

Alma Mater Studiorum Università di Bologna

SCUOLA DI SCIENZE MATEMATICHE FISICHE E NATURALI  
Corso di laurea magistrale in BIOLOGIA MARINA

Adattamenti Degli Animali All'ambiente Marino

CARATTERISTICHE MORFOLOGICHE DELLA  
RETINA NEI CETACEI

**Relatore**

Prof. ssa ELENA FABBRI

**Tesi di Laurea di:**

GIACOMO SARDO

**Correlatore**

Prof. CRISTIANO BOMBARDI

Sessione III  
Anno Accademico 2013/2014

Alma Mater Studiorum Università di Bologna

SCUOLA DI SCIENZE MATEMATICHE FISICHE E NATURALI  
Corso di laurea magistrale in BIOLOGIA MARINA

Adattamenti Degli Animali All'ambiente Marino

CARATTERISTICHE MORFOLOGICHE DELLA  
RETINA NEI CETACEI

**Relatore**

Prof. ssa ELENA FABBRI

**Tesi di Laurea di:**

GIACOMO SARDO

**Visto, si approva la tesi**

---

(firma del relatore)

**Correlatore**

Prof. CRISTIANO BOMBARDI

Sessione III  
Anno Accademico 2013/2014

*Ai miei genitori, che hanno  
sempre creduto in me*

## INDICE

<b>1. Anatomia dell'occhio</b>	pag. 5
1.1. Generalità	pag. 5
1.2. Struttura dell'occhio	pag. 5
1.3. Sistema diottrico	pag. 15
1.4. Organi accessori dell'occhio	pag. 18
<b>2. Fisiologia della visione</b>	pag. 21
<b>3. Adattamenti dell'occhio all'ambiente acquatico</b>	pag. 25
3.1. Introduzione	pag. 25
3.2. Caratteristiche anatomiche dell'occhio dei Cetacei	pag. 26
<b>4. Scopo della ricerca</b>	pag. 29
<b>5. Materiali e metodi</b>	pag. 30
5.1. Colorazione con la tionina	pag. 30
5.2. Colorazione con ematossilina-eosina	pag. 31
5.3. Analisi delle sezioni	pag. 31
<b>6. Risultati</b>	pag. 33
6.1. Caratteristiche strutturali e morfometriche della retina	pag. 33
6.2. Caratteristiche morfometriche e densità delle cellule multipolari	pag. 35
<b>7. Discussioni</b>	pag. 47
<b>Bibliografia</b>	pag. 49

## **1. ANATOMIA DELL'OCCHIO**

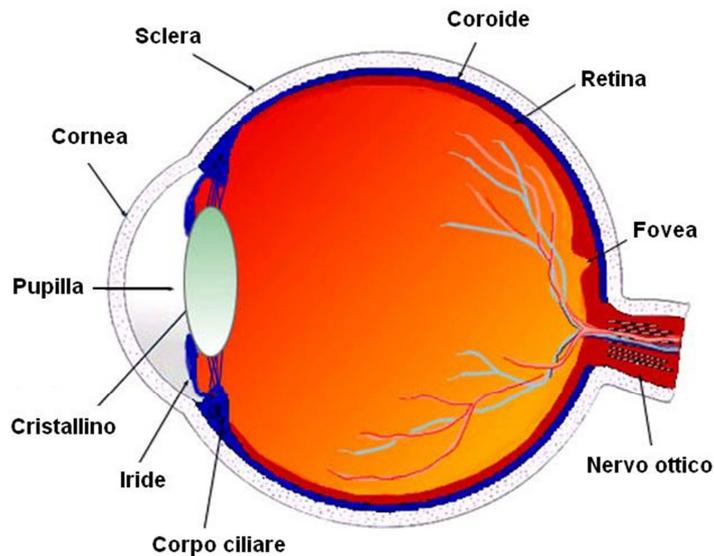
### **1.1. GENERALITÀ**

L'apparato visivo dei Vertebrati è formato da organi pari e simmetrici (bulbi oculari) posti sulla regione rostrale della testa in corrispondenza delle cavità orbitarie. Annessi ai bulbi oculari troviamo le palpebre, l'apparato lacrimale, i muscoli oculari estrinseci, i vasi ed i nervi.

L'organo principale dell'apparato visivo è rappresentato dall'occhio, il quale si presenta di forma sferica e mostra una parete formata da tre tonache che dall'esterno verso l'interno sono la tonaca fibrosa, la tonaca vascolare ed, infine, la tonaca nervosa. L'occhio è l'organo di senso principale dell'apparato visivo, il quale ha il compito di ricavare informazioni sull'ambiente circostante attraverso la luce; la sua funzione è di raccogliere la luce proveniente dall'ambiente attraverso l'iride e di focalizzarla attraverso un sistema regolabile di lenti, per formare un'immagine sulla retina e in seguito trasformata in una serie di segnali elettrici, i quali vengono inviati, attraverso il nervo ottico, all'encefalo per l'elaborazione e l'interpretazione (Bortolami e Callegari,2000; Delmann e Eurell,2000).

### **1.2. STRUTTURA DELL'OCCHIO**

L'occhio è composto da tre tonache, che racchiudono compartimenti contenenti i mezzi diottrici, denominate dall'esterno verso tonaca fibrosa, tonaca vascolare ed, infine, tonaca nervosa (Figura 1) (Bortolami e Callegari,2000; Delmann e Eurell,2000).



**Figura 1.** Rappresentazione schematica della struttura dell'occhio dei Mammiferi.

La **tonaca fibrosa**, o tonaca esterna, è formata da **cornea** e **sclerotica**, le quali sono separate da una zona di transizione detta limbo, o giunzione sclero-corneale, in cui la sclerotica sopravanza esternamente la cornea per un breve tratto formando una leggera depressione che prende il nome di *solco della sclera* (Bortolami e Callegari,2000).

La **cornea** è una membrana dura, trasparente e convessa esternamente che costituisce la porzione più anteriore della tonaca fibrosa del bulbo oculare (Anastasi et al, 2007); la sua funzione, in quanto lente, è quella di far convergere i raggi luminosi verso le strutture interne dell'occhio, in particolare verso la fovea (Bortolami e Callegari,2000).

La cornea presenta due facce, una esterna in rapporto con la congiuntiva, costantemente bagnata dal film lacrimale, ed una interna, a contatto con l'umor acqueo; entrambe le facce delimitano la camera anteriore dell'occhio (Anastasi et al, 2007). La superficie esterna è sprovvista di vasi sanguigni e riceve il nutrimento dalle anse vascolari del *limbus*; la parte interna l'endotelio corneale riceve, invece, nutrimento dall'umor acqueo contenuto nella camera anteriore grazie alla sua elevata permeabilità (Anastasi et al, 2007). Gli strati istologici che compongono la cornea sono cinque che, dall'esterno verso l'interno, vengono denominati: *epitelio corneale*, *lamina di Bowman* o *lamina limitante anteriore*, *sostanza propria* o

*stroma*, *membrana di Descemet* o *membrana limitante posteriore* ed infine *endotelio corneale*. L'epitelio corneale, lo strato più superficiale della cornea, è un epitelio pluristratificato non corneificato formato da 5-6 strati (cellule superficiali o alari, cellule intermedie e cellule basali) e caratterizzato da elevate capacità rigenerative; può essere considerato la continuazione della congiuntiva. La *lamina di Bowman*, situata tra l'epitelio corneale e lo stroma, è adesa a quest'ultimo essendo una condensazione dello stesso; priva di capacità rigenerative tale lamina svolge un ruolo di protezione degli strati profondi della cornea. La *sostanza propria* o *stroma* forma il terzo strato, ed è formato da un numero variabile di lamelle di fibre collagene parallele tra loro con interposti dei fibroblasti, i cheratociti, che formano una sorta di rete e maglie larghe tra uno strato lamellare e il successivo. La *membrana di Descemet* è composta da fibre collagene che le forniscono elasticità; rappresenta una struttura di transizione tra stroma, di cui risulta essere un condensamento, ed endotelio (da cui funge da base di appoggio); tale membrana è formata da un reticolo piuttosto sottile immerso in materiale amorfo ed è rivestita in profondità da cellule endoteliali che guardano verso la camera anteriore. L'*endotelio corneale* è costituito da un epitelio pavimentoso semplice; il suo compito è essenzialmente quello di fungere da filtro posteriore per gli strati superiori della cornea; tale endotelio è, inoltre, il principale responsabile dell'idratazione corneale (Anastasi et al, 2007; Delmann e Eurell, 2000).

La **sclerotica** è una membrana fibrosa opaca, formata da fibre collagene ed elastiche, che costituisce la parte posteriore della tonaca fibrosa del bulbo oculare (Anastasi et al, 2007); costituisce i 5/6 della tunica esterna del globo oculare ed, oltre ad avere una funzione strutturale, mantiene la forma del bulbo oculare proteggendo le strutture in esso contenute. La sclerotica consente anche l'inserzione dei muscoli oculari estrinseci (che controllano il movimento degli occhi) e si prosegue anteriormente nella cornea (Keith Moore, T. V. N. Persaud, 2009). La parte interna è addossata alla corioidea, al corpo ciliare e all'iride ed è separata da tali strutture tramite una rete trabecolare connettivale che delimita numerose lacune che, nell'insieme, vanno a formare lo spazio pericorioideo nel quale passano vasi e nervi; anteriormente tale struttura si continua nella congiuntiva (Keith Moore, T. V. N. Persaud, 2009).

La struttura della sclerotica è connettivale (connettivo denso) in quanto caratterizzata da diversi strati di fasci di fibre elastiche e connettivali che formano

un intreccio in grado di dare sostegno e protezione alle membrane adiacenti. I fasci di fibre della sclerotica, inoltre, concorrono alla struttura delle formazioni tendinee dei muscoli oculari (Anastasi et al, 2007). La faccia interna della sclerotica, che prende contatto con la corioidea fino al punto in cui la retina ottica si interrompe bruscamente (*ora serrata*), è ricca di fibre elastiche, fibroblasti e melanociti, e prende il nome di *lamina fosca della sclera* (Delmann e Eurell,2000); nella parte profonda e posteriore della sclerotica, i fasci di fibre si intrecciano nel foro d'uscita del nervo ottico formando la *lamina cribrosa della sclera* (Keith Moore, T. V. N. Persaud, 2009).

La **tonaca vascolare**, chiamata anche *uvea*, è uno strato pigmentoso interposto tra la tonaca fibrosa e la retina. L'uvea è divisa anatomicamente in tre strutture che, in ordine anteroposteriore, sono: iride, corpo ciliare e corioidea (Bortolami e Callegari,2000).

L'**iride** è il segmento anteriore dell'uvea, posto davanti al cristallino, con il quale prende contatto separando quindi la camera anteriore dalla camera posteriore dell'occhio (Anastasi et al, 2007). La sua porzione centrale è la pupilla, un'apertura circolare il cui diametro varia a seconda del tono dei muscoli presenti nell'iride stessa. L'iride, che si compone di uno stroma di connettivo lasso riccamente vascolarizzato e contenente melanociti, mostra due margini, uno libero, che delimita la pupilla, ed uno fisso, chiamato margine ciliare ed in continuità con il corpo ciliare (Delmann e Eurell,2000). Nell'iride sono presenti due muscoli che regolano la forma e la dimensione della pupilla: il *muscolo sfintere della pupilla* (che contraendosi provoca la miosi, ovvero il restringimento della pupilla) ed il *muscolo dilatatore della pupilla* (che attivandosi induce la midriasi, ovvero l'aumento del diametro del foro capillare) (Bortolami e Callegari,2000).

Il **corpo ciliare**, che è la diretta continuazione degli strati della corioidea, si porta dall'iride (dove forma l'angolo irido-corneale) alla corioidea, con la quale confina attraverso un solco, l'*ora serrata* (Anastasi et al, 2007; Bortolami e Callegari,2000). Il corpo ciliare è di forma circolare con uno spessore anteriore maggiore di quello posteriore; esso è formato da tre parti: *corona ciliare*, *orbicolo ciliare* e *muscolo ciliare* (Anastasi et al, 2007).

La corona ciliare è caratterizzata dai processi ciliari, ciascuno formato da una rete capillare; la rete capillare mostra un endotelio fenestrato deputato alla

produzione dell'umor acqueo, il quale funge da mezzo diottrico, nutre il cristallino e dà la forma al bulbo oculare (Bortolami e Callegari, 2000).

Il muscolo ciliare è composto da fasci di cellule muscolari lisce e regola il processo di accomodazione del cristallino. Il corpo ciliare è rivestito da uno strato esterno pigmentato, continuazione dello strato pigmentato della retina, ed uno interno, non pigmentato, e ritenuto la continuazione della retina cieca (Bortolami e Callegari, 2000; Delmann e Eurell, 2000).

La **corioidea** è una membrana connettivale pigmentata e riccamente vascolarizzata, prosecuzione posteriore del corpo ciliare; tale struttura è situata tra la sclerotica e la retina, e si estende dall'ingresso del nervo ottico all'*ora serrata* della retina (Keith Moore, T. V. N. Persaud, 2009). La funzione della corioidea è quella di fornire un supporto ematico alle cellule degli strati più superficiali della retina; la sua estensione si interrompe, infatti, al livello di *ora serrata*, dove termina anche la retina ottica (Delmann e Eurell, 2000).

La corioidea è formata da cinque lamine, che dall'esterno verso l'interno sono: lamina sopraccorioidea, lamina vascolosa, tappeto lucido, lamina coriocapillare e complesso basale. La lamina sopraccorioidea è composta da fibre collagene e fibre elastiche, oltre a fibroblasti e melanociti (risulta così leggermente pigmentata); la lamina vascolosa, costituita da arterie e vene, rappresenta lo strato di maggiore spessore della corioidea; il tappeto lucido è uno strato riflettente posto subito dietro o all'interno della retina di molti Vertebrati notturni che ha il compito di riflettere la luce verso la retina, aumentando la quantità di luce che può essere catturata dalla retina stessa, aumentandone la capacità visiva in condizioni di bassa luminosità (Gunter R., Harding HG., Stiles WS., 1951); la lamina coriocapillare è una fitta rete di vasi che apportano nutrimento agli strati più esterni della retina (fotocettori ed epitelio pigmentato); la lamina basale separa la corioidea dalla tonaca nervosa ed è composta dalla lamina basale dell'epitelio pigmentato che si fonde con la membrana basale dei capillari stessi (Bortolami e Callegari, 2000; Delmann e Eurell, 2000).

La **tonaca nervosa** o **retina** è la membrana più interna del bulbo oculare, collocata anteriormente alla corioidea e posteriormente al corpo vitreo; tale struttura ha come limite anteriore l'*ora serrata* e come limite posteriore il disco ottico ed il nervo ottico; la retina è applicata su tutta la superficie interna dell'uvea, fino al margine pupillare dell'iride (Anastasi et al, 2007). La sua funzione è quella

di trasformare l'energia elettromagnetica incidente (quanti di luce) in segnale nervoso attraverso un processo che prende il nome di trasduzione (Aguggini e Beghelli, 2000).

I responsabili della rilevazione della luce sono i fotocettori che si trovano nello strato più esterno della tonaca. La luce deve quindi attraversare l'intero spessore della retina prima di arrivare ai coni e ai bastoncelli (Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui, 2012).

La retina viene divisa in tre porzioni: la *parte ottica* (applicata alla corioidea), la *parte ciliare* (aderente al corpo ciliare) e la *parte iridea* (Anastasi et al, 2007).

Le parti ciliare e iridea formano la *retina cieca* che, sprovvista di recettori, è di natura esclusivamente epiteliale; la *parte ottica della retina*, che si estende dalla papilla del nervo ottico (regione dove si incontrano gli assoni delle cellule gangliari) all'ora serrata, possiede i fotocettori e lungo il suo spessore è suddivisibile in due foglietti: lo *strato delle cellule pigmentate* o *epitelio pigmentato* (esterno) e la *porzione nervosa* (interna) (Anastasi et al, 2007).

Il foglietto esterno (*epitelio pigmentato*) è lo strato più esterno della retina, che si trova tra lo strato dei fotocettori e la corioidea; esso è costituito da un singolo strato di cellule epiteliali cuboidali in sezione e pentagonali o esagonali se viste in superficie, fortemente basofile, il cui citoplasma è molto ricco di melanosomi. Sul lato basale (se viste dalla corioidea) e apicale (rispetto ai fotocettori) la membrana di queste cellule si estroflette in microvilli di 5-7 $\mu$ m che separano tra loro i segmenti esterni dei coni e dei bastoncelli oltre a prendervi contatto. Oltre a svolgere un'attività di tipo fagocitario, con la quale avviene il ricambio dei segmenti esterni dei fotocettori, le cellule dello strato pigmentato consentono il trasporto di metaboliti ai fotocettori, compreso il retinale, e l'assorbimento della luce incidente da parte dei granuli di melanina presenti nel citoplasma apicale delle cellule localizzate nell'area dove manca il tappeto lucido; grazie a questi granuli viene assorbita la luce che la retina non è riuscita a trattenere, impedendo fenomeni di riflessione su altre zone della tonaca nervosa (Dellmann e Eurell, 2000). Il foglietto interno (*porzione nervosa*) mostra una struttura diversa a seconda della topografia; nella parte cieca della retina è costituito soltanto da cellule epiteliali, mentre nella retina ottica le sue cellule si dispongono a formare nove strati che diventano dieci considerando come strato più esterno l'epitelio pigmentato

(Dellmann e Eurrell, 2000). I dieci strati (Figura 2), procedendo dall'esterno (versante sclerale) all'interno (versante vitreale) sono:

- strato dell'epitelio pigmentato;
- strato dei fotorecettori;
- membrana limitante esterna;
- strato nucleare esterno;
- strato plessiforme esterno;
- strato nucleare interno;
- strato plessiforme interno;
- strato gangliare;
- strato delle fibre del nervo ottico;
- membrana limitante interna.

