
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

RUGGERO CORAZZA, CESARE T. LOMBROSO

**Decorso temporale delle risposte neuroniche evocate
lungo le vie visive dalla stimolazione luminosa
durante i movimenti oculari**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 51 (1971), n.1-2, p. 76-80.*
Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1971_8_51_1-2_76_0>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Fisiologia. — *Decorso temporale delle risposte neuroniche evocate lungo le vie visive dalla stimolazione luminosa durante i movimenti oculari* (*). Nota di RUGGERO CORAZZA (**) e CESARE T. LOMBROSO (***), presentata (****) dal Socio G. C. PUPILLI.

SUMMARY. — Transient responses in the multineuronal activity along the visual pathways of *encéphale isolé* cats were studied during movements of the eyes across a source of light. The time course of the activity bursts depended on selective characteristics of the ocular movements. When the movements were active and "fast", the transient increase in firing rate of the geniculo-cortical and corticofugal neurons preceded the burst of activity photically evoked in the optic chiasma. When the movements were passive or, if active, "slow" the phasic responses in the optic chiasm appeared before the transient increases in the central visual path neurons. In both fast and slow movements the oculomotor activation preceded chiasmatic and central visual firing. These results are discussed in relation to previous observations in dark-adapted cats of transient increases in geniculo-cortical and corticofugal multineuronal activity, without changes in the optic chiasma activity, coincident with active and fast eye movements. The significance of these observations in relation to the "corollary discharge" theory is also discussed.

L'incremento della scarica neuronica delle vie visive centrali (fascio genicolo-corticale e corticifugo) sincrono con il manifestarsi di movimenti oculari è stato documentato nel Gatto *encéphale isolé* durante lo stato di veglia [I]. La comparsa di questi fenomeni visivi non è risultata, per altro, indiscriminata riguardo alla occorrenza dell'evento motore; essa, invece, è stata subordinata alla presenza di movimenti oculari attivi aventi particolari caratteristiche: movimenti rapidi e bilaterali. Inoltre, è sembrato giustificato ritenere che le suddette intensificazioni della attività neuronica genicolata e corticale abbiano una origine centrale, giacché esse si attuano indipendentemente dalla attivazione sia delle afferenze specifiche retiniche, sia di *inputs* periferici di altra natura [I].

Sul fondamento di questi dati parve, quindi, sufficientemente giustificabile formulare una ipotesi, secondo la quale le attivazioni dei neuroni genicolati e corticali avrebbero potuto far parte dei meccanismi funzionali concernenti i processi di informazione relativi ai movimenti oculari, quali si attuerebbero a livello dei centri visivi. Più esplicitamente, esse avrebbero

(*) Lavoro eseguito nel Laboratorio di Neurofisiologia del Dipartimento di Neurologia del Children's Hospital Medical Center, Harvard Medical School, Boston - U.S.A.

(**) Fruiva di una Research Fellowship della Harvard Medical School. Indirizzo attuale: Istituto di Fisiologia Umana della Università di Parma.

(***) Direttore del Laboratorio di Neurofisiologia del Dipartimento di Neurologia del Children's Hospital Medical Center, Harvard Medical School, Boston - U.S.A.

(****) Nella seduta del 18 giugno 1971.

potuto rappresentare quella scarica centrale prospettata nel tentativo di interpretare numerosi fenomeni psicofisici e comportamentali associati, sia nell'uomo sia nell'animale, alla percezione visiva durante i movimenti oculari (teoria della « scarica corollaria ») [2-5]. Come è noto, nelle sue linee generali tale teoria postula che, al comparire di un movimento oculare attivo, la scarica efferente, causa del movimento, venga anche trasmessa ai centri visivi in modo tale da contrastare l'attivazione sensoriale provocata dal movimento stesso. Per raggiungere tale effetto, la scarica centrale dovrebbe possedere le caratteristiche seguenti: *a*) essere anticipatoria rispetto al movimento oculare; *b*) essere specificamente correlata alla direzione, durata, ampiezza e velocità del movimento. Nessuna delle caratteristiche dianzi esposte sembra, invero, contraddistinguere quegli aumenti fasici dell'attività neuronica da noi osservati nelle vie visive centrali durante i movimenti oculari, né per quanto concerne il decorso temporale dei fenomeni motori e visivi (questi ultimi parvero seguire anzi che anticipare il movimento), né per quanto riguarda la specifica correlazione coi parametri fisici del movimento. Mentre, tuttavia, in quest'ultimo caso la nostra documentazione potrebbe essere stata non sufficientemente esatta per i limiti imposti dai particolari metodi impiegati nella misura dell'attività neuronica e dei movimenti oculari, metodi validi a rilevare i fenomeni più nel loro aspetto qualitativo che quantitativo, nel primo caso la discordanza fra i nostri dati e la formulazione teorica potrebbe essere, in realtà, soltanto apparente.

