

Percezione ed Elaborazione Neurale

CONTENUTI DEL CAPITOLO

Percezione ed Inibizione Laterale

Inibizione Laterale nel *Limulus*
Inibizione Laterale e Percezione della Luminosità
Uno stimolo che non può essere spiegato
dall'Inibizione Laterale

Processamento dell'informazione dalla Retina alla Corteccia Visiva e oltre

Risposta di Singole Fibre del Nervo Ottico
Fondamenti Logici di Hubel e Wiesel per lo Studio dei Campi Recettivi
Campi Recettivi dei Neuroni nella Corteccia Visiva

I rilevatori di caratteristiche hanno un ruolo nella percezione?

Adattamento Selettivo
Abituazione Selettiva
Neuroni a per la codifica di informazioni di alto livello

Il Codice Sensoriale

Codifica Specifica: Rappresentazione data dall'attivazione di un Neurone Specializzato
Codifica Distribuita: Rappresentazione data dall'attivazione di un Ampio Gruppo di Neuroni
Codifica Sparsa: Rappresentazione data dall'attivazione di un Esiguo Gruppo di Neuroni

QUALCOSA DA CONSIDERARE: Il Problema Mente-Corpo

Pensaci su

VL Le Icone del "Virtual Lab" ti indirizzano ad animazioni e video specifici, designati allo scopo di aiutarti a visualizzare ciò di cui stai leggendo. I "Virtual Labs" sono situati alla fine di ogni paragrafo, annessi alla pagina nella quale compaiono, e vi si può accedere attraverso lo "Psychology CourseMate".

◀ Quest'immagine raffigura il cervello osservato dal basso, artisticamente ornato di colori e disegni che non esistono nei cervelli reali. La bellezza di questa fantasiosa immagine sta nel modo in cui essa rappresenta i misteri dei processi cerebrali. Come potremo vedere in questo capitolo, i ricercatori hanno iniziato a svelare questi misteri registrando attività di singoli neuroni e considerando come gruppi di neuroni lavorano insieme per creare la nostra percezione.

Alcune Domande Che Prenderemo In Considerazione:

- Come determinano l'eccitazione e l'inibizione il modo in cui un neurone si attiva a fronte di diversi tipi di stimoli? (p. 62)
- Come variano le risposte dei neuroni mentre ci muoviamo più in alto nel sistema visivo? (p. 64)
- Come sono rappresentati gli oggetti nell'ambiente esterno dall'attivazione dei neuroni nella corteccia? (p. 70)
- È possibile spiegare come ioni sodio e ioni potassio, entrando e uscendo dai neuroni, determinano nella nostra percezione la visione del colore rosso o del volto di un amico? (p. 72)

Due macchine partono dal medesimo luogo e si dirigono verso la stessa destinazione. La macchina A imbocca l'autostrada e si ferma per un breve tempo all'unico scopo di fare rifornimento e pagare il pedaggio. La macchina B, invece, imbocca le strade secondarie "panoramiche" che attraversano la campagna e piccole città, fermandosi un po' di volte lungo il tragitto per osservare i cartelli stradali e incontrare alcune persone. Ogni arresto della macchina B può influenzare il suo tragitto, in base all'informazione che il guidatore riceve. Fermandosi ad un emporio in una piccola città, il guidatore della macchina B sente parlare di una deviazione lungo la strada, così decide di cambiare percorso. Nel frattempo, la macchina A si sta dirigendo direttamente verso la sua meta. Il modo in cui i segnali elettrici viaggiano attraverso il sistema nervoso è più simile al viaggio intrapreso dalla macchina B. Il sentiero tra i recettori e il cervello non è un'autostrada senza fine. Ciascun segnale che parte dal recettore attraversa una rete complessa di neuroni interconnessi tra di loro, spesso si può incontrare con altri segnali lungo il tragitto ed essere influenzato da quest'ultimi. Qual è il vantaggio del percorrere un percorso complesso e indiretto? Se l'obiettivo fosse solamente quello di inviare un segnale al cervello per indicare che un determinato recettore è stato stimolato, allora la scelta del percorso diretto (strada dritta) sarebbe efficace. Però, lo scopo dei segnali elettrici nel sistema nervoso va ben oltre alla semplice segnalazione che un recettore è stato stimolato. L'informazione che raggiunge il cervello per poi continuare il suo viaggio all'interno di quest'ultimo è molto più ricca. Nel cervello sono presenti neuroni che rispondono a linee inclinate, volti, corpi e movimenti diretti in specifiche direzioni.

Nitidezza dei margini
Percezione di luce
e buio

Percezione le
caratteristiche
degli oggetti

Percezione e
riconoscere gli
oggetti

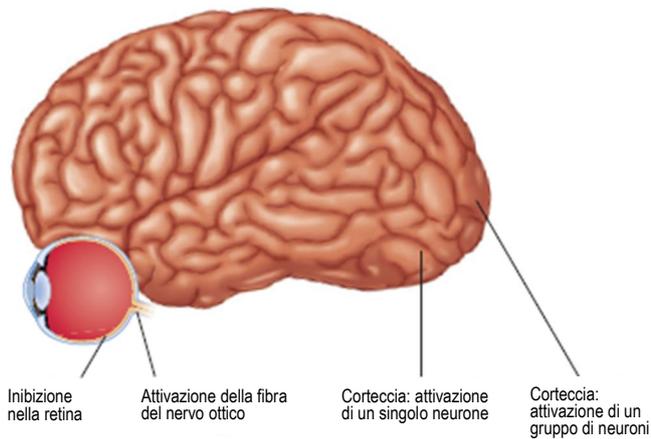


Figura 3.1 Antepima capitolo. I processi fisici sono indicati in nero, mentre i risultati percettivi sono indicati in blu.

Questi neuroni non hanno acquisito tali proprietà ricevendo segnali mediante una trasmissione lineare e diretta dai recettori al cervello, bensì, le hanno acquisite attraverso **l'elaborazione neurale** – l'interazione dei segnali in diversi neuroni. All'interno di questo capitolo e di quello successivo descrivono è descritta la relazione tra elaborazione neurale e percezione. Innanzitutto si farà un salto indietro alla retina, dove, alla fine del Secondo Capitolo, è introdotta l'elaborazione neurale, dimostrando come le differenze nella convergenza neurale tra coni e bastoncelli influenzano la sensibilità (bastoncelli: alta convergenza = alta sensibilità) e la visione dei dettagli (coni: bassa convergenza = alta acuità visiva). In seguito, ci sposteremo dai recettori alle connessioni della retina, osservando come l'inibizione in quest'ultima può influenzare la percezione della nitidezza dei margini e come le zone illuminate o scure appaiono (**Figura 3.1**, a sinistra). Successivamente, analizzeremo il nervo ottico, il nucleo genicolato laterale ed infine la corteccia. In ognuno di essi osserveremo come le risposte di ciascun neurone forniscono l'informazione necessaria alla percezione di caratteristiche di oggetti e alla loro ricognizione. Infine, verrà descritta la connessione tra la risposta di interi gruppi di neuroni e la ricognizione di oggetti.

Inibizione Laterale e Percezione

Cosa succede quando entrambe le convergenze e le inibizioni sono presenti? Iniziamo a rispondere a questa domanda prendendo in considerazione **l'inibizione laterale** – l'inibizione che viene trasmessa attraverso la retina – e dimostrando come l'inibizione può provocare effetti percettivi. L'esperimento pionieristico sull'inibizione laterale è stato effettuato su un animale primitivo chiamato *Limulus*, conosciuto altresì con il nome di "granchio a ferro di cavallo" (**Figura 3.2**)



Figura 3.2 Un *Limulus*, o granchio a ferro di cavallo. I suoi grandi occhi sono formati da centinaia di ommatidi, ciascuno contenente un singolo recettore.

Inibizione Laterale nel *Limulus*

In un esperimento, ora considerato un pilastro, Keffer Hartline, Henry Wagner e Floyd Ratliff (1956) hanno usato il *Limulus* per dimostrare come l'inibizione laterale può influenzare la risposta da parte dei neuroni in un circuito. Gli sperimentatori hanno scelto il *Limulus* perché la struttura del suo occhio rende possibile stimolare ciascun recettore individualmente. L'occhio del *Limulus* è composto da centinaia di piccole strutture chiamate **ommatidi**, e ciascun ommatidio ha una piccola lente sulla superficie dell'occhio, posizionata su ogni singolo recettore. Ogni lente e recettore è grande, grosso modo, quanto il diametro di un punto di matita (molto più grandi rispetto ai recettori dell'essere umano), è perciò possibile illuminare e registrare da un singolo recettore senza illuminare i recettori vicini. Quando Hartline e i suoi collaboratori hanno registrato dalla fibra nervosa del recettore A, come illustrato nella **Figura 3.3**, hanno riscontrato che l'illuminazione di quel recettore provocava una risposta al quanto significativa (**Figura 3.3a**). Tuttavia, notarono che estendendo l'illuminazione ai tre recettori vicini al recettore B, la risposta del recettore A diminuiva (**Figura 3.3b**). Inoltre, hanno scoperto che aumentando ulteriormente l'illuminazione di B, la risposta di A diminuiva proporzionalmente (**Figura 3.3c**). Dunque, illuminando i recettori vicini al recettore B, veniva inibita l'attivazione scaturita dalla stimolazione del recettore A. Tale diminuzione dell'attivazione del recettore A è provocata dall'inibizione laterale, trasmessa da B ad A attraverso l'occhio del *Limulus*, dalle fibre del *plesso laterale*, illustrato in **Figura 3.3**. Proprio come il plesso laterale trasmette il segnale lateralmente nel *Limulus*, le cellule orizzontali e amacrine trasmettono il segnale attraverso la retina umana. Vedremo di seguito come l'inibizione laterale trasmessa dalle cellule orizzontali ed amacrine (vedere **Figura 2.32b**) può influenzare la percezione umana di luce e buio.

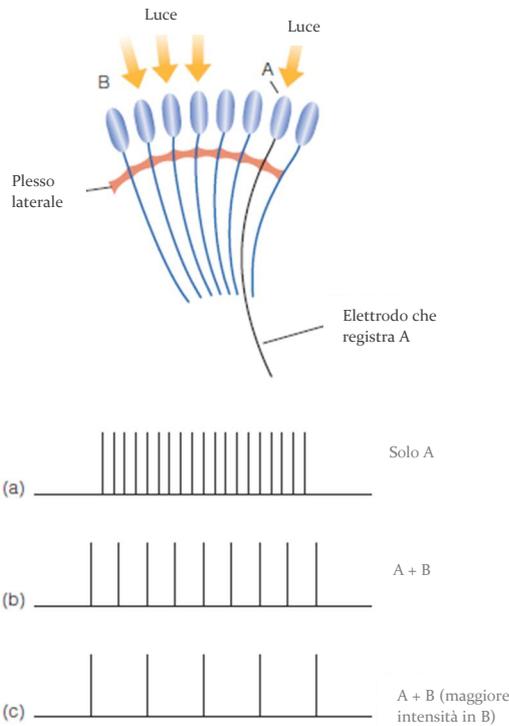


Figura 3.3 Una dimostrazione dell'inibizione laterale nel *Limulus*. Le registrazioni permettono di osservare la risposta registrata dall'elettrodo nella fibra nervosa del recettore A: (a) quando solo il recettore A è stimolato; (b) quando sia il recettore A che il recettore B sono stimolati; (c) quando A e B sono stimolati, con B ad un'intensità maggiore. *Adattato da "Mach Bands: Quantitative Studies on Neural Networks in the Retina", di F. Ratliff, 1965, figura 3.25, p. 107. Copyright ©1965 Holden-Day, Inc. Ristampato con il consenso.*

Inibizione Laterale e Percezione della Luminosità

Descriveremo di seguito alcuni fenomeni percettivi che sono stati spiegati dall'Inibizione laterale. Ciascuno di questi fenomeni coinvolge la percezione della **luminosità** – la percezione delle tonalità di grigi che vanno dal bianco al nero.

La Griglia di Hermann: Vedere Puntini alle Intersezioni
 Nota le figure spettrali grigie nelle intersezioni dei "corridoi" bianchi della **griglia di Hermann** nella **Figura 3.4**. Puoi provare che tale grigiore non è fisicamente presente, notando che esso si riduce o svanisce quando guardi direttamente un'intersezione oppure, meglio ancora, quando copri due righe di quadrati neri con della carta bianca. Le figure dalla 3.5 alla 3.8 illustrano come i puntini neri nelle intersezioni possono essere spiegati grazie all'inibizione laterale. La Figura 3.5a illustra quattro quadrati della griglia, riflessi sulla superficie della retina. I cerchi verdi sono recettori. La Figura 3.5b è una prospettiva visiva della griglia, che mostra i recettori (in verde) e le cellule bipolari (in blu) che ricevono il segnale dai recettori. Siccome i recettori sono illuminati dal colore bianco dei "corridoi", ognuno di essi riceve la stessa illuminazione e genera la stessa risposta. Per il seguente esempio consideriamo la risposta di ogni recettore pari a 100.