Lo **strato dell'epitelio pigmentato** è stato precedentemente descritto.;

Lo **strato dei fotorecettori** è costituito da una parte (segmenti esterno ed interno) delle cellule recettoriali presenti nell'occhio e sensibili alle radiazioni luminose, i fotorecettori; essi sono neuroni altamente specializzati nei quali, per effetto della luce, inizia una complessa serie di reazioni chimiche e chimico-fisiche che si traducono nella produzione di un impulso nervoso il quale viene trasmesso lungo le vie ottiche alla corteccia telencefalica. I fotorecettori sono denominati *coni* e *bastoncelli* a causa della forma del loro segmento esterno, detto anche *articolo*, il quale occupa questo strato della retina (Figura 3) (Anastasi et al, 2007).

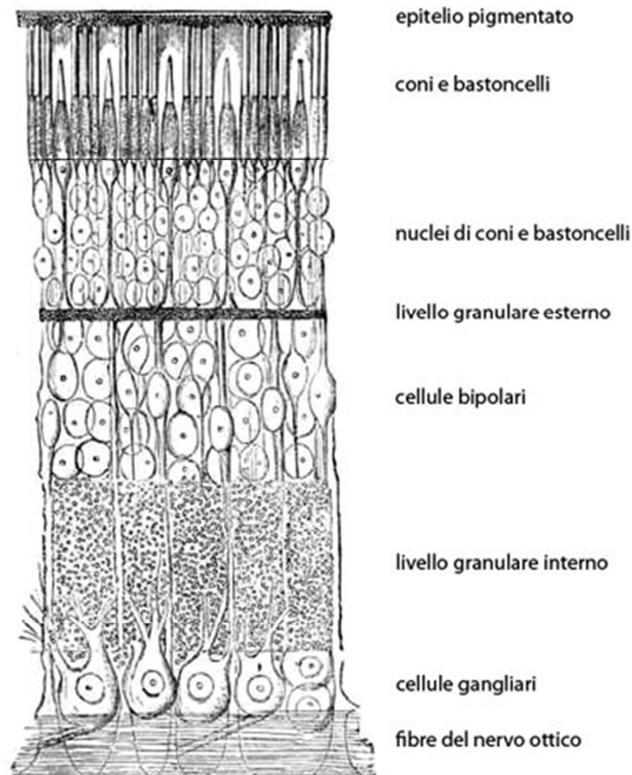
I fotorecettori sono costituiti da un segmento esterno, un segmento interno e dalla parte sinaptica; il segmento esterno, cilindrico nei bastoncelli e conico nei coni, si trova a contatto con le cellule dello strato pigmentato ed è formato da dischi di reticolo endoplasmatico impilati ed avvolti da una membrana citoplasmatica, nei quali sono immagazzinate le molecole dei pigmenti visivi. Nei bastoncelli i dischi invecchiati sono espulsi dalla cellula e fagocitati dallo strato pigmentato mentre nei coni i dischi sono permanenti. Nei bastoncelli i dischi sono strutture indipendenti, separate dal plasmalemma e non comunicanti con l'esterno; nei coni, invece, sono ripiegamenti a fisarmonica della membrana plasmatica che comunicano con l'ambiente extracellulare (Aguggini e Beghelli, 1998; Bortolami e Callegari, 2000). Nel segmento interno viene prodotta la componente proteica dei

pigmenti visivi che passa nel segmento esterno attraverso un restringimento (collo) che connette le due porzioni e che contiene un ciglio modificato (Dellmann e Eurell, 2000). Al segmento interno fa seguito la parte del fotorecettore chiamata fibra, anch'essa divisa in tre parti: fibra esterna, che fa seguito al segmento interno del bastoncello, il granulo, ovvero il pirenoforo della cellula, e la fibra interna, che attraverso una porzione definita sferula, contrae sinapsi con le cellule dei successivi strati della retina (Bortolami e Callegari, 2000).

I coni ed i bastoncelli differiscono tra loro per la distribuzione nella retina e per la percezione dei colori, la quale è una prerogativa soltanto dei coni. La distribuzione dei coni è maggiore nella *fovea*, un avvallamento di forma circolare nella retina di circa 1,5 mm di diametro (Rafael C. Gonzalez e Richard E. Woods, 2002) posta lateralmente all'emergenza del nervo ottico, sul quale cade l'asse visivo; spostandosi verso la periferia la presenza dei coni tende a diminuire. I bastoncelli sono invece completamente assenti nella fovea e rari nella parte centrale della retina; diventano più numerosi nella parte periferica della retina (Rossetti e Gheller, 2003).

Nel centro della retina la singola cellula gangliare riceve afferenza da un solo cono attraverso un'unica cellula bipolare, con una reazione "*one-to-one*" che è la responsabile della visione ad alta risoluzione e, nella fovea, della percezione dei dettagli; i coni hanno, quindi, una sensibilità minore nei confronti della luce e sono specializzate per la visione diurna. Nella parte periferica della retina, invece, più bastoncelli proiettano su un'unica cellula bipolare, e molte cellule bipolari, a loro volta, formano contatti sinaptici con un'unica cellula gangliare; i bastoncelli sono quindi in grado di rispondere in maniera efficace alla presenza di un singolo quanto di luce e sono adatti per una visione notturna (Aguggini e Beghelli, 2000; Rossetti e Gheller, 2003; Mustafi et al., 2009; Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui, 2012).

La percezione cromatica dipende dalla presenza nella retina di tre tipi di distinti coni: *Long wavelength-sensitive-cone (coni L)*, *Medium wavelength-sensitive-cone (coni M)* e *Short wavelength-sensitive cone (coni S)*, ognuno dei quali possiede una variante del fotopigmento d'origine; nei bastoncelli, invece, è contenuto solo un tipo di pigmento, la rodopsina (Rossetti e Gheller, 2003; Mustafi et al., 2009; Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui, 2012).



**Figura 2.** Rappresentazione schematica della retina.

La **membrana limitante esterna** è costituita da zonule aderenti stabilite tra i processi delle cellule gliali radiali, chiamate *cellule di Müller*, e quelle dei fotorecettori; le cellule gliali attraversano la retina nel suo spessore ed i loro prolungamenti si insinuano tra i segmenti esterni dei fotorecettori (Dellmann e Eurell, 2000); la loro funzione è quella di nutrire e proteggere i neuroni retinici.

Lo **strato nucleare esterno**, o *strato dei granuli esterni*, è formato dai corpi cellulari delle cellule recettoriali (coni e bastoncelli), separati dai prolungamenti lamellari delle cellule di Müller.

Lo **strato plessiforme esterno** è composto dalle terminazioni sinaptiche dei fotorecettori e dalla diramazioni dendritiche delle cellule bipolari ed orizzontali (Bortolami e Callegari, 2000). All'interno si trovano: le estremità finali delle fibre interne delle cellule recettoriali con i loro rigonfiamenti terminali (sferule nei bastoncelli e pedicelli nei coni); i terminali delle cellule bipolari; le espansioni delle cellule orizzontali (Anastasi et al, 2007).

Lo **strato nucleare interno**, o *strato granulare interno*, è formato dai pirenofori delle cellule bipolari, orizzontali, di Müller ed amacrine (Anastasi et al, 2007).

Le cellule bipolari possono essere distinte in due tipi: *cellule bipolari monosinaptiche*, nelle quali il dendrite è in collegamento con il pedicello di un solo cono ed il neurite si porta ad una cellula multipolare, e *cellule bipolari multisinaptiche*, dove il dendrite si collega con più fotorecettore ed il neurite è in rapporto con una o più cellule multipolari (Anastasi et al, 2007).

Le cellule bipolari dei coni ricevono informazioni da un singolo cono, fatta eccezione per le “cellule bipolari appiattite” che stabiliscono contatti sinaptici con più coni (Dellmann e Eurell, 2000); le cellule bipolari dei bastoncelli prendono sempre contatto con un grande numero di fotorecettori, costituendo un sistema ad elevata convergenza (Mustafi et al., 2009).

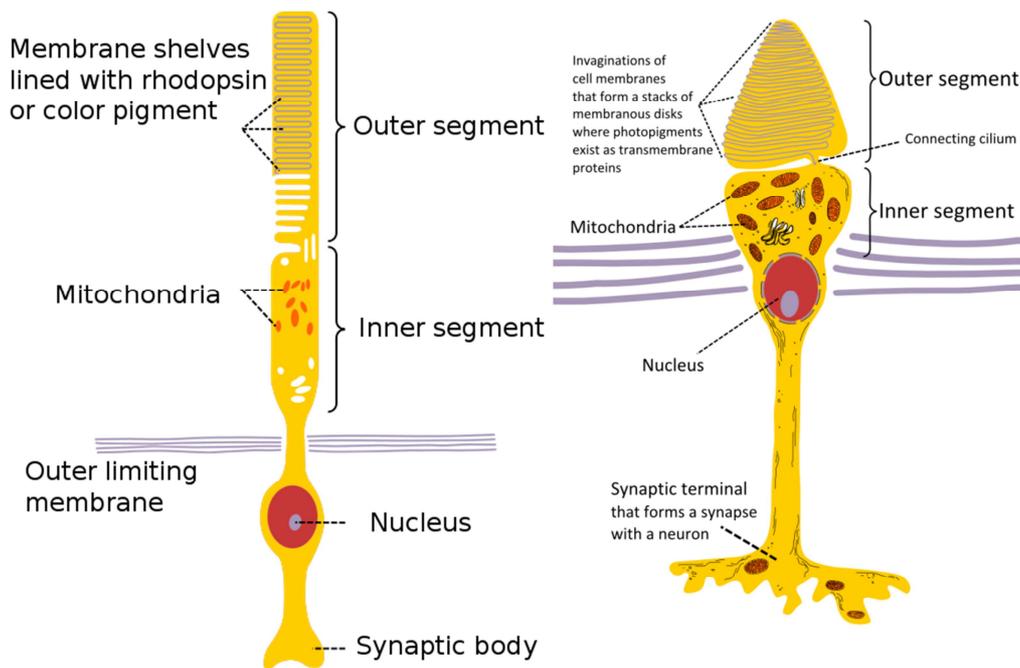
Le cellule orizzontali ed amacrine sono interneuroni, disposti tra i fotorecettori e le cellule bipolari, che creano connessioni laterali tra le cellule bipolari e le cellule gangliari con le quali contraggono sinapsi (Dellmann e Eurell, 2000).

Lo **strato plessiforme interno** è la regione dei contatti sinaptici delle cellule bipolari, che si pongono in rapporto sinaptico con i dendriti delle cellule multipolari e con le ramificazioni dendritiche delle cellule amacrine (Anastasi et al, 2007).

Lo **strato gangliare** è formato dai pirenofori delle cellule multipolari i cui dendriti si impegnano nello strato plessiforme interno, mentre gli assoni entrano nella costituzione del nervo ottico. È possibile trovare anche corpo ed espansione di astrociti ed alcuni prolungamenti delle cellule di Müller.

Lo **strato delle fibre del nervo ottico** è formato dagli assoni delle cellule gangliari; questi assoni, inizialmente amielinici, acquisiscono la guaina nel momento in cui superano la papilla ottica, cioè il punto in cui il nervo ottico emerge dal bulbo oculare (Turlough FitzGerald, Gruener, Mtui, 2012).

La **membrana limitante interna** è formata dall'unione delle parti basali, espanse e tra di loro contigue, delle cellule del Muller; essa separa la retina dal corpo vitreo (Bortolami e Callegari, 2000).



**Figura 3.** Rappresentazione schematica dei fotorecettori.

### 1.3. SISTEMA DIOTTRICO

Le strutture trasparenti, costituenti un insieme di sistemi rifrangenti aventi superfici ricurve, che permettono il passaggio della luce e la formazione dell'immagine sulla retina prendono il nome di mezzi diottrici dell'occhio; esse sono la cornea, l'umor acqueo, il cristallino ed il corpo vitreo (Bortolami e Callegari, 2000).

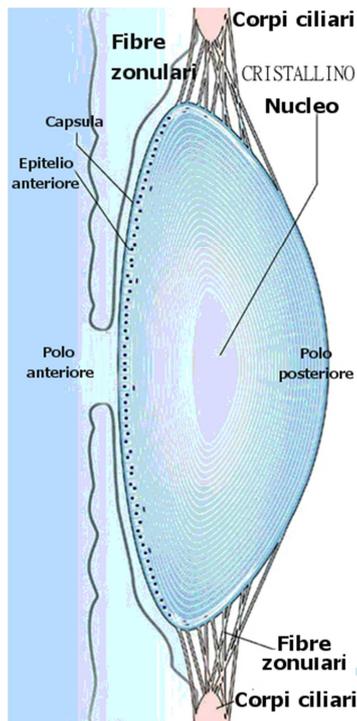
Il **cristallino**, o lente cristallina, è una lente biconvessa a contorno circolare, situata dietro l'iride e davanti al corpo vitreo, occupando un'escavazione di quest'ultimo definita *fossetta ialoidea*; esso si affaccia anteriormente nella camera anteriore mentre con la sua parte marginale si discosta gradatamente dall'iride e contribuisce a limitare la camera posteriore (Figura 4) (Anastasi et al, 2007). Il cristallino, grazie alle fibre zonulari, che costituiscono l'apparato sospensore del cristallino, e all'attività del muscolo ciliare, è in grado di modificare la propria convessità permettendo quindi l'accomodazione, quel meccanismo attraverso il quale l'occhio è in grado di mettere a fuoco oggetti posti a differenti distanze (Anastasi et al, 2007; Bortolami e Callegari, 2000). Quando il muscolo ciliare si contrae, il corpo ciliare si sposta verso la parte anteriore e centrale dell'occhio, e le

fibre zonulari si rilasciano; in questo modo aumenta la curvatura della lente che assume una forma più sferica e aumenta il proprio potere diottrico (messa a fuoco di immagini vicine). Quando la contrazione ciliare cessa, aumenta la tensione che esso esercita sulle fibre zonulari causando la riduzione della curvatura del cristallino (Bortolami e Callegari, 2000; Rossetti e Gheller,2000).

Il cristallino è trasparente, incolore ed elastico; esso è formato da una *capsula*, da un *epitelio semplice* posto sotto la capsula (nella faccia anteriore), e da una massa principale, la *sostanza del cristallino* (Anastasi et al, 2007).

La capsula del cristallino, o *cristalloide*, è una membrana perfettamente continua che circonda da ogni lato il cristallino, il cui scopo è isolare la lente da un punto di vista immunologico (Bortolami e Callegari,2000; Delmann e Eurell,2000).

L'epitelio del cristallino, posto dietro la faccia profonda della cristalloide anteriore, risulta di uno strato semplice di cellule chiare, di contorno poligonale, unite da ponti citoplasmatici e da cemento intercellulare. Nella regione equatoriale, le cellule crescono molto in altezza e si dispongono in file radiali; da questi elementi così modificati, attraverso forme di transizione si passa alle vere e proprie fibre cristalline (Anastasi et al, 2007). La sostanza del cristallino, che rappresenta la quasi totalità dell'organo, è formata dalle fibre cristalline; a seconda della posizione che occupano, vengono classificate in fondamentali, che formano il grosso strato corticale, intermedie, di transizione, e centrali, che invece formano il nucleo, hanno forma prismatica, e sono più corte e sottili delle precedenti (Anastasi et al, 2007).



**Figura 4.** Rappresentazione schematica del cristallino.

Il **corpo vitreo** è una massa gelatinosa, trasparente ed incolore che riempie i 4/5 posteriori del occhio umano, per la precisione nella camera vitrea che è lo spazio compreso tra la superficie posteriore del cristallino e la retina (Anastasi et al, 2007).

Il corpo vitreo, incolore e costituito di acqua per il 99%, è ricco di acido ialuronico, prodotto dagli ialociti, ovvero cellule contenute nel corpo vitreo stesso che possiedono anche alcune funzioni fagocitarie; oltre a questa componente amorfa troviamo anche fibre collagene disposte a rete e presenti alla periferia del corpo vitreo dove formano la *membrana vitrea* (Anastasi et al, 2007; Bortolami e Callegari, 2000; Dellmann e Eurell, 2000). Le sue funzioni consistono nel conferire la forma sferica al bulbo oculare, nel proteggere l'occhio ammortizzando gli urti, e nell'agire da mezzo diottrico, in quanto trasparente ed in grado di permettere il passaggio della luce (Anastasi et al, 2007; Bortolami e Callegari, 2000; Dellmann e Eurell, 2000).