In effetti, secondo la formulazione della teoria della « scarica corollaria » sopra enunciata, la necessità di implicare un rigido decorso temporale per i fenomeni motori e visivi centrali, nel senso cioè che i secondi debbano obbligatoriamente precedere i primi, appare determinata esclusivamente dal fatto che « l'informazione di tipo motorio » deve raggiungere i centri visivi prima dell'arrivo, nei medesimi, dell'informazione sensoriale specifica causata dal movimento, per poterla così contrastare efficacemente. Ma proprio per questa ragione si può arguire facilmente che, in realtà, l'evento necessario ed indispensabile non debba essere tanto l'anticipazione dell'attivazione neuronica genicolata e corticale rispetto al movimento oculare come tale, quanto, piuttosto, l'anticipazione dell'attivazione visiva centrale, sincrona col movimento, rispetto all'arrivo, al genicolato laterale ed alla corteccia visiva, degli impulsi specifici destati nella retina per effetto dello spostamento dei globi oculari sul campo visivo.

L'esattezza di siffatto assunto è stata verificata con gli esperimenti i cui risultati vengono riferiti nella presente Nota.

Le tecniche seguite nella preparazione degli animali (Gatto *encéphale isolé*) e nella derivazione e registrazione degli eventi studiati sono già state descritte nella Nota precedente alla quale, pertanto, si rimanda [1]. Aggiungiamo soltanto che in questa serie di esperimenti si procedeva anche all'accurata rimozione delle membrane nittitanti, alla dilatazione massimale delle pupille mediante instillazione nel sacco congiuntivale di un midriatico di sintesi (cyclogil) e che le cornee venivano ricoperte con lenti a contatto

neutre per prevenirne l'essiccamento. Come sorgente luminosa è stata utilizzata una lampada a filamento di tungsteno che veniva posta direttamente di fronte all'animale ad una distanza di 20 cm dalla cornea. L'intensità della illuminazione era mantenuta costantemente a 30 Lux misurati al livello della cornea. Ricordiamo, infine, che le registrazioni avevano inizio in condizioni di adattamento all'oscurità.

All'atto dell'applicazione dello stimolo luminoso e per tutto il tempo di mantenimento dello stimolo i fenomeni osservati nell'attività di scarica delle tre vie visive esaminate (chiasma ottico, fascio genicolo-corticale e radiazione corticifuga) furono in tutto sovrapponibili a quelli descritti da Arduini e Pinneo e da Arduini e Cavaggioni [6, 7]. Vale a dire, ad un incremento transitorio della scarica neuronica all'inizio dell'illuminazione (risposta fasica), faceva seguito una modificazione mantenuta dell'attività, la quale si stabilizzava ad un livello differente, e generalmente inferiore rispetto a quello che contraddistingueva i periodi di adattamento all'oscurità (risposta tonica).

Come era ovvio attendersi, ogni volta che si è attuato un movimento oculare, lo spostamento dei bulbi oculari contro la sorgente luminosa ha causato una risposta «transiente» nelle vie visive, incluso, naturalmente, il chiasma ottico. Tuttavia, in corrispondenza di movimenti attivi, rapidi e bilaterali, il decorso temporale delle risposte multineuroniche nel chiasma e nelle vie visive centrali risultò essere del tutto opposto a quello che era lecito aspettarsi. Vale a dire, l'inizio della risposta «transiente» nel chiasma era preceduto dalla comparsa di un incremento fasico dell'attività nei neuroni genicolati e corticali, attivazioni, queste ultime, indubbiamente in relazione esclusiva con il movimento oculare come tale (cfr. [1]). Come si vede nella fig. 1 A, che illustra alcuni esempi dei fenomeni osservati, limitatamente, per altro, al chiasma ottico e al fascio genicolo-corticale, l'attivazione multineuronica nel fascio genicolo-corticale, pur seguendo la comparsa del movimento rapido, precede nettamente l'incremento della scarica chiasmatica.