Figura 3.4 La griglia di Hermann. Nota le "figure fantasma" grigie nei punti di intersezione delle aree bianche, che sfumano o svaniscono quando volgi lo sguardo direttamente ai punti d'intersezione. © Cengage Learning

Il nostro obiettivo è determinare la risposta associata al recettore all'intersezione dei vari "corridoi", dove i puntini scuri appaiono e dove il recettore A è situato. La percezione è determinata, però, non dalla risposta dei recettori, bensì dalla risposta dei neuroni più in basso nel sistema, nella retina o nel cervello. Ai fini di questo esempio, supponiamo che la percezione della luminosità è determinata dall'output delle cellule bipolari, che ricevono segnali dai recettori. Focalizziamo la nostra attenzione sulle cellule bipolari nella **Figura 3.6** e supponiamo che *la risposta iniziale* di ogni cellula è la stessa del recettore associato ad essa. Così facendo, le cellule bipolari A, B, C, D ed E avranno una risposta iniziale pari a 100. La risposta finale della cellula bipolare A è determinata dalla sua risposta iniziale diminuita di qualsiasi decremento causato

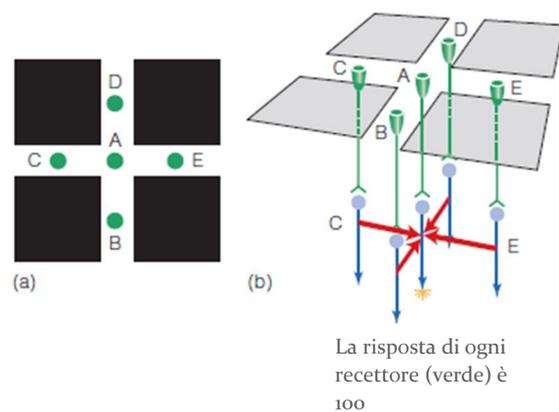


Figura 3.5 (a) Quattro quadrati della griglia di Hermann, mostra cinque dei recettori sotto allo schema. Il recettore A è situato nell'intersezione, mentre B, C, D ed E hanno un quadrato nero ad ogni fianco. (b) La prospettiva visiva della griglia e dei cinque recettori, mostra come i recettori (verdi) si connettono alle cellule bipolari (blu). La risposta di tutti e cinque i recettori è 100. La risposta iniziale delle cellule bipolari corrisponde alla risposta dei recettori. L'inibizione laterale viaggia verso la cellula bipolare A lungo i percorsi indicati in rosso. © Cengage Learning

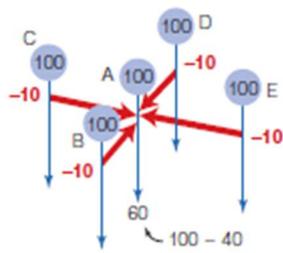


Figura 3.6 Le cellule bipolari del circuito rappresentato in Figura 3.5. Ogni cella bipolare ha una reazione iniziale di 100. Ognuna delle celle bipolari B, C, D, ed E manda 10 unità inibitorie alla cella bipolare A, come indicato dalle frecce rosse. Poiché l'inibizione totale è di 40, la reazione finale della cella bipolare A è di 60. © Cengage Learning 2014

dall'inibizione laterale, che è indicata dalle frecce rosse. Assumeremo per questo esempio che l'ammontare dell'inibizione laterale mandata dai neuroni B, C, D, ed E alla cella bipolare A è un decimo. Della reazione iniziale del neurone. Perciò, ogni cella bipolare manda $100 \times 0.1 = 10$ unità di inibizione alla cella bipolare A (frecce rosse), e il totale dell'inibizione laterale mandata ad A è $10 + 10 + 10 + 10 = 40$. Questo significa che la reazione finale della cella bipolare A è la reazione iniziale (100) - l'inibizione (40) = 60.

Adesso guardiamo la **Figura 3.7** e focalizziamo la nostra attenzione sul recettore D, che non è locato all'intersezione dei corridoi.

In questo esempio, i recettori A, D e G ricevono luce bianca dal corridoio, e avranno una reazione iniziale di 100. I recettori F ed H sono illuminati dalla parte nera della griglia, quindi la loro reazione sarà minore, supponiamo 20.

Concentrandoci sulla cella bipolare nella **Figura 3.8**, facciamo la stessa assunzione di prima, ovvero che la reazione iniziale delle celle bipolari pareggia la reazione ricevuta dai recettori. Le frecce rosse mostrano quanta inibizione manda ogni cella a D.

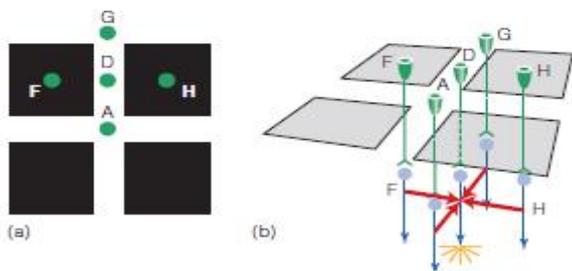


Figura 3.7 (a) Quattro quadrati della griglia di Hermann, come nell'Figura 3.5. Ma adesso concentriamoci sul recettore D, fiancheggiato da due quadrati neri. Il recettore D è circondato dai recettori A, F, G, ed H. Nota che i recettori F ed H sono collocati al di sotto dei due quadrati neri, quindi ricevono meno luce degli altri recettori. (b) La vista prospettica della griglia e dei 5 recettori, mostra come i recettori (verde) si connettono alle celle bipolari (blu). La reazione dei recettori A e G è 100, e la risposta di F e H è 20. L'inibizione laterale viaggia verso la cella bipolare D lungo il percorso rosso. © Cengage Learning

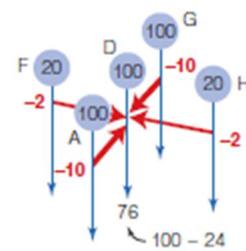


Figura 3.8 Le cellule bipolari del circuito rappresentato nella Figura 3.7. Le cellule bipolari A e G hanno una reazione iniziale di 100, mentre F e G hanno una reazione iniziale di 20. Le cellule bipolari A e G, mandano 10 unità di inibizione alla cella bipolare D; Le celle bipolari F e H mandano invece 2 unità di inibizione a D. L'inibizione totale è 24, quindi la reazione finale della cella bipolare D è di 76. © Cengage Learning 2014

A e G mandano ciascuna $100 \times 0.1 = 10$ unità di inibizione. F e H mandano ciascuna $20 \times 0.1 = 2$ unità di inibizione. Il totale di inibizione mandata a D è quindi $10 + 10 + 2 + 2 = 24$, per cui la reazione finale della cella bipolare D è $(100) - (24) = 76$.

Confrontando le reazioni finali di A e D ci permette di fare delle previsioni riguardo la percezione: poiché la reazione di 60 associata al recettore A (all'intersezione) è minore della reazione associata al recettore D (nel corridoio tra i due quadrati neri), l'intersezione dovrebbe apparire più scura del corridoio. Questo è esattamente quello che succede: percepiamo immagini grigie all'intersezione. Sebbene le reazioni iniziali delle cellule bipolari A e D sono le stesse, le loro reazioni finali sono diverse, perché D riceve meno inibizione laterale rispetto ad A. L'inibizione laterale, quindi, spiega le immagini scure all'intersezione. (Tuttavia, il fatto che queste immagini spariscono quando guardiamo l'intersezione direttamente, deve essere spiegata da altri meccanismi)

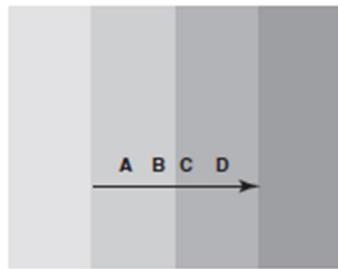
Bande di Mach: Vedere i bordi più marcati Un altro effetto percettivo che può essere spiegato dall'inibizione laterale sono le **Bande di Mach**, bande chiare e scure illusorie vicino a un bordo chiaro-scuro. Le bande di Mach prendono il nome dal fisico e filosofo austriaco Ernst Mach, da cui prendono nome anche i numeri di Mach che indicano la velocità in rapporto (Mach 2 = due volte la velocità del suono) alla velocità del suono. Puoi vedere la banda di Mach chiara nella **Figura 3.9a** lungo il bordo alla destra di B e la banda scura lungo il bordo alla sinistra di C. (Ci sono anche bande negli altri due bordi presenti in questa figura.)

DIMOSTRAZIONE

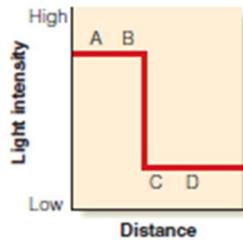
Creare le bande di Mach all'ombra

Le bande di Mach possono essere dimostrate usando strisce grigie, come nella Figura 3.9, o proiettando un'ombra come mostrato nella **Figura 3.10**. Così facendo, si vedrà una banda di Mach scura vicino al bordo dell'ombra e una banda di Mach chiara dall'altra parte del bordo. La banda chiara di Mach è spesso più difficile da vedere rispetto alla banda scura. Come i punti scuri nella griglia di Hermann, le bande di Mach non sono realmente presenti nel profilo di luminanza e sono quindi un'illusione.

Come i punti scuri nella griglia di Hermann, le bande di Mach non sono realmente presenti nello schema di luci e sono quindi un'illusione.



(a)



(b)



(c)

Figura 3.9 Le bande di Mach presso la linea di separazione tra luce e buio.

(a) Alla sinistra della linea di separazione, vicino a B, può essere percepita una debole banda luminosa, e alla destra di C, può essere percepita una debole banda scura. (b) La distribuzione dell'intensità fisica della luce, come misurato con un esposimetro (profilo di luminanza). (c) Un grafico che mostra l'effetto percettivo descritto in (a). La cresta presente nella curva nel punto B indica la banda di Mach chiara, e l'avvallamento della curva nel punto C indica la banda di Mach scura. Le creste che rappresentano la nostra percezione delle bande non sono presenti nella distribuzione dell'intensità fisica.

© Cengage Learning

Questo è illustrato nella **Figura 3.9b**, che mostra l'intensità luminosa che viene misurata mentre ci spostiamo lungo la linea tra A e D. Da notare che l'intensità della luce rimane costante tra A e B, dopodiché, una volta raggiunto il bordo, cala repentinamente a un livello più basso, per poi rimanere costante tra C e D. Quindi, la distribuzione dell'intensità non ci dà indizi riguardo le bande di Mach presenti nei bordi. Se la percezione seguisse l'intensità, allora vedremmo un rettangolo luminoso da una parte e un rettangolo scuro dall'altra, senza bande di Mach. Tuttavia, vediamo le bande, che devono quindi essere un'illusione creata dal nostro apparato visivo. La percezione di queste bande illusorie è rappresentata graficamente nella **Figura 3.9c**, la quale indica la luminosità che percepiamo man mano che ci muoviamo lungo la linea da A a D. La luminosità è intensa nel momento in cui iniziamo a muoverci verso destra lungo la striscia più luminosa, ma nel punto B, vicino al bordo, la luminosità è addirittura maggiore.

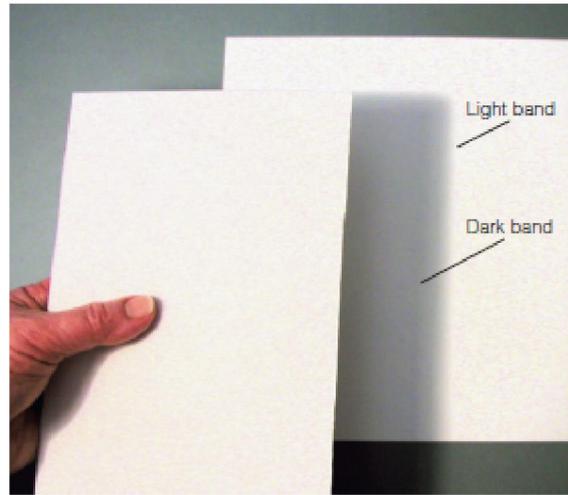


Figura 3.10 Tecnica dello shadow-casting per osservare le bande di Mach. Illumina una superficie con un colore chiaro con la tua lampadina da scrivania e crea un'ombra con un pezzo di carta.

La curvatura ascendente in B rappresenta questo leggero aumento di luminosità che vediamo alla sinistra del bordo. Una volta oltre il bordo, incontriamo la banda di Mach scura, indicata dalla curvatura rivolta verso il basso presente nel punto C che rappresenta la leggera diminuzione di luminosità che vediamo alla destra del bordo. Usando il circuito presente nella **Figura 3.11** e facendo un calcolo come quello che avevamo fatto per la griglia di Hermann, possiamo mostrare che le bande di Mach possono essere spiegate dall'inibizione laterale. Ognuno dei sei recettori presenti in questo circuito manda segnali alle celle bipolari, ed ogni cella bipolare manda inibizione laterale alle celle adiacenti. I recettori A e B corrispondono ad A e B nella **Figura 3.9**, che sono dalla parte del bordo e ricevono quindi un'illuminazione intensa; i recettori C e D sono nella parte scura e ricevono un'illuminazione debole. I recettori X e Y

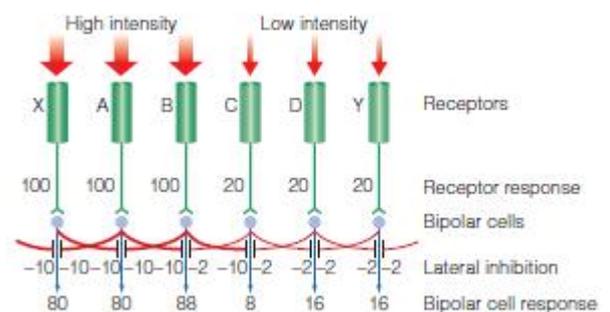


Figura 3.11 Circuito per spiegare l'effetto delle bande di Mach basato sull'inibizione laterale. Il circuito funziona come quello visto per la griglia di Hermann nella **Figura 3.5**, con ogni cella bipolare che manda inibizione laterale a quelle adiacenti. Se conosciamo l'output iniziale di ciascun recettore e l'ammontare di inibizione laterale, possiamo calcolare l'output finale di ogni cella bipolare. © Cengage Learning

Bipolar	Initial Response	Inhibition From Left	Inhibition From Right	Total Inhibition	Final Output
X	100	10	10	20	80
A	100	10	10	20	80
B	100	10	2	12	88 (bright band)
C	20	10	2	12	8 (dark band)
D	20	2	2	4	16
Y	20	2	2	4	16

Figura 3.12 Tabella per determinare l'output finale delle celle bipolari nella Figura 3.11, iniziando dalla risposta iniziale e sottraendo l'inibizione che proviene da destra e sinistra. © Cengage Learning

sono stati aggiunti a questo circuito allo scopo della realizzazione di questo calcolo, così A e D riceveranno inibizione da entrambi i lati. Assumiamo che i recettori X, A, e B generino una risposta di 100, mentre C, D e Y, generino una risposta iniziale di 20, come mostrato nella Figura 3.11. X, A, e B risultano avere una risposta iniziale di 100 nelle loro celle bipolari, e C, D e Y generano risposte di 20 nelle loro celle bipolari. Se la percezione fosse determinata solo da questi risultati, vedremmo una barra luminosa sulla sinistra con un'eguale intensità lungo la sua larghezza (corrispondente alla risposta = 100) e una barra più scura sulla destra con un'eguale intensità lungo la sua larghezza (corrispondente alla risposta = 20). Ma, come abbiamo visto nell'esempio della griglia di Hermann, abbiamo bisogno di prendere in considerazione l'inibizione laterale per determinare cosa percepiamo. Questo lo facciamo con il seguente calcolo (Figura 3.11 and 3.12):

1. Iniziamo con la risposta iniziale di ciascuna cella bipolare: 100 per X, A, e B; 20 per C, D, ed Y.
2. Determiniamo l'ammontare di inibizione laterale che ogni cella bipolare manda a quelle adiacenti. Come per la griglia di Hermann, assumeremo che l'ammontare di inibizione che ogni cella bipolare manda alle celle adiacenti è equivalente a un decimo della risposta iniziale della cellula. Quindi le celle X, A e B mandano $100 \times 0.1 = 10$ unità di inibizione alle loro celle adiacenti, e le celle C, D e Y mandano $20 \times 0.1 = 2$ unità di inibizione alle celle a loro adiacenti.
3. Determiniamo l'output di ogni cella partendo dalla sua risposta iniziale e sottraendo l'ammontare di inibizione.

