. Esistono recettori a rapido e a lento adattamento.
- la localizzazione di uno stimolo è legata alla densità dei recettori, si parla di risoluzione.



Legge di Weber sull'intensità della percezione. L'esperimento consisteva nel far reggere a una persona bendata due pesi, uno di riferimento, e nel far rilevare la differenza di peso. Si è visto come il soggetto riuscisse a rilevare una differenza di 10gr su 100 ma non su un peso da 1kg. Quindi la differenza percepibile non rimane costante ma va riscalata in modo percentuale rispetto al peso di riferimento. A rimanere costante è il rapporto tra la differenza dei pesi e il peso di riferimento. Fechner ha ampliato la prospettiva affermando che la variazione di percezione è proporzionale alla variazione dello stimolo, con costante k da determinarsi sperimentalmente. Per determinare c si pone la percezione  $\mathcal{S}$  uguale a 0.

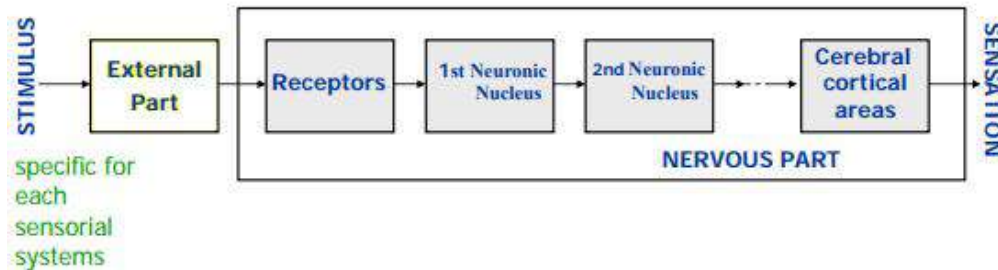
$$\Delta \mathcal{S} = k \frac{\Delta s}{s} \quad \Delta s \rightarrow ds \Rightarrow \frac{d\mathcal{S}}{ds} = k \frac{1}{s} \Rightarrow \mathcal{S} = k \log(s) + c$$

$$c = -k \log(s_0)$$

La **fisiologia sensoriale** si concentra invece sui processi neurali che dai recettori vanno al SNC, studia quindi le modalità della trasduzione e la seguente processazione.

Al momento si sta andando incontro a una fusione dei due approcci, grazie alle tecniche di fMRI che permettono di studiare le risposte neurali mentre il soggetto svolge i compiti.

2. Le percezioni sensoriali sono anche propriocettive, in quanto permettono di conoscere lo stato del corpo. Costituiscono degli input, insieme alle informazioni provenienti dal mondo esterno. Gli output sono invece le sensazioni, una rappresentazione interna dell'ambiente e dello stato, che può concludersi nell'azione.



La parte esterna è costituita da organi specifici che fanno da interfaccia tra lo stimolo e il SN. Prima ancora della trasduzione, l'informazione proveniente dall'ambiente esterno va convogliata al meglio; ad esempio nel sistema uditivo intervengono il padiglione auricolare, il canale uditivo, le 3 ossicine, e la trasduzione avviene solo nella coclea! Ad occuparsene sono i recettori, ed essendo il segnale risultante di tipo elettrochimico, comune a tutti gli stimoli, è possibile l'integrazione neurosensoriale. I recettori sono neuroni con albero dendritico modificato, le cui terminazioni operano la trasduzione. La lunghezza dei loro assoni varia con la funzionalità: coni e bastoncelli hanno assoni di circa 10 cm, quelli dei meccanocettori possono invece superare il metro. Il segnale viene poi convogliato e elaborato attraverso i nuclei di relay (di ritrasmissione), diversi ordini di neuroni, per giungere infine alla corteccia. A differenza dei recettori, che sono direttamente eccitati dallo stimolo, i neuroni di ordine superiore rispondono solo indirettamente.