#### 1.4. ORGANI ACCESSORI DELL'OCCHIO

Le **palpebre** sono di natura cutaneo-membranosa e distinte in superiore e inferiore; esse svolgono un'importante funzione di protezione fisica dell'occhio, soprattutto dalla luce eccessiva e dalla polvere. Costituite da un'impalcatura fibromuscolare, in ciascuna palpebra si distinguono due facce, una esterna o *cutanea*, ed una interna o *congiuntivale*, che si continuano l'una nell'altra nel margine libero dove sono presenti le ciglia; tra queste due strutture sono presenti altri tre strati che, partendo dal più esterno, sono il connettivo sottocutaneo, il muscolo orbicolare e lo strato fibroso. Nello spessore delle palpebre sono presenti ghiandole sebacee modificate, le *ghiandole di Meibomio*, che riversano nella rima palpebrale un secreto lipidico che impedisce la rapida evaporazione della componente acquosa del film lacrimale e partecipa alla difesa dell'epitelio corneale (Dellmann e Eurell, 2000).

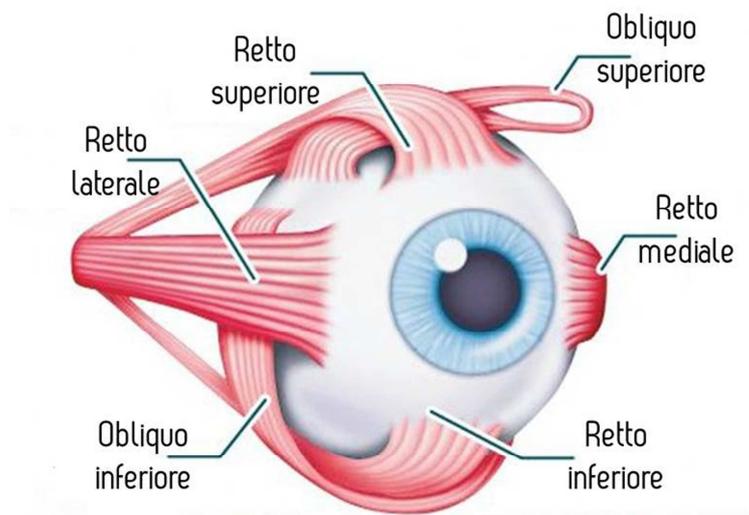
La **congiuntiva** è una membrana mucosa che ricopre il bulbo oculare e la parte interna delle palpebre; essa si origina dalla rima palpebrale proseguendo nella parte posteriore delle palpebre (*congiuntiva palpebrale*) per poi ripiegarsi coprendo il bulbo (*congiuntiva bulbare*) fino all'orlo sclero-corneale (limbo), lasciando così libera la cornea quando la palpebra è aperta (Anastasi et al, 2007). A livello dell'angolo mediale la congiuntiva forma un bacino di raccolta delle lacrime, chiamato *lago lacrimale*, che circonda una sporgenza, la *caruncola lacrimale*; lateralmente a quest'ultima è presente la *terza palpebra (membrana nittitante)*, una piega della congiuntiva resa resistente dalla presenza, al suo interno, di una lamina cartilaginea a forma di T. Il gambo di tale lamina è rivestito dalla *ghiandola superficiale della terza palpebra*, che contribuisce alla produzione del film lacrimale che bagna la cornea (Bortolami e Callegari, 2000; Dellmann e Eurell, 2000).

L'**apparato lacrimale** è formato da un apparato secretore del film lacrimale e da un apparato che ne consente il deflusso. L'apparato secretore è composto dalla ghiandola lacrimale propriamente detta e dalle ghiandole lacrimali accessorie che si trovano nella congiuntiva palpebrale e tarsale. La ghiandola principale propriamente detta, situata dorso-lateralmente nella fossa lacrimale dell'osso frontale, è contenuta nella periorbita, un cono fibroso che avvolge il bulbo oculare e le strutture annesse, avente il vertice in corrispondenza del punto di uscita del

nervo ottico; essa secerne lo strato acquoso del film lacrimale mentre le ghiandole accessorie secernono lo strato mucoso e lo strato lipidico. L'apparato di deflusso delle lacrime inizia nel canto mediale dell'occhio, dove troviamo la caruncola lacrimale, e sulla rima palpebrale; in direzione del naso, troviamo i puntini lacrimali che danno inizio alle vie di deflusso e continuano nei canalini lacrimali. I canalini lacrimali possono unirsi in un canale unico prima di sfociare nel sacco lacrimale da dove le lacrime arrivano nel meato nasale inferiore. Punti lacrimali, sacco lacrimale e canale lacrimale sono dette vie lacrimali (Anastasi et al, 2007). La funzione delle lacrime è quella di mantenere umide la congiuntiva e la cornea.

I **muscoli oculari estrinseci** sono rappresentati da sei muscoli striati responsabili dei movimenti di rotazione del bulbo oculare; essi si differenziano dai muscoli intrinseci che sono disposti nell'iride e nel corpo ciliare. I muscoli estrinseci si dividono in quattro muscoli retti (dorsale, mediale, ventrale e laterale) e due obliqui (ventrale e dorsale) (Figura 5). I muscoli retti si originano sull'*anello di Zinn*, ovvero un anello tendineo da cui si dipartono i quattro fasci muscolari che si inseriscono anteriormente sulla sclerotica a livello dell'equatore (Bortolami e Callegari, 2000); il muscolo obliquo dorsale, di dimensioni maggiori rispetto al ventrale, prende attacco sull'anello di Zinn e si dirige rostralmente, disponendosi tra il retto mediale e il retto dorsale, mentre l'obliquo ventrale si origina dalla fossetta ventrale dell'osso lacrimale e termina sulla sclerotica (Bortolami e Callegari, 2000).

Tra i muscoli estrinseci si annoverano anche l'elevatore della palpebra superiore, un muscolo allungato di forma triangolare, che origina sulla guaina del nervo ottico e decorre sovrapposto al muscolo retto dorsale con il quale lavora in sinergia, ed il retrattore del bulbo oculare, assente nell'Uomo, che si occupa dei movimenti antero-posteriori dell'occhio (Bortolami e Callegari, 2000)



**Figura 5.** Rappresentazione schematica dei muscoli oculari estrinseci.

## 2. FISIOLOGIA DELLA VISIONE

La fototrasduzione è un processo con il quale la luce è trasformata in segnali elettrici. Tale processo si realizza nei fotorecettori della retina grazie all'azione dei bastoncelli e dei coni. La radiazione elettromagnetica viene focalizzata sulla retina dalla cornea e dal cristallino nel segmento esterno dei fotorecettori è contenuto un pigmento visivo costituito da una proteina (opsina e sue varianti) e dal *retinale* (aldeide della vitamina A1).

Il retinale, trasportato dal sangue, viene consegnato ai coni e ai bastoncelli dall'epitelio pigmentato; dopo aver assorbito la luce, il retinale cambia la propria conformazione spaziale passando da *11-cis* a *tutto-trans*. L'opsina e le sue varianti, invece, sono prodotte nel segmento interno del fotorecettore e vengono trasferite al segmento esterno attraverso il collo (Aguggini e Beghelli, 1998; Mustafi et al. 2009).

Quando il retinale si isomerizza, l'opsina cambia conformazione spaziale e attiva una proteina presente nelle membrane discali denominata transducina, la quale induce l'idrolisi del cGMP, molecola che controlla i canali ionici per il sodio della membrana del fotorecettore (Aguggini e Beghelli, 1998). La chiusura dei canali del sodio determina una riduzione della conduttanza al sodio stesso ed una conseguente iperpolarizzazione della membrana del fotorecettore.

L'iperpolarizzazione della membrana comporta una diminuzione del rilascio di glutammato a livello sinaptico e segnala ai neuroni adiacenti lo stimolo luminoso (Mustafi et al. 2009). I canali del sodio sono aperti soltanto in assenza di luce. L'ingresso del sodio, che avviene secondo gradiente elettrochimico, induce una "*dark current*" che depolarizza parzialmente la cellula, mantenendo costante il rilascio di glutammato (Yau, 1994). Nel processo di fototrasduzione svolge un ruolo importante anche lo ione calcio. Infatti, questo ione può entrare all'interno della cellula attraverso l'attivazione dei canali del sodio, andando ad inibire l'enzima che catalizza la formazione di cGMP. In assenza di luce, comunque, le concentrazioni intracellulari di calcio sono mantenute costanti grazie all'azione di una pompa che lo estrude attivamente dalla cellula.

Quando lo stimolo luminoso chiude i canali del sodio si riduce anche l'entrata di calcio con la sua funzione inibitoria; di conseguenza aumenta la produzione di cGMP (l'enzima che catalizza la sua formazione è inibito dal calcio)

con conseguente riapertura dei canali. La modulazione esercitata dal calcio è importante per l'adattamento alla luce. I fotorecettori, infatti, modificano la loro sensibilità in relazione alla quantità di luce ambientale; quando quest'ultima aumenta, la sensibilità dei fotorecettori diminuisce rapidamente (Aguggini e Beghelli, 1998).

I coni sono in grado di adattarsi sia a stimoli luminosi molto intensi che al buio. In presenza di uno stimolo luminoso molto intenso si viene a creare una forte iperpolarizzazione dei coni che per qualche secondo non sono più in grado di rispondere ad ulteriori stimoli. In seguito, comunque, tali cellule cominciano a depolarizzarsi gradualmente. Quest'ultimo evento fa sì che in seguito sia necessario uno stimolo più intenso affinché si chiuda di nuovo lo stesso numero di canali. Il fenomeno di adattamento al buio prevede come la diminuzione della luce ambientale determini un aumento progressivo della sensibilità dei fotorecettori. Tale sensibilità raggiunge il picco più elevato dopo circa trenta minuti (Aguggini e Beghelli, 1998; Thomas e Lamb, 1999).

Il retinale, dopo aver cambiato conformazione, viene trasportato attraverso un carrier dall'interno dei fotorecettori alle cellule dell'epitelio pigmentato, per essere poi recuperato; infatti, attraverso una serie di reazioni chimiche, si rigenera (al buio) la forma *11-cis*, che viene successivamente trasferito al segmento esterno del fotorecettore, per dare origine al pigmento visivo (Wang and Kefalo, 2011).

La rodopsina-chinasi e l'arrestina, permettono ai fotorecettori di mantenere la loro sensibilità nei confronti della luce, terminando la trasduzione e riportando la situazione allo stadio iniziale; la prima induce la fosforilazione della rodopsina (citazione), mentre la seconda, inibendo il legame tra l'opsina attivata e la transducina, inibisce la produzione di nuovo cGMP.

Il glutammato rilasciato dai coni, a seconda della tipologia di recettori postsinaptici con i quali si va a legare, può indurre depolarizzazione o iperpolarizzazione delle cellule bipolari. Lo stimolo luminoso determina una riduzione del rilascio del glutammato; di conseguenza le cellule bipolari che in risposta ad esso si depolarizzavano, si iperpolarizzano. Tali cellule bipolari dei coni sono definite OFF. Le cellule che al buio in risposta al glutammato si iperpolarizzavano, si attivano (depolarizzano) quando cala il neurotrasmettitore, ovvero in presenza dello stimolo luminoso; queste cellule bipolari dei coni sono dette ON. Tutte le cellule bipolari dei bastoncelli sono iperpolarizzate dalla luce;

esse, attraverso le cellule amacrine, attivano sia i neuroni gangliari ON che quelli OFF.

La risposta della cellula gangliare allo stimolo trasmesso dalla bipolare dipende dalla provenienza dello stimolo stesso e dal tipo di cellula. Le cellule gangliari ON vengono eccitate da stimoli luminosi provenienti dal centro del loro campo recettivo e inibite (grazie all'attività delle cellule orizzontali) da stimoli provenienti dalla periferia del loro campo recettivo. Le cellule gangliari OFF, invece, si comportano in modo opposto (Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui 2012).

La risposta delle cellule gangliari agli stimoli interviene anche nella visione dei colori, secondo quella che viene definita opponenza cromatica. Partendo dal presupposto che le cellule gangliari eccitate vengono definite on-line mentre quelle inibite off-line, è interessante notare come le cellule gangliari che si presentano on-line per il verde sono off-line per il rosso e viceversa; analogamente, le cellule on-line per il blu sono off-line per il giallo (Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui 2012).

Nella retina esistono anche cellule che creano dei circuiti collaterali in grado di intervenire nella propagazione dello stimolo. Le cellule orizzontali, mediante il loro albero dendritico, connettono più fotocettori tra loro mentre, mediante l'assone, stabiliscono sinapsi inibitorie sulle cellule bipolari. Le cellule orizzontali ricevono sinapsi inibitorie dai coni, ai quali riproiettano esercitando su essi un'azione inibitoria. Tale tipo di connessione reciproca consente alla retina di adattarsi al livello di luminosità. Le cellule orizzontali che stabiliscono contatti sinaptici con i bastoncelli sono considerate modificazioni delle cellule orizzontali dei coni; infatti, a prendere contatto con i bastoncelli, è un processo assonico che si porta talmente lontano dal soma della cellula, da essere considerato isolato. Il sistema di feedback formato dai bastoncelli risulta quindi indipendente da quello dei coni; tale aspetto potrebbe essere spiegato dal fatto che coni e bastoncelli sono due popolazioni cellulari che rispondono a diverse intensità luminose (Nelson R. et al., 1975; Marsland R.H., 2001).

Nella retina le cellule bipolari possono prendere contatto diretto con quelle gangliari oppure essere collegate a queste ultime dalle cellule amacrine. Questi interneuroni utilizzano una vastissima gamma di neurotrasmettitori, tra i quali l'acetilcolina, la dopamina e la serotonina. Le cellule amacrine sembrano intervenire nella rilevazione del movimento; le cellule amacrine dopaminergiche intervengono nella modulazione della risposta retinica alla luce intensa o fioca.

I potenziali d'azione che nascono dalle cellule gangliari si propagano lungo il nervo ottico; le fibre inizialmente amieliniche acquisiscono la guaina una volta superata la papilla ottica cioè il punto in cui gli assoni convergono e si riuniscono in fascetti. Il nervo ottico emerge dallaparte posteriore del bulbo oculare e penetra all'interno della scatola cranica attraverso il canale ottico, un condotto scavato nel fondo dell'orbita; nella fossa cranica rostrale una parte delle fibre del nervo decussa, dirigendosi nell'emisfero controlaterale, formando il chiasma ottico. Le fibre che decussano sono quelle provenienti dal distretto mediale della retina, mentre quelle provenienti dal fronte temporale proseguono ipsilateralmente. A questo incrocio fanno seguiti i due tratti ottici, in cui viaggiano le informazioni provenienti dal distretto retinico laterale dello stesso lato (fibre dirette) e dal distretto retinico mediale controlaterale; quindi al tratto ottico sinistro arrivano informazioni riguardanti la metà del campo visivo destro e viceversa (Turlough Fitzgerald, Gruener, Mtui 2012).

Il tratto ottico, in seguito, si divide in due radici, una radice laterale ed una mediale. La radice laterale è composta al 90% dalle fibre del nervo ottico e termina nel corpo genicolato laterale del metatalamo (LGB). DalLGB le informazioni vengono proiettate al lobo occipitale dove è localizzata la corteccia visiva. Nella corteccia visiva distinguiamo due parti; l'area visiva I, o area striata, e l'area visiva II, situata anteriormente alla precedente. L'area visiva I risponde agli stimoli luminosi che arrivano dalla retina ma non è in grado di definire e riconoscere l'oggetto, compito che spetta invece all'area visiva II. La stimolazione diretta dell'area visiva I determina la percezione di bagliori o colori indefiniti, mentre la stimolazione diretta dell'area visiva II porta alla percezione di immagini definite. Le fibre della radice mediale del tratto ottico terminano invece in altri distretti; alcune di esse si portano ai nuclei pretettali del mesencefalo, i quali, attraverso il ganglio cigliare, regolano l'attività del muscolo sfintere della pupilla, inducendo miosi (riflesso pupillare alla luce); alcune fibre della radice mediale terminano al nucleo soprachiasmatico dell'ipotalamo, intervenendo nella regolazione del ritmo circadiano; infine, alcune fibre della radice mediale giungono al collicolo rostrale, che proietta attraverso il tratto tetto-spinale al nucleo intermedio laterale del midollo spinale dal quale originano le vie che, stimolando il muscolo dilatatore della pupilla, sono responsabili della midriasi (Squire et al., 2002; Kandel, Schwartz e Jessell, 2003).