Segnando i numeri nei risultati di output finali nel grafico **Figura 3.13**, simile a quello nella Figura 3.9c, che rappresenta l'aumento di luminosità nella parte luminosa del bordo nel punto C e la diminuzione di luminosità nella parte scura nel punto D. L'inibizione laterale nel nostro circuito ha quindi creato uno schema neurale che assomiglia alle bande di Mach che percepiamo. Un circuito simile a questo, ma di una complessità decisamente maggiore, è probabilmente responsabile delle bande di Mach che vediamo.

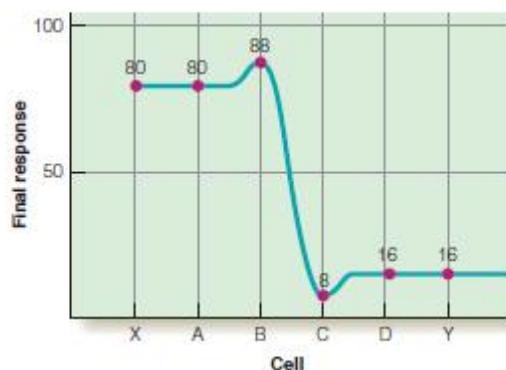


Figura 3.13. Rappresentazione grafica che mostra l'output finale del recettore calcolato per il circuito nella Figura 3.11. La cresta nel punto e la flessione nel punto C corrispondono rispettivamente alle bande di Mach chiare e scure. © Cengage Learning

Inibizione Laterale e Contrasto Simultaneo II

contrasto simultaneo avviene quando la nostra percezione della brillantezza del colore di un'area è influenzata dalla presenza di un'area adiacente che la circonda.

DIMOSTRAZIONE

Contrasto Simultaneo

Quando guardi i due piccoli quadrati nella **Figura 3.14**, quello sulla sinistra appare molto più scuro rispetto a quello sulla destra. Adesso, su un foglio o un pezzo di carta, fai due buchi che siano separati dalla stessa distanza che c'è tra i centri dei due quadrati. Posiziona i due buchi sopra i due quadrati in modo da vedere i centri dei due piccoli quadrati e avere lo sfondo coperto. Adesso compara la tua percezione di luminosità vista attraverso i buchi di destra e di sinistra

Potresti essere rimasto sorpreso vedendo che i quadrati appaiono uguali quando vengono guardati attraverso i buchi.



Figura 3.14 Contrasto simultaneo. I due quadrati centrali riflettono nei tuoi occhi lo stesso quantitativo di luce ma appaiono diversi per via del contrasto simultaneo. © Cengage Learning

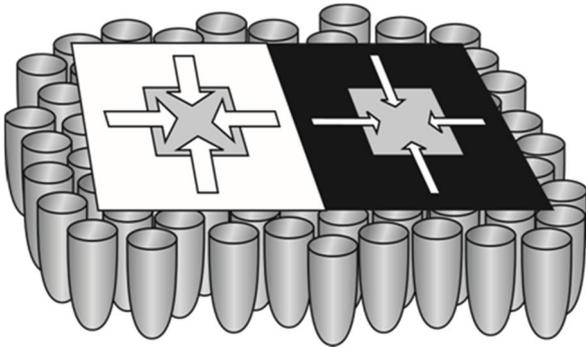


Figura 3.15 In che modo l'inibizione laterale è stata utilizzata per spiegare l'effetto di contrasto simultaneo. La dimensione delle frecce indica la quantità di inibizione laterale. Poiché il quadrato a sinistra riceve più inibizione, appare più scuro. © Cengage Learning

Questa percezione si verifica perché i due piccoli quadrati hanno le stesse sfumature di grigio.

L'illusione che siano diverse, creata dalle differenze nelle aree che circondano ogni quadrato, è l'effetto di contrasto simultaneo.

Una spiegazione per il contrasto simultaneo, basato sull'inibizione laterale è illustrato nella **Figura 3.15**, la quale mostra una varietà di recettori che sono sollecitati da uno schema come quello in Figura 3.14. I recettori sotto i due piccoli quadrati ricevono la stessa illuminazione.

In ogni caso, la luce che circonda il quadrato sulla sinistra fa sì che i recettori sotto tale area rispondano rapidamente e che i neuroni sottostanti il quadrato centrale vengano inibiti. L'area scura che circonda l'area sulla destra fa sì che i recettori sotto quell'area si incendino meno rapidamente, in tal modo i neuroni sotto quest'area vengano meno inibiti. Dato che le cellule sotto il quadrato sinistra vengono inibite di più rispetto alle cellule sotto il quadrato destro, il loro riflesso cala maggiormente.

Ciò, comparato con il responso dato dai neuroni sotto il quadrato destro fa sì che il quadrato sinistro appaia più scuro.

Questa spiegazione, basata sull'inibizione laterale, ha senso ed è ancora accettata da alcuni ricercatori, ma è difficile spiegare la seguente percezione con tale fenomeno: se iniziamo a muoverci dal bordo di uno dei quadrati centrali verso il centro, la luce sembra essere la stessa su tutta la superficie. Poiché l'inibizione laterale è più evidente vicino al bordo, ci aspettiamo che il quadrato risulti più chiaro vicino al bordo e più scuro verso il centro.

Il fatto che ciò non accada suggerisce che l'inibizione laterale non possa essere adottata per spiegare interamente il contrasto simultaneo. Infatti, gli psicologi hanno creato altri scenari che mostrano percezioni che non possono essere spiegate con l'inibizione laterale.

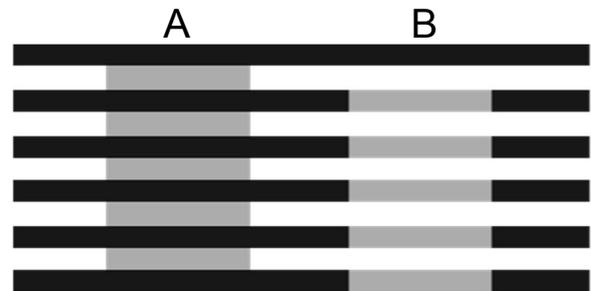


Figura 3.16 Illusione di White. I rettangoli di A e B appaiono diversi, anche se sono stampati dallo stesso inchiostro e riflettono la stessa quantità di luce. Da White, M. (1981). L'effetto della natura del surround sulla percezione della leggerezza delle barre grigie all'interno dei reticoli di prova ad onda quadra. *Percezione*, 10, 215-230.

Uno schermo che non può essere spiegato con Inibizione Laterale

Osserva i due rettangoli nella Figura 3.16, ciò è chiamato "Illusione di White" (1981). Il rettangolo A, sulla sinistra, che sembra stare sull'area bianca sotto le barre nere, sembra molto più scuro del rettangolo B, sulla destra, il quale invece sembra stare sulle barre nere. Tuttavia, i due rettangoli riflettono la stessa quantità di luce. Ciò è difficile da credere perché i due rettangoli sembrano molto differenti, ma puoi verificare tu stesso l'effetto usando un foglio bianco che nasconde una parte del display e confrontando parti dei rettangoli A e B come in **Figura 3.17**. Pur riflettendo la stessa quantità di luce, cosa rende così differenti i due rettangoli sulla destra e sulla sinistra? Possiamo verificare se l'inibizione laterale può spiegare questo effetto determinandone la sua presenza sui due rettangoli. La **Figura 3.18** mostra una parte del rettangolo A, sulla sinistra, e una parte del triangolo B, sulla destra. La quantità di inibizione laterale che investe ogni area è indicata dalle frecce, la freccia più larga indica più inibizione, come nella Figura 3.15. è chiaro che l'area B riceve più inibizione laterale rispetto all'area A, perché la maggior parte dei bordi è circondata da una luce bianca. Proprio perché l'area B riceve più inibizione laterale rispetto all'area A, una spiegazione basata sull'inibizione laterale dovrebbe predire che l'area B appaia più scura, come il quadrato sinistro nella Figura 3.15 riguardante il contrasto simultaneo. Tuttavia, succede il contrario- il rettangolo B appare più chiaro! Ovviamente, il fenomeno di "White's illusion" (letteralmente illusione del bianco) non può essere spiegato tramite l'inibizione laterale. Ciò che appare qui, secondo Alan Gilchrist e colleghi (1999), è che la nostra percezione della luminosità è influenzata da un principio chiamato **appartenenza**, il quale enuncia che la percezione di un'area è influenzata dalla parte di dintorni a cui sembra appartenere tale area. Secondo questa idea, la nostra percezione del rettangolo A dovrebbe essere influenzata dallo sfondo bianco, dietro le barre nere, sul quale il rettangolo sembra riposarsi. Similarmente, la nostra percezione del rettangolo B sarebbe influenzata dalle barre nere, perché sembra appoggiarsi su di esse.

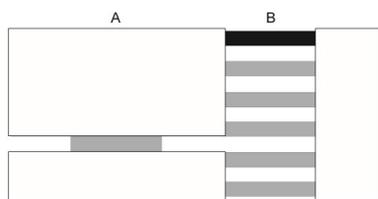


Figura 3.17 Quando viene mascherata una parte dello stimolo di White, come in questo esempio, si osserva che i rettangoli A e B sono in realtà gli stessi. (Provalo!) © Cengage Learning



Figura 3.18 Le frecce indicano la quantità di inibizione laterale ricevuta da parti dei rettangoli A e B. Poiché la parte del rettangolo B è circondata da più bianco, riceve più inibizione laterale. Ciò dovrebbe prevedere che B dovrebbe apparire più scuro di A (come nel display di contrasto simultaneo nella Figura 3.14), ma accade il contrario. Ciò significa che l'inibizione laterale non può spiegare la nostra percezione dell'illusione di White. © Cengage Learning

Così, il principio di appartenenza giustifica il fatto che l'area chiara faccia apparire l'area A più scura, mentre le barre nere rendono l'area B più chiara.

Indipendentemente dal fatto che il principio di appartenenza possa essere la spiegazione corretta, non c'è dubbio che vi è un meccanismo diverso dall'inibizione laterale coinvolto nella nostra percezione dell'"illusione del Bianco" e di molte altre immagini (guarda Adelson, 1993; Benary, 1924; Knill & Kersten, 1991; Williams et al., 1998). Il fatto che possiamo spiegare alcune percezioni basandoci solo su ciò che accade sulla retina non è sorprendente, perché vi è un lungo processo prima che la percezione vera e propria avvenga. Questo processo avviene dopo, nel sistema visivo, nell'area di ricezione visiva della corteccia e oltre.

TEST YOURSELF 3.1

1. Descrivi l'esperimento che ha dimostrato l'effetto dell'inibizione laterale nel *Limulus*.
2. In che modo l'inibizione laterale può spiegare le "macchie" che vengono percepite agli incroci della griglia di Hermann?
3. Cosa sono le bande Mach e come si può spiegare la nostra percezione di loro con l'inibizione laterale? Assicurati di capire i calcoli usati in congiunzione con il circuito in Figura 3.11.
4. Che cos'è il contrasto simultaneo? Come è stato spiegato dall'inibizione laterale? Quali sono alcuni problemi con questa spiegazione?
5. In che modo l'illusione del Bianco dimostra che ci sono alcuni effetti di "leggerezza" percettiva che l'inibizione laterale non può spiegare? Quale principio è stato usato per spiegare l'illusione? Cosa significa questo sulla posizione del meccanismo che determina la percezione della leggerezza?

Processo dalla retina alla corteccia visiva e oltre

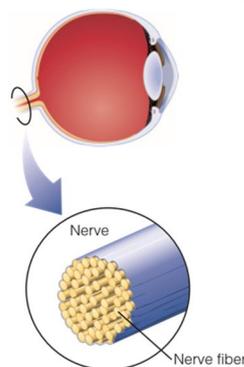
Il processo neurale causato dall'interazione che avviene tra i neuroni può lasciare la sua impronta nella percezione. Il processo che abbiamo già considerato ha coinvolto la convergenza e l'inibizione laterale localizzate vicino ai recettori visivi. Siamo così in grado di considerare come il processo influisce sulle risposte dei singoli neuroni nei livelli più elevati del sistema visivo.