Il *campo recettivo* di un recettore è definito come lo spazio materiale che il recettore occupa all'interno dell'organo recettivo. Il campo recettivo di un generico neurone sensoriale del SNC è definito dallo spazio recettivo che influenza la sua risposta. Più recettori inviano il segnale trasdotto allo stesso neurone, e così via risalendo gli strati; il neurone finale nel SNC avrà afferenze da moltissimi recettori e quindi un campo recettivo molto ampio. I campi di recettori adiacenti possono parzialmente sovrapporsi.

Ci sono 3 principi organizzativi dei percorsi neurali:

- gerarchia, l'informazione progredisce in maniera consecutiva tra gli strati
- parallelismo, i percorsi seriali sono numerosi, con diversi neuroni finali nel SNC
- topografia, la distribuzione dei recettori sulla superficie ricettiva viene mantenuta e rappresentata ordinatamente nella corteccia. Si mantiene la vicinanza.

Ovviamente ci sono anche percorsi efferenti dal SNC alla periferia, che intervengono ad esempio per adattare il modello comportamentale rispetto al riscontro sensoriale dell'ambiente. Possiamo riconoscere una simmetria sagittale nel SN che presenta decussazioni, come ad esempio nel chiasma ottico. La duplicazione degli organi di senso garantisce ridondanza ma soprattutto permette di localizzare la sorgente di un suono nello spazio o di percepire la profondità. Si può poi parlare di *intermodalità sensoriale*, cioè di integrazione delle informazioni provenienti da sensi diversi, che avviene nei nuclei di interscambio; questi spesso ricevono anche informazioni motorie e poi afferiscono al SNC, sono fondamentali per il coordinamento sensorimotorio.

# La luce e la retina

1. La fisica della visione
2. Struttura e funzione della retina

1. La luce è una forma di energia radiante che può essere descritta come raggi, onde o particelle. Lo spettro degli ultravioletti comprende le lunghezze d'onda tra i 10 e i 380nm, la luce visibile è tra i 380 e i 780 nm, l'infrarosso tra i 780 e i 10<sup>6</sup> nm. L'energia è proporzionale alla frequenza  $E=h\nu$ , con  $h$  costante di Planck. Ci sono 3 fenomeni di interazione:

- assorbimento, energia dispersa come calore. Se la luce non fosse assorbita dai fotorecettori non potrebbe essere trasmessa.
- riflessione, speculare su superfici riflettenti e lucide, diffusiva su superfici scabrose. Se gli oggetti non riflettessero la luce, sarebbero invisibili!
- trasmissione, di solito con un angolo di rifrazione diverso da quello di incidenza. La rifrazione attraverso il cristallino permette la formazione dell'immagine sulla retina.

Definiamo *lunghezza focale*  $f$  la distanza tra il centro della lente e il piano di messa a fuoco. Se  $f$  è espressa in metri,  $1/f$  è la diottria e misura la potenza della lente. Fenomeni di errata messa a fuoco prendono il nome di aberrazioni. Possono essere sferiche, e quindi si ha sfocamento perché i raggi non convergono tutti nello stesso punto, oppure cromatiche, quando i raggi convergono in punti diversi a seconda della loro lunghezza d'onda, causando frange arcobaleno nei contorni.

La misura dell'intensità luminosa può essere espressa tramite grandezza *radiometriche* o *fotometriche*. Le prime misurano l'energia dell'intero spettro della radiazione elettromagnetica nel tempo, e quindi la potenza, sono oggettive. Le seconde invece pongono l'accento sulla percezione, per cui la grandezza radiometrica è scalata in base alla sensibilità dell'occhio umano che la percepisce.

Radiometric			Photometric		
Quantity	Symbol	Units	Quantity	Symbol	Units
Radiant Power	$\Phi_e$	W	Luminous Flux	$\Phi_v$	lumens (lm)
Radiant Intensity	$I_e$	W/sr	Luminous Intensity	$I_v$	lm/sr
Irradiance	$E_e$	W/m <sup>2</sup>	Illuminance	$E_v$	lm/m <sup>2</sup>
Radiance	$L_e$	W/m <sup>2</sup> -sr	Luminance	$L_v$	lm/m <sup>2</sup> -sr

"e" = "energetic"  
"v" = "visual"

La luminanza è la percezione soggettiva della luminosità di una sorgente di luce. Parliamo di visione *fotopica* se l'occhio è adattato a condizioni di luce diurna, *scotopica* se la luce presente è molto scarsa, *mesopica* se si ha una via di mezzo.