### 3. ADATTAMENTI DELL'OCCHIO ALL'AMBIENTE ACQUATICO

#### 3.1. INTRODUZIONE

Gli adattamenti dei Mammiferi marini riguardano caratteristiche anatomiche e funzionali che si sono evolute in base al tipo di ambiente in cui vivono. I Mammiferi marini comprendono Pinnipedi, Cetacei e Sirenidi; mentre i primi sono animali anfibi che passano parte della loro vita sulla terraferma, Cetacei e Sirenidi sono completamente acquatici (Berta et al., 2006). Tali animali, di conseguenza, hanno dovuto adattarsi alle caratteristiche dell'ambiente marino. L'acqua, infatti, determina una resistenza al movimento ed una perdita di calore corporeo maggiori di quanto non si realizzi nell'aria; in aggiunta Mammiferi che vivono in ambiente acquoso, rispetto a quelli terrestri, devono sopportare pressioni più elevate e sono costretti ad inspirare aria solo durante il periodo in emersione (Luria e Kinney, 1970).

Anche il bulbo oculare e la vista hanno dovuto adattarsi, poiché con l'aumentare della profondità e la torbidità dell'acqua aumentano l'assorbimento e la dispersione dei raggi luminosi e di conseguenza diminuisce la qualità della visione subacquea. La luce passa da un mezzo all'altro (aria-acqua) ed è soggetta a due fenomeni: riflessione e rifrazione (Danilo, 2010). La riflessione è il fenomeno per cui un'onda, che si propaga lungo l'interfaccia tra differenti mezzi, cambia di direzione a causa di un impatto con un materiale riflettente; mentre una parte del raggio luminoso continua a propagarsi nell'aria, l'altra parte prosegue nel mezzo acquatico con una intensità ridotta (Danilo, 2010). La rifrazione, invece, avviene quando una onda luminosa passa da un mezzo con un indice di rifrazione ad un mezzo con un diverso indice di rifrazione. In corrispondenza del limite dei due mezzi, la velocità di fase dell'onda è modificata, cambia direzione e la sua lunghezza d'onda è aumentata o diminuita mentre la sua frequenza rimane costante (Danilo, 2010). Nei Mammiferi marini di conseguenza l'occhio deve consentire una buona capacità visiva nei due mezzi di diffusione.

### 3.2. CARATTERISTICHE ANATOMICHE DELL'OCCHIO DEI CETACEI

Gli occhi dei Cetacei sono posizionati ai lati della testa. Tali strutture, avendo una forma emisferica (poiché appiattiti anteriormente), mostrano una lunghezza assiale inferiore rispetto al diametro (Mass e Supin, 2007). Nei Pinnipedi e Sirenidi invece la morfologia dell'occhio è più rotondeggiante, simile a quella dei Mammiferi terrestri (Mass e Supin, 2007).

In tutti i Mammiferi marini, la sclerotica è particolarmente ispessita per proteggere l'occhio dalle variazioni di pressione e per mantenerne la forma (Mass e Supin, 2007). La cornea, che ha lo stesso indice di rifrazione dell'acqua, nei Cetacei è più ispessita rispetto a quella dei Mammiferi terrestri. Tale struttura è più ispessita alla periferia che al centro; di conseguenza, la parte periferica della cornea ha un indice di rifrazione maggiore rispetto alla parte centrale. Questa caratteristica, sommata al fatto che la faccia posteriore è più curva di quella anteriore, rende la cornea una lente divergente in grado di compensare il potere rifrattivo del cristallino. In questo modo l'occhio diventa emmetrope in ambiente subacqueo (Litwiler and Cronin, 2001, Mass and Supin, 2007; Fulton 2009).

Il cristallino presenta con una forma sferica o ellissoidale; questa morfologia compensa la scarsa efficacia della cornea nella visione subacquea poiché aumenta il potere rifrattivo del cristallino e permette il focalizzarsi delle immagini sulla retina (Mass e Supin, 2007).

L'occhio dei Cetacei deve essere in grado di adattarsi a rapide variazioni dell'intensità luminosa. Tale adattamento è reso possibile dalla conformazione dell'iride e della pupilla. L'iride presenta sulla parte superiore una protuberanza, chiamata opercolo, che è in grado di modificare la forma e le dimensioni della pupilla. In condizioni di scarsa luminosità l'opercolo si contrae e si solleva facendo assumere alla pupilla una forma sferica; all'aumentare dell'intensità luminosa, invece, l'opercolo si sposta verso il basso e la pupilla assume una forma ad U, lasciando due piccole aperture, sul versante nasale e temporale dell'iride (Hermann et al, 1975; Dawson et al, 1979; Mass e Supin, 2007). Odontoceti e Mysticeti, i due sottordini dei Cetacei, condividono questa conformazione della pupilla (Zhu et al, 2000; Mass e Supin, 2007).

L'occhio dei Cetacei presenta un altro adattamento alle condizioni di scarsa luminosità, ovvero il tappeto lucido; esso ricopre la maggior parte della superficie interna dell'occhio nei Cetacei, particolare che li contraddistingue rispetto ai Mammiferi terrestri, ed è molto sviluppato nei Mysticeti (Mass e Supin, 2007; Buono et al, 2011), in cui ricopre la maggior parte della superficie oculare ad esclusione della regione ventrale e di quella adiacente al nervo ottico (Mass e Supin, 2007).

La retina è formata dagli stessi strati presenti nei Mammiferi terrestri; le differenze presenti riguardano lo spessore totale della tonaca nervosa, maggiore nei Cetacei, e le caratteristiche morfofunzionali dello strato dei fotorecettori e delle cellule gangliari (Dral, 1977; Dawson, 1982; Murayama et al, 1995; Mass e Supin, 2007).

Lo strato dei fotorecettori è formato dai cono e, in maggior misura, dai bastoncelli (Perez et al, 1972; Dawson, 1980). I Cetacei presentano soltanto cono-L; inoltre, è presente una mutazione del gene che codifica per l'opsina (sensibile alle basse frequenze d'onda), che ne proibisce l'espressione. L'assenza di questo pigmento riduce la capacità di ricevere stimoli luminosi a bassa lunghezza d'onda e, di conseguenza, riduce la discriminazione cromatica poiché non sono presenti gli altri due tipi di cono con i rispettivi pigmenti visivi (Farsick et al., 1998; Peichl et al., 2001; Griebel, 2002; Levenson and Dizon, 2003). Questi dati suggeriscono che i Mammiferi marini abbiano una visione monocromatica dovuta alla sola presenza dei cono-L. Tuttavia, alcuni studi hanno dimostrato che la rodopsina dei Cetacei è caratterizzata da un picco di assorbimento compreso tra 480-505 nm, un range più ampio rispetto ai Mammiferi terrestri (con picco a 500 nm) che si sposta verso il blu; questa caratteristica permette, in condizioni di luminosità intermedia, l'attività dei cono e dei bastoncelli e, quindi, una certa percezione del colore che sfrutta le differenze tra i segnali dei cono-L e quelli dei bastoncelli (Lythgoe e Dartnall, 1970; Lavigne e Roland, 1975; Farsick et al., 1998; Mass and Supin, 2007; Bischoff et al., 2012).

Lo strato gangliare è formato da un'unica fila di neuroni, dove le cellule gangliari sono distribuite su più livelli (Bjorager et al., 2003; Mass and Supin, 2007); questo strato si caratterizza per densità, distribuzione e dimensioni dei neuroni. Le cellule gangliari presenti possono misurare 30  $\mu\text{m}$  di diametro, ed essere definite grandi, o superare gli 80  $\mu\text{m}$  di diametro, ed essere chiamate giganti;

nei Mysticeti queste cellule raggiungono anche i 160  $\mu\text{m}$  di diametro (Pilleri and Wandeler, 1964; Mass and Supin, 2007). La densità cellulare della retina dei Cetacei è ridotta rispetto agli altri Mammiferi e non sono distribuite uniformemente in tutte le parti della tonaca nervosa, formando così aree a minore e maggiore densità, in cui si trovano le cellule gangliari giganti (Mass and Supin, 2007). Le zone ad elevata densità sono due, disposte a cavallo dell'equatore; la prima è posta sul versante nasale (quest'area fornisce una maggiore acuità visiva per la visione laterale), mentre la seconda si trova sul versante temporale (quest'area fornisce una maggiore acuità visiva per la visione frontale) (Murayama et al., 1995; Berta et al., 2006). Le due zone suddette potrebbero essere utilizzate selettivamente per la visione sott'acqua o fuori dall'acqua, oltre a fornire una visuale più panoramica ad animali con limitata mobilità della testa (Mass and Supin, 2007).

Il nervo ottico, composto da assoni di elevato diametro (Dawson et al., 1982; Gao and Zhou, 1991; Mazzatenta et al., 2001), è caratterizzato da una decussazione delle sue fibre a livello del chiasma; di conseguenza, alla corteccia visiva di destra giungono solo le immagini del campo visivo di sinistra e viceversa (Jacobs et al., 1975; Supin et al., 1978; Ridgway, 1990; Tarpley et al., 1994; Cozzi, 2005). La posizione laterale degli occhi e la decussazione delle fibre del nervo ottico non permettono un'elevata sovrapposizione dei campi visivi, riducendo la visione stereoscopica (Cozzi, 2005).

La vascolarizzazione del bulbo oculare è molto sviluppata. Nella fossa orbitale si trova la rete mirabile infraorbitale, all'interno del quale passa il nervo ottico. I vasi della rete mirabile sono a stretto contatto con il sangue venoso che abbandona l'orbita, creando un meccanismo di scambio controcorrente. Queste caratteristiche suggeriscono una funzione termoregolatrice della rete mirabile che assicura il corretto funzionamento dei fotorecettori della retina indipendentemente dalla temperatura esterna dell'acqua (Ninomiya e Yoshida, 2007; Buono et al., 2011).

Un'altra caratteristica dei Cetacei è la possibilità di muovere gli occhi in maniera indipendente l'uno dall'altro. Questa possibilità viene fornita loro dall'elevato grado di indipendenza dei due emisferi cerebrali (Ridgway, 1990; Tarpley and Ridgway, 1994; Marino, 2004; Cozzi, 2005).

#### **4. SCOPO DELLA RICERCA**

I Cetacei possiedono alcune caratteristiche anatomofisiologiche che li contraddistinguono dai Mammiferi terrestri; la necessità di adattarsi alla vita acquatica ha portato alla modificazione di molti dei loro organi così come degli occhi che si sono dovuti adattare all'ambiente in cui questi animali vivono (Luria e Kinney, 1970).

Le caratteristiche strutturali dell'occhio dei Cetacei sono state in passato oggetto di studio. Tuttavia, i dati relativi alla stratigrafia della retina ed alle caratteristiche morfologiche dei neuroni gangliari in essa presenti sono piuttosto ridotti; per questo motivo, l'obiettivo della presente ricerca è stato quello di studiare, mediante l'uso della microscopia ottica e di opportuni software di analisi immagine, le caratteristiche morfologiche della retina e delle cellule gangliari in essa presenti in differenti specie di Cetacei.

## 5. MATERIALI E METODI

La presente ricerca è stata condotta su due Delfinidi, il tursiope (*Tursiops truncatus*) (ID 55 e ID 107) e la stenella striata (*Stenella coeruleoalba*) (ID 170 e ID 218). Tale materiale è stato fornito dalla Banca dei Tessuti per i Mammiferi Marini del Dipartimento di Biomedicina Comparata e Alimentazione dell'Università degli Studi di Padova. Da ciascun soggetto sono stati prelevati gli occhi che sono stati fissati per immersione in paraformaldeide al 4% tamponata (pH 7,4) per almeno settantadue ore. Il materiale è stato processato per l'inclusione in paraffina e tagliato al microtomo rotativo in sezioni sagittali dello spessore di 5-10 µm. Le sezioni ottenute sono quindi state colorate mediante due differenti metodiche di istologia classica: la colorazione con tionina e la colorazione con ematossilina eosina.

### 5.1. COLORAZIONE CON LA TIONINA

Mediante questa tecnica si ottiene una colorazione dei corpi di Nissl presenti all'interno dei neuroni. Dopo sparaffinatura in xilolo (30 minuti), le sezioni sono state trattate per 1 ora in una miscela 1:1 di alcol 100° e cloroformio. Le sezioni sono state quindi idratate progressivamente mediante la serie decrescente degli alcoli (3 minuti in alcol 100°, 2 minuti in alcol 95°, 2 minuti in alcol 90°, 2 minuti in alcol 80°, 2 minuti in alcol 70° e 2 minuti in alcol 50°), e quindi portate all'acqua distillata (per 2 minuti). In seguito le sezioni sono state colorate per 30 minuti con tionina (0.125% thionin; Fisher Scientific). Dopo opportuno lavaggio in acqua distillata, le sezioni sono state disidratate mediante la serie crescente degli alcoli (50°, 75°, 80°, 90°, 95° e 100°) e quindi chiarificate in xilolo. In seguito è stata eseguita la chiusura dei vetrini impiegando come montante l'entellan (Merk, Darmstadt, Germany).

## 5.2. COLORAZIONE CON EMATOSSILINA – EOSINA

Mediante questa tecnica si ottiene la colorazione del nucleo e dei ribosomi, tramite l'ematossilina, e del citoplasma, mediante l'eosina. Le sezioni sono state sparaffinate per un arco di tempo compreso tra 30 minuti e 1 ora in xilolo. Successivamente le sezioni sono state idratate mediante una serie decrescente degli alcoli (3 minuti in alcol 100°, 2 minuti in alcol 95°, 2 minuti in alcol 90°, 2 minuti in alcol 80°, 2 minuti in alcol 70°, 2 minuti in alcol 50°) ed un passaggio finale in acqua distillata (per 2 minuti). Il tessuto, in seguito, è stato colorato con ematossilina per 20 minuti a cui è seguito un differenziamento in acqua di fonte (20 minuti). In seguito le sezioni sono state colorate con l'eosina per 30 secondi e, dopo lavaggio con acqua distillata, sono state disidratate con la serie crescente degli alcoli (2 minuti alcol 50°, 2 minuti alcol 75°, 2 minuti alcol 80°, 2 minuti alcol 90°, 2 minuti alcol 95° e 2 minuti alcol 100°). Infine, le sezioni sono state chiarificate in xilolo e, quindi, chiuse con vetrino coprioggetto mediante l'utilizzo di entellan (Merk, Darmstadt, Germany).

## 5.3. ANALISI DELLE SEZIONI

Le sezioni colorate con la tiorina e con l'ematossilina-eosina sono state osservate al microscopio Zeiss Axioplan (Carl Zeiss, Oberkochen, Germany). In particolare, sono state analizzate l'area e la densità dei neuroni gangliari (denominati anche multipolari) e la stratigrafia della retina (misurando lo spessore di ogni singolo strato retinico).

L'analisi morfometrica sia degli strati che dei neuroni è stata eseguita impiegando il software Axiovision Rel 4.8.2. Tali analisi sono state fatte in cinquanta sezioni per ciascun soggetto. Le aree dei pirenofori gangliari, espresse come media  $\pm$  deviazione standard (DS), sono state misurate dopo averne tracciato manualmente il profilo. La densità dei neuroni multipolari è stata definita calcolando il numero di neuroni presenti in corrispondenza di ciascuna sezione

sagittale di retina. Dal momento che i neuroni gangliari si distribuiscono in un unico strato, è stato possibile rapportare il numero di neuroni osservati alla lunghezza totale della retina sezionata secondo un piano sagittale. Per tale analisi sono state utilizzate cinquanta sezioni per ciascun soggetto. Le immagini sono state acquisite in formato digitale usando la fotocamera digitale Polaroid DMC (Polaroid Corporation, Cambridge, MA) ed il software DMC2. Le immagini così ottenute sono state in seguito processate impiegando software Adobe Photoshop (Adobe System 10, San Jose, CA).

## 6. RISULTATI

### 6.1. Caratteristiche strutturali e morfometriche della retina

Nelle sezioni colorate con entrambe le metodiche sono stati osservati i tipici dieci strati retinici che, dall'esterno (versante sclerale) all'interno (versante vitreale), erano (sia nel tursiope che nella stenella striata):

- strato dell'epitelio pigmentato;
- strato dei bastoncelli e dei coni;
- membrana limitante esterna;
- strato dei granuli esterni;
- strato plessiforme esterno;
- strato dei granuli interni;
- strato plessiforme interno;
- strato delle cellule multipolari;
- strato delle fibre del nervo ottico;
- membrana limitante interna.

Lo strato dell'epitelio pigmentato si mostrava formato da un unico strato di cellule con aspetto prismatico, con nucleo posto alla base e provviste di numerosi granuli di melanina.

Lo strato dei coni e dei bastoncelli (denominato anche strato dei fotorecettori) era formato dai segmenti esterni dei coni e dei bastoncelli (Figure 1 - 8).

La membrana limitante esterna appariva come una linea intensamente colorata (Figure 1 - 8).

Lo strato dei granuli esterni (chiamato anche strato nucleare esterno) era caratterizzato dalla presenza dei nuclei (granuli) contenuti nei pirenofori dei coni e dei bastoncelli (Figure 1 - 8).

Lo strato plessiforme esterno appariva, rispetto agli strati precedenti meno intensamente colorato essendo costituito dalle fibre dei fotorecettori (Figure 1 - 8).

Lo strato dei granuli interni (denominato anche strato nucleare interno) mostrava i nuclei di differenti cellule nervose, i quali erano meno numerosi e con disposizione più lassa rispetto a quella osservabile nello strato nucleare esterno (Figure 1 - 8).

Lo strato plessiforme interno mostrava una bassa intensità di colorazione in quanto essenzialmente costituito da processi assonici e ramificazioni dendritiche (Figure 1 - 8).

Lo strato delle cellule multipolari (o strato gangliare) era caratterizzato dalla presenza di numerose cellule gangliari disposte in un unico strato (Figure 1 - 8).

Lo strato delle fibre ottiche appariva scarsamente colorato in quanto formato dalle fibre amieliniche dei neuroni multipolari (Figure 1 e 3).

La membrana limitante esterna appariva sotto forma di una linea più intensamente colorata rispetto allo strato precedente (Figure 1 e 3).

La retina nel tursiope mostrava una spessore medio di  $101,23 \mu\text{m} \pm 17,24$ ; valore massimo  $132,48 \mu\text{m}$ ; valore minimo  $67,41 \mu\text{m}$ . Nella stenella striata lo spessore medio della retina era di  $108,35 \mu\text{m} \pm 18,29$ , quello massimo di  $166,06 \mu\text{m}$  e quello minimo di  $72,84 \mu\text{m}$ . Gli spessori medi di ogni strato retinico di tursiope e stenella striata sono riportati nelle tabelle 1 e 2.

**Tabella 1. Spessore degli strati retinici nel tursiope.**

Strato	Spessore medio $\pm$ SD	Spessore minimo	Spessore massimo
Bastoncelli e coni (SBC)	$16,93 \mu\text{m} \pm 3,02$	$11,06 \mu\text{m}$	$22,37 \mu\text{m}$
Granuli esterni (SNE)	$38,53 \mu\text{m} \pm 7,09$	$19,52 \mu\text{m}$	$55,03 \mu\text{m}$
Plessiforme esterno (SPE)	$8,74 \mu\text{m} \pm 2,20$	$4,58 \mu\text{m}$	$17,63 \mu\text{m}$
Granuli interni (SNI)	$12,03 \mu\text{m} \pm 2,84$	$7,45 \mu\text{m}$	$22,1 \mu\text{m}$
Plessiforme interno (SPI)	$12,85 \mu\text{m} \pm 2,33$	$6,81 \mu\text{m}$	$16,18 \mu\text{m}$
Cellule multipolari(SCM)	$18,45 \mu\text{m} \pm 4,57$	$8,6 \mu\text{m}$	$27,87 \mu\text{m}$

**Tabella 2. Spessore degli strati retinici nella stenella striata.**

Strato	Spessore medio ± SD	Spessore minimo	Spessore massimo
Bastoncelli e coni (SBC)	17,21 $\mu\text{m}$ ± 3,46	11,81 $\mu\text{m}$	26,21 $\mu\text{m}$
Granuli esterni (SNE)	37,82 $\mu\text{m}$ ± 8,86	10,38 $\mu\text{m}$	58,89 $\mu\text{m}$
Plessiforme esterno (SPE)	7,79 $\mu\text{m}$ ± 1,79	3,19 $\mu\text{m}$	13,76 $\mu\text{m}$
Granuli interni (SNI)	12,98 $\mu\text{m}$ ± 3,57	6,46 $\mu\text{m}$	20,43 $\mu\text{m}$
Plessiforme interno (SPI)	14,80 $\mu\text{m}$ ± 5,82	6,95 $\mu\text{m}$	32,65 $\mu\text{m}$
Cellule multipolari (SCM)	25,62 $\mu\text{m}$ ± 11,08	11,2 $\mu\text{m}$	59,45 $\mu\text{m}$

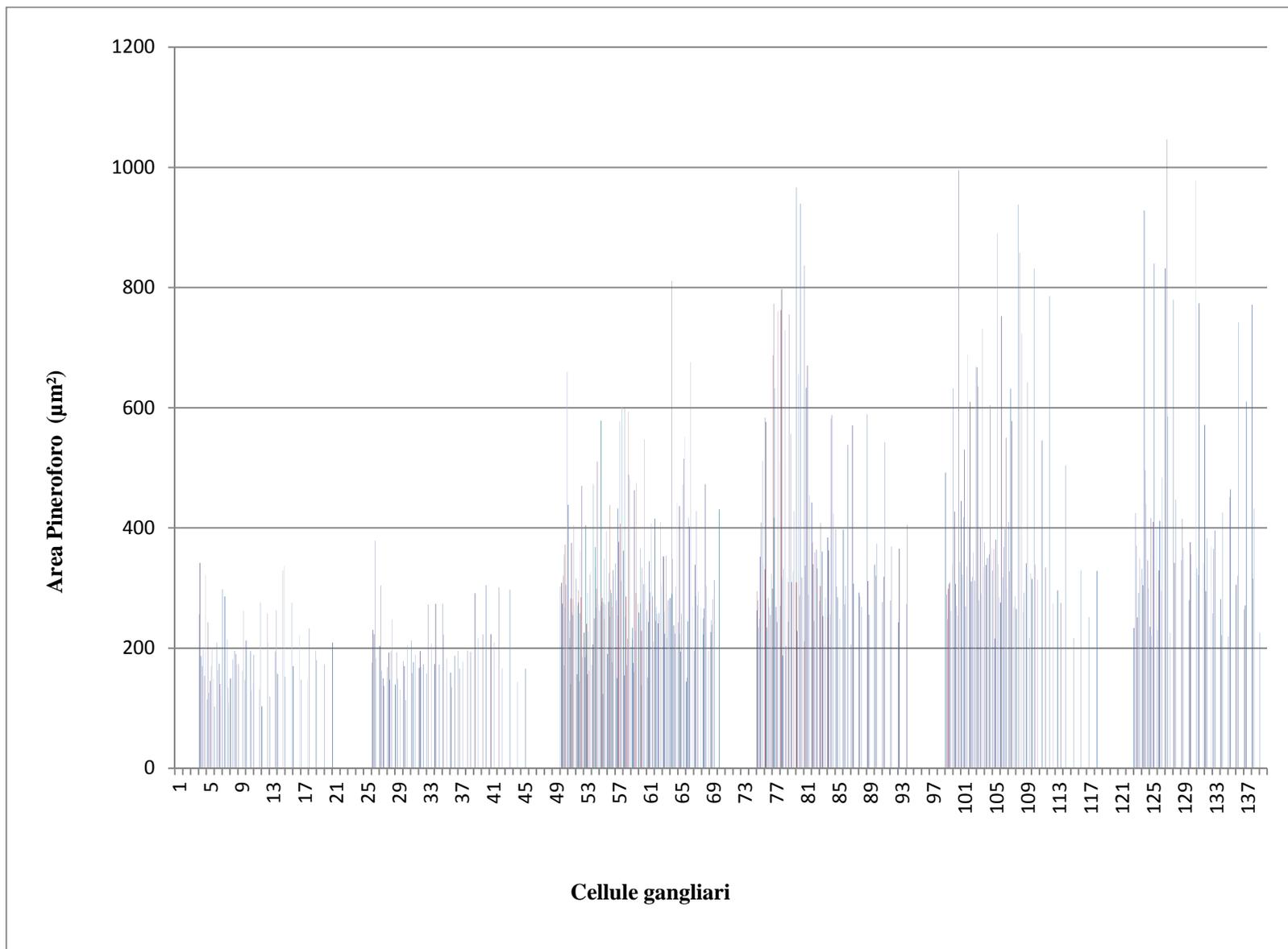
Come indicato nelle tabelle 1 e 2 sia nel tursiope che nella stenella striata lo strato retinico più ispessito era rappresentato dallo strato dei granuli esterni (SNE).

## **6.2. Caratteristiche morfometriche e densità delle cellule multipolari**

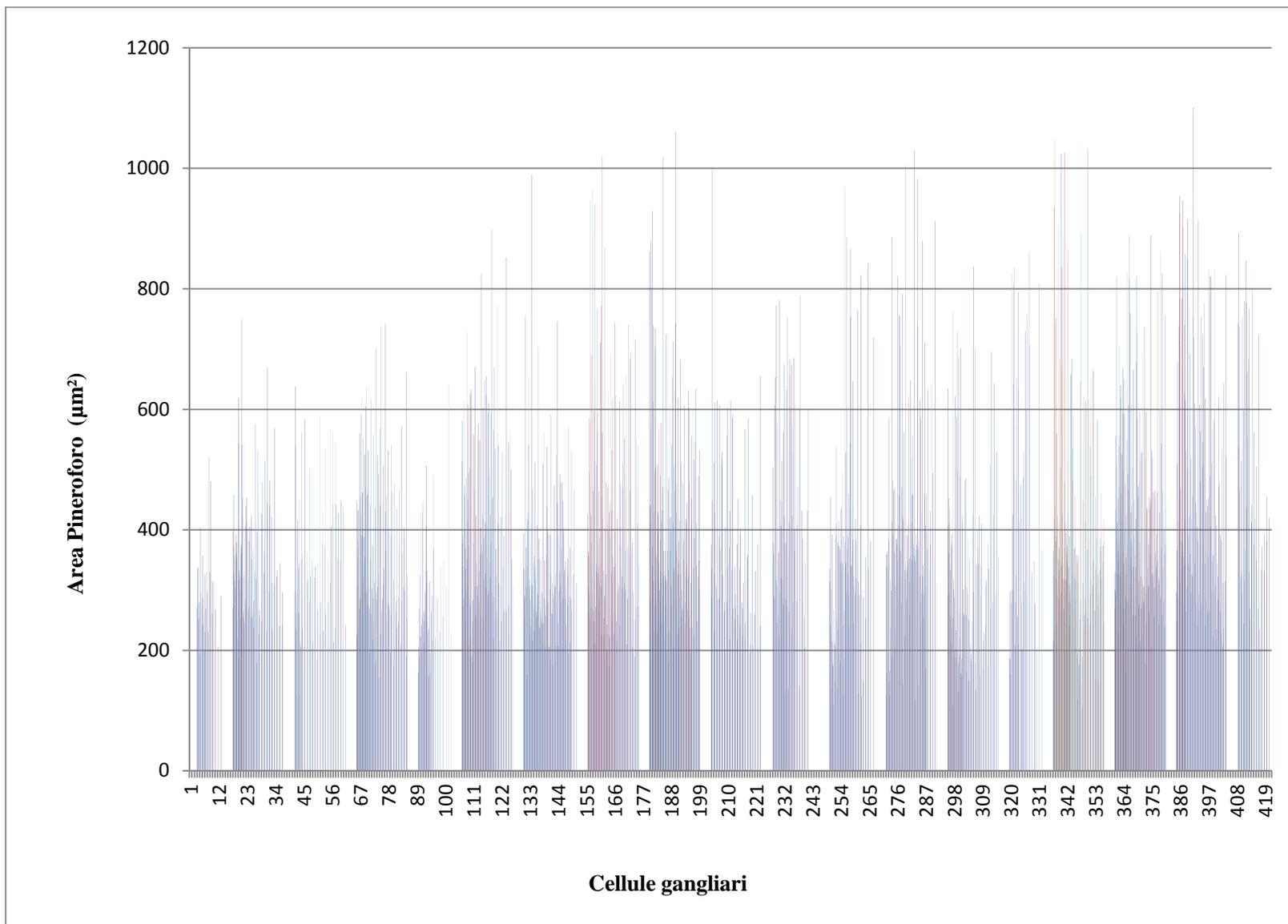
Le cellule multipolari erano caratterizzate dalla presenza di un pirenoforo con citoplasma intensamente colorato e provvisto di un nucleo molto voluminoso. Quando il nucleolo era colpito da piano di sezione appariva sempre intensamente colorato e ben evidente (Figure 9 - 16).

Le cellule multipolari di tursiope mostravano un'area media del pirenoforo di  $330 \mu\text{m}^2 \pm 165,32$  (valore massimo  $1046,56 \mu\text{m}^2$ ; valore minimo  $102,63 \mu\text{m}^2$ ). Nella stenella striata l'area media del pirenoforo delle cellule multipolari era di  $390,66 \mu\text{m}^2 \pm 167,95$ , quella massima di  $1101,21 \mu\text{m}^2$  e quella minima di  $106,29 \mu\text{m}^2$ . La distribuzione delle cellule gangliari in base all'area del loro pirenoforo sono riportate negli istogrammi 1 (tursiope) e 2 (stenella striata). Una parte di queste cellule mostrano dimensioni tali da poter essere considerate neuroni gangliari giganti.

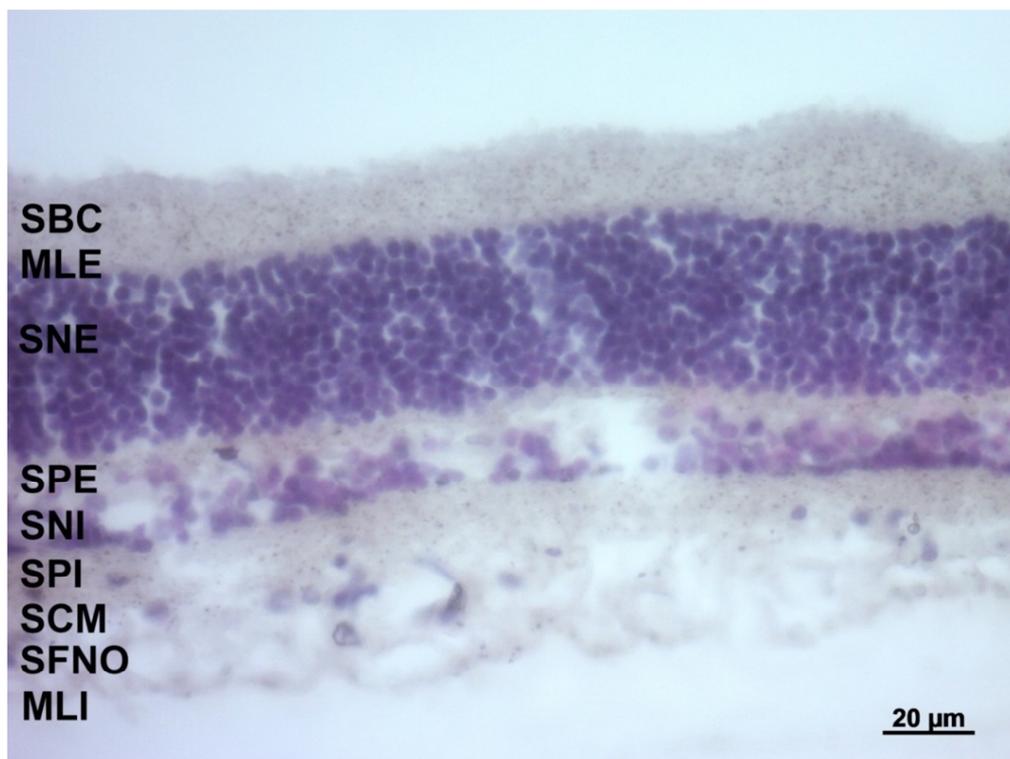
**Istogramma 1. Distribuzione cellule gangliari nel tursiope.**



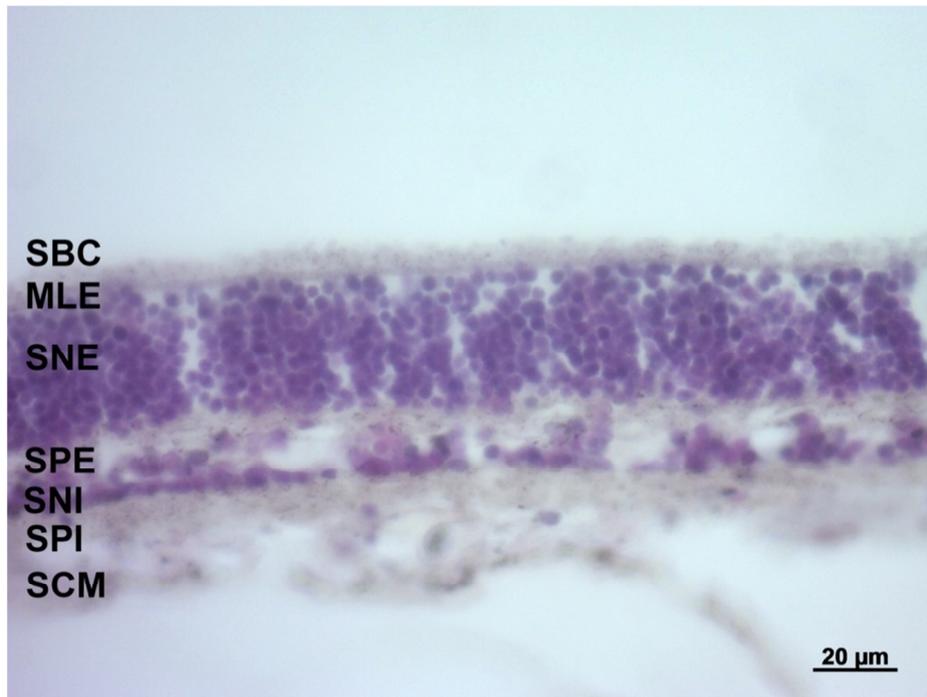
**Istogramma 2. Distribuzione cellule gangliari nella stenella striata.**