Per contro, quando il movimento oculare spontaneo è stato lento ovvero nel caso di movimenti prodotti passivamente (nei nostri esperimenti mediante la trazione di un muscolo oculare estrinseco), le risposte «transienti» evocate nel chiasma precedevano l'intensificazione fasica della scarica neuronica nelle vie visive centrali. La fig. 1 B riporta alcuni esempi, tratti dallo stesso esperimento cui si riferisce la fig. 1 A, di risposte multineuroniche evocate nel chiasma ottico e nel fascio genicolo-corticale dallo spostamento attivo, ma lento, dei globi oculari sulla sorgente luminosa. È chiaramente visibile come l'incremento dell'attività chiasmatica anticipi nettamente la risposta genicolo-corticale.

I risultati sperimentali appaiono pertanto del tutto conformi all'assunto enunciato che traeva fondamento da dati raccolti in una ricerca precedente [1].

In effetti, la discordanza riscontrata fra i dati temporali dei fenomeni da noi osservati nei centri visivi primari e l'attivazione oculomotoria da un lato, e il decorso temporale degli eventi motori e sensoriali visivi postulati dalla teoria della «scarica corollaria» dall'altro lato, è da ritenersi soltanto

apparente, giacché l'anticipazione dell'evento centrale visivo non deve intendersi rispetto all'attivazione motoria come tale, ma riguardo all'effetto sensoriale prodotto dal movimento dei bulbi oculari sul campo visivo. Ed invero i risultati riferiti in questa Nota lo documentano chiaramente, dimostrando come allorché il movimento oculare è attivo, bilaterale e rapido, e