Le funzioni di efficienza della luminosità spettrale,  $V(\lambda)$ , sono curve empiriche medie che descrivono come la sensibilità dell'occhio umano vari a seconda delle lunghezze d'onda; i fotorecettori infatti non sono ugualmente sensibili a tutte le  $\lambda$ . Per determinarle si usa la fotometria flicker eterocromatica: si mostra ad un occhio una luce flicker con una certa lunghezza d'onda e all'altro una luce fissa. Il soggetto fa in modo di regolare l'intensità per non vedere il flicker di disturbo. Queste curve si usano come peso per passare da lunghezze radiometriche a fotometriche:

$$X_v = K_m \int_{380nm}^{780nm} X_e(\lambda)V(\lambda)d\lambda$$

$$X'_v = K'_m \int_{380nm}^{780nm} X_e(\lambda)V'(\lambda)d\lambda$$

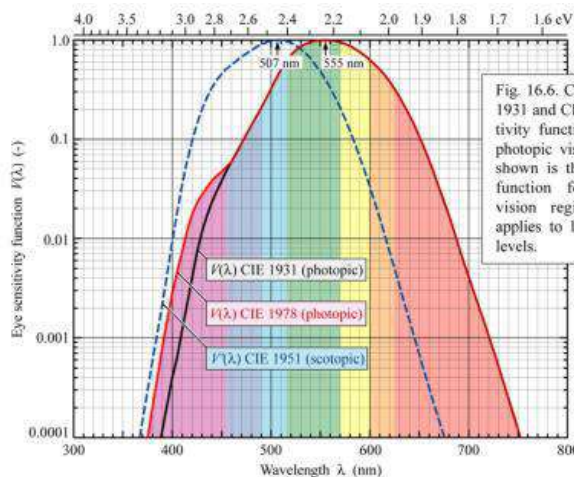
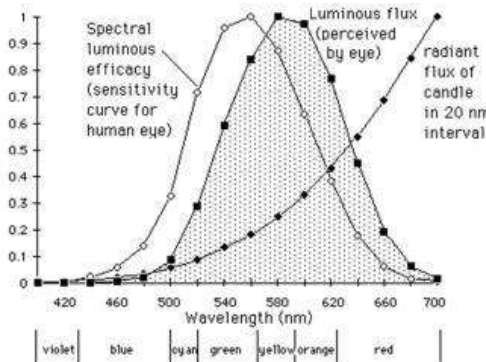


Fig. 16.6. Comparison of CIE 1931 and CIE 1978 eye sensitivity functions  $V(\lambda)$  for the photopic vision regime. Also shown is the eye sensitivity function for the scotopic vision regime,  $V'(\lambda)$ , that applies to low ambient light levels.

Equivalgono ad un filtraggio. Le costanti  $K$  si determinano in base alla grandezza fisica in uso (flusso luminoso piuttosto che irradianza ecc). Il primo integrale si riferisce alla visione diurna, il secondo a quella scotopica.

Perché vediamo gialla la fiamma di una candela? Il colore percepito di un oggetto dipende dallo spettro del suo flusso radiante scalato in base alla percezione dell'occhio  $V(\lambda)$ . Se l'occhio rispondesse allo stesso modo a tutte le lunghezze d'onda, vedremmo la fiamma rossa, visto che il suo flusso radiante è massimo per quelle lunghezze d'onda; essendo però l'occhio molto più sensibile al giallo, così ci appare la fiamma.