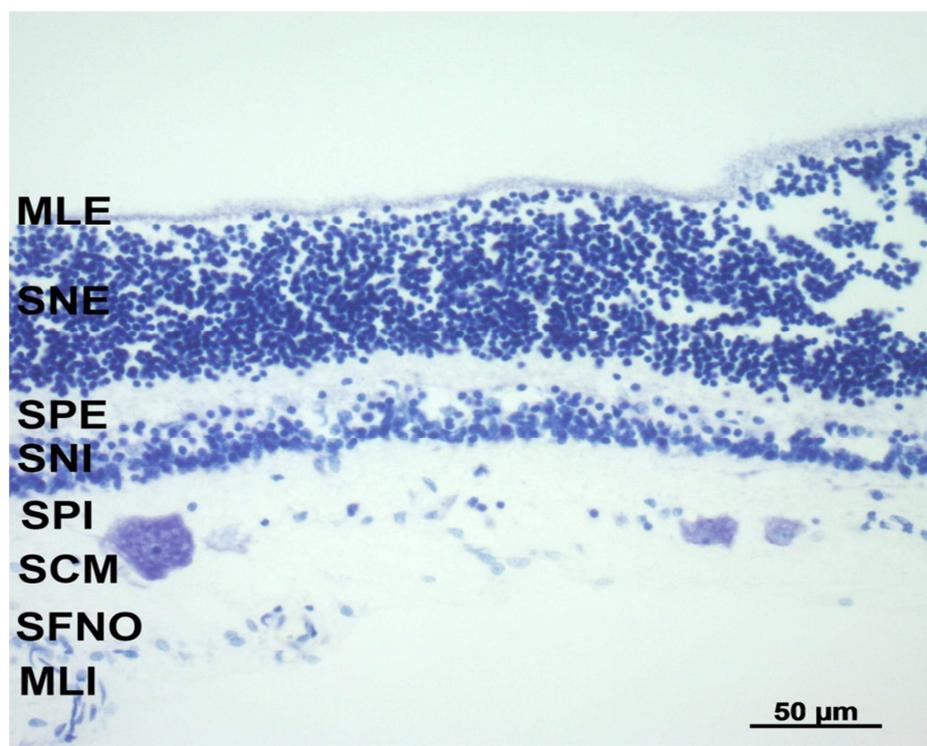
Sia nel tursiope che nella stenella striata, le cellule multipolari non apparivano distribuite uniformemente su tutta la retina. Nel tursiope, la retina in sezione sagittale mostrava una lunghezza media di  $3841,84 \mu\text{m} \pm 561,89$  ed un numero medio di neuroni multipolari pari a  $21,12 \pm 8,96$ . La retina di stenella striata in sezione sagittale mostrava una lunghezza media di  $6315,73\mu\text{m} \pm 875,62$  ed un numero medio di neuroni multipolari di  $32,25 \pm 6,49$ . In entrambe le specie è stato osservato che nelle aree a maggiore densità i neuroni multipolari tendono ad avere dimensioni minori rispetto a quelle con bassa densità.



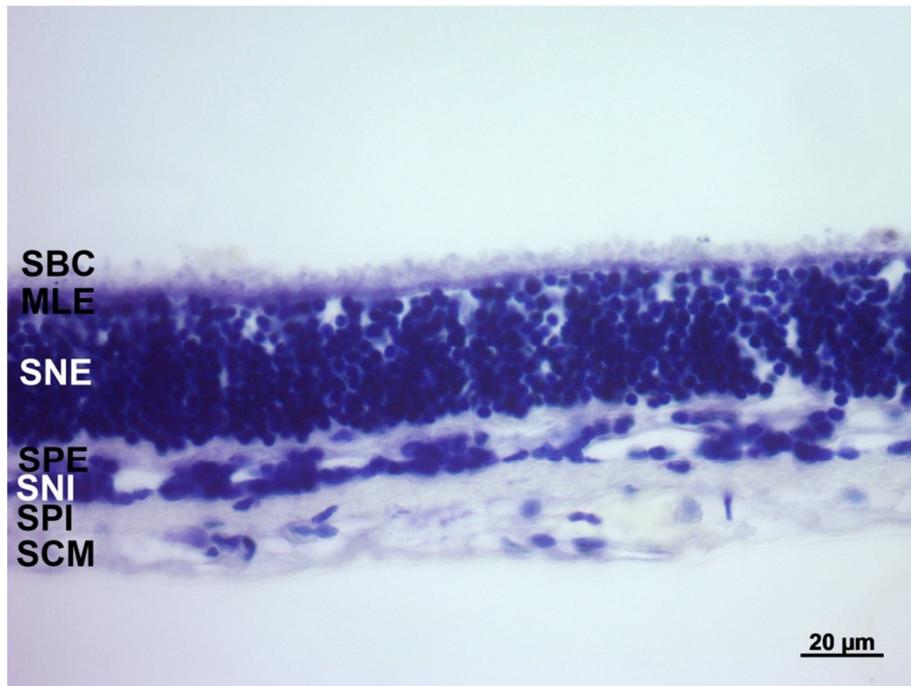
**Figura 1.** Retina di stenella. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM); strato delle fibre del nervo ottico (SFNO); membrana limitante interna (MLI). Colorazione: ematossilina-eosina.



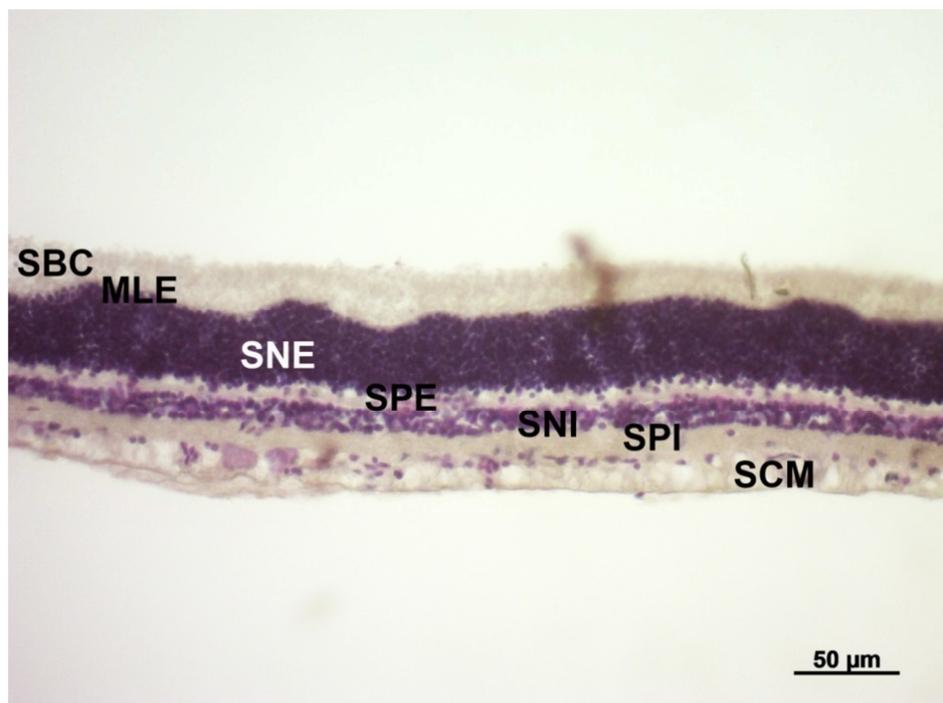
**Figura 2.** Retina di stenella. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: ematossilina-eosina.



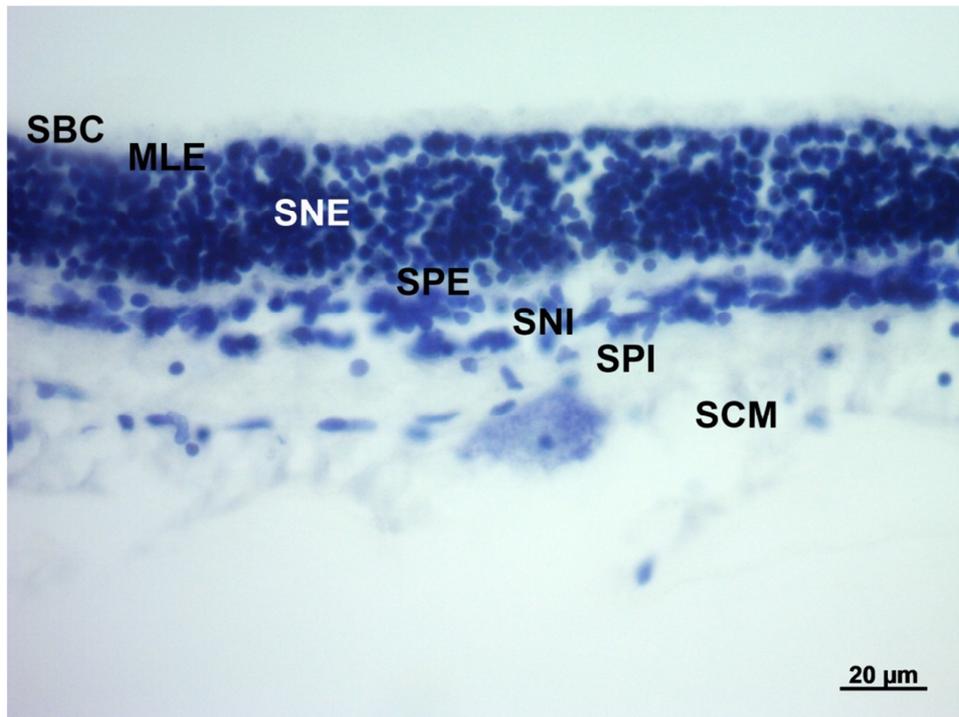
**Figura 3.** Retina di stenella. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM); strato delle fibre del nervo ottico (SFNO); membrana limitante interna (MLI). Colorazione: tionina.



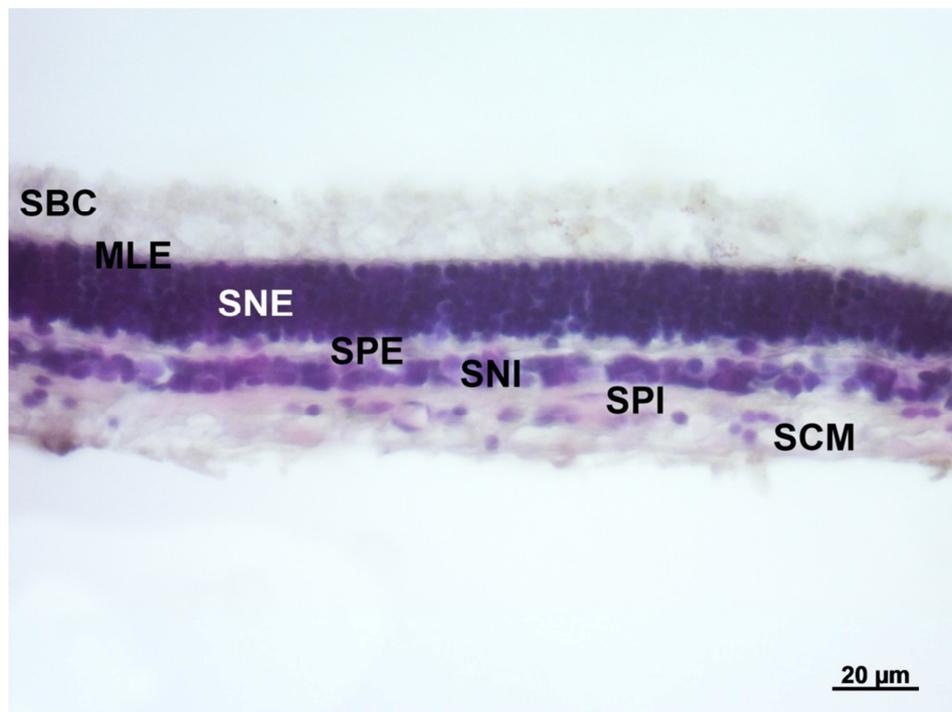
**Figura 4.** Retina di stenella. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: tionina.



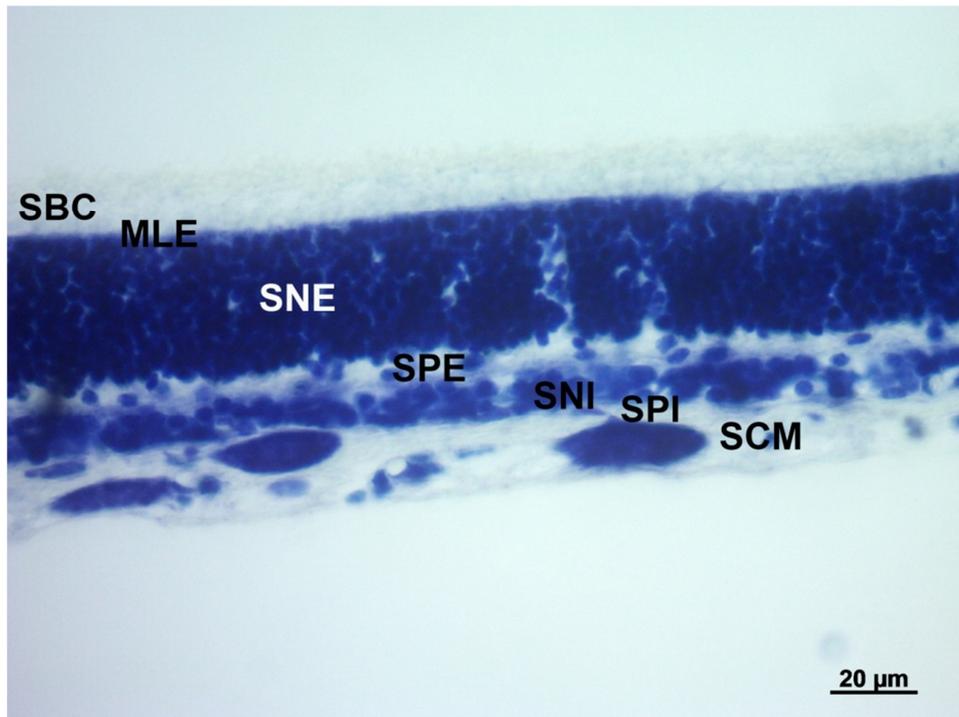
**Figura 5.** Retina di tursiope. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: ematossilina-eosina.



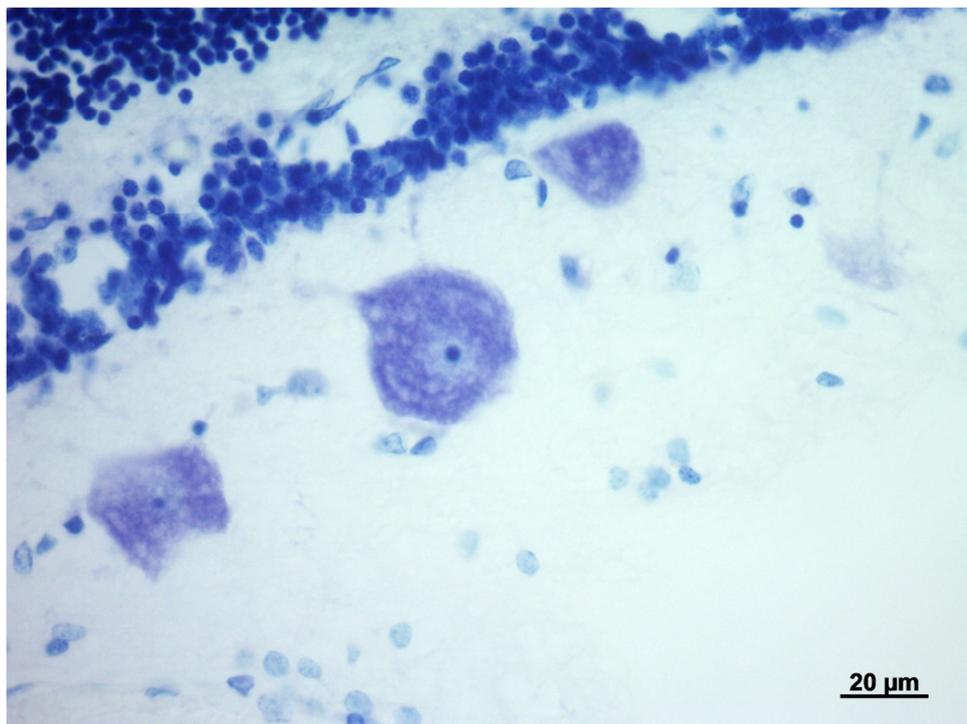
**Figura 6.** Retina di tursiope. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: tionina.