Risposta a singole fibre nel nervo ottico

La Figura 3.19 mostra il nervo ottico posto sul retro dell'occhio, con una sezione trasversale che mostra come questo nervo è composto da singoli nervi che viaggiano insieme. Queste fibre sono gli assoni delle cellule gangliari retiniche (guarda anche la Figura 2.12). La nostra storia comincia con H. Keffer Hartline, il quale lavora sull'inibizione laterale nel "*Limulus*", descritta all'inizio di questo capitolo.

Prima di iniziare le ricerche sul "*Limulus*", Hartline (1938-1940) usò la preparazione schematizzata nella Figura 3.20: l'occhio aperto di una rana. Egli ha isolato una singola fibra nel nervo ottico stuzzicando il nervo ottico vicino che lascia l'occhio. Mentre registrava ciò, Hartline illuminò diverse aree della retina e ha scoperto che la fibra da cui stava registrando rispondeva solo quando una piccola area della retina era illuminata. Egli chiamò l'area che fece colpire la fibra ottica dal neurone "campo recettivo" (Figure 3.20a), che definiamo così:

La regione della retina che deve ricevere illuminazione per ottenere una risposta da ciascuna fibra (Hartline, 1938, p. 410).



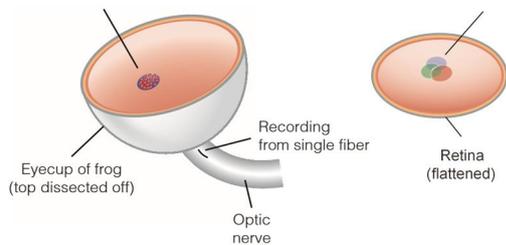


Figura 3.20 (a) Esperimento di Hartline in cui ha determinato quale area della retina di una rana ha provocato l'accensione in una singola fibra ottica del nervo. Questa zona è chiamata campo recettivo di quella fibra ottica. (b) Campi ricettivi di tre fibre nervose ottiche. Questi campi recettivi si sovrappongono, stimolando in un punto particolare della retina generalmente si attiva un numero di fibre nel nervo ottico. © Cengage Learning 2014

Hartline ha continuato a sottolineare che il campo recettivo di una fibra copre un'area molto più grande di un singolo recettore di coni o bastoncelli. Il fatto che il campo ricettivo di una fibra copra centinaia o persino migliaia di recettori significa che la fibra riceve segnali che convergono da tutti questi recettori. Finalmente, Hartline ha notato che i campi recettivi di molte diverse fibre si sovrappongono (**Figura 3.20b**). Ciò significa che la luce su un particolare punto sulla retina attiva molte fibre di cellule gangliari. Un modo per pensare ai campi ricettivi è immaginare un campo da calcio e una tribuna piena di spettatori, ciascuno con un paio di binocoli puntati su una piccola area del campo. Ogni spettatore sta monitorando ciò che sta accadendo nella sua piccola area, tutti gli spettatori insieme però stanno monitorando l'intero campo. Dato che ci sono così tanti spettatori, alcune aree che stanno osservando si sovrappongono del tutto o solo in parte. Per mettere in relazione questa "analogia del calcio" con la teoria di Hartline possiamo equiparare ogni spettatore a un nervo ottico, il campo da calcio alla retina e le piccole aree visualizzate da ogni spettatore ai campi ricettivi. Proprio come gli spettatori monitorano una piccola area ma raccolgono collettivamente informazioni su ciò che sta accadendo su tutto il campo di calcio, ogni fibra ottica del nervo monitora una piccola area di retina, e tutti insieme prendono informazioni su ciò che è accaduto su tutta la retina. Certo, la percezione si verifica basandosi solo sulle risposte dei nervi ottici, ma essi contengono informazioni su tutto ciò che sta accadendo sulla retina. I ricercatori dopo Hartline, che ha studiato le risposte dei neuroni nel gatto e la scimmia a diversi livelli del sistema visivo, ci hanno avvicinato alle risposte neurali che sono associate alla percezione.

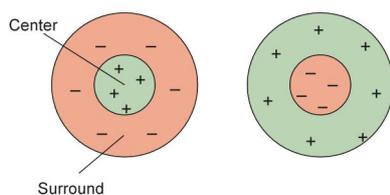


Figura 3.21 Campi ricettivi Center-Surround. (a) Centro eccitatorio, periferia inibitoria; (b) centro inibitorio, periferia eccitatoria. © Cengage Language 2014

Figura 3.19 Il nervo ottico, che lascia la parte posteriore dell'occhio, contiene circa un milione di fibre ottiche nell'uomo. © Cengage Learning

I ricercatori che studiano la risposta del nervo ottico nel gatto scoprirono una proprietà dei campi recettivi che Hartline non aveva osservato nella rana.

Si scoprì che i campi ricettivi del gatto, hanno un'organizzazione centro-periferia (**center surround organization**), in cui l'area del "centro" del campo recettivo risponde in modo diverso alla luce rispetto all'area più "periferica" (Barlow et al., 1957; Hubel & Wiesel, 1965; Kuffler, 1953). Per il campo recettivo in **Figura 3.21a**, presentando un punto di luce al centro, aumenta il fuoco, per tale motivo tale zona è chiamata "**area eccitatoria**" del campo recettivo. Al contrario, la stimolazione della zona "periferica" provoca un calo di fuoco, quindi è chiamata "**area inibitoria**" del campo recettivo. Questo campo recettivo è chiamato anche **centro recettivo-eccitatorio, campo recettivo inibitorio-circostante**. Il campo recettivo in **Figura 3.21b**, che risponde con inibizione quando il centro è stimolato e con eccitazione quando la zona circostante più esterna è stimolata, è un **centro inibitorio, eccitatorio-circostante il campo recettivo**. La scoperta che i campi recettivi possono avere aree di opposta risposta hanno reso necessario la modifica della definizione di Hartline del campo recettivo con *la regione della su cui una cellula nel sistema visivo può essere influenzato (eccitato o inibito) dalla luce*. (Hubel & Wiesel, 1961). La parola "influenzato" e il riferimento all'eccitazione e inibizione chiarisce il fatto che ogni cambiamento del fuoco - o un aumento o una diminuzione - deve essere preso in considerazione nel determinare il campo recettivo del neurone.

Tale scoperta era anche importante perché ha mostrato che l'elaborazione neurale potrebbe derivare dal fatto che i neuroni rispondono meglio a schemi specifici di illuminazione. Questo è illustrato da un effetto chiamato **antagonismo centre-surround** (ACS, letteralmente: antagonismo del centro e zona circostante), illustrato in **Figura 3.22**. Un piccolo spot di luce presentato al centro eccitatorio del campo di ricezione provoca un piccolo aumento del tasso di accensione del nervo (a), e aumentando le dimensioni della luce in modo che copra l'intero centro del campo recettivo aumenta anche la risposta della cellula, come mostrato in (b). L'ACS entra in gioco quando il punto di luce diventa abbastanza grande da iniziare a coprire l'area inibitoria, come in (c) e (d). La stimolazione dell'area inibitoria contrasta la risposta eccitatoria del centro, causando una diminuzione della frequenza di fuoco del neurone. Quindi, a causa del ACS, questo neurone risponde meglio ad un punto di luce che ha la stessa dimensione del centro eccitatorio. Possiamo spiegare i due processi in termini di elaborazione neurale descrivendo il funzionamento di un circuito neurale, che, come si ricorda dal Capitolo 2, è un gruppo di neuroni interconnessi. La **Figura 3.23** mostra un circuito neurale costituito da sette recettori

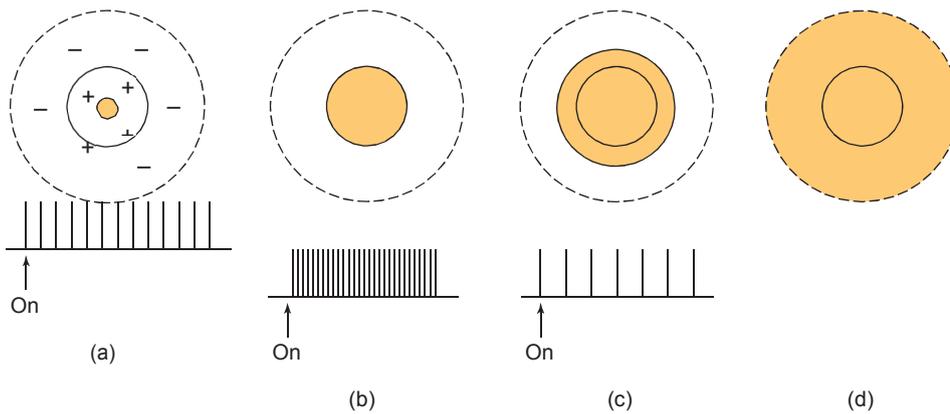


Figura 3.22 Risposta di una cellula con centro eccitatorio, periferia inibitoria all'aumentare della dimensione dello stimolo. L'ombreggiatura indica l'area del campo recettivo stimolata con la luce. La risposta alla stimolazione luminosa è indicata sotto ogni campo recettivo. La risposta maggiore si ha quando l'intera area eccitatoria è illuminata, come nella figura (b). L'aumento delle dimensioni dello stimolazione provoca una diminuzione in attivazione della cellula center-surround. © Cengage Learning

Questi neuroni, lavorando insieme, aiutano a creare il centro eccitatorio, inhibitory-surround del campo recettivo del neurone B.

I recettori 1 e 2 formano una sinapsi con il neurone A; i recettori 3, 4 e 5 con il neurone B; i recettori 6 e 7 con il neurone C. tutte queste sinapsi sono eccitatorie, come indicato dalla Y e dal segno +. Inoltre, i neuroni A e C hanno sinapsi inibitorie con il neurone B, come indicato dalla linea verticale e dal segno -. Ora consideriamo come lo stimolare questi recettori avrà effetto sull'attivazione di B. La stimolazione dei recettori 3, 4 e 5 causa l'aumento dell'attivazione di B, perché le loro sinapsi con B sono eccitatorie. Questo è ciò che ci si aspetta, perché i recettori sono localizzati nel centro eccitatorio del campo recettivo. Ora consideriamo cosa accade se stimoliamo i recettori 1 e 2. Entrambi questi recettori si connettono ad A con le sinapsi eccitatorie, quindi l'illuminazione di questi recettori causa l'aumento dell'attivazione di A. Il segnale di A viaggia quindi verso il neurone B, ma poiché la sua sinapsi su B è inibitoria, questo segnale fa diminuire l'attivazione di B. Questo è ciò che ci si aspetta, perché i recettori 1 e 2 sono localizzati nella corona inibitoria del campo recettivo. La stessa cosa accade quando illuminiamo i recettori 6 e 7, che si trovano anche nella corona inibitoria.

Così, stimolando in qualsiasi punto del centro (area verde) aumenta l'attivazione di B. Stimolando in qualsiasi punto della corona (area rossa), l'attivazione di B diminuisce. È facile vedere che il neurone B risponderà debolmente quando tutti i recettori vengono illuminati simultaneamente,

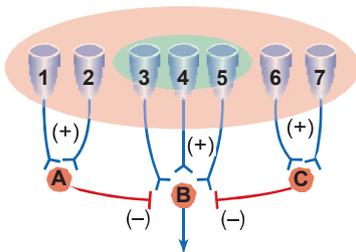


Figura 3.23 Un circuito neurale a sette recettori che modella un campo recettivo center-surround. I recettori 3, 4 e 5 compongono il centro eccitatorio e i recettori 1, 2 e 7 la periferia inibitoria.

perché l'eccitazione da 1, 2 e 3 e l'inibizione da A e C contrasterà con tutti gli altri, causando contrasto centro - corona. Sebbene un effettivo ganglio della cellula neuronale riceva segnali da molti più di sette recettori e lo schema elettrico sia molto più complesso di quello mostrato nel nostro esempio, il principio di base descrive le operazioni. Il centro - periferia del campo recettivo è creato dall'interazione fra eccitazione e inibizione.

La ricerca nel campo recettivo inaugurò una nuova era di ricerca sui processi neuronali perché i ricercatori realizzarono di poter seguire gli effetti del processo attraverso differenti livelli del sistema visivo determinando quale modello di luce avesse maggiore effetto nel generare la risposta nei neuroni a ciascun livello. Questa era la strategia utilizzata da David Hubel e Thorstein Wiesel, che estesero lo studio del campo recettivo alla corteccia.

Fondamento logico di Hubel e Wiesel per lo studio dei campi recettivi

Hubel e Wiesel (1965) definivano la loro tattica per comprendere la visione come segue:

un approccio è basato sulla stimolazione della retina con fasci di luce mentre si registra l'attivazione dalle singole cellule o fibre in vari punti delle aree visive. Per ogni cellula lo stimolo ottimale può essere determinato e si possono osservare le caratteristiche comuni delle cellule in ogni livello della via visiva e paragonare un livello con un'altro.

La ricerca di Hubel e Wiesel che fece guadagnare loro il Premio Nobel per la psicologia e la medicina nel 1981, mostrò come neuroni a livelli sempre più alti del sistema visivo rispondessero a stimoli visivi via via sempre più specifici. Per fare questo Hubel e Wiesel modificarono la procedura di Hartline di esposizione della luce sulla retina. Invece di proiettare la luce direttamente nell'occhio dell'animale, Hubel e Wiesel fanno vedere agli animali uno schermo in cui proiettavano degli stimoli.

METODO

Presentazione dello stimolo per determinare il campo recettivo

Il campo recettivo di un neurone viene determinato presentando uno stimolo, come un punto di luce, su punti diversi della retina, per determinare quale area risulti senza risposta, con una risposta eccitatoria o inibitoria. Hubel e Wiesel proiettarono lo stimolo su uno schermo (Figura 3.24). L'animale, solitamente un gatto o una scimmia, veniva anestetizzato e guardava verso lo schermo, i suoi occhi erano concentrati sulla lente, cosicché tutto ciò che veniva presentato sullo schermo fosse messo a fuoco nella parte posteriore dell'occhio.