2. La retina è la parte dell'occhio in cui sono presenti i fotorecettori, poggia sulla corioide che, essendo vascolarizzata, apporta i nutrienti. La retina è organizzata in 5 strati e coni e bastoncelli si trovano in quello più profondo. La fovea è la zona di maggiore acuità visiva, in cui la luce colpisce direttamente i fotorecettori, ed è interamente costituita da coni. Le cellule gangliari, che costituiscono lo strato più superficiale, sono le uniche a inviare spike, sono l'output della visione e i loro assoni vanno a costituire il nervo ottico. Le altre cellule usano invece segnali elettrochimici, data la loro vicinanza. Possiamo riconoscere una connessione verticale, data da fotorecettori, cellule bipolari e gangliari, e una orizzontale, data dalle sinapsi con le cellule orizzontali e amacrine.

### I fotorecettori:

I *coni* rispondono in condizioni di luce diurna, sono circa 6 mln e si concentrano nella parte centrale dell'occhio. Esistono 3 tipi di coni che garantiscono la visione a colori RGB; complessivamente sono sensibili a lunghezze d'onda tra il verde e il giallo, ~580nm, ma vediamo molto meglio il rosso del blu, perché i coni deputati alla sua visione non si trovano nella parte centrale dell'occhio. I bastoncelli invece sono molti di più, circa 120 mln, sono disposti perifericamente e sono coinvolti nella visione notturna, sono pertanto molto più sensibili dei coni. La ragione della disposizione dei fotorecettori nella retina è evolutiva, in quanto, in condizioni di bassa luminosità è importante avere una visione periferica bene sviluppata, per evitare i potenziali pericoli. Di giorno invece è molto più sfruttata la regione foveale. I fotorecettori sono ancorati all'epitelio pigmentato, vascolarizzato, che cattura la luce evitando che venga riflessa nella retina. I felini ad esempio, essendo predatori notturni, devono cercare di sfruttare al meglio la poca luce che raggiunge i loro occhi, perciò il loro epitelio riflette la luce, in modo che questa ecciti i fotorecettori due volte.

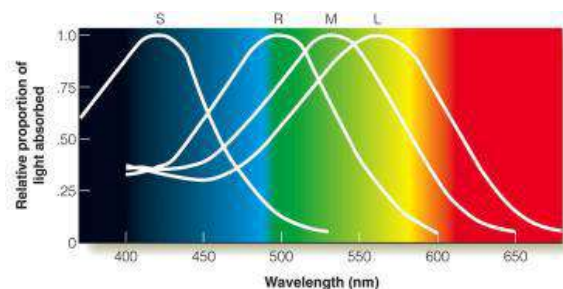
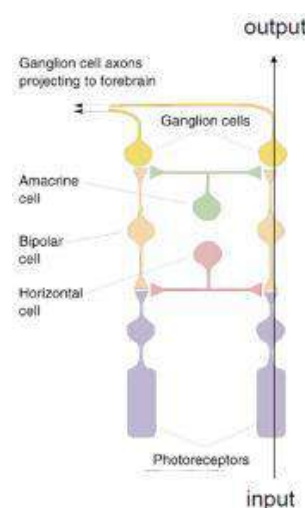
Quando un fotorecettore viene colpito dalla luce, si iperpolarizza, altrimenti rilascia tonicamente GLU, eccitatorio.

### Cellule orizzontali:

Sono neuroni di interconnessione tra i fotorecettori e le cellule bipolari adiacenti. Mediano le informazioni provenienti da recettori vicini e permettono all'occhio di adattarsi a condizioni di illuminamento diverse. Riuniscono le risposte di molti fotorecettori in un'area locale; con questi segnali inibiscono le bipolari.