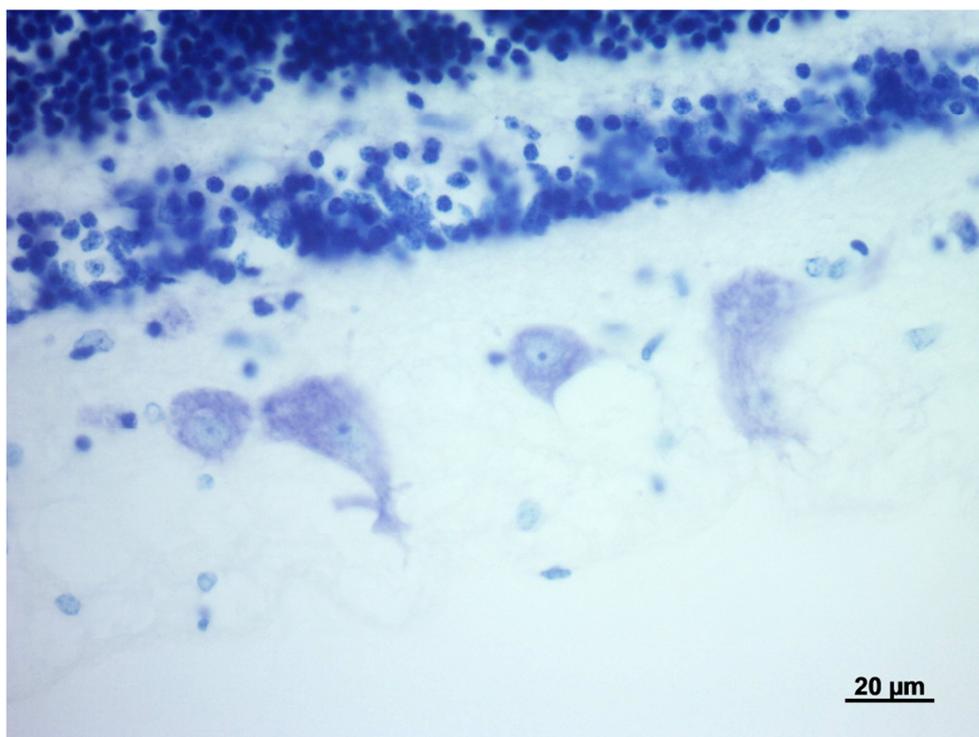
**Figura 7.** Retina di tursiope. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: ematosilina-eosina.



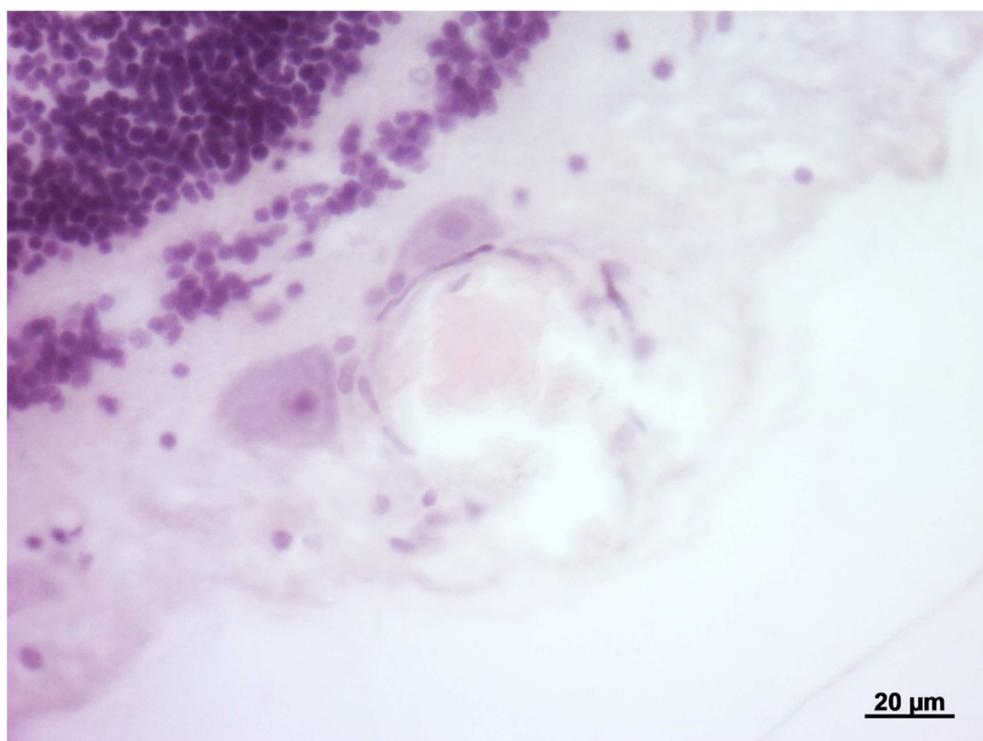
**Figura 8.** Retina di tursiope. Le abbreviazioni si riferiscono agli strato retinici presenti nel preparato. Strato dei bastoncelli e dei coni (SBC); membrana limitante esterna (MLE); strato dei granuli esterni (SNE); strato plessiforme esterno (SPE); strato dei granuli interni (SNI); strato plessiforme interno (SPI); strato delle cellule multipolari (SCM). Colorazione: tionina.



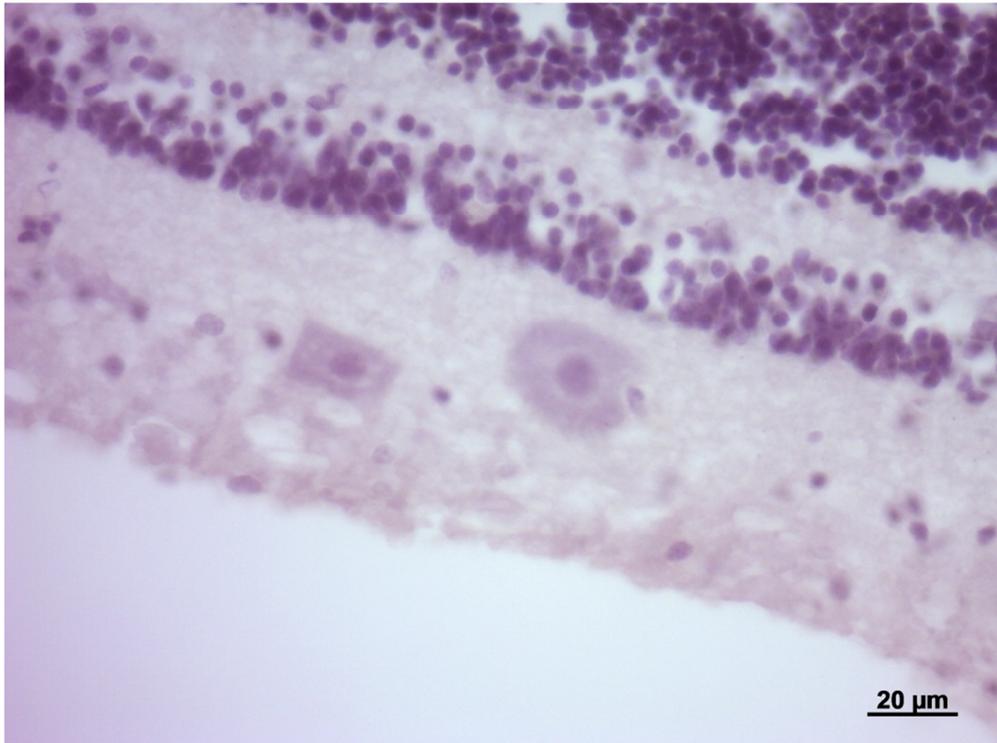
**Figura 9.** Strato delle cellule multipolari della retina di stenella. Al centro notare un neurone multipolare gigante. Colorazione: tionina.



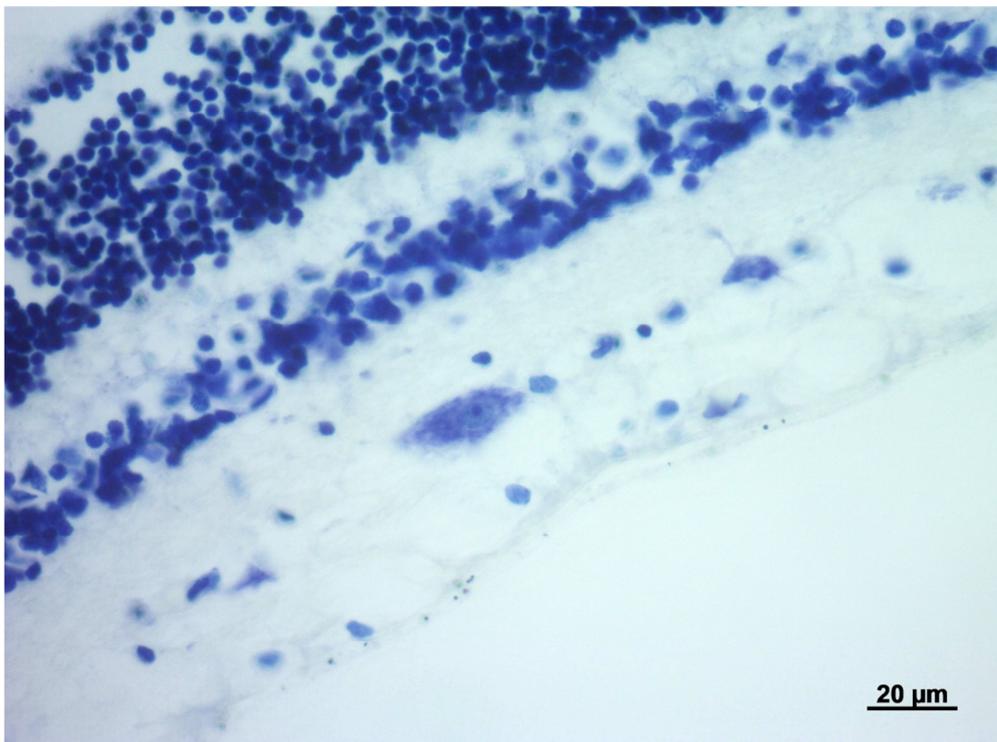
**Figura 10.** Strato delle cellule multipolari della retina di stenella. I neuroni presenti Mostrano piccole o medie dimensioni. Colorazione: tionina.



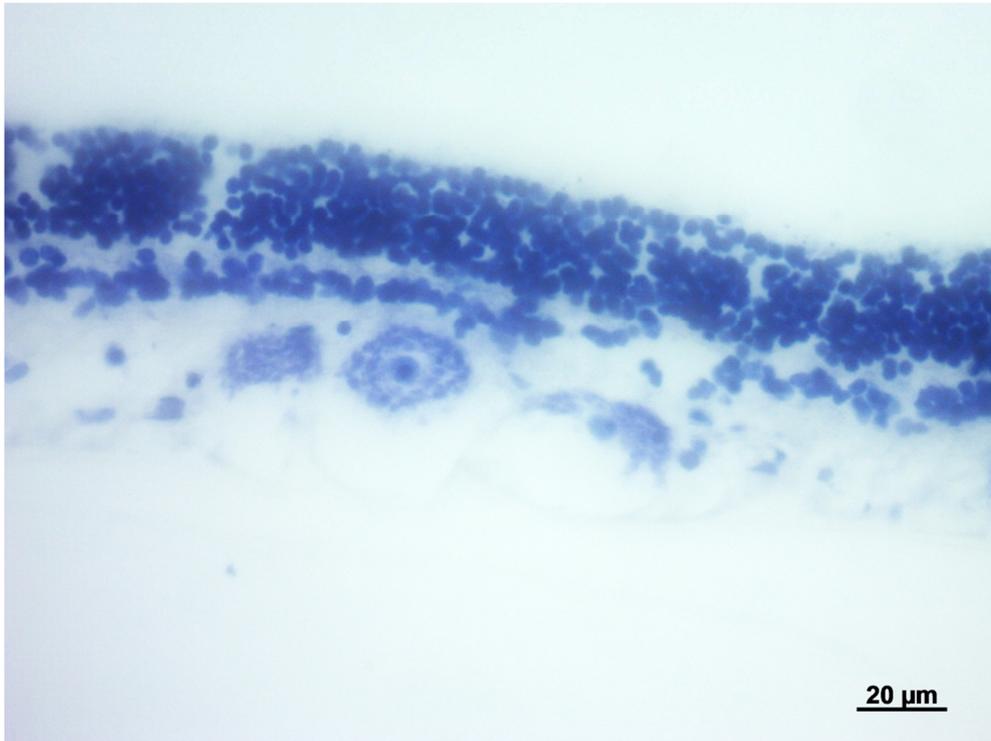
**Figura 11.** Strato delle cellule multipolari della retina di stenella. I neuroni presenti Mostrano piccole o medie dimensioni. Colorazione: ematossilina-eosina.



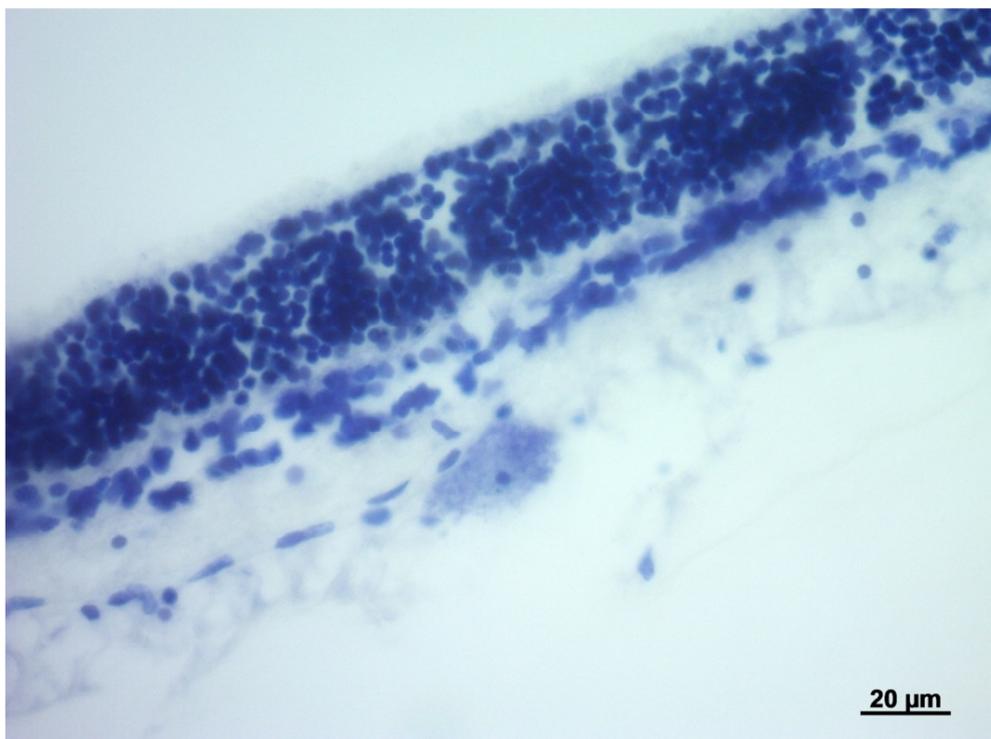
**Figura 12.** Strato delle cellule multipolari della retina di stenella. I neuroni presenti Mostrano piccole o medie dimensioni. Colorazione: ematossilina-eosina.



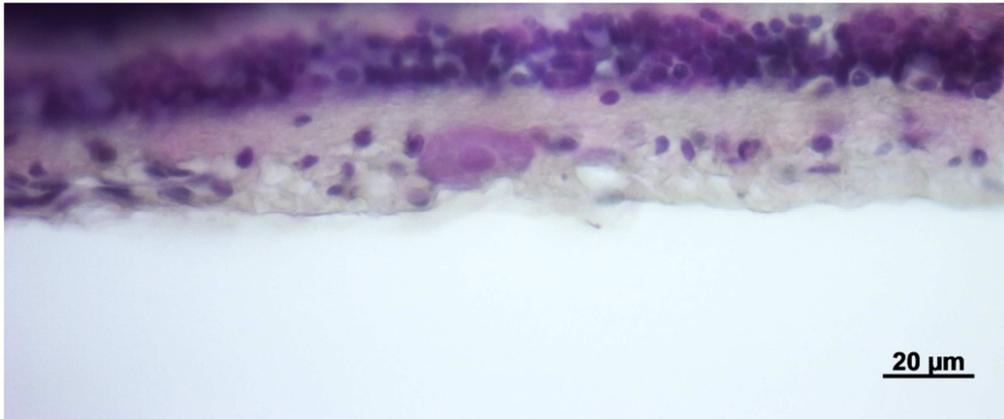
**Figura 13.** Strato delle cellule multipolari della retina di tursiope. Il neurone presente è di piccole dimensioni. Colorazione: tionina.



**Figura 14.** Strato delle cellule multipolari della retina di tursiope. Il neurone presente è di medie dimensioni. Colorazione: tionina.



**Figura 15.** Neurone multipolare di grandi dimensioni presenti nello strato delle cellule multipolari della retina di tursiope. Colorazione: tionina.



**Figura 16.** Strato delle cellule multipolari della retina di tursiope. Il neurone presente è di medie dimensioni. Colorazione: ematossilina-eosina.

## 7. DISCUSSIONE

I risultati ottenuti nella presente ricerca indicano come la retina del tursiope e della stenella striata, nonostante un'organizzazione di base assai simile a quella degli altri Mammiferi, mostri caratteristiche qualitative sue proprie. Gli strati retinici sono, infatti, quelli che si osservano in tutti i Mammiferi (strato dell'epitelio pigmentato; strato dei bastoncelli e dei coni; membrana limitante esterna; strato dei granuli esterni; strato plessiforme esterno; strato dei granuli interni; strato plessiforme interno; strato delle cellule multipolari; strato delle fibre del nervo ottico; membrana limitante interna), e lo spessore totale della retina è, nel tursiope (101.23  $\mu\text{m}$ ) e nella stenella striata (108,35  $\mu\text{m}$ ), pressochè simile ai Mammiferi terrestri (110-220  $\mu\text{m}$ ; Prince et al., 1960). Nell'ambito della retina, lo strato che presenta lo spesso medio maggiore è quello dei granuli interni (SNE); tale dato non coincide con quanto osservato in altri Mammiferi.

I neuroni gangliari presenti nella retina di tursiope e stenella striata sono disposti in un unico strato. Questo coincide con quanto osservato in numerosi altri Cetacei, ma differisce da quanto osservato nel capodoglio (*Physeter macrocephalus*) dove tali cellule si dispongono in strati multipli (Bjerager et al., 2003; Mass e Supin, 2007).

I neuroni gangliari presenti nella retina di tursiope e stenella striata mostrano, analogamente a quanto osservato nel beluga (*Delphinapterus leucas*) (Pütter, 1903; Pilleri, 1964), balenottera comune (*Balaenoptera physalus*) (Pilleri e Wandeler, 1964), focenoide (*Phocoenoides dalli*) (Murayama et al., 1995), balena grigia (*Eschrichtius robustus*) (Mass e Supin, 1997), e balenottera minore (*Balaenoptera acutorostrata*) (Murayama et al., 1992) una bassa densità cellulare. Nel tursiope e nella stenella striata le aree a maggiore densità cellulare presentano neuroni multipolari di dimensioni minori rispetto a quelle con bassa densità. Questo dato appare interessante in quanto potrebbe indicare una "cellularità" (quantità di superficie occupata da cellule) costante nei differenti distretti retinici.

Neuroni gangliari di grandi dimensioni sono stati osservati sia nel tursiope che nella stenella striata. Tale dato coincide con quanto osservato in altri Odontoceti quali il delfino comune (*Delphinus delphis*) (Dral, 1983), focena (*Phocoena phocoena*) (Mass e Supin, 1986), focenoide (*Phocoenoides dalli*) (Murayama et al., 1995), Lipote o baiji (*Lipotes vexillifer*), e neofocena

(*Neophocaena phocaenoides*) (Gao e Zhou, 1987), ed in alcuni Mysticeti quali balenottera comune (*Balaenoptera physalus*) (Pilleri e Wandeler, 1964), balenottera minore (Murayama et al., 1992) e balena grigia (*Eschrichtius gibbosus*) (Mass e Supin, 1997).

Allo stato attuale non è ancora stato dato un chiaro significato funzionale alle cellule gangliari giganti. Un possibile ruolo potrebbe essere quello di condurre, in animali di grossa mole, l'impulso nervoso molto velocemente, grazie alla presenza di un assone provvisto di un diametro notevole. Tale interpretazione non è da tutti accettata in quanto Mammiferi terrestri di grandi dimensioni non presentano nella loro retina neuroni gangliari giganti (Mass e Supin, 2007).

Alcuni Autori ritengono che l'area delle cellule gangliari aumenti all'aumentare della mole dell'animale. Anche questa ipotesi non appare corretta in senso assoluto in quanto sia nell'ambito dei Cetacei che dei Mammiferi terrestri animale di grossa mole possono mostrare un'area media delle cellule gangliari inferiore rispetto a quella di animali di mole inferiore. Ad esempio, il Globicefalo di Gray (*Globicephala macrorhynchus*), un Odontocete che può raggiungere i sette metri di lunghezza, mostra un'area media del pirenoforo delle cellule gangliari di circa  $350 \mu\text{m}^2$  (Mass e Supin, 2007).

## BIBLIOGRAFIA

1. Anastasi et al., Trattato di Anatomia Umana, volume III, Milano, Edi.Ermes, 2007, Da Trattato di Anatomia Umana, volume III, p. 350 – 370.
2. Aguggini G., Beghelli V., Giulio L.F. – Fisiologia degli animali domestici con elementi di etologia, 1998, Casa editrice: UTET. Torino; pp 235-266.
3. Barone R. – Anatomia comparata dei mammiferi domestici, vol 1° Osteologia, 2003. Casa editrice: Edagricole. Bologna. pp 186-186.
4. Berson D.M., Dunn F.A., Takao M. – Phototransduction by retinal ganglion cells that set the circadian clock, 2002. Science 295: 1070-1073.
5. Berta A., Sumich J.L., Kovacs K.M. – Marine Mammals. Evolutionary biology. 2006. Ed. II. Casa Editrice: Elsevier. pp 152-155.
6. Bischoff N., Nickle B., Cronin T., Velasquez S, Fasick J. I. – Deep-sea and pelagic rod visual pigments identified in the mysticete whales, 2012. Visual neuroscience, 29, 95-103.
7. Bjerager P., Heegaard S., Tougaard J. – Anatomy of the of the sperm whale (*Physeter microcephalus*), 2003. Aquat Mammal 29: 31-36.
8. Bortolami R., Callegari E. – Anatomia e fisiologia degli animali domestici, 2000. Editore: Calderini Edagricole. pp: 585-600.
9. Buono M., Fernandez M., Herrera Y. – Morphology of the eye of the southern right whales (*Eubalena australis*), 2001. The anatomical record 295: 355-368.
10. Cozzi B. – Mammiferi Marini del Mediterraneo (Storia Naturale, Biologia, Anatomia, Patologia, Parassitologia), 2005. Editore Massimo Valdina.
11. Danilo T. – Fisica. Il cammino della scienza, 2010. Script ed. pp 49-56.

12. Dawson W.W., Birndorf L.A., Perez J. M. – Gross Anatomy and Optics of the Dolphin Eye, 1972. *Cetology*. 10: 1-12.
13. Dawson WW., Adams CK., Barris M.C., Litzkow CA. – Static and kinetic properties of the dolphin pupil, 1979. *Am J Physiol*. 237: R301-5.
14. Dawson WW. – The cetacean eye, 1980. In: Herman LM., editor. *Cetacean behavior: mechanism and function*. New York: Wiley. P 53-100.
15. Dawson W.W., Hawthorne MN., Jenkins RL., Goldston RT. – Giant neural system in the inner retina and optic nerve of small whales, 1982. *J. Comp. Neurol*. 205: 1-7.
16. Dawson W.W., Schroeder J.P., Sharp S.N. – Corneal surface properties of two marine mammal species, 1987. *Marine Mammal Science*. 3, pp 186-197.
17. Dellmann H.D., Eurell J.A. – *Istologia e anatomia microscopica veterinaria*. Ed. II. Casa Editrice Ambrosiana. Milano, 2000.
18. Dral ADG. – Aquatic and aerial vision in the bottlenose dolphin, 1972. *Neth J Sea Res* 5: 510-513.
19. Dral ADG. – On the retinal anatomy of cetacean (mainly *Tursiops truncatus*), 1997. In: Harrison RJ, editor. *Functional anatomy of marine mammals*. Vol. 3. London: Academic Press. P 81-134.
20. Farsick J. I., Cronin T.W., Hunt D.M., Robinson P.R. – The visual pigments of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), 1998. *Visual Neuroscience* / Volume 15 / Issue 04 / April 1998, pp 643-651.
21. Farsick J.I., Robinson P. R. – Mechanism of spectral tuning in the dolphin visual pigments, 1998. *Biochemistry* 37, 433-438.

22. Farsick J.I., Robinson P. R. – Spectral-tuning mechanisms of marine mammal rhodopsins and correlations with foraging depth, 2000. *Visual neuroscience* 17, 781-788.
23. Fulton J.T. – The visual system of dolphins, a review, 2009. Appendix J – 11. Pryor, K.
24. Gao G., Zhou K. – Fiber analysis of the optic and cochlear nerves of small cetaceans, 1991. In: *Marine Mammal Sensory Systems* ( eds J.A. Thomas, R.A. Kastelein and A. Ya. Supin) pp. 39-52. Plenum, New York.
25. Griebel U., Peichl L. – Color vision in aquatic mammals, facts and open questions, 2003. *Aquat mammal* 29: 18-30.
26. Griebel U., Schmid A. – Color vision in the California sea lion (*Zalophus californianus*), 1992. *Vision Res.*, 32, 477-482.
27. Griebel U., - Color vision in marine mammals: a review, 2002. Bright M., PC. Dworschak and M.Stachowitsch (Eds.): *The Vienna School of Marine Biology: a tribute to Jorg Ott*. Facultas Universitatsverlag, Wien: 73-87.
28. Griebel U., Schmid A. – Spectral Sensitivity and Color Vision in the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*), 2002. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.* 35: 129-137.
29. Gunter R., Harding HG., Stiles WS. - Spectral reflexion factor of the cat's tapetum, 1951. *Nature*. Aug 18; 168(4268): 293-4.
30. Herman LM., Peacock MF., Yunker MP., Madsen CJ. – Bottlenose dolphin: double-split pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity, 1975. *Science* 189: pp 650-652.
31. Jacobs MS., Morgane PJ., Mcfarland WL. – Degeneration of visual pathways in the bottlenosed dolphin, 1975. *Brain Research* 88: 346-352.

32. Jacobs G. H. – The distribution and nature of colour vision among the mammals, 1993. *Biological Reviews*. 68: 413-471
33. Kandel E.R., Schwartz J.H., Jessell T.M. – *Principi di Neuroscienze* ( a cura di V. Perri e G. Spidalieri), 2003. Casa Editrice Ambrosiana, Milano.
34. Keith Moore, T. V. N. Persaud, *Lo sviluppo prenatale dell'uomo*, Napoli, EdiSES, 2009 p. 420 - 429
35. Lavigne D.M., Ronald K. – The harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) (Erxleben 1777). XXIII. Spectral sensitivity, 1972. *Can. J. Zool.*, 50, 1197-1206.
36. Lavigne D.M., Ronald K. – Pinniped visual pigments, 1975. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52B, 325-329.
37. Levenson D.H., Dizon A. – Genetic evidence for the ancestral loss of short-wavelength-sensitive cone pigments in mysticete and odontocete cetaceans, 2003. *Proc Biol Sci*. 270: 673-9.
38. Litwiler T., Cronin T. – No evidence of accommodation in the eyes of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), 2001. *Mar. Mam. Sci.* 17: 508-525.
39. Luria S.M., Kinney J.A. – Underwater vision, 1970. *Science*. 167: 1454-61.
40. Lythgoe J.N., Dartnall H.J. – A “deep sea rhodopsin” in a mammal, 1970. *Nature* 227, 955-956.
41. Marino L. – Cetacean brain evolution: multiplication generates complexity, 2004. *International Journal of Comparative Psychology*, 17: 1-16
42. Marsland R. H. – The fundamental plan of the retina, 2001. *Nat Neurosci.* 4: 877-86.
43. Marsland R. H. – Cell Populations of the Retina, 2011. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 52: 4581-4591.

44. Mass A., Supin A. – Ganglion cells topography of the retina in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), 1995. *Brain Behav Evol* 45: 257-265.
45. Mass A., Supin A. – Ocular anatomy, retinal ganglion cell distribution and visual resolution in the gray whale (*Eschrichtius gibbosus*), 1997. *Aquat Mammal* 23: 17-28.
46. Mass A., Supin A. – Adaptive features of aquatic mammals' eye, 2007. *The Anatomical Record* 290: 701-715.
47. Mass A., Supin A. – Eye and optics. In *Encyclopedia of Marine Mammals*, second edition. Edited by: Perrin W. F., Wursig B., Thewissen J.G.M. Academic Press, 2009. Pp 1201-1206.
48. Mazzatenta A., Caleo M., Baldaccini N.E., Maffei L. – A comparative morphometric analysis of the optic nerve in two cetacean species, the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) and fin whale (*Balaenoptera physalus*), 2001. *Visual Neuroscience* 18: 319-325.
49. Murayama T., Somiya H., Aoki I., Ishii T. – The distribution of ganglion cells in the retina and visual acuity of minke whale, 1992. *Nippon Suissan Gakkaishi* 58, 1057-1061.
50. Murayama T., Somiya H., Aoki I., Ishii T. – Retinal ganglion cell size and distribution predict visual capabilities of Dall's porpoise, 1995. *Mar Mammal Sci* 11: 136-149.
51. Mustafi D., Engel A. H., Palczewski K. – Structure of cone photoreceptors, 2009. *Prog retin eye res.* 28: 289-302.
52. Nelson R., Lützwow A. V., Kolb H. and Gouras P. – Horizontal cells in cat retina with independent dendritic systems, 1975. *Science*. 189: 137-9.

53. Ninomiya H., Yoshida E. – Functional anatomy of the ocular circulatory system: vascular corrosion casts of the cetacean eye, 2007. *Vet Ophthalmol.* 10: 231-8.
54. Peichl L., Behrmann G., Kroeger R. – For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals, 2001. *Europ. J. Neurosci.*, 13: 1-10.
55. Perez JM., Dawson WW., Landau D. – Retinal anatomy of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), 1972. *Cetology*, 11: 1-11.
56. Pilleri G., Wandeler A. – Ontogenese und funktionelle morphologie des auges des finnwal's *Balaenoptera physalus*, 1964. *Acta Anat. Suppl.* 50 ad. Vol. 57, 1-74.
57. Prince JH. – Comparative anatomy of the eye, 1956. *Acta Ophthalmologica.* Vol 35, pag 236.
58. Prince JH., Ruskell GL. - The use of domestic animals for experimental ophthalmology. *Am J Ophthalmol.* 1960 May; 49:1202-7
59. Pütter, A. - Die Augen der Wassersaugetiere, 1903 *Zool. Jahrb. Abth. Anat. Ontog. Thiere.* 17, 99–402.
60. Rafael C., Gonzalez and Richard E. Woods. - *Digital Image Processing* (2nd Edition), 2002.
61. Ridgway S. – The central nervous system of the bottlenose dolphin, 1990. S. Leatherwood and R.R. Reeves eds. *Academic press*, pp 69-97.
62. Rossetti A., Gheller P. – *manual di optometria e contattologia*, 2003. Ed Zanichelli. pp 46-104.

63. Squire L.R., Bloom F.E., McConnell S.K., Roberts J.L., Spitzer N.C., Zigmond M.J. – *Fundamental Neuroscience*, second edition, 2002. Academic Press, San Diego, California, USA.
64. Supin A., Mukhametov LM., Ladygina TF., Popov VV., Mass A., Polyakova IG. – *Electrophysiological studies of the dolphin's brain*, 1978. Nauka, Moscow.
65. Tarpley R., Gelderd J., Bauserman S., Ridgway S. – *Dolphin peripheral visual pathway in chronic unilateral ocular atrophy: Complete decussation apparent*, 1994. *Journal of Morphology* 222: 91 – 102.
66. Tarpley R., Ridgway S. – *Corpus callosum size in delphinid cetaceans*, 1994. *Brain behave evol*, 44: 156-165.
67. Thomas M.M., Lamb T.D. – *Light adaptation and dark adaptation of human rod photoreceptors measured from the a-wave of the electroretinogram*, 1999. *The Journal of Physiology*, 518: 479-496.
68. Turlough Fitzgerald M. J., Gruener G., Mtui E, - *Neuroanatomia con riferimenti funzionali e clinici*, 2012. Saunders, Elsevier Ltd. pp 289 – 298.
69. Wang J., Kefalov V. J. – *The cone-specific visual cycle*, 2011. *Prog retin eye res.* 30:115 – 128.
70. Yau KW. – *Phototransduction mechanism in retinal rods and cones*, 1994. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 65: 9 - 32.
71. Zhu Q., Hillmn DJ., Henk WG. – *Observations on the muscles of the eye of the Bowhead whale (*Balaena mysticetus*)*, 2000. *The anatomical record* 259: 189 – 204.

## **RINGRAZIAMENTI**

Desidero ringraziare la prof.ssa Elena Fabbri, relatore di questa tesi, per la grande disponibilità e cortesia dimostratemi.

Sono riconoscente in particolare al prof. Cristiano Bombardi, correlatore, per la gentilezza e il tempo dedicatomi durante tutto il periodo del tirocinio e della redazione della tesi, sempre disponibile ogniqualvolta abbia avuto bisogno della sua professionalità.

Ringrazio anche il personale della Sezione di Anatomia Normale del Dipartimento di Scienze Mediche Veterinarie, per il supporto fornitomi nella fase sperimentale del lavoro di tesi.

Ringrazio inoltre i docenti del corso di laurea magistrale in Biologia Marina dell'Alma Mater Studiorum di Bologna, per gli insegnamenti ricavati dalle loro lezioni in questi formativi anni di vita universitaria.

Un sentito ringraziamento ai miei genitori, che, con il loro incrollabile sostegno mi hanno permesso di raggiungere questo traguardo.

Un ultimo ringraziamento a Giulia B., compagna di studi, per gli innumerevoli viaggi di andata e ritorno in treno passati in compagnia, e per le sue ansie che ha voluto condividere durante la preparazione di esami e presentazioni, è stata per me più una vera amica che semplice collega.