Poiché l'occhio del gatto rimane fermo, ogni punto sullo schermo corrisponde a un punto sulla retina del gatto. Così, lo stimolo nel punto A dello schermo crea un'immagine nel punto A della retina, B crea un'immagine in B, C in C. Ci sono molti vantaggi nel proiettare un'immagine su uno schermo. Gli stimoli sono più facili da controllare rispetto alla proiezione della luce diretta nell'occhio (specialmente per gli stimoli in movimento); sono più nitidi; ed è più facile presentare stimoli complessi come volti o scene.

Una cosa importante da ricordare sui campi recettivi, che è sempre vera indipendentemente dal metodo utilizzato, è che il campo recettivo è sempre sulla retina. Non importa dove sia il neurone – il neurone può essere nella retina, nella corteccia visiva o in qualsiasi luogo nel cervello, ma il campo recettivo è sempre sulla retina, perché è lì che gli stimoli vengono ricevuti.

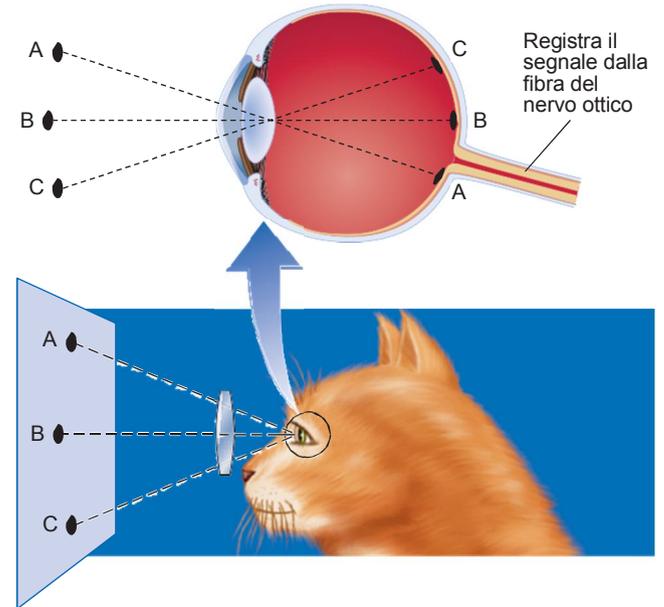
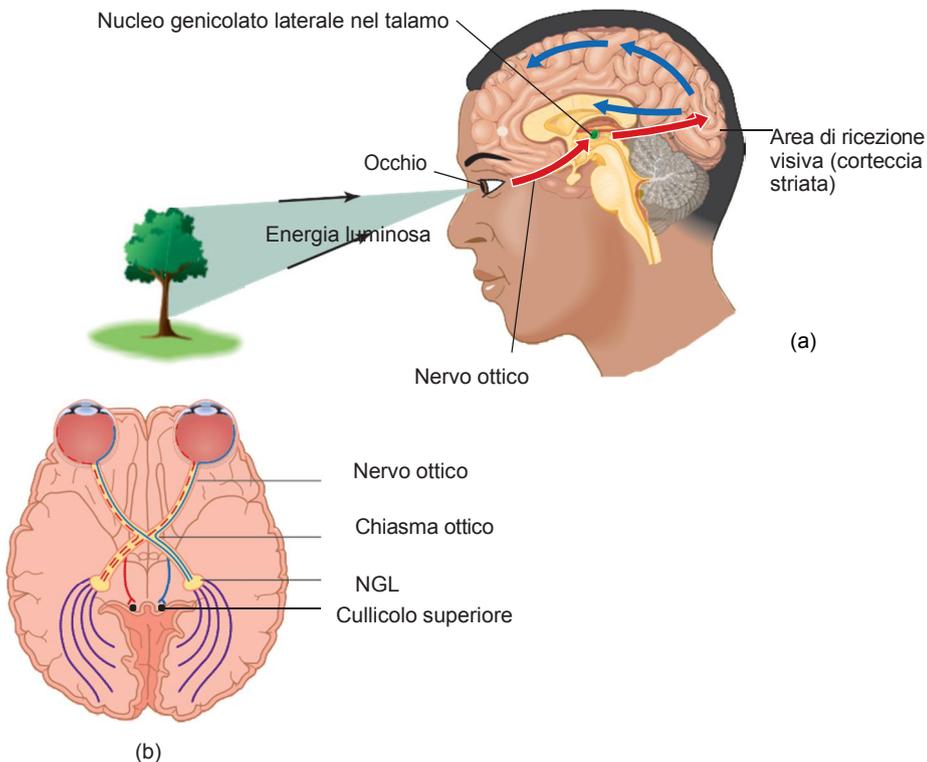


Figura 3.24 Registrazione di segnali elettrici da una fibra del nervo ottico di un gatto anestetizzato. Ogni punto sullo schermo corrisponde ad un punto sulla retina del gatto. © Cengage Learning

Figura 3.25a ripete la visione generale del sistema visivo dal Capitolo 2, che mostra come segnali che partono dall'occhio



e arrivano al nervo ottico, viaggiano verso il nucleo genicolato laterale (NGL) e poi dal NGL al lobo occipitale della corteccia cerebrale, la membrana del cervello di 2-4 mm spessa che

Figura 3.25 (a) Vista laterale del sistema visivo, che mostra i maggiori siti lungo il percorso visivo primario, dove avviene l'elaborazione: l'occhio, il nervo ottico, il nucleo genicolato laterale e l'area di ricezione visiva della corteccia (b). Il Sistema visivo visto da sotto il cervello, mostra il collicolo superiore, che riceve alcuni segnali dall'occhio

gioca un ruolo fondamentale nel determinare la percezione e la cognizione. (Fischl & Anders, 2000). Il lobo occipitale è la sede di ricezione visiva, dove i segnali dalla retina e dal NGL raggiungono la corteccia per prima. (Figure 1.5). La Figura 3.25b mostra il percorso dall'occhio alla corteccia, più il collicolo superiore, che riceve alcuni segnali dall'occhio. Questa struttura gioca un ruolo importante nel controllare il movimento degli occhi.

L'area di ricezione visiva è detta corteccia striata, perchè ha un aspetto a strisce se vista in sezione trasversale o area V1 per indicare che è la prima area visiva nella corteccia. Come indicato dalla freccia blu in 3.25a, i segnali viaggiano anche verso altri punti della corteccia, ma per ora ci focalizziamo sul percorso dall'occhio al NGL alla corteccia visiva, perchè questo percorso era il campo di indagine per gli esperimenti pionieristici di Hubel e Wiesel.

La strategia di Hubel e Wiesel di registrare da diversi punti lungo il percorso visivo comprendeva la mappatura dei centri circolatori dei campi recettivi dal nervo ottico del gatto e la registrazione dal NGL, dove hanno anche trovato i centri circolatori dei campi recettivi. Il fatto che piccoli cambiamenti si siano verificati nei campi recettivi spostandosi dalle fibre del nervo ottico ai neuroni nel NGL ha fatto in modo che i ricercatori si interrogassero sulla funzione del NGL. Il NGL riceve il 90% delle fibre del nervo ottico che lasciano l'occhio (l'altro 10% viaggia verso il collicolo superiore) ed è una struttura complessa che conta milioni di neuroni.

Una ipotesi sulla funzione del NGL si basa sull'osservazione che il segnale inviato dal NGL alla corteccia sia più piccolo dell'input che il NGL riceve dalla retina (Figure 3.26). Questa diminuzione del segnale suggerisce che uno dei compiti del NGL è di regolare l'informazione neurale mentre fluisce dalla retina alla corteccia (Casagrande & Norton, 1991; Humphrey & Saul, 1994). Un'altra importante caratteristica del NGL è di ricevere più segnali dalla corteccia che dalla retina (Sherman & Koch, 1986; Wilson et al., 1984). Questo flusso di informazioni "all'indietro", chiamato feedback, potrebbe anche essere coinvolto nella regolazione del flusso di informazioni, l'idea è che le informazioni che il NGL riceve dal cervello possono avere un ruolo nel determinare quali informazioni vengono mandate al cervello. Come vedremo più avanti nel libro, ci sono buone prove per il ruolo del feedback nella percezione. Per ora,

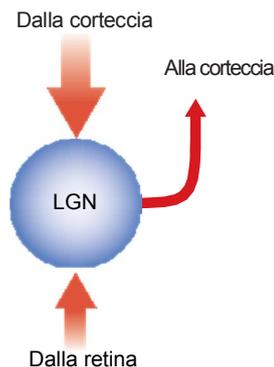


Figura 3.26 Flusso di informazioni in entrata e uscita dal NGL. Le dimensioni delle frecce indicano le dimensioni dei segnali. © Cengage Learning

continueremo il nostro viaggio lungo il percorso visivo, viaggiando dal NGL all'area di ricezione visiva.

Campi recettivi dei neuroni nella corteccia visiva

La ricerca iniziale di Hubel e Wiesel sui neuroni corticali si è concentrata nella corteccia striata (area V1) perchè è qui che arrivano per primi i segnali alla corteccia. Illuminando macchie di luce su punti diversi sulla retina, Hubel e Wiesel trovarono cellule nella corteccia striata con campi recettivi, che come i campi recettori centrali dei neuroni nella retina e nel NGL, avevano aree eccitatorie e inibitorie. Tuttavia, queste aree sono disposte fianco a fianco anzichè nella configurazione del centro circolatorio. (Figura 3.27a). Le cellule con questi campi recettivi adiacenti sono chiamate cellule corticali semplici.

Possiamo capire dall'impostazione delle aree eccitatorie e inibitorie della cellula semplice mostrata in Figura 3.27 che una cellula con questo campo recettivo risponderebbe meglio alle bande verticali. Come mostrato in Figura 3.27b, una barra verticale che illumina solo l'area eccitatoria causa una scarica alta, ma quando la barra viene inclinata, in modo che l'area di inibizione sia illuminata, la scarica diminuisce (Figura 3.27c).

La relazione tra l'orientamento e la scarica è indicata dalla curva di sintonizzazione dell'orientamento di un neurone, che è determinata misurando le risposte di una cellula semplice a barre con diversi orientamenti. La curva di sintonizzazione in Figura 3.27d mostra che la cellula risponde con 25 impulsi nervosi al secondo a una barra orientata verticalmente e che la risposta della cellula diminuisce quando la barra viene inclinata rispetto alla verticale e inizia a stimolare le aree inibitorie del campo recettivo del neurone. Si noti che una barra inclinata di 20 gradi rispetto alla verticale suscita solo una piccola risposta. Questa particolare cellula semplice risponde meglio con una barra ad orientamento verticale, ma ci sono altre cellule semplici che rispondono ad altri orientamenti, quindi ci sono neuroni che rispondono a tutti gli orientamenti che esistono nell'ambiente.

Sebbene Hubel e Wiesel riuscissero ad utilizzare piccolo macchie di luce per mappare i campi recettivi di cellule corticali semplici come quella della Figura 3.27 scoprirono che molte delle cellule che incontravano nella corteccia striata e nelle aree visive vicine, non rispondevano a piccoli macchie di luce. Nella sua conferenza Nobel, Hubel descrisse come lui e W. stavano diventando sempre più scoraggiati di fronte ai tentativi di far esplodere questi neuroni corticali, quando qualcosa di sorprendente accadde: quando inserirono un vetrino contenente uno stimolo spot nel loro proiettore di diapositive, un neurone corticale "esplose come una mitragliatrice" (Hubel, 1982). Il neurone, come risultò, non stava rispondendo al punto al centro della diapositiva che H. e W. avevano programmato di usare come stimolo, ma all'immagine del bordo della diapositive che si spostava verso il basso sullo schermo mentre la diapositive scorreva nel proiettore. Compreso ciò H. e W. cambiarono i loro stimoli da piccoli punti a quelli in movimento

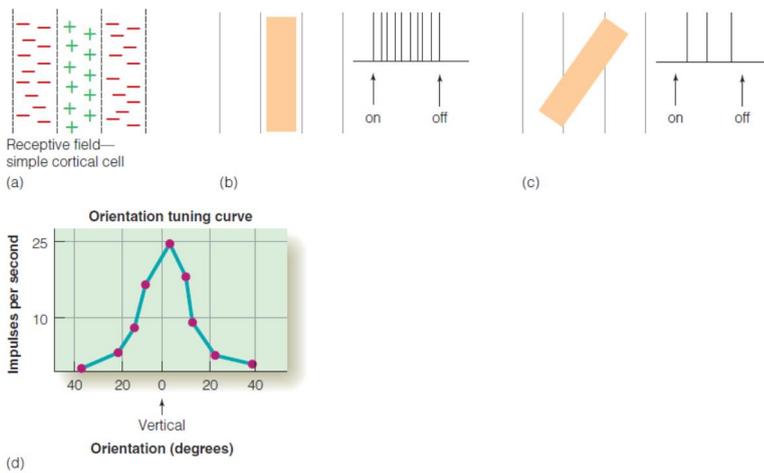


Figura 3.27 (a) il campo recettivo di una cellula semplice. (b) questa cellula risponde meglio ad una barra di luce verticale che copre l'area eccitatoria del campo recettivo. (c) la risposta diminuisce quando la barra è inclinata, è quindi coperta l'area inibitoria. (d) l'orientazione della curva di una cellula corticale semplice per un neurone che risponde meglio ad una barra verticale (orientazione=0)

Hubel e Wiesel (1965), scoprirono che alcuni neuroni corticali rispondevano meglio al movimento di stimoli simili a barre con orientamento specifico. Le cellule complesse, come quelle semplici, rispondono meglio a barre con orientamento specifico. Tuttavia, a differenza di quelle semplici, che rispondono a piccoli lampi di luce o a stimoli stazionari, le cellule più

complesse rispondono solo quando una barra di luce correttamente orientata si muove attraverso l'intero campo recettivo. Inoltre, alcune cellule rispondono meglio ad una particolare direzione di movimento (Figure 3.29a). Siccome questi neuroni non rispondono a flash di luce statici, il loro campo recettivo è indicato non con i più ed i meno ma delineando l'area che, quando stimolata, elicitava una risposta nel neurone.