### Cellule bipolari:

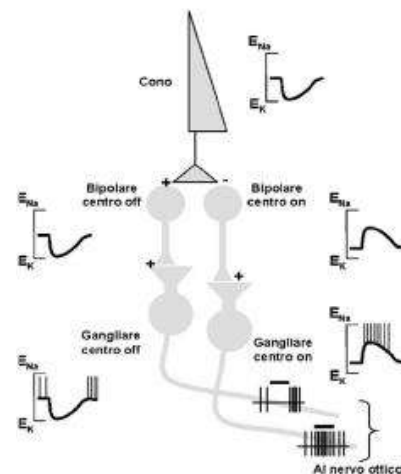
Vengono distinte in due classi e sono le prime ad avere un campo recettivo centre-surround. Le cellule bipolari ON sono connesse al fotorecettore con una configurazione invertente: il cono si iperpolarizza quando la luce lo raggiunge; la cellula bipolare centro ON è eccitata quando diminuiscono i livelli di glutammato, si depolarizza, e rilascia GLU a sua volta. Quindi le cellule centro ON sono eccitate dalla luce e





ne esistono 10 tipi diversi. Viceversa le cellule centro OFF sono eccitate dal passaggio luce -> buio, sono eccitate in presenza di GLU e ne rilasciano a loro volta.

Le cellule bipolari che fanno sinapsi con i bastoncelli sono tutte di tipo ON, perché devono rilevare la luce. I percorsi successivi vengono mantenuti distinti per cellule ON e OFF, in modo che il cervello possa lavorare per contrasto. Tra cellule bipolari e gangliari ci sono sempre sinapsi eccitatorie. Nel percorso ON: la bipolare si depolarizza -> aumenta la frequenza di scarica della gangliare, il treno di impulsi dura quanto lo stimolo luminoso. Percorso OFF: la bipolare si iperpolarizza, diminuisce la frequenza di scarica, il treno di impulsi si interrompe per la durata dello stimolo.



**Cellule amacrine:**

Sono interneuroni localizzati tra le cellule bipolari e quelle gangliari. Si occupano del filtraggio spaziale e temporale, aggiustano la luminosità e rilevano il movimento per gli animali più semplici. Ne esistono di 40 tipi e sono quasi tutte inibitorie. Sono ON/OFF in termini temporali.

**Cellule gangliari:**

Sono l'output finale dell'elaborazione retinica e trasmettono l'informazione, tramite i loro assoni, al cervello. Convertono la loro risposta in codice di frequenza che viaggia nell'assone. Se ne distinguono 5 tipi in base alla morfologia.

- Parasol, dette anche magnocellulari (M) per via dell'albero dendritico molto esteso. Sono anche dette  $\alpha$  in quanto hanno una risposta fasica, rapida, che si esaurisce in fretta. Hanno una bassa risoluzione spaziale, visto che il campo recettivo è ampio, ma una elevata risoluzione temporale, e da questo dipende la fascità. Non lineari spazialmente.
- Midget, dette anche parvocellulari (P), sono cellule  $\beta$ , toniche, poco reattive temporalmente perché hanno un campo recettivo piccolo. Sono circa l'80%. Lineari.
- Bistratificate o koniocellulari, sono circa il 10% del totale e molto piccole. Hanno elevata risoluzione temporale velocità di conduzione variabile.
- Fotosensitive o melanopsine, operano direttamente la fototrasduzione
- Altre cellule che proiettano al collicolo superiore, un modulo subcorticale deputato al controllo dei movimenti oculari.

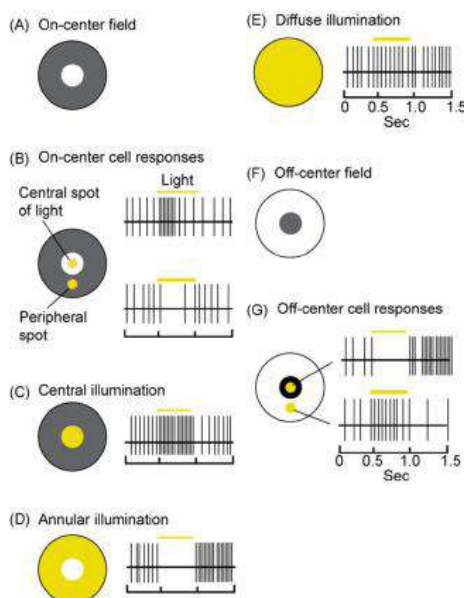
La distinzione tra cellule  $\alpha$  e  $\beta$  è legata alla dimensione del campo recettivo e varia con l'eccentricità: in periferia, dove abbiamo una bassa risoluzione spaziale, i campi recettivi sono più grandi. Il fatto di avere una risoluzione spaziale molto più elevata al centro dell'occhio fa sì che sia necessario il suo costante movimento (insieme a quello della testa e del corpo). Dirigendo lo sguardo raccogliamo informazioni fini, che poi andiamo ad integrare. Un altro vantaggio di questa organizzazione è che permette di risparmiare "in banda"; infatti in periferia, avendo meno risoluzione, abbiamo meno informazioni da elaborare!