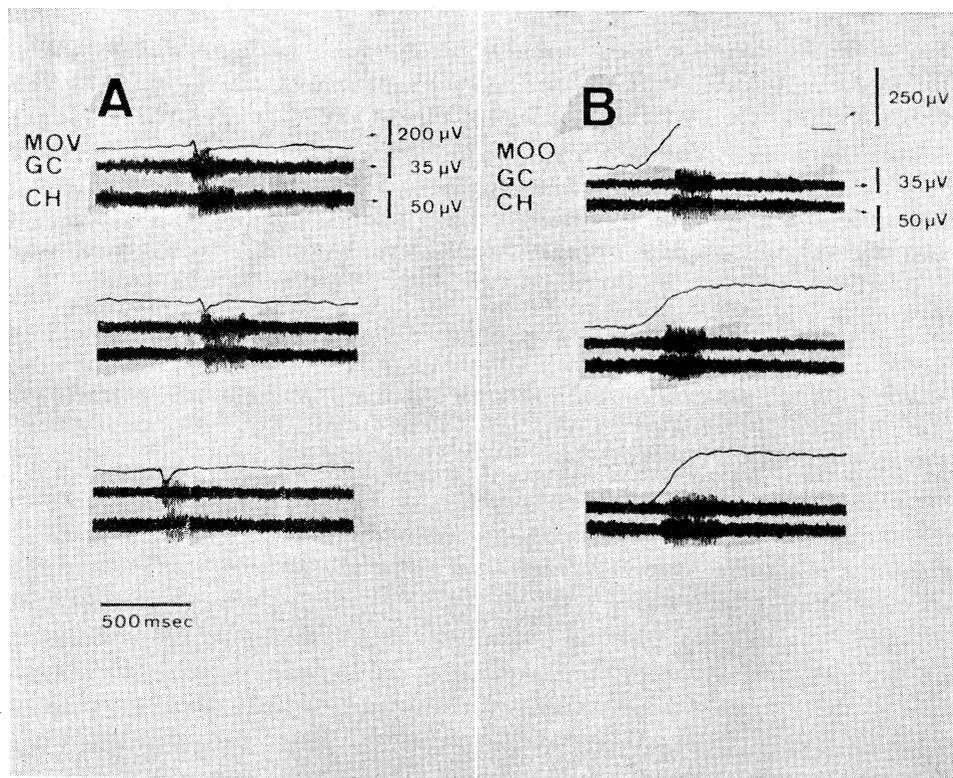


Fig. 1. - Caratteristiche temporali degli effetti provocati nelle vie visive (chiasma ottico e fascio genicolo-corticale) dalla stimolazione luminosa attuata durante movimenti oculari spontanei « rapidi » e « lenti ». Preparato *encéphale isolé* (Gatto).

MOV, movimento verticale dei bulbi oculari; MOO, movimento orizzontale dei bulbi oculari; GC, attività multineuronica istantanea derivata dal fascio genicolo-corticale; CH, attività multiunitaria istantanea derivata dal chiasma ottico. Gli esempi illustrati in A ed in B sono tratti dal medesimo esperimento. Si noti come in corrispondenza di movimenti oculari « rapidi » (A) le intensificazioni della scarica neuronica GC precedano la comparsa delle risposte evocate nel chiasma ottico. Per contro, in relazione con i movimenti oculari « lenti » (B) le risposte multiunitarie del chiasma ottico precedono gli aumenti fascici dell'attività di scarica della via visiva centrale (GC). Si osservi inoltre come, tanto in A quanto in B, l'inizio del movimento oculare anticipi sempre la comparsa dei fenomeni visivi. Sia in A che in B, per tutti i tracciati valgono le calibrazioni indicate a lato di quelli superiori.

quindi si accompagna alla attivazione neuronica genicolata e corticale manifestabile in assenza di qualsiasi stimolazione fotica (cfr. [1]), la risposta sensoriale destata nella retina dallo spostamento dei globi oculari su di una sorgente luminosa venga trasmessa al genicolato laterale ed alla corteccia visiva dopo che è iniziata, negli stessi centri, l'intensificazione della scarica neuronica che accompagna il movimento *per se*, anche se la comparsa di questa segue

l'inizio del movimento. Per contro, nei casi in cui non si sia prodotta alcuna variazione nella scarica neuronica genicolata e corticale in rapporto all'attivazione motoria (movimenti spontanei lenti e movimenti passivi) [1], la trasmissione della stimolazione sensoriale periferica si manifesta nelle vie visive in accordo con i collegamenti anatomici specifici e le peculiari caratteristiche di trasmissibilità funzionale che le contraddistinguono.

È da far presente, tuttavia, che seppure per il loro decorso temporale i fenomeni visivi che accompagnano il movimento oculare siano identificabili con la scarica centrale prospettata, su base prevalentemente psicofisica, dalla teoria della « scarica corollaria », e ne possano in tal modo costituire un fondamento neurofisiologico, molti altri aspetti importanti debbono essere ancora indagati a fine di chiarire i meccanismi funzionali che partecipano al mantenimento della costanza percettiva del campo visivo durante il movimento oculare. Soprattutto resta da stabilire se e come possano variare le risposte dei neuroni visivi primari a stimoli di varia complessità e configurazione durante i movimenti oculari.

BIBLIOGRAFIA

- [1] R. CORAZZA e C. LOMBROSO, « Rend. Accad. Naz. Lincei, Cl. Sci. fis. mat. e nat. », serie VIII, 50 (1971).
- [2] E. VON HOLST e H. MITTELSTAEDT, « Naturwiss. », 37, 464 (1950).
- [3] R. W. SPERRY, « J. Comp. Physiol. Psychol. », 43, 482 (1950).
- [4] E. VON HOLST, « Brit. J. Animal Behaviour », 2, 89 (1954).
- [5] H. L. TEUBER, *Perception*. In J. Field (Chief Ed.), « Handbook of Physiology », Sez. I, Vol. III, pp. 1595-1668, American Physiological Society, Washington, D.C. (1960).
- [6] A. ARDUINI e L. R. PINNEO, « Arch. ital. Biol. », 100, 425 (1962).
- [7] A. ARDUINI e A. CAVAGGIONI, « Arch. ital. Biol. », 103, 652 (1965).