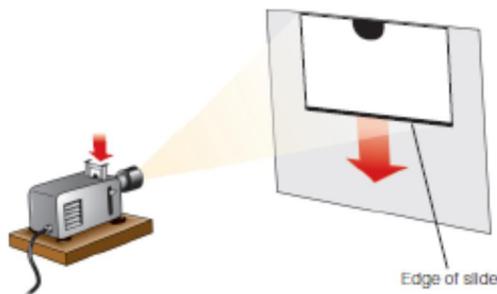


Figura 3.28 quando Hubel e Wiesel lasciano scendere una diapositiva nel proiettore, l'immagine nel bordo della diapositiva muovendosi verso il basso inaspettatamente innesca attività nel neurone corticale.

Un altro tipo di cellula, chiamata cellula end-stopped, si scarica per muovere linee di una lunghezza specifica o per muovere angoli. La Figura 3.29b mostra uno stimolo luminoso ad angolo che viene mosso su e giù attraverso la retina. La registrazione sulla destra indica che il neurone risponde meglio ad un angolo di media grandezza che si muove verso l'alto.

La scoperta di Hubel e Wiesel che alcuni neuroni nella corteccia rispondono solo a linee orientate e altri a linee angolate fu molto importante in quanto estese l'idea inizialmente proposta in connessione con i campi recettivi centrali e surround che i neuroni rispondono ad alcuni modelli di luce e non ad altri. Ciò risulta sensato in quanto lo scopo del sistema visivo è di abilitarci a cercare oggetti nell'ambiente, e alcuni oggetti possono almeno essere approssimativamente rappresentate con figure e linee semplici orientate in vari modi. Così, la scoperta di Hubel e Wiesel che i neuroni rispondono selettivamente a linee orientate e stimoli con lunghezze specifiche fu un importante passo per determinare come i neuroni rispondono a oggetti più complessi.

Siccome le cellule semplici, complesse e end-stopped rispondono a specifiche caratteristiche degli stimoli, come l'orientamento o la direzione del movimento, sono talvolta chiamate detector di caratteristiche.

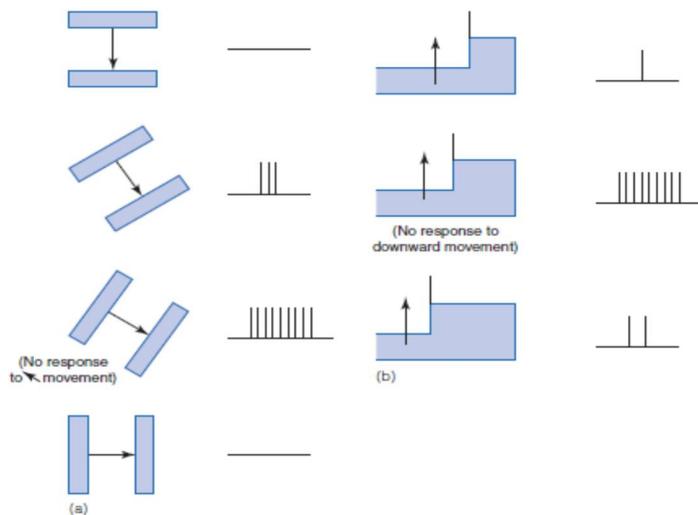


Figura 3.29 (a) risposta di una cellula complessa registrata dalla corteccia visiva del gatto. La barra-stimolo è mossa avanti e indietro nel campo recettivo. Le cellule scaricano meglio quando la barra è posizionata con uno specifico orientamento ed è mossa in una specifica direzione. (b) la risposta di una cellula end-stopped registrata dalla corteccia visiva del gatto. Lo stimolo è indicato con l'area luminosa sulla sinistra. Questa cellula risponde meglio ad un angolo di media grandezza che sale

La tabella 3.1, che riassume le proprietà dei neuroni appena descritti, illustra un fatto importante riguardante i neuroni nel sistema visivo: come ci allontaniamo dalla retina, i neuroni si concentrano su stimoli più complessi. Le cellule gangliari della retina rispondono meglio a spot di luce, mentre le cellule corticali end-stopped rispondono meglio a barre di una certa lunghezza che si stanno muovendo in una direzione particolare.

TABELLA 3.1 Proprietà dei neuroni nel nervo ottico, LGN, e corteccia

Tipo di cellula	Caratteristiche del campo recettivo
Fibra del nervo ottico	Campo recettivo center-surround. Risponde meglio a piccoli spot, ma anche ad altri stimoli.
Genicolato laterale	Campo recettivo center-surround molto simile al campo recettivo delle cellule gangliari.
Corticale semplice	Aree inibitorie ed eccitatorie disposte fianco a fianco. Rispondono meglio a barre orientate in modo specifico.
Corticale complessa	Risponde meglio ai movimenti di barre orientate correttamente nel campo recettivo. Alcune cellule rispondono meglio a particolari direzioni di movimento.
Corticale end-stopped	Risponde a stimoli angolati o barre di particolari lunghezze che si muovono in direzioni particolari.

I RILEVATORI DI CARATTERISTICHE GIOCANO UN RUOLO NELLA PERCEZIONE?

L'elaborazione neurale dà ai neuroni proprietà che li rendono detector di caratteristiche che rispondono meglio a stimoli di tipo specifico. Quando i ricercatori dimostrano che i neuroni rispondono a linee orientate, stanno misurando la relazione stimolo-fisiologico (figura 3.30). Ma solo misurare questa relazione non prova che questi neuroni abbiano a che fare con la percezione delle linee orientate. Per dimostrare la relazione tra la fisiologia e la percezione, è necessario misurarla. Un modo è stato quello di usare una procedura psicofisica chiamata adattamento selettivo.

ADATTAMENTO SELETTIVO

Quando vediamo uno stimolo con una specifica proprietà, i neuroni si adattano a quella proprietà. L'idea dietro all'adattamento selettivo è che questa scarica possa rendere i neuroni affaticati o possa farli adattare. Questo adattamento causa due effetti psicologici: (1) la velocità di scarica del neurone diminuisce, e (2) i neuroni scaricano di meno quando lo stimolo è ripresentato immediatamente. In accordo con questa idea, presentando una linea verticale si causa la risposta dei neuroni che rispondono alle linee verticali, ma come la presentazione continua, questi neuroni potrebbero cominciare a rispondere meno alle linee verticali. L'adattamento è selettivo perché solo i neuroni che stavano rispondendo alle linee verticali o quasi verticali si sono adattati, i neuroni che non vi hanno risposto non si sono adattati.

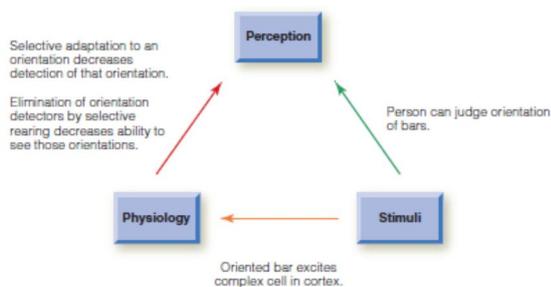


Figura 3.30 Versione a tre parti del processo percettivo, che mostra le tre relazioni basilari: stimolo-percezione (freccia verde); stimolo-psicologia (arancione); psicologia-percezione (rosso). La descrizione si riferisce ad esperimenti descritti nel capitolo rilevante al ruolo dei detector di caratteristiche neurali nella percezione.

METODO

Misurazioni psicofisiche dell'effetto di adattamento selettivo all'orientamento

Le misurazioni dell'effetto di adattamento selettivo all'orientamento, include i tre seguenti punti:

1. Misurare la soglia di contrasto della persona con griglie con orientazione diversa (figura 3.31a). La soglia di contrasto della griglia è la minima differenza di intensità tra due barre adiacenti che si possa rilevare. La soglia di contrasto per vedere una griglia è misurata cambiando la differenza di intensità tra le barre chiare e le scure fino a quando le barre possono essere appena viste. Ad esempio, è facile vedere le quattro griglie sulla sinistra nella figura 3.32, perché la



(a) Measure contrast threshold at a number of orientations.



(b) Adapt to a high-contrast grating.



Figura 3.31 Procedura per realizzare un esperimento di selezione adattiva

differenza di intensità tra le barre è sopra la soglia. Tuttavia, c'è solo una piccola differenza di intensità tra le barre della griglia all'estrema destra, quindi è vicina alla soglia di contrasto.

2. familiarizzare la persona ad un'orientazione facendogli vedere uno stimolo adattivo ad alto contrasto per uno o due minuti. In questo esempio, lo stimolo adattivo è una griglia verticale. (figura 3.31b)
3. Rimisurare la soglia di contrasto di tutti gli stimoli presentati allo step 1 (figura 3.31c)

Ciò che è importante dietro alla sopra descritta procedura è che se l'adattamento a griglie ad alto contrasto nello step 2 diminuisce il funzionamento dei neuroni che normalmente rispondono all'orientamento verticale, questo causerebbe un incremento nella soglia di contrasto e quindi sarebbe più difficile da vedere una griglia verticale a basso contrasto. In altre parole, quando i rilevatori di caratteristiche verticali sono diventati familiari, è necessario incrementare la differenza tra le barre verticali nere e bianche in modo da vederle. La figura 3.33° mostra che questo è esattamente ciò che accade. Il picco della curva della soglia di contrasto, il quale indica che un ampio aumento nella differenza tra le barre è necessario per vedere le barre, avviene all'adattamento verticale dell'orientamento. Il risultato importante di questo esperimento è che la nostra curva psicofisica mostra che l'adattamento selettivo ha effetti solo su alcune orientazioni, proprio come i neuroni risponde selettivamente solo ad alcune orientazione. Infatti, la curva di adattamento selettivo all'orientamento determinata psicofisicamente (figura 3.33) risulta molto simile alla curva di attivazione di una cellula semplice sensibile all'orientamento (figura 3.33b)



Figura 3.32 la soglia di contrasto per una griglia è la minima differenza di intensità a cui l'osservatore può solo vedere le barre. La griglia a sinistra è molto lontana dalla soglia di contrasto. Quella in mezzo ha meno contrasto ma è ancora sopra la soglia. La grata all'estrema destra è vicina alla soglia di contrasto

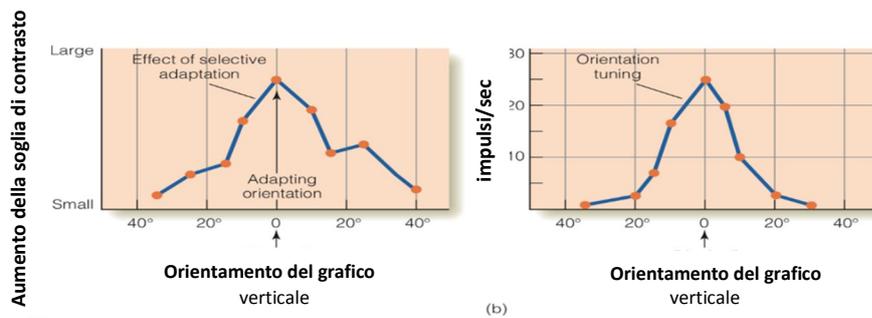


Figura 3.33 (a) Risultati di esperimenti di adattamento selettivo psicofisico. Questo grafico mostra che l'adattamento delle persone al grafico verticale causa una grande diminuzione nella sua abilità per rilevare il grafico verticale quando si presenta di nuovo, ma ha meno effetto sui grafici che sono inclinati su entrambi i lati del piano verticale. (b) l'orientamento della curva di sintonizzazione del neurone corticale semplice dalla figura 3.27. . © Cengage Learning 2014

(La curva psicofisica è un po' più ampia perché lo stimolo di adattamento ha un effetto sistematico su certi neuroni che rispondono all'orientamento vicino all'orientamento adattato). La similarità tra la selettività dell'orientamento di neuroni e l'effetto percettivo dell'orientamento selettivo supporta l'idea che i rivelatori di orientamento giocano un ruolo nella percezione. L'esperimento dell'adattamento selettivo sta misurando come un effetto fisiologico (adattando i rivelatori di caratteristiche che rispondono a specifici orientamenti) causa un risultato percettivo (diminuzione nella sensibilità di quel orientamento). Questo prova che i rivelatori di caratteristiche hanno qualcosa a che fare con la percezione: significa che quando tu guardi un scena complessa, ad esempio una strada di città o un affollato centro commerciale, i rivelatori di caratteristiche che rispondono a contorni orientati che delimitano la scena sono attivi e vengono usati per la ricostruzione della tua percezione della scena.

Apprendimento percettivo

Ulteriori prove che i rivelatori di caratteristiche sono coinvolti nella percezione sono fornite da esperimenti di [apprendimento percettivo](#). L'idea alla base dell'apprendimento percettivo sta nel fatto che se un animale viene abituato ad un ambiente che contiene solo certi tipi di stimoli allora i neuroni che rispondono a questi stimoli diventeranno più prevalenti. Ciò deriva da un fenomeno chiamato [plasticità neurale](#) o [plasticità dipendente dall'esperienza](#): l'idea che le proprietà di risposta dei neuroni possano essere modellate dall'esperienza percettiva. A favore di quest'idea, allevare un animale in un ambiente che contiene solo linee verticali dovrebbe far sì che il sistema visivo dell'animale abbia neuroni che rispondono prevalentemente a stimoli orientati verticalmente.

Questo risultato può sembrare che contraddica il risultato dell'esperimento dell'adattamento selettivo appena descritto, nel quale l'esposizione a stimolazione verticale *diminuisce* la risposta a stimoli verticali. Tuttavia l'adattamento ha un effetto a breve termine. La presentazione dell'orientamento adattativo per alcuni minuti diminuisce selettivamente la risposta a tale orientamento. Dall'altra parte, l'apprendimento percettivo è un effetto a lungo termine. Stimolare per un periodo di giorni o anche di settimane in maniera selettiva neuroni che rispondono ad un certo orientamento li mantiene altresì attivi potenziandone l'efficacia a discapito di altri.

Perché? Nel frattempo, neuroni che rispondono all'orientamento che non sono presenti durante l'esposizione prolungata non sono attivi, quindi perdono la loro abilità di rispondere a quegli orientamenti. Un modo per descrivere i risultati dell'esperimento di apprendimento percettivo è "Use it or lose it" (O lo usi o lo perdi). Questo effetto è stato dimostrato in un classico esperimento di Colin Blackemore e Grahame Cooper (1970) nei quale loro mettevano dei gattini in tubi a strisce come quello in [Figura 3.34](#), così ogni gattino era esposto solo ad un orientamento, verticale o orizzontale.

I gattini sono stati tenuti al buio dalla nascita fino a due settimane di vita, momento in cui sono stati messi in un tubo per 5 ore ogni giorno; il resto del tempo rimanevano al buio. Poiché i gattini si sono seduti su una piattaforma di plexiglass e il tubo si estendeva sia sopra sia sotto loro, non c'erano angoli o bordi visibili nel loro ambiente oltre alle strisce sui lati del tubo. I gattini portavano coni intorno alla loro testa per prevenirli dal vedere strisce verticali, sia oblique, sia orizzontali inclinando le loro teste; tuttavia, secondo Blackemore e Cooper, "I gattini non sembravano irritati dalla monotonia dei dintorni e sono stati seduti per un lungo periodo ispezionando le pareti del tubo (p.477). Quando il comportamento dei gattini veniva testato dopo 5 mesi di apprendimento percettivo, sembravano ciechi agli orientamenti che non avevano visto nel tubo. Per esempio, un gattino che veniva allevato in un ambiente di strisce verticali presterebbe attenzione a una barra verticale ma ignorerà una barra orizzontale.

Seguendo dopo i test comportamentali, Blackemore e Cooper registrò dalle cellule nella corteccia visiva e determinato l'orientamento che ha causato la maggiore risposta da ciascuna cellula.

La [Figura 3.34b](#) mostra i risultati di questo esperimento. Ogni linea indica l'orientamento preferito da un singolo neurone nella corteccia del gatto. Questo gatto, che era stato allevato in un ambiente verticale, ha molti neuroni che rispondono meglio agli stimoli verticali o quasi verticali, ma nessuno che risponde agli stimoli orizzontali. I neuroni che rispondevano orizzontalmente erano apparentemente persi perché non erano stati usati. Il risultato opposto è verificato per i gatti allevati orizzontalmente. Il parallelo tra la selettività dell'orientamento dei neuroni del gatto

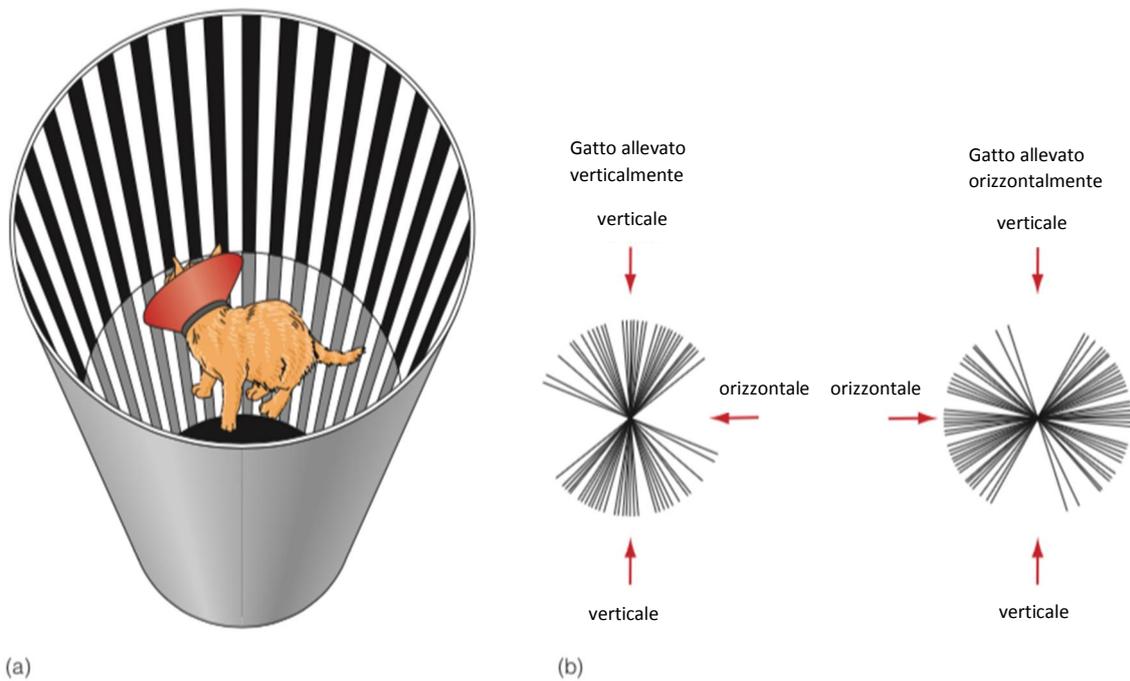


Figura 3.34 (a) Tubo a strisce utilizzato negli esperimenti di allevamento selettivo di Blackmore e Cooper (1970). (b) Distribuzione degli orientamenti ottimali di 72 cellule da un gatto allevato in un ambiente a strisce verticali, a sinistra, e per 52 cellule da un gatto allevato in un ambiente a strisce orizzontali, a destra.

la corteccia e la risposta comportamentale del gatto allo stesso orientamento forniscono più prove del fatto che i rivelatori di caratteristiche sono coinvolti nella percezione dell'orientamento. Questa connessione tra rivelatori di caratteristiche e percezione fu una delle principali scoperte di ricerca visiva nel 1960s e nel 1970s

Neuroni di livello superiore

L'idea che la percezione può essere spiegata in termini di rivelatori di caratteristiche che rispondono a rigide linee o angoli era diffusa nel 1970 perché, come chiunque abbia giocato con i giochi di costruzione o con i Lego, molti oggetti possono essere creati da forme rettangolari. Gli oggetti potevano, secondo quest'idea, essere rappresentati dal lancio di rivelatori di funzionalità che hanno risposto a queste forme rettangolari che costituiscono gli oggetti. Ma l'idea che la percezione fosse basata unicamente su quella che potremmo chiamare "fisiologia delle figure stilizzate" non doveva durare. Sebbene i ricercatori abbiano continuato a studiare i rivelatori di caratteristiche nella corteccia striata e nelle aree vicine, i ricercatori della visione stavano iniziando a prestare attenzione alle aree del cervello molto al di fuori della corteccia striata.

Uno di questi ricercatori era lo psicologo Charles Gross, che decise che la corteccia **inferotemporale (IT)** nel lobo temporale era matura per lo studio (Figura 3.35a). È basato questa decisione sulla ricerca che ha dimostrato che la rimozione di parti della corteccia IT nelle scimmie ha influito sulla capacità delle scimmie di riconoscere gli oggetti, nonché sulla ricerca di una condizione umana chiamata **prosopagnosia**, in cui le persone con danno al lobo temporale erano incapaci di riconoscere i volti.

Gli esperimenti di Gross, nei quali ha registrato dai singoli neuroni nell'IT della scimmia, ha richiesto una grande quantità di resistenza da parte degli sperimentatori tipicamente durava 3 o 4 giorni. In questi esperimenti. Le ricerche della squadra di Gross presentavano una varietà di stimoli diversi alle scimmie anestetizzate. Usando la procedura dello schermo di proiezione, essi presentavano linee, quadrati e cerchi. Alcuni stimoli erano chiari e alcuni scuri. Gli stimoli scuri erano creati posizionando i ritagli di cartone sullo schermo di proiezione trasparente.

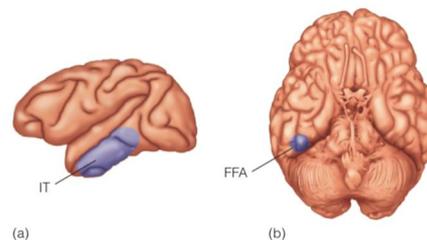


Figura 3.35 (a) posizione della corteccia inferotemporale (IT) nella scimmia. (b) posizione dell'area della faccia fusiforme (FFA) nell'umano, appena sotto il lobo temporale. Entrambe queste aree sono ricche di neuroni che rispondono ai volti © Cengage Learning 2014

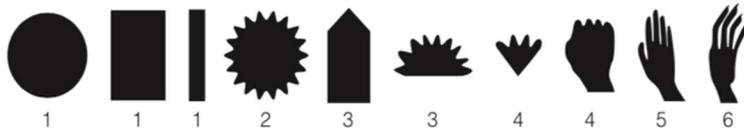


Figura 3.36 qualche forma usata da Gross e AI (1972) per studiare la risposta dei neuroni nella corteccia inferotemporale delle scimmie. Le forme sono disposte in base alle loro capacità di provocare il fuoco del neurone, da nessuno (1), a poco (2), (3) a massimo (6). Da Gross, C.G. Rocha-Miranda, C.E. & Bender, D.B. (1972). Proprietà visive dei neuroni nella corteccia inferotemporale dei macachi. *Giornale di Neuropsicologia*, 5, 96-111. © la società psicologica americana (APS). Tutti i diritti riservati.

La scoperta che i neuroni nella corteccia IT rispondono a stimoli complessi sono arrivati alcuni giorni in uno dei loro esperimenti, quando hanno scoperto un neurone che rifiutava di rispondere a ogni stimolo standard come linee orientate, cerchi o quadrati.

Niente ha funzionato, fino a quando uno degli sperimentatori indicò qualcosa nella stanza proiettando un'ombra della mano sullo schermo. Quando l'ombra di questa mano causò un'esplosione di fuoco gli sperimentatori capirono che stavano facendo qualcosa e iniziarono a testare il neurone con una varietà di stimoli, inclusi i ritagli della mano di una scimmia. Dopo una lunga serie di test, hanno determinato che questo neurone rispondeva a una forma simile a una mano con le dita rivolte verso l'alto (**Figura 3.36**) (Rocha-Miranda, 2011; also see Gross, 2002). Dopo aver espanso i tipi di stimoli presentati, hanno anche trovato alcuni neuroni che rispondevano meglio ai volti. Trovare i neuroni che rispondevano agli oggetti della vita reale come mani e volti era un risultato rivoluzionario. Apparentemente, l'elaborazione neurale che si è verificata oltre le aree iniziali di ricezione studiate da Hubel e Wiesel aveva creato questi neuroni. Ma a volte i risultati rivoluzionari non sono accettati immediatamente e i risultati di Gross sono stati ampiamente ignorati quando furono pubblicati nel 1969 e nel 1972 (Gross et al., 1969, 1972). Infine, negli anni '80, altri sperimentatori iniziarono a registrare dai neuroni nella corteccia IT della scimmia che rispondeva ai volti e ad altri oggetti complessi (Rolls, 1981; Perrett et al., 1982) e negli anni '90, i ricercatori hanno scoperto un'area nella parte inferiore del lobo temporale della corteccia umana chiamata area del viso fusiforme perché rispondeva fortemente ai volti (Kanwisher et al., 1997; McCarthy et al., 1997) (**Figure 3.35b**). Vedremo nei capitoli seguenti che i neuroni che rispondono a complessi stimoli del mondo reale sono ormai considerati la norma nella ricerca sulla visione.

IL CODICE SENSORIALE

Uno degli obiettivi della nostra discussione finora è stato esplorare i segnali elettrici che sono il collegamento tra l'ambiente e la percezione. L'idea che gli impulsi nervosi possono rappresentare le cose nell'ambiente è ciò che sta dietro la seguente affermazione, scritta da Bernita Rabinowitz, una studentessa della mia classe.

Un uomo percepisce uno stimolo (un suono, un sapore, ecc). Questo è spiegato da gli impulsi elettrici inviati al cervello. Questo è tanto incomprensibile quanto stupefacente. Come può essere percepito un impulso elettrico allo stesso modo del sapore di un limone aspro, un altro impulso come una miscelanza di blu brillante e verde e rosso, ancora uno come un vento molto freddo? La nostra complessa gamma di sensazioni può essere spiegata solo con il n.9 che risponde al volto di Maria e solo n.6 risponde al volto di Raffaello. Si noti, inoltre, che il neurone specializzato risponde solo a Bill, che noi possiamo chiamare 'Bill neuron', ma non risponde a Mary o Raphael. Nessun altro volto o tipo di oggetto influenzerebbe tale neurone; si accende solo con il volto di Bill.

Uno dei requisiti del codice specializzato è che ci sono neuroni sintonizzati in modo specifico su ciascun oggetto nell'ambiente. L'idea che ci siano singoli neuroni che rispondano solo a specifici stimoli fu proposta nel 1960 da Jerzy Konorski (1967) e Jerry Lettvin (vedi Barlow, 1995; Gross, 2002; Rose, 1996). Lettvin conìò il termine 'grandmother cell' per descrivere questi tipi di cellule altamente specializzate. Una 'grandmother cell', secondo Lettvin, è un neurone che risponde solo a specifici stimoli. Tali stimoli potrebbero essere un'immagine specifica, come una foto di tua nonna, o un concetto, come l'idea di 'nonna' in generale (Gross, 2002). I neuroni in figura 3.37 si qualificerebbero come 'grandmother cells'

Anche se la semplicità dell'idea delle cellule della nonna (grandmother cells) ha il suo fascino, dovrebbe essere sottolineato che quando Jerry Lettvin propose il termine 'grandmother cell', egli l'ha detto in modo scherzoso (Gross, 2002) nel quale, presumibilmente, significa che lo stava affermando come una possibilità ma in realtà non credeva che tali neuroni esistessero. Certamente, quando lui propose l'idea, tali neuroni non erano noti. Abbiamo visto che sono stati scoperti neuroni che rispondono ai volti ma spesso essi rispondono a molteplici facce diverse. La maggior parte dei ricercatori ritiene che la codifica delle specificità sia una possibilità improbabile. Ci sono ancora troppi oggetti differenti (colori, sapori, odori e suoni) nel modo per avere un neurone separato per ogni oggetto. Un' alternativa all'idea della codifica delle specificità è che un numero di neuroni sono coinvolti nella rappresentazione di un oggetto.

CODIFICA DISTRIBUITA: RAPPRESENTAZIONE MENDIANTE GRANDI GRUPPI DI NEURONI

La codifica distribuita è la rappresentazione di un particolare oggetto modellato dall'attivazione di grandi gruppi di neuroni. Secondo questa idea, la faccia di Bill potrebbe essere rappresentata da una specifica distribuzione di attivazione nervosa ad esempio quella illustrata in figura 3.38, la faccia di Mary dalla distribuzione diversa di figura 3.38b e la faccia di Raphael da una ancora diversa, i.e., figura 3.38c. Un vantaggio della codifica distribuita è che un largo numero di stimoli può essere rappresentato in quanto gruppi di neuroni possono creare un enorme numero di differenti modelli. Vedremo che ci sono buone prove per la codifica distribuita in tutti i sensi. Ma per alcune funzioni, un vasto numero di neuroni non è necessario. IN alcuni casi si verifica piuttosto una codifica sparsa quando sono coinvolti piccoli numeri di neuroni.

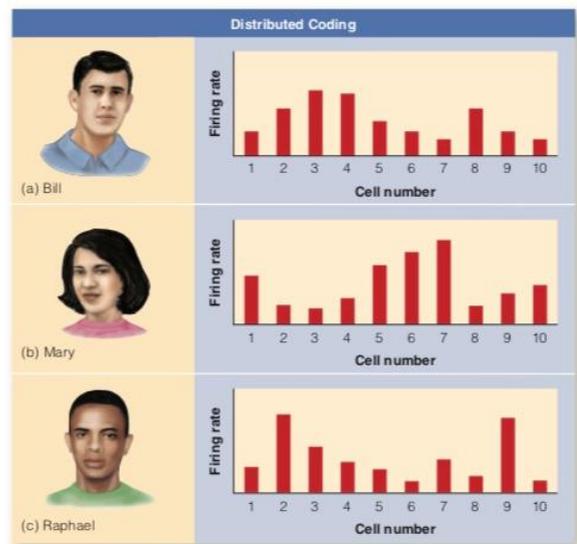


Figura 3.38 codifica distribuita, nella quale l'identità facciale è indicata da un modello di lancio di un grande numero di neuroni

CODIFICA RARA: RAPPRESENTAZIONE MENDIANTE PICCOLI NUMERI DI NEURONI

La codifica sparsa si verifica quando un particolare oggetto è rappresentato da una distribuzione di attivazione di piccoli gruppi di neuroni, con la maggior parte dei neuroni rimasti in silenzio. Come illustrato in figura 3.39, la codifica sparsa potrebbe rappresentare la faccia di Bill con una distribuzione di attivazione che coinvolge pochi neuroni. Il volto di Mary potrebbe essere altresì segnalato dall'attivazione di altri neuroni, alcuni dei quali anche sovrapposti a quelli coinvolti per la rappresentazione di Bill. Il volto di Raphael potrebbe avere ancora un'altra distribuzione di attivazioni. Notare che un particolare neurone può rispondere a più di uno stimolo. Per esempio, neurone #4 risponde alle tre facce, sebbene in maniera più forte per Mary.

Recentemente, sono stati scoperti neuroni altamente specifici quando veniva registrata l'attività nervosa dal lobo temporale dei pazienti sottoposti a chirurgia cerebrale per l'epilessia. (Stimolare e registrare i neuroni è una procedura comune prima e dopo la chirurgia cerebrale perché consente

di determinare l'esatta disposizione del cervello di una persona in particolare). Questi neuroni rispondevano a stimoli specifici. La figura 3.40 mostra i risultati per un neurone che rispondeva ad immagini dell'attore Steve Carell e non ai volti di altre persone (Quiroga et al., 2008). Però, i ricercatori che scoprirono questo neurone (così come altri neuroni hanno risposto ad altre persone) precisarono che essi avevano solo 30 minuti per registrare e, se ci fosse stato più tempo, avrebbero trovato altri volti che attivavano tali neuroni. Data la probabilità che anche questi neuroni altamente specializzati siano attivati da più di uno stimolo, Quiroga e collaboratori (2008) suggerirono che i loro neuroni sono probabilmente un esempio di codifica sparsa (Olshausen & Field, 2004).

Ritornando alla domanda di Bernita riguardante il modo in cui l'attivazione neurale può rappresentare varie funzionalità all'interno dell'ambiente, noi possiamo affermare che parte della risposta è che le caratteristiche o gli oggetti sono rappresentate da una distribuzione di attivazioni di gruppi di neuroni. A volte i gruppi sono piccoli (codifica sparsa), a volte i gruppi sono grandi (codifica distribuita). Ma questo è ancora l'inizio di una risposta alla domanda di Bernita. Come vedremo nel prossimo capitolo, un'altra parte della domanda viene coinvolta considerando come sono organizzati i neuroni nei sistemi sensoriali.

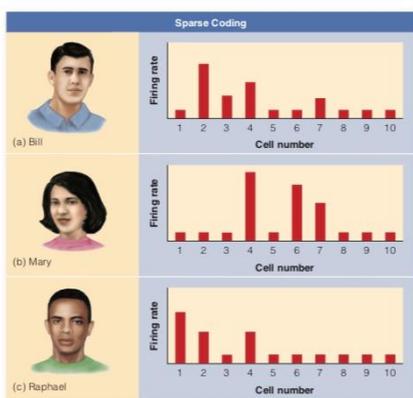


Figura 3.39 codifica sparsa nella quale l'identità facciale è indicata da un modello di lancio di un piccolo numero di neuroni

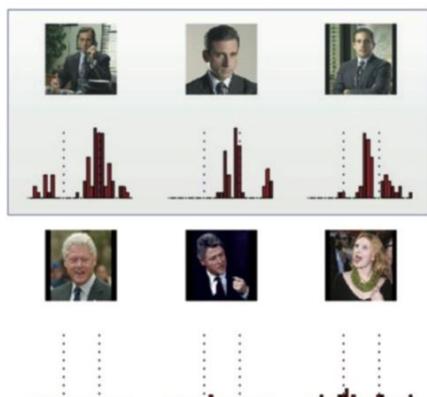


Figura 3.40 obiettivo da un neurone nel lobo temporale che rispondeva a diversi punti di vista di Steve Carell (top obiettivo) ma non rispondeva alle immagini di altre persone ben note (record inferiore)

QUALCOSA DA CONSIDERARE: IL PROBLEMA MENTE-CORPO

Uno dei problemi più famosi nella scienza è chiamato *il problema mente-corpo*: come il processo fisico, ad esempio l'impulso nervoso o le molecole di sodio e potassio che fluiscono attraverso le membrane (la parte del corpo del problema) si trasformino nella ricchezza dell'esperienza percettiva (la parte mentale del problema)?

Il problema della mente corpo è ciò che mi fu chiesto da Bernita quando poste la sua domanda riguardo a come caldo e freddo, colori, suoni, profumi, sapori possono essere spiegati da diversi impulsi elettrici. Un modo per rispondere alla domanda di Bernita è descrivere come gli stimoli vengono rappresentati da un codice sensoriale, come noi abbiamo fatto sopra. La ricerca sul codice sensoriale, che si concentra sulla relazione tra gli stimoli e l'ambiente e come i neuroni si accendono, è spesso riferita come la ricerca sulla *correlazione neurale della coscienza* (NCC), nella quale la coscienza può essere definita come la nostra esperienza.

Determinando la NCC può qualificarsi come una soluzione al problema del mente-corpo? Ricercatori spesso chiamano la NCC il problema facile della coscienza in quanto è stato possibile scoprire molte connessioni tra accensione neurale e esperienza. Ad esempio, l'esperimento di Quiroga mostrò la connessione tra l'accensione di alcuni neuroni nell'ippocampo e i volti di Steve Carell. Più tardi nel libro, vedremo che c'è una connessione tra l'accensione di certi neuroni e diversi colori sperimentati.

Ma se l'NCC è il problema 'semplice' qual è il problema complicato? Noi incontriamo il problema difficile quando affrontiamo il quesito di Bernita al più profondo livello chiedendo non come i risposte fisiologici correlati con l'esperienza, ma come risposte fisiologici causano l'esperienza. Per vederla in un'altra maniera, come le risposte fisiologiche vengono trasformate in esperienza? Possiamo apprezzare perché questo è chiamato il duro problema della coscienza stando in termini del flusso degli ioni di sodio e potassio che abbiamo descritto nel capitolo 2. Come sono i flussi di potassio e sodio attraverso una membrana o gli impulsi nervosi che derivano da tale flusso trasformati nell'esperienza del volto di una persona o del colore rosso (figura 3.41b)?

Sebbene i ricercatori abbiano lavorato per determinare le basi fisiologiche della percezione per più di un secolo, la dura versione del problema mente-corpo è ancora irrisolta. La prima difficoltà risiede nel capire come studiare il problema. Già cercando le relazioni tra le accensioni nervose e l'esperienza potrebbe non essere abbastanza per determinare come i processi fisiologici causano l'esperienza. A causa della difficoltà del duro problema molti ricercatori si sono focalizzati sul determinare l'NCC. Ciò non significa che la dura versione del problema mente-corpo non sarà mai risolta. Molti ricercatori credono che ricercando sul problema

facile (che dopo tutto non è realmente facile) arriveranno ad una soluzione per il problema complesso (see Bar, 2001; Block, 2009; Crick & Koch, 2003). Per adesso, c'è un bel po' di lavoro da compiere sul problema semplice. Tale approccio alla psicologia della percezione è ciò di cui parla il resto di questo libro.

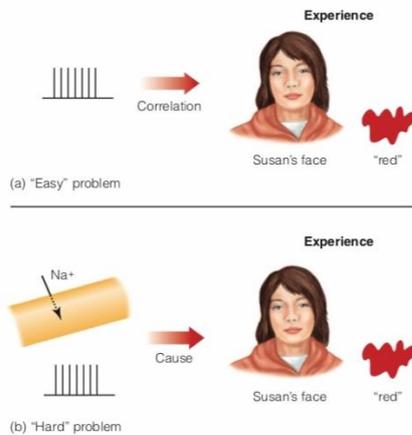


Figura 3.41 (a) risolvere il semplice problema della coscienza comporta la ricerca di connessioni tra risposte psicologiche e esperienze come percepire la faccia di Susan o il rosso. Questa è anche chiamata la ricerca del correlato neurale della coscienza. (b) risolvere il problema complesso di coscienza significa determinare i processi psicologici come l'attraversamento degli ioni nelle membrane.

TEST 3.2

1. Che cos'è un campo recettivo? Che cosa ha indicato la ricerca di Hartline riguardo i campi recettivi?
2. Quali sono le caratteristiche dei campi recettivi del nervo ottico e dei neuroni LGN di un gatto? Quali erano le prospettive associate alla ricerca di questi campi percettivi? Come queste prospettive richiedono che la definizione del campo recettivo cambi?
3. Che funzioni sono state suggerite per LGN?
4. Descrivi le caratteristiche delle cellule semplici, complesse nella corteccia? Perché queste cellule sono chiamate sicure?
5. Com'è stata utilizzata la procedura di adattamento selettivo per dimostrare un legame tra i rilevatori di caratteristiche e la percezione dell'orientamento?

Assicurati di capire la logica dietro ad un esperimento di adattamento selettivo e anche come possiamo trarre conclusioni sulla fisiologia dai risultati di questa procedura psico-fisica.

6. Com'è stata utilizzata la procedura di allevamento selettivo per dimostrare un legame tra i rivelatori e la percezione? Assicurati di conoscere il concetto di plasticità neurale
7. Descrivi l'esperimento di Gross sui neuroni nella corteccia inferotemporale della scimmia. Perché pensi che i suoi risultati furono inizialmente ignorati?
8. Cos'è il codice sensoriale? Descrivi nel dettaglio la codifica distribuita e la codifica sparsa. Quale tipologia di codifica è più probabile che venga utilizzata nel codice sensoriale?
9. Cos'è il problema della mente-corpo? Quali sono le differenze tra 'problema semplice della coscienza' e 'problema complicato della coscienza'?

THINK ABOUT IT

1. Ralph, che è scettico riguardo alla funzione di inibizione laterale, dice 'ok, così l'inibizione laterale ci fa vedere bande di Mach e le macchie alle intersezioni della griglia di Hermann. Anche se questi effetti percettivi sono interessanti, per me non sono molto importanti. Se essi non esistessero, noi vedremmo il mondo quasi nello stesso modo in cui lo vediamo con loro.' (a) come risponderesti a Ralph se volessi argomentare sull'importanza dell'inibizione laterale? (b) qual è la possibilità che Ralph possa aver ragione? (p.56)
2. Cerca le ombre, sia dentro che fuori, e guarda se riesci a vedere bande di Mach ai bordi delle ombre. Ricorda che le bande di Mach sono più facili da vedere quando il bordo delle ombre è leggermente sfocato. Esse non sono attualmente presenti nel modello di luce e buio, così necessiti di esser sicura che le bande non sono realmente nella luce ma sono create dal nostro sistema nervoso. Come puoi realizzare questo? (p.57)
3. Cellula A risponde meglio alle linee verticali che si spostano sulla destra. Cell B risponde meglio alle linee di 45 gradi che si spostano a destra. Entrambe le cellule hanno una sinapsi eccitatoria con cellula C. come la cellula C accende le linee verticali? Le 45 linee di laurea? Cosa succede se la sinapsi tra B e C è inibitoria? (p.65)