126mln di fotorecettori convergono a 1 mln di cellule gangliari, si parla quindi di convergenza. Questa consente di avere una maggiore sensibilità alla luce ma meno acuità, quindi una migliore sensibilità nel buio.

Una convergenza minore permette di avere invece un'elevata acuità visiva e quindi una migliore visione dei dettagli; i coni della fovea infatti sono in rapporto 1:1 con le cellule gangliari.

**Retina artificiale e inibizione laterale**

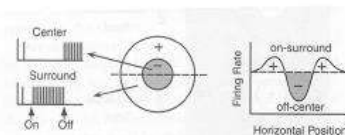
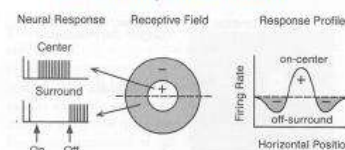
La retina di silicio è costituita da resistenze interconnesse su diversi strati: il primo modella i **orizzontali**, il secondo le cellule **amacrine**. All'impulso del fotorecettore va sottratto il contributo delle resistenze, cioè l'azione inibitoria delle cellule



**Two Types of Receptive Fields**

On-center, off-surround

Off-center, on-surround



The retina contains an approximately equal number of On-center and Off-center ganglion cells

FIGURE 26.3 Visual responses of on-center (white) and off-center (dark gray) retinal ganglion cells. Visual stimuli are indicated in yellow, and the responses to these stimuli are shown to the right.

orizzontali. La loro differenza svolge il ruolo delle cellule **bipolari**, che fanno un confronto spaziale, e fornisce un'immagine contrastata; il confronto tra istanti successivi è operato dalle cellule **amacrine**, che consentono di rilevare i movimenti; agiscono infatti come uno smoothing, un passabasso, e restituiscono solo le differenze tra le due scene, annullando lo sfondo, che apparirà grigio. La sensazione di luce o di buio dipende dal contrasto dello stimolo e non dalla quantità assoluta di luce riflessa.

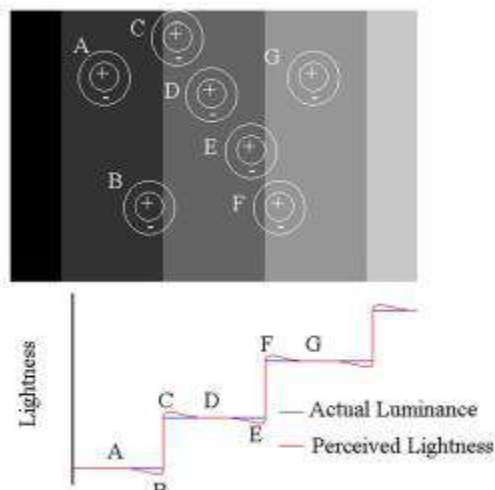
$L_1(t) - L_1(t + \Delta t)$  consente di annullare le cose costanti, sfondo grigio.

$L_1(t) - L_2(t)$  consente di vedere solo i contorni. Infatti all'immagine che esce dal primo strato di resistenze sottraggo quella che esce dal secondo, che avrà frequenze più basse. Facendo questa differenza rimangono i contorni.

Posso misurare le cadute di tensione intorno a un nodo, un fotorecettore, che sollecito con un impulso.

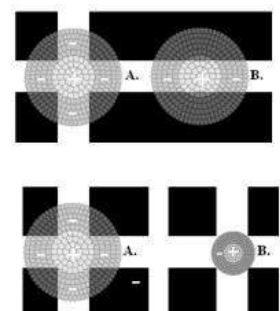
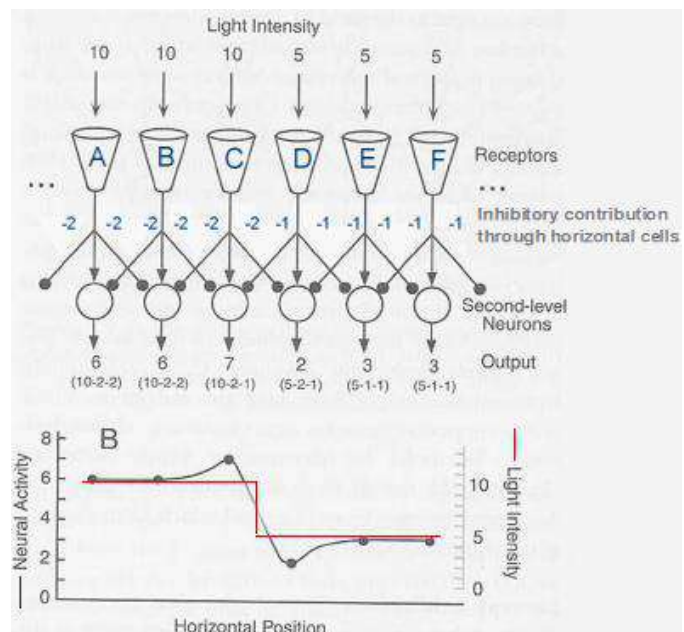
Quella che rilevo, come risultato, è una risposta all'impulso. È il campo recettivo della cellula bipolare, che assomiglia a una campana gaussiana nelle varie direzioni. La cellula bipolare viene contemporaneamente eccitata dal cono e inibita dalla cellula orizzontale, la cui azione decresce allontanandosi dall'impulso. La forma della risposta all'impulso mostra come la cellula sia insensibile alla luce diffusa e rilevi molto meglio un contrasto, quindi una stimolazione non uniforme, tipo centro ON e periferia OFF, che assomiglia alla risposta all'impulso risultante. Se una cellula con campo centro ON viene illuminata al centro, avremo un aumento della sua frequenza di scarica, viceversa se ad essere illuminata è la sua periferia, avremo un'iperpolarizzazione. Se sia centro che periferia sono illuminati, la cellula non modifica la sua frequenza di scarica. Il ruolo delle cellule orizzontali è quindi fondamentale, perché se ci fossero solo i fotorecettori riuscirei a distinguere solo i contorni tra gli oggetti e lo sfondo. Complessivamente le transizioni ripide dei fotorecettori sono addolcite dalle cellule orizzontali e la retina "cancella" le informazioni costanti. Ha quindi un comportamento diverso da quello di una macchina fotografica.

Ad esempio la reciproca azione inibitoria dei recettori può far sì che nascano illusioni ottiche come quella in figura, dove le bande di colore sono uniformi ma vengono percepite come più chiare a sinistra e più scure a destra.



Infatti ogni fotorecettore inibisce, mediante le cellule orizzontali, le cellule adiacenti dello strato successivo, in modo proporzionale all'intensità dello stimolo che riceve. Nelle zone di transizione finiscono così per crearsi dei ripple.

Altra possibile illusione è quella della griglia di Herman, in cui si vedono delle ombre scure nelle intersezioni delle linee bianche, in particolar modo se osservate con la coda dell'occhio. Questo è dovuto al fatto che i campi recettivi delle cellule foveali sono molto piccoli e anche la periferia è interamente contenuta nella striscia chiara -> non cambia la frequenza di scarica; i campi recettivi della periferia sono invece molto più ampi e, prendendo in considerazione le cellule centro ON, quelle all'intersezione delle linee bianche risultano più inibite, perché la loro periferia, OFF, riceve più bianco, più luce; questa inibizione fa sì che l'occhio percepisca del grigio dove non c'è. Invece quelle sulle linee risultano più eccitate.



### Meccanismi adattativi: