

ALMA MATER STUDIORUM - UNIVERSITÀ DI BOLOGNA  
CAMPUS DI CESENA  
DIPARTIMENTO DI  
INGEGNERIA DELL'ENERGIA ELETTRICA E DELL'INFORMAZIONE  
*"GUGLIELMO MARCONI"*

CORSO DI LAUREA MAGISTRALE IN INGEGNERIA BIOMEDICA

**FENOMENI VISIVI DURANTE MOVIMENTI OCULARI SACCADICI:  
STUDIO MEDIANTE MODELLO DI RETE NEURALE**

Tesi in  
Sistemi Neurali LM

Relatore

Prof.ssa Elisa Magosso

Presentata da

Lorenzo Zucchi

Anno Accademico 2017/2018  
Sessione III

*Ai miei genitori.*

## **PAROLE CHIAVE**

Reti neurali artificiali

Movimenti oculari saccadici

Campo recettivo visivo

Corollary discharge

Remapping

Collicolo Superiore



# ABSTRACT

Il mondo attorno a noi che percepiamo mediante la vista ci appare stabile nonostante le continue variazioni dell'input visivo prodotte dai movimenti oculari saccadici. Questi rapidi movimenti oculari servono per dirigere rapidamente la fovea da un punto all'altro della scena visiva. Secondo molti studi la stabilità visiva è imputabile ad un segnale detto "corollary discharge" (una copia del comando motorio) che informa anticipatamente le aree visive di alto livello (FEF, LIP) di una saccade imminente. La combinazione del segnale di "corollary discharge" con le informazioni visive correnti permetterebbe di ottenere un "remapping" anticipatorio della scena visiva futura (ovvero a saccade avvenuta) già immediatamente prima e durante la saccade, e ciò sarebbe alla base della stabilità visiva. Questo lavoro di tesi, oltre a studiare le teorie sulla stabilità visiva e su come il segnale di corollary discharge influisce su di essa, ha avuto come obiettivo principale la realizzazione di un modello di rete neurale finalizzato alla simulazione di regioni visive di alto livello in grado di replicare i fenomeni visivi osservati immediatamente prima e durante le saccadi che sono imputabili alla presenza del segnale di "corollary discharge" e che presumibilmente contribuiscono alla stabilità visiva. I risultati delle simulazioni hanno mostrato un buon grado di accordo con i dati sperimentali. Il modello così realizzato può contribuire alla comprensione dei fenomeni visivi dovuti al "corollary discharge".



# INDICE

<b>INTRODUZIONE.....</b>	<b>1</b>
<b>1 SISTEMA VISIVO.....</b>	<b>5</b>
1.1 ANATOMIA DELL'OCCHIO UMANO.....	5
1.2 OTTICA DELL'OCCHIO UMANO.....	7
1.3 FOTORECETTORI E FOTOTRASDUZIONE.....	8
1.4 CELLULE BIPOLARI E GANGLIARI.....	13
1.4.1 Cellule bipolari.....	13
1.4.2 Cellule gangliari.....	14
1.5 ELABORAZIONE OLTRE LA RETINA.....	15
1.5.1 Via ottica principale.....	16
1.5.2 Vie visive accessorie.....	18
1.6 MOVIMENTI OCULARI.....	19
1.6.1 Muscolatura e innervazione per il movimento oculare.....	19
1.6.2 Tipi di movimenti oculari.....	22
1.7 ALTRE AREE CEREBRALI CHE CONTRIBUISCONO ALLA VISIONE.....	25
1.7.1 Il collicolo superiore.....	25
1.7.2 I campi oculari frontali (frontal eye fields).....	26
1.7.3 La corteccia parietale.....	26
<b>2 STABILITA' VISIVA E RISPOSTE VISIVE DURANTE MOVIMENTI SACCADICI.....</b>	<b>28</b>
2.1 POSSIBILI SEGNALI NEURONALI ALLA BASE DELLA STABILITÀ VISIVA.....	29
2.2 IL SEGNALE DI COROLLARY DISCHARGE.....	30
2.3 AGGIORNAMENTO (REMAPPING) DEI CAMPI RECETTIVI...33	
2.4 PERCORSO NEURALE DEL COROLLARY DISCHARGE.....	35
2.5 ESPERIMENTI IN LETTERATURA RIGUARDANTI RISPOSTE VISIVE DURANTE MOVIMENTI SACCADICI.....	42
2.5.1 Remapping del campo recettivo con risposta anticipatoria.....	43

2.5.2 Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro.....	48
2.5.3 Mislocazione di brevi stimoli visivi durante movimenti saccadici.....	50

**3 MODELLO MATEMATICO E RETE NEURALE PER IL REMAPPING..... 54**

3.1 MODELLO DI PARTENZA.....	54
3.2 DESCRIZIONE QUALITATIVA DEL MODELLO.....	64
3.3 DESCRIZIONE MATEMATICA DEL MODELLO.....	68
3.3.1 Strati del modello.....	70
3.3.2 Sinapsi laterali o intra-layer.....	74
3.3.3 Sinapsi inter-layer.....	77
3.3.4 Stimolo visivo.....	86
3.3.5 Segnale di Corollary Discharge.....	88
3.3.6 Movimenti oculari.....	91
3.3.7 Decodifica della percezione dello stimolo esterno.....	93

**4 RISULTATI.....96**

4.1 FUNZIONAMENTO DELLA RETE IN RISPOSTA A STIMOLI VISIVI E MOVIMENTI SACCADICI.....	96
4.2 RISULTATI: REMAPPING CON RISPOSTA ANTICIPATORIA.....	123
4.3 RISULTATI: MEMORIA DELLO STIMOLO NEL CAMPO RECETTIVO FUTURO.....	129
4.4 RISULTATI: MISLOCAZIONE DI BREVI STIMOLI VISIVI (FLASH) DURANTE MOVIMENTI SACCADICI.....	131

**CONCLUSIONI.....147**

**BIBLIOGRAFIA.....151**



# INTRODUZIONE

La vista è il senso più importante per l'uomo: attraverso gli occhi esploriamo e conosciamo l'ambiente esterno, e con gli occhi trasmettiamo sensazioni, pensieri e varie forme della comunicazione non verbale.

L'esplorazione del mondo esterno avviene tramite una serie di fissazioni separate da movimenti oculari noti come saccadi, i quali permettono di reindirizzare la fovea verso un punto di interesse.

La capacità di muovere liberamente gli occhi per ispezionare l'ambiente offre il vantaggio fondamentale di ottenere un maggior numero di informazioni riguardanti l'ambiente e migliora notevolmente le nostre capacità discriminatorie. Ad esempio, se dovessimo ispezionare un oggetto o una scena visiva senza la possibilità di muovere gli occhi per poter reindirizzare la fovea, potremmo estrapolare informazioni solo da un singolo punto di vista. In tal caso avremmo un limitato accesso all'oggetto o alla scena visiva che stiamo ispezionando. Muovere attivamente gli occhi permette di ottenere l'accesso ad un insieme completo di informazioni riguardanti l'oggetto o la scena visiva e ci consente di formare un senso completo dello spazio attorno a noi.

Dunque i movimenti che effettuiamo per ispezionare una scena visiva modificano costantemente l'input visivo che arriva alla nostra retina. Se il nostro occhio funzionasse come una semplice macchina fotografica, allora il mondo esterno lo percepiremmo come una serie di istantanee consecutive separate tra loro; il sistema cerebrale di elaborazione dell'informazione visiva è molto più complesso di una macchina fotografica e ci permette di percepire il mondo intorno a noi stabile e continuo.

Inoltre il vantaggio di muovere attivamente gli occhi diventa tale solo se il soggetto è in grado di distinguere se la modifica dell'input visivo è data da un movimento proprio o da un movimento esterno dell'ambiente. I nostri recettori ottici rispondono indipendentemente dalla fonte di stimolazione e ciò potrebbe portare a situazioni ambigue in cui i movimenti attivi del soggetto sono confusi con cambiamenti dell'ambiente esterno.

Secondo molti studi e ipotesi, la percezione stabile del mondo esterno e la capacità di discriminare un movimento degli occhi rispetto ad un movimento

esterno sono ottenute grazie ad un segnale detto “corollary discharge”, ovvero un segnale che informa le regioni visive di più alto livello nel nostro cervello dell’intenzione di effettuare un movimento (saccade). Il concetto alla base del corollary discharge è che si tratti di una copia del *comando* motorio, ovvero allo stesso tempo in cui vengono impartite istruzioni affinché i muscoli oculari producano un movimento, una copia, ovvero un corollario di tale istruzione, viene appunto inviato alle regioni visive più alte del cervello, quali ad esempio la corteccia laterale intraparietale e i Frontal Eye Fields, per informarle del movimento imminente. Questo segnale di “corollary discharge” sembra contribuire ad una percezione stabile dell’ambiente esterno grazie ad un “remapping” anticipatorio della scena visiva già immediatamente prima e durante la saccade. Ciò contribuirebbe a risolvere in modo efficiente l’ambiguità della provenienza della modifica dell’input nei recettori della retina (che può essere dovuta a un movimento degli occhi o a un movimento degli oggetti esterni) attraverso un processo di raffronto e valutazione di somiglianza tra l’informazione che è presente prima della saccade e quella che è presente dopo la saccade.

Tali ipotesi che assegnano al segnale di “corollary discharge” un ruolo fondamentale nella stabilità visiva sono confermati da prove e dati sperimentali. Sebbene non sia ancora chiara l’origine di tale segnale (numerosi lavori ipotizzano che tale segnale possa aver origine nel Collicolo Superiore, una struttura del tronco encefalico coinvolta nella generazione di movimenti oculari, o nei Frontal Eye Fields, anch’essi implicati nella generazione di movimenti oculari) diverse risposte visive sono state osservate immediatamente prima e durante le saccadi che sono imputabili alla presenza di tale segnale. In questa tesi sono stati presi in considerazione i seguenti fenomeni:

- Remapping del campo recettivo con risposta anticipatoria (ovvero i neuroni rispondono a stimoli che verranno portati nel loro campo recettivo dalla saccade, immediatamente all’inizio della saccade stessa o addirittura prima);
- Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro (ovvero i neuroni rispondono a stimolo che sarebbero stati portati dalla saccade nel loro campo recettivo anche se lo stimolo scompare prima dell’inizio della saccade stessa);

- Compressione o mislocazione peri-saccadica (ovvero stimoli visivi mostrati per pochi ms durante la saccade vengono percepiti dal soggetto come spostati verso il target saccadico)

Il presente lavoro ha avuto i seguenti obiettivi: a) analizzare e studiare le teorie sul segnale di corollary discharge come possibile meccanismo implicato nella stabilità visiva; b) investigare i fenomeni visivi messi in relazione a tale segnale (nello specifico i tre fenomeni indicati sopra); c) infine, come obiettivo principale, quello di realizzare un modello di rete neurale finalizzato alla simulazione di regioni visive di alto livello che permettesse di replicare i dati sperimentali relativi a questi tre fenomeni includendo all'interno di tale modello un segnale di "corollary discharge" nonché la simulazione di movimenti saccadici e il loro effetto sulle aree visive.

La presente Tesi è organizzata in quattro capitoli:

- Il Capitolo 1 comprende una panoramica generale riguardante l'anatomia e la fisiologia del sistema visivo;
- Il Capitolo 2 tratta della percezione visiva e della stabilità visiva durante movimenti saccadici. In particolare, vengono analizzate le teorie riguardanti i segnali che sono artefici della stabilità visiva e i percorsi neurali da cui questi segnali possono originarsi. Infine, nel Capitolo 2 vengono illustrati nel dettaglio i fenomeni precedentemente citati (remapping del campo recettivo con risposta anticipatoria, memoria del campo recettivo futuro, mislocazione di brevi flash durante movimenti saccadici) che sono messi in relazione alla presenza di un "corollary discharge" durante movimenti saccadici.
- Il Capitolo 3 illustra, innanzitutto, il modello matematico da cui si è preso spunto per realizzare la rete neurale. Nella seconda parte di questo Capitolo viene descritta dapprima qualitativamente quindi matematicamente la rete neurale implementata per la replica dei fenomeni e dati sperimentali descritti nel Capitolo 2. Tale rete neurale è costituita da diversi moduli interconnessi: un modulo che simula un'area visiva di alto livello e che codifica stimolo visivi esterni; un modulo che – sulla base dello stimolo visivo esterno e della saccade pianificata verso un target calcola le coordinate future dello stimolo

visivo, e infine un modulo che codifica la salienza del target saccadico rispetto allo stimolo visivo. L'interconnessione di questi moduli consente di ottenere nell'area visiva la riproduzione dei fenomeni descritti nel Capitolo 2.

- Nel Capitolo 4, vengono dapprima mostrate varie simulazioni preliminari per far comprendere il funzionamento della rete come emerge dalla interconnessione e influenza reciproca tra i vari strati. Quindi, vengono illustrate nello specifico le simulazioni svolte per replicare gli esperimenti di letteratura relativi ai tre fenomeni descritti nel Capitolo 2 e i risultati ottenuti con la rete vengono criticamente comparati con i rispettivi risultati sperimentali.

Al termine dell'ultimo capitolo, saranno infine presentate le conclusioni e indicate le principali linee di sviluppo.

# 1 SISTEMA VISIVO

## 1.1 ANATOMIA DELL' OCCHIO UMANO

L'occhio è un organo sensoriale che funziona come una macchina fotografica. Mette a fuoco la luce su una superficie sensibile, la retina, mediante una lente (cristallino) ed un'apertura, la pupilla, la cui dimensione viene regolata per modificare la quantità di luce in ingresso alla retina.

La visione è un processo attraverso il quale la luce riflessa dagli oggetti nel nostro ambiente viene tradotta in immagine mentale [1].

Questo processo può essere diviso in tre fasi:

- 1) La luce entra nell'occhio e viene focalizzata mediante il cristallino e la pupilla sulla retina;
- 2) I fotorecettori presenti sulla retina trasducono l'energia luminosa in un segnale elettrico;
- 3) Percorsi neurali dalla retina alla corteccia visiva processano i segnali elettrici in modo tale da ottenere delle immagini visive.

Gli occhi sono esternamente protetti da una cavità ossea, l'orbita, formata da ossa facciali del cranio. Essa contiene bulbi oculari, nervi, vasi sanguinei e l'apparato lacrimale.

I movimenti oculari sono coordinati da tre paia di muscoli antagonisti, chiamati muscoli estrinseci o extraoculari. Nervi cranici III, IV e VI innervano questi muscoli.

Le palpebre superiori e inferiori si chiudono sulla superficie anteriore dell'occhio e l'apparato lacrimale, che è un sistema di ghiandole e condotti, mantiene un flusso continuo di lacrime attraverso la superficie esposta in modo che l'occhio rimanga umido e privo di detriti. La secrezione lacrimale è stimolata dai neuroni parasimpatici dal nervo cranico VII.

La pupilla è un'apertura attraverso la quale la luce può passare all'interno dell'occhio. La dimensione della pupilla varia con la contrazione e rilassamento del muscolo papillare. La pupilla appare come una macchia nera

all'interno di un anello colorato, l'iride. I pigmenti e altri componenti dell'iride determinano il colore degli occhi.

L'occhio è una sfera divisa in due compartimenti o camere, separate dal cristallino (Figura 1).

Il cristallino è sostenuto sospeso da legamenti chiamati zonule, ed è conformato come un disco trasparente e permette di mettere a fuoco la luce sulla retina.

La camera anteriore, davanti al cristallino, contiene umor acqueo che è composto da un fluido simile al plasma secreto dall'epitelio ciliare che supporta la lente.

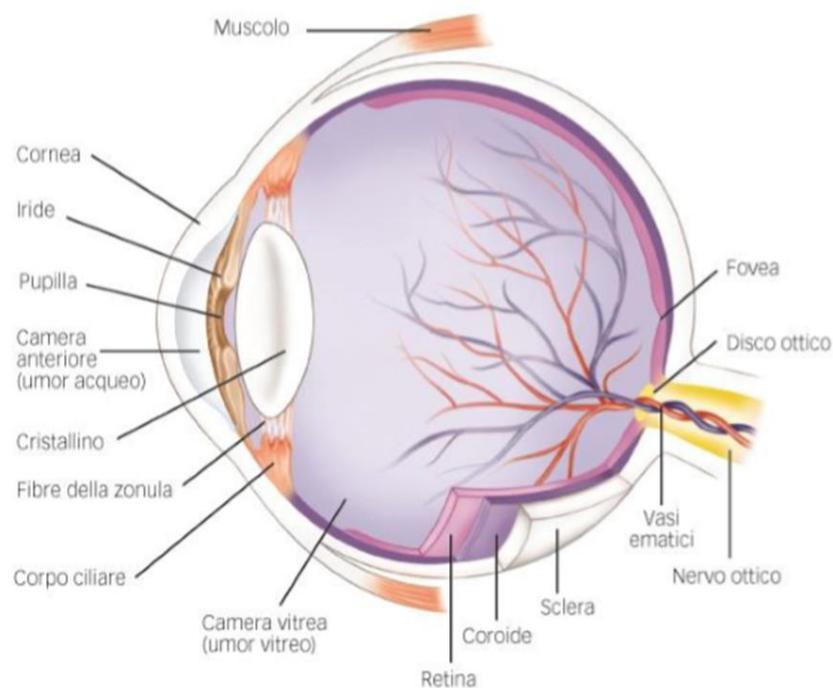


Fig. 1: Anatomia dell'occhio umano [2]

Dietro la lente c'è la camera vitrea, contenente principalmente il corpo vitreo (umor vitreo); la camera vitrea è una matrice chiara e gelatinosa che aiuta a mantenere la forma del bulbo oculare.

La superficie esterna del bulbo oculare è definita sclera ed è composta da tessuto connettivo. La luce entra nella superficie anteriore dell'occhio attraverso la cornea, che è un disco trasparente di tessuto che è una continuazione della sclera.

Dopo aver attraversato l'apertura della pupilla, la luce colpisce la lente composta da due superfici convesse.

I raggi luminosi in entrata si concentrano sulla retina, rivestimento fotosensibile dell'occhio che contiene i fotorecettori.

La retina è intersecata da piccole arterie e vene che si irradiano da un punto, il disco ottico.

Il disco ottico è il luogo in cui i neuroni del percorso visivo formano il nervo ottico (nervo craniale II) ed escono dall'occhio. Lateralmente al disco ottico vi è una piccola macchia scura, la fovea.

La fovea ed il tessuto che la circonda, la macula, sono le regioni della retina più sensibili.

I nervi ottici sono formati dalle fibre dei neuroni gangliari della retina ed è in questo punto in cui inizia ad essere presente un segnale elettrico che trasporta le informazioni visive.

I nervi ottici si estendono dagli occhi fino al chiasma ottico, che è il punto in cui alcune fibre decussano sul lato opposto del cervello.

Avvenuta la decussazione, il proseguo delle fibre nervose prende il nome di tratto ottico, le quali terminano nel nucleo genicolato laterale (corpo genicolato laterale) del talamo. Dal nucleo genicolato laterale i segnali poi vengono inviati alla corteccia visiva. Percorsi collaterali vanno dal talamo al mesencefalo, si collegano con i neuroni efferenti del nervo cranico III che controllano il diametro della pupilla. [1, 2, 3]

## **1. 2 OTTICA DELL'OCCHIO UMANO**

Nella prima fase del percorso visivo, la luce dall'ambiente entra nell'occhio. Prima che colpisca la retina, tuttavia, la luce in ingresso alla retina viene modulata in due modi. Innanzitutto, la quantità di luce che raggiunge i fotorecettori è modulata dai cambiamenti delle dimensioni della pupilla. Secondo, la luce è focalizzata dai cambiamenti della forma della lente.

Alla luce del sole, le pupille si restringono al punto tale di avere un diametro di circa 1,5 mm, grazie al sistema parasimpatico. Nel buio, l'apertura della pupilla si dilata fino a 8 mm. I muscoli si contraggono sotto l'influenza dei neuroni simpatici.

Il cristallino funziona come una lente biconvessa con curvature differenti ed è costituito da diversi strati sovrapposti a guisa di cipolla, la cui potenza è di circa 20 diottrie.

Facendo riferimento alla Figura 2, il cristallino è connesso a fibre muscolari che gli permettono di variare la propria curvatura in modo da far cadere costantemente sulla retina il piano focale dell'immagine (accomodamento del cristallino).

Combinando la potenza della cornea e quella del cristallino si ottiene una potenza totale dell'occhio pari a 60 diottrie; cornea, camera anteriore, cristallino e camera posteriore nel loro complesso formano una lente convergente (provvista di una distanza focale di circa 1,7 cm) che proietta le immagini sulla retina, rimpicciolite e capovolte. [2]

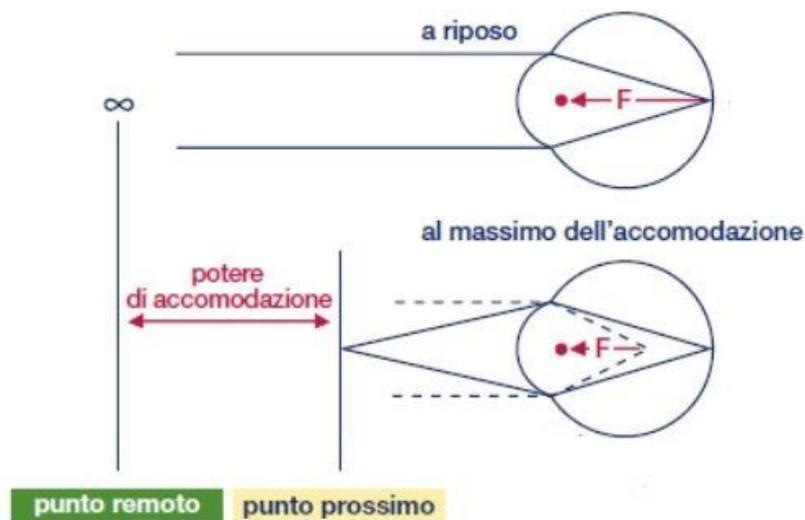


Fig. 2: Accomodamento del cristallino [2]

## 1.3 FOTORECETTORI E FOTOTRASDUZIONE

Nella seconda fase del percorso visivo, i fotorecettori della retina convertono l'energia luminosa in segnali elettrici. L'energia della luce è parte dello spettro elettromagnetico. Tuttavia, il nostro cervello può percepire solo una piccola parte di questo ampio spettro energetico. Lo spettro percepibile

dall'occhio umano è definito spettro visibile e raccoglie tutte le radiazioni all'interno della banda che va dai 400 nm ai 750 nm.

La fototrasduzione avviene nella retina in particolare grazie ai fotorecettori. Nella retina sono presenti tre strati retinici e comprende differenti tipi di cellule: fotorecettori, cellule bipolari, cellule gangliari, cellule amacrine e cellule orizzontali (Figura 3).

Posteriormente alla retina è presente un epitelio pigmentato scuro, il quale supporta la retina e assorbe qualsiasi raggio di luce che sfugge ai fotorecettori, impedendo così ogni tipo di riflessione e di distorsione dell'immagine visiva. Il colore nero di queste cellule epiteliali proviene dai granuli del pigmento melanina.

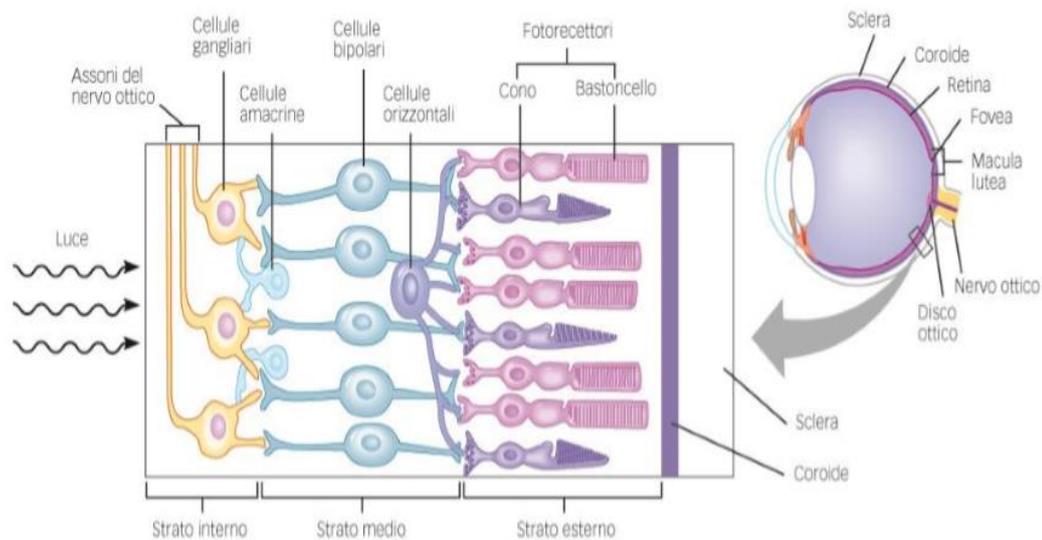


Fig. 3: Cellule della retina [2]

I trasduttori, o meglio i fototrasduttori, sono i coni ed i bastoncelli.

Con riferimento alla Figura 4, la struttura per entrambi è composta da più segmenti:

- Segmento esterno: è a contatto con l'epitelio pigmentato ed è la porzione specializzata nella fototrasduzione in quanto sede di fotopigmenti.
- Segmento interno: è la regione in cui sono contenuti gli organuli ed il nucleo del recettore.
- Terminazione sinaptica: è la regione in cui avviene la comunicazione con gli altri elementi della catena di trasmissione nella retina.

All'interno del doppio strato fosfolipidico di membrana dei coni e dei bastoncelli sono presenti pigmenti visivi che sono particolarmente sensibili alla luce.

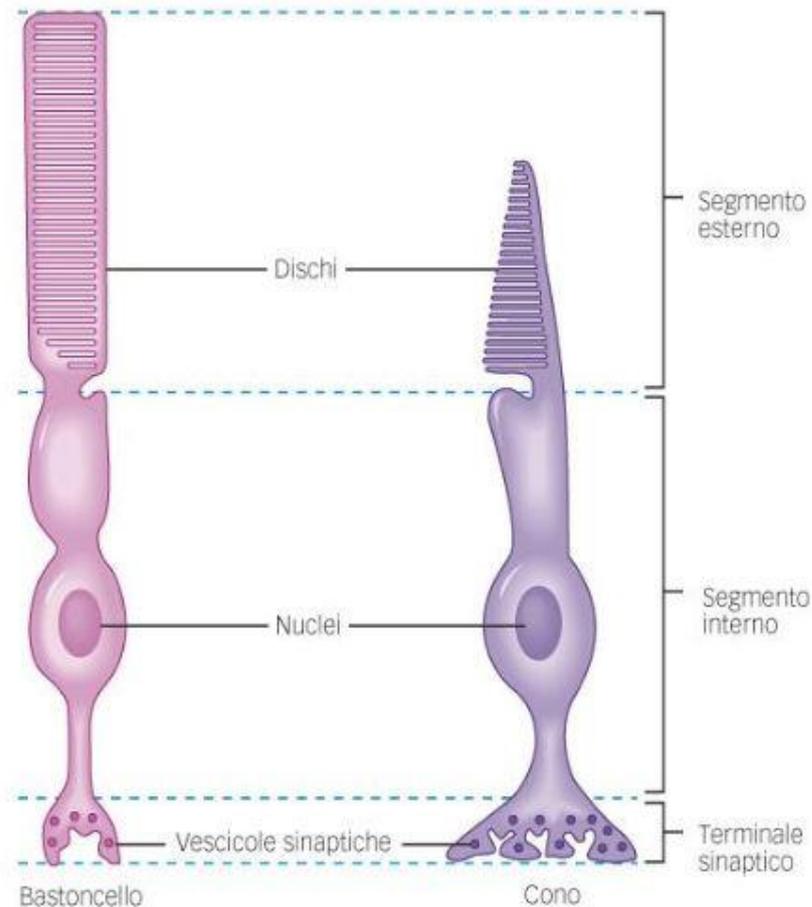


Fig. 4: Coni e bastoncelli [2]

I pigmenti visivi hanno una struttura chimica comune: essi sono costituiti da una molecola di una proteina specifica, l'opsina (la cui struttura varia nei diversi pigmenti) derivato dalla vitamina A (11-cis-retinaldeide o 11-cis-retinale). Quando la molecola di pigmento viene raggiunta dalle radiazioni luminose l'11-cis-retinaldeide si trasforma nell'isomero tutto trans: cambia così la configurazione spaziale della molecola di retinale, con conseguente scissione del complesso retinale-opsina. Questo fenomeno determina una variazione nel potenziale di membrana del fotorecettore, variazione che è proporzionale all'intensità dello stimolo luminoso e che, per un certo valore di quest'ultimo, comporta la liberazione di neurotrasmettitore in corrispondenza della sinapsi tra fotorecettore e cellule nervose della retina. [4, 5]

Il pigmento contenuto nei bastoncelli è la rodopsina mentre quello contenuto nei coni la iodopsina.

La rodopsina assorbe massimamente la luce per lunghezze d'onda intorno a 500 nm (Figura 4).

La rodopsina esiste in una unica forma, mentre la iodopsina esiste in tre forme differenti, sensibili a radiazioni di lunghezza d'onda differenti nell'ambito dello spettro visibile. Più precisamente esiste la iodopsina sensibile alle radiazioni del rosso, avente un picco di assorbimento a 564 nm, la iodopsina sensibile alle radiazioni del verde, avente un picco di assorbimento a 533 nm, e la iodopsina sensibile alle radiazioni del blu avente un picco di assorbimento a 437 nm (Figura 4); di regola ciascun cono contiene un solo tipo di iodopsina.

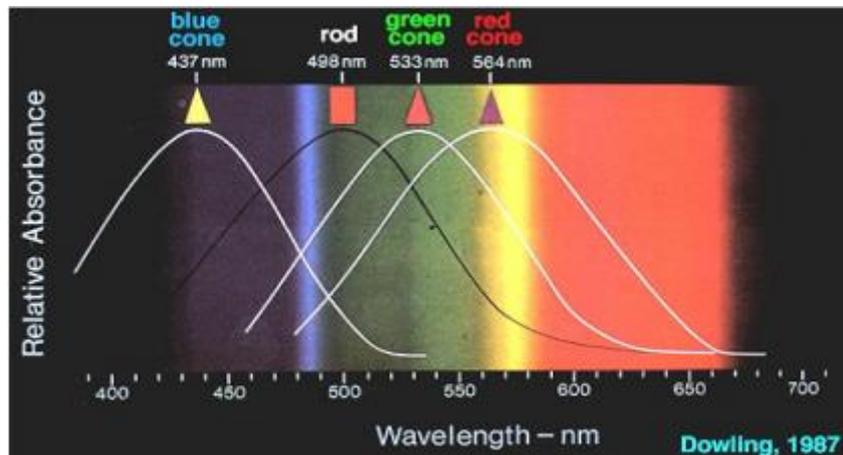


Fig. 5: Spettri di assorbimento dei coni e dei bastoncelli [1]

I coni ed i bastoncelli non sono distribuiti in modo uniforme sulla retina, ma esiste una porzione centrale detta fovea dove la densità recettoriale è massima e dove si ritrovano quasi esclusivamente coni.

I coni si ritrovano tutti entro i primi 10°-15° di eccentricità mentre i bastoncelli sono completamente assenti nella regione centrale della fovea. Esiste una regione della retina completamente priva di recettori ed è quella del disco ottico, dove convergono gli assoni delle cellule gangliari della retina: quest'area costituisce la macchia cieca, cioè l'area del campo visivo dove non vediamo se impegnati in una visione monoculare.

I bastoncelli e i coni hanno una sensibilità differente alla luce.

Per i bastoncelli, è sufficiente che venga assorbito un singolo fotone perché si generi un segnale misurabile. Il bastoncello è quindi un fotorecettore estremamente sensibile. Questo avviene però solo se il bastoncello è adattato

al buio. I coni non sono sensibili come i bastoncelli: al massimo della loro sensibilità hanno bisogno di almeno un centinaio di fotoni per iniziare a rispondere alla luce. La loro soglia è quindi circa 100 volte più alta di quella dei bastoncelli, ossia (essendo la sensibilità inversa alla soglia) hanno una sensibilità 100 volte minore. Ci si può rendere conto di questo fatto osservando il cielo stellato: alcune stelle di debole intensità sono visibili solo se non le fissiamo direttamente ma se invece fissiamo un punto distante qualche grado di angolo visivo. Nel primo caso, l'immagine della stella cade sulla fovea, dove sono presenti soltanto i coni, la cui bassa sensibilità non consente di vederla, mentre nel secondo caso cade in una zona della retina ricca di bastoncelli che, con la loro alta sensibilità, consentono la visione dell'oggetto.

I coni saturano per quantità di luce molto più alte di quelle per cui saturano i bastoncelli. Quindi, se la luce ambientale è scarsa (visione scotopica) si utilizza la grande sensibilità dei bastoncelli per vedere, mentre, se la luce ambientale è elevata (visione fotopica), i bastoncelli risultano saturati e si utilizzano i coni.

La presenza di due tipi di fotorecettori con soglie e punti di saturazione diversi, entrambi in grado di adattarsi e quindi di lavorare su un ampio intervallo di quantità di luce, permette al sistema visivo di operare in un range di variazioni della quantità di luce disponibile.

I coni e i bastoncelli sono come due pellicole fotografiche, di cui una poco sensibile, mentre l'altra molto sensibile, in grado di sostituirsi l'una con l'altra in funzione della quantità di luce, regolando così il guadagno della fototrasduzione.

Andando a misurare il potenziale di riposo di un bastoncello troviamo un valore di circa  $-35/-40\text{mV}$ , cioè il fotorecettore è già polarizzato in partenza: quando viene illuminato in situazione sperimentale quello che si realizza è una iperpolarizzazione e questo fenomeno è proporzionale all'intensità luminosa.

## **1. 4 CELLULE BIPOLARI E GANGLIARI**

Le cellule bipolari connettono i fotorecettori alle cellule gangliari, ma esistono anche altre due tipologie cellulari: si tratta di interneuroni inibitori detti cellule amacrine e cellule orizzontali.

Il campo recettivo del sistema visivo è quella regione di campo visivo che, se stimolata, genera una risposta nel neurone sensoriale: per poterlo determinare direttamente sarebbe però necessario un fascio di luce piccolissimo. A livello della retina le connessioni tra le varie cellule sono diverse per i coni o per i bastoncelli.

Una cellula gangliare è collegata a 3/15 cellule bipolari, e ognuna di esse è collegata a 20/100 coni: il campo recettivo di una cellula gangliare per i coni quindi varia da 60 a 1500 fotorecettori. Il sistema poi non è così semplice e diretto ma vanno considerate anche le cellule inibitorie che modulano individualmente le varie sinapsi. Se si considerano i bastoncelli, essi hanno un campo recettivo ancora più ampio; più precisamente ogni cellula gangliare è collegata ad almeno 140 cellule bipolari, ognuna di esse a sua volta collegata a 21000 bastoncelli.

Una cellula gangliare per i bastoncelli riceve informazioni dunque da  $\sim 3 \cdot 10^6$  fotorecettori: è impossibile che questo sistema abbia lo stesso grado di dettaglio di quello dei coni, molto meno convergente. La ragione di questa differenza è molto semplice: se tutto l'occhio avesse lo stesso dettaglio ci sarebbe la necessità di un nervo ottico enorme. [4]

### **1. 4. 1 Cellule bipolari**

L'iperpolarizzazione di coni e bastoncelli, dovuta allo stimolo luminoso, porta alla cessazione della secrezione di glutammato, per il quale le cellule bipolari, in sinapsi con gli stessi coni o bastoncelli, hanno recettori di membrana.

Nelle cellule bipolari, non si ha ancora potenziale d'azione e l'impulso elettrico, iperpolarizzante o depolarizzante, generato dai canali sensibili al glutammato, viene condotto elettrotonicamente.

Se una cellula bipolare viene depolarizzata, essa secernerà neurotrasmettitori eccitatori alle cellule gangliari, poste più internamente, nelle quali si genererà il potenziale d'azione.

Esistono due tipi di cellule bipolari, cellule bipolari ON e cellule bipolari OFF.

Le cellule bipolari ON vengono inibite dalla liberazione di glutammato, mentre le cellule bipolari OFF sono eccitate dal glutammato rilasciato al buio. Alla luce, con meno glutammato, cellule bipolari OFF sono inibite e le cellule ON eccitate. Utilizzando diversi recettori del glutammato, uno stimolo (luce) crea due risposte diverse con un singolo neurotrasmettitore.

## **1. 4. 2 Cellule gangliari**

Le cellule bipolari sono collegate sinapticamente con le cellule gangliari e in questo caso le sinapsi sono sempre di tipo eccitatorio.

Le cellule gangliari sono le prime cellule del sistema visivo nelle quali si generano potenziali d'azione.

Quando la cellula bipolare off viene iperpolarizzata questa va a ridurre l'effetto eccitatorio sulla cellula gangliare; queste cellule gangliari hanno un'attività spontanea e diventano silenti quando interagiscono con una cellula bipolare off. L'opposto accade con una cellula bipolare on: la cellula gangliare aumenterà la sua frequenza spontanea di scarica. Ogni cellula gangliare riceve informazioni da un particolare area della retina. Queste aree sono conosciute come campi visivi o più precisamente campi recettivi.

I campi recettivi delle cellule gangliari possono essere pensati come ciambelle con un centro eccitatorio e un bordo inibitori, esiste cioè un antagonismo centro-periferia. Questo antagonismo è alla base del fenomeno dell'inibizione laterale, che migliora il contrasto spaziale al prezzo di una riduzione della sensibilità assoluta.

Le cellule gangliari possono essere distinte in cellule M (per *magnae* o grandi) e cellule P (per *parvae* o piccole). Le cellule M sono connesse con un gran numero di coni e bastoncelli e per questo sono in grado di fornire informazioni sul movimento di un oggetto o su rapide variazioni del contesto luminoso. Le cellule P sono connesse con un minor numero di recettori e sono adatte a fornire informazioni sulla forma e sul colore di un oggetto.

I campi recettivi delle cellule M sono molto grandi, mentre quelli delle cellule P sono piccoli e pertanto permettono di avere un'elevatissima capacità di discriminazione.

## 1. 5 ELABORAZIONE OLTRE LA RETINA

Una volta lasciate le cellule gangliari, i potenziali di azione viaggiano lungo i nervi ottici verso il sistema nervoso centrale (Central Nervous System, CNS) per ulteriori elaborazioni. Come detto in precedenza, i nervi ottici entrano nel cervello attraverso il chiasma ottico. A livello del chiasma ottico si ha una redistribuzione delle informazioni provenienti dalle varie emiretine: in particolare l'emiretina temporale destra vedrà la parte sinistra del campo visivo mentre l'emiretina temporale sinistra vedrà la parte di destra. In particolare, l'emiretina temporale rimane dal lato di partenza mentre l'emiretina nasale di ciascun occhio decussa nel chiasmo ottico, così da raggiungere l'altro lato del cervello per l'elaborazione.

La Figura 6, mostra come le informazioni del campo visivo del lato destro di ciascun occhio vengono elaborate nel lato sinistro del cervello, e le informazioni dal lato sinistro del campo vengono elaborate nel lato destro del cervello.

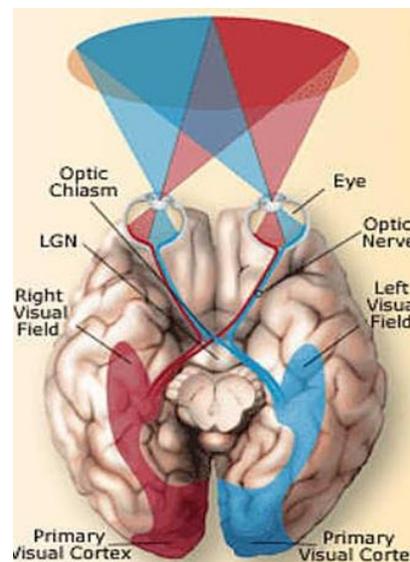


Fig. 6: Partizione del campo visivo [5]

La parte centrale del campo visivo, dove i lati sinistro e destro del campo visivo di ciascun occhio si sovrappongono, è la zona binoculare. I due occhi hanno viste leggermente diverse degli oggetti in questa regione, e il cervello elabora e integra le due viste in modo da creare rappresentazioni tridimensionali degli oggetti. Il nostro senso della percezione della profondità, cioè se un oggetto è di fronte o dietro l'altro, dipende dalla visione

binoculare. Gli oggetti che cadono nel campo visivo di un solo occhio sono nella zona monoculare e sono visualizzati in due dimensioni.

### 1. 5. 1 VIA OTTICA PRINCIPALE

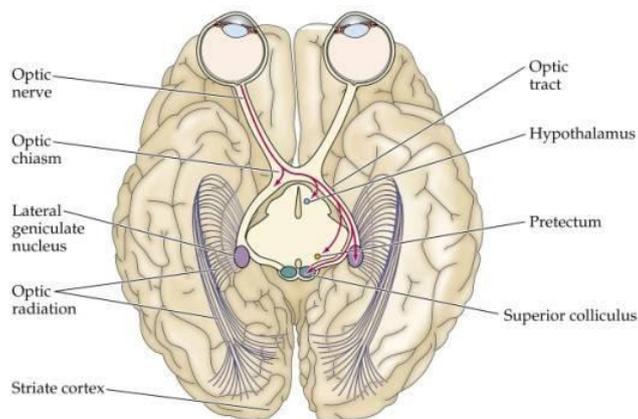


Fig. 7: Via ottica principale nel cervello [6]

A partire dalla retina gli assoni delle cellule gangliari escono tramite il disco ottico e vanno a formare il nervo ottico, il quale esce dalla cavità orbitaria dall'omonimo forame. La struttura successiva è il chiasma ottico, posto sull'osso sfenoide, in particolare a ridosso dei processi clinoidi.

A partire dal chiasma ottico si forma il tratto ottico che si porta al nucleo genicolato laterale (Lateral Geniculate Nucleus, LGN), dislocato nel talamo, dove si trova il secondo processamento della via visiva (Figura 7). A partire dal nucleo genicolato laterale si ha la formazione della radiazione ottica che si dirige alla corteccia visiva primaria (V1). Da un punto di vista microscopico il nucleo genicolato laterale appare suddiviso in lamine, e ogni lamina ha proprietà particolari: in questa sede infatti avviene una prima suddivisione delle informazioni lungo la via parvicellulare e la via magnocellulare.

In particolare nel nucleo genicolato laterale sono presenti sei lamine, delle quali due ricevono informazioni dalle cellule M e le restanti quattro dalle cellule P.

Si aggiunge inoltre una terza componente detta intracellulare, tali cellule sono molto piccole e poste tra le varie lamine: probabilmente hanno un ruolo nella percezione cromatica. [1, 2]

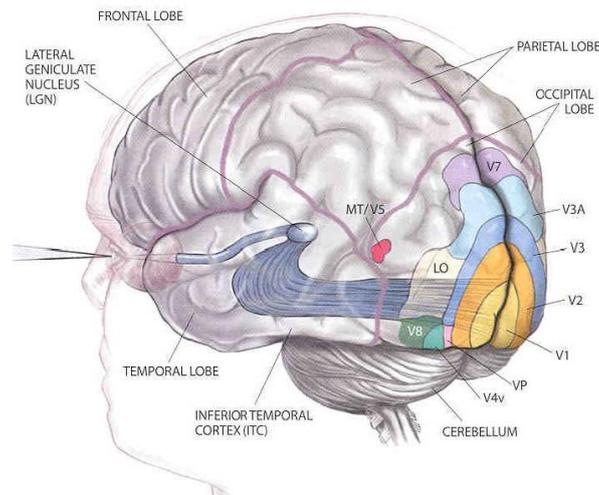


Fig. 8: Lobo occipitale [5]

Facendo riferimento alla Figura 8, la corteccia visiva primaria V1 è situata nella parte posteriore del lobo occipitale e può essere riconosciuta dal suo particolare aspetto: fasci di fibre afferenti formano, in quest'area, delle strisce chiare, da cui deriva il nome di corteccia striata.

L'area che circonda immediatamente V1 è la V2 (area 18) e riceve segnali in entrata principalmente da V1. La topografia del campo visivo è conservata dalle proiezioni dall'LGN a V1: qui la fovea è rappresentata da un'area corticale di estensione maggiore rispetto a quella dedicata al campo visivo periferico.

La corteccia visiva primaria è divisa in sei strati funzionali distinti, numerati da 1 a 6. Lo strato 4, che riceve la maggior parte dei segnali visivi provenienti dal nucleo genicolato laterale (LGN), è a sua volta divisa in quattro strati, detti 4A, 4B, 4C $\alpha$ , e 4C $\beta$ .

Le tre componenti del nucleo genicolato laterale si distribuiscono alla corteccia in questo modo:

- Intracellulare: strati 2 e 3
- Magnocellulare: 4C $\alpha$  e da questo a 4C $\beta$

- Parvicellulare: 4C $\beta$

Dal punto di vista fisiologico dunque informazioni diverse vengono processate in parallelo e contemporaneamente.

A livello corticale troviamo due diverse tipologie di cellula: la cellula corticale semplice e la cellula corticale complessa. La cellula corticale semplice riceve informazioni dirette dal nucleo genicolato laterale: queste cellule hanno un campo recettivo che consiste in una stretta regione centrale fiancheggiata da due aree antagoniste. Per questo tipo di cellule, l'attivazione ottimale è costituita da una barra di luce di dimensioni pari a quelle dell'area centrale e che abbia un determinato orientamento. La cellula corticale complessa è localizzata negli strati II, III, V e riceve informazioni fondamentalmente dalle cellule corticali semplici e il suo campo recettivo è legato ad un bordo e non più ad una barra: in pratica queste cellule rispondono ad un contrasto tra una regione e l'altra, non ad una regione in contrasto con lo sfondo.

Esistono delle cellule di complessità ancor più grande, dette cellule ipercomplesse, che rispondono ad angoli, cioè alla somma degli input di due cellule corticali complesse.

In base a quanto detto nella corteccia visiva primaria viene dunque mantenuta la separazione parvo/magnocellulare.

La via magnocellulare si dirige, oltre che a V1, anche all'area MT del lobo temporale dove esistono neuroni sensibili alla direzione del movimento; tutti gli aspetti dell'informazione visiva (colore, forma, movimento, luce, buio, etc) sono dunque analizzati separatamente e in parallelo in modo non cosciente. [6, 7]

## **1. 5. 2 VIE VISIVE ACCESSORIE**

Oltre alla via visiva principale esistono vie visive accessorie correlate a funzioni diverse.

La prima via accessoria controlla il diametro pupillare. Fibre in arrivo dalla retina si portano al pretetto e raggiungono il nucleo di Edinger-Westphal. Da questo nucleo originano fibre parasimpatiche che regolano il diametro della pupilla. Questa via è importante per il riflesso pupillare alla luce.

La seconda via accessoria è detta via retino-ipotalamica che giunge all'ipotalamo e in particolare al nucleo sovrachiasmatico. Questa via è importante per dare un ritmo alle attività e per le risposte ai cicli luce-buio.

La terza via porta informazioni luminose all'epifisi, ghiandola responsabile della secrezione di melatonina sulla base di influenze luce-buio.

La quarta via tramite il nervo ottico proietta al collicolo superiore, in particolare agli strati superficiali. Il collicolo superiore appare diviso in uno strato profondo e uno superficiale. Lo strato profondo genera i movimenti oculari in quanto è connesso ai nuclei oculomotori. Lo strato superficiale proietta verso il pulvinar del talamo e da qui, tramite le proiezioni talamocorticali, le informazioni retiniche giungono alle porzioni parieto-occipitali e parieto-posteriori della corteccia: si tratta a tutti gli effetti di una via alternativa per la visione. [4]

## **1. 6 MOVIMENTI OCULARI**

I movimenti oculari sono uno dei movimenti più facili del corpo grazie all'organizzazione e al numero di muscoli volontari dell'occhio. Inoltre, ci sono solo quattro movimenti oculari, ciascuno con il proprio circuito neurale di controllo.

I movimenti oculari sono importanti negli esseri umani perché l'acuità visiva alta è limitata alla fovea. I movimenti dell'occhio permettono di allineare la fovea al nuovo oggetto di interesse.

### **1.6. 1 MUSCOLATURA E INNERVAZIONE PER I MOVIMENTI OCULARI**

Ci sono tre coppie di muscoli antagonisti, chiamati muscoli extraoculari (Figura 9), che controllano i movimenti dell'occhio: il retto laterale e mediale, il retto inferiore e superiore, e il superiore e inferiore obliquo. Rispettivamente, queste coppie controllano i movimenti degli occhi lungo l'asse orizzontale, verticale e i movimenti torsionali (torsione del bulbo oculare).

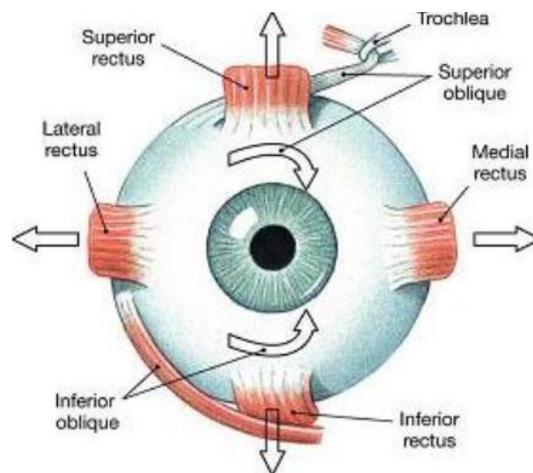


Fig. 9:Muscoli oculomotori [8]

I muscoli extraoculari sono innervati dai motoneuroni che formano tre nervi cranici (Figura 10):

- **Nervo abducente** (VI nervo cranico) si trova al livello pontino, in corrispondenza del pavimento del 4° ventricolo. Le sue fibre attraversano il ponte e la piramide del midollo allungato. Entra nel seno cavernoso e successivamente nell'orbita attraverso la fessura orbitaria e termina nel muscolo del retto laterale;
- **Nervo trocleare**(IV nervo cranico) si trova al livello mesencefalico, in corrispondenza del collicolo inferiore, caudalmente al nucleo del III. Successivamente circonda il peduncolo cerebrale per portarsi ventralmente raggiungendo la parete laterale del seno cavernoso e penetrando poi nell'orbita attraverso la fessura sfenoide superiore. Le sue fibre innervano il muscolo obliquo superiore dell'occhio controlaterale.
- **Nervo oculomotore** (III nervo cranico) , i suoi nuclei si trovano nella sostanza grigia ventralmente al dotto mesencefalico, a livello del collicolo superiore. Entra nell'orbita attraverso la fessura orbitaria superiore ed innerva il resto dei muscoli extraoculari. Sono presenti sottonuclei relativi ai singoli muscoli innervati. Si possono riconoscere una parte laterale simmetrica che contiene fibre per l'innervazione della muscolatura extraoculare ed una parte mediale unica dove si trova il nucleo di Perlia e il nucleo per l'elevatore della

palpebra. Dal nucleo di Edinger-Westphal originano fibre per la costrizione della pupilla.

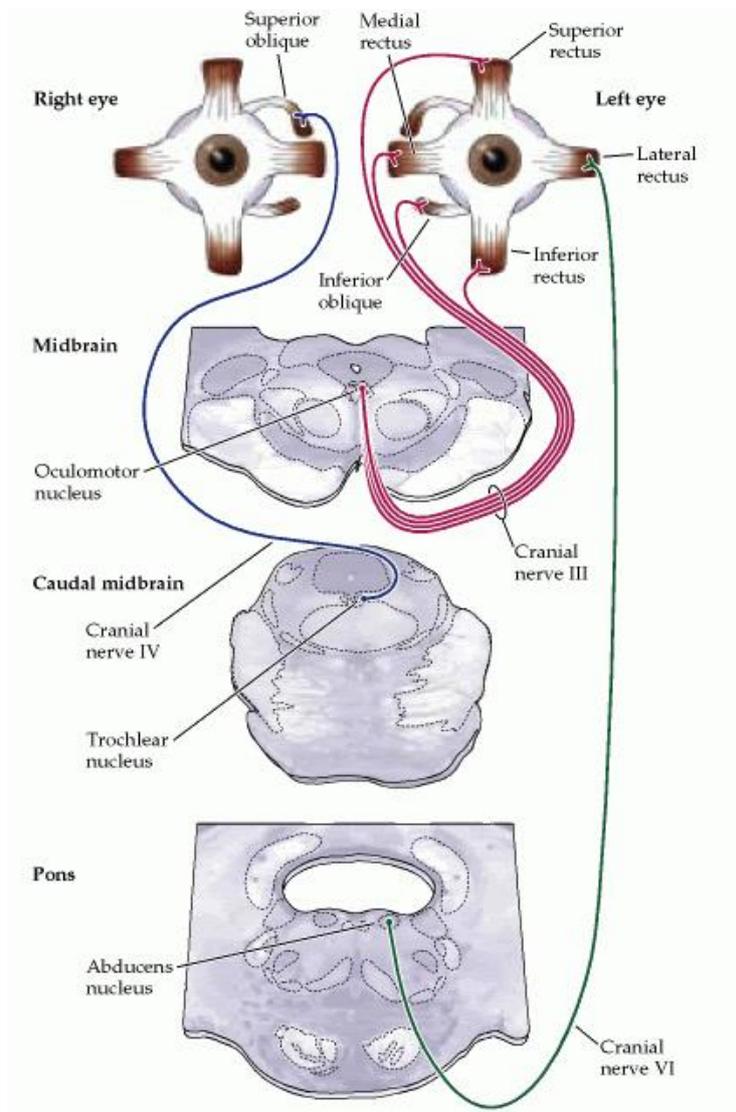


Fig. 10: Innervazione per i muscoli degli occhi [8]

La direzione del movimento è determinata dall'attivazione dei muscoli oculari ed è controllata dai circuiti neuronali locali nei due centri dello sguardo nella formazione reticolare. La formazione reticolare paramediana pontina o centro dello sguardo orizzontale è un insieme di neuroni del circuito locale vicino alla linea mediana del ponte ed è responsabile dei movimenti orizzontali. Il nucleo interno rostrale o centro di sguardo verticale si trova nella parte rostrale della formazione reticolare ed è responsabile dei movimenti verticali. L'attivazione di ciascun centro dello sguardo produce separatamente movimenti degli occhi lungo un singolo asse, orizzontale o

verticale. L'attivazione di entrambi i centri permette i movimenti sull'asse torsionale. [1, 2, 3, 4]

## **1. 6. 2 TIPI DI MOVIMENTI OCULARI**

- Il **nistagmo fisiologico** è un movimento involontario degli occhi, consiste in un leggero tremore dovuto al movimento involontario dei muscoli extraoculari. A causa del nistagmo la posizione dell'immagine sulla retina non è mai immobile, ma cambia continuamente.
- Il **riflesso vestibolo-oculare** è un movimento involontario degli occhi, di tipo compensatorio, in seguito ai movimenti della testa. Tale riflesso vestibolo-oculare è mediato dal sistema vestibolare, un sistema specializzato per rilevare l'accelerazione lineare e angolare dei movimenti della testa. Il movimento rilevato dal sistema vestibolare regola di riflesso la tensione dei muscoli extraoculari, facendo in modo che lo sguardo rimanga sul punto di fissazione
- Il **riflesso optico-cinetico** è un movimento involontario degli occhi che si osserva di solito in combinazione con il riflesso vestibolo-oculare, quando compiamo ampi movimenti con il capo. Questo riflesso optico-cinetico è innescato da traslazioni sulla retina di grossa parte del campo visivo. In base alla velocità di traslazione dell'immagine sulla retina, viene prodotto un movimento degli occhi nella stessa direzione e con la stessa velocità.
- **Movimento di vergenza** è un tipo di movimento volontario, che permette di convergere lo sguardo sul punto di fissazione. Più vicino è il punto di fissazione e maggiore sarà il movimento di vergenza. Gli occhi convergono per mantenere lo sguardo su un oggetto che si avvicina, e divergono quando questo si allontana.



Fig. 11: Movimento di vergenza [2]

- **Movimento di inseguimento lento** è un movimento volontario, che si osserva soltanto in presenza di stimoli in movimento nel campo visivo. Permette di stabilizzare un oggetto in movimento sulla retina in modo da poterne esplorare i dettagli. Permette di "inseguire" gli oggetti che si muovono "lentamente", fino a circa  $20^\circ/\text{sec}$ .

I movimenti di inseguimento lento (Figura 12), hanno una latenza di 100-150ms. Dipendono però dall'aspettativa, e possono essere programmati in "anticipo" rispetto al movimento del bersaglio, se esso si muove in modo prevedibile

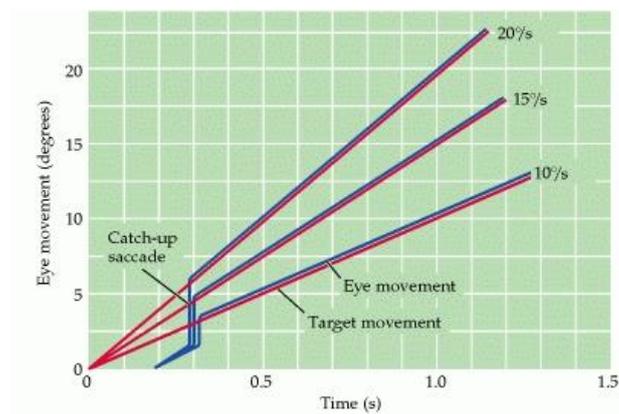


Fig. 12: Velocità occhio in relazione al movimento di un oggetto [9]

- **Saccade** è un movimento volontario, che si osserva durante l'esplorazione della scena visiva. Permette di portare nuovi oggetti potenzialmente interessanti sulla fovea. E' un movimento di tipo balistico, una volta iniziato

non può essere cambiata la velocità o la traiettoria. La latenza media è di 150-200ms (Figura 13), dura circa 50 ms e può raggiungere la velocità di  $900^\circ/\text{sec}$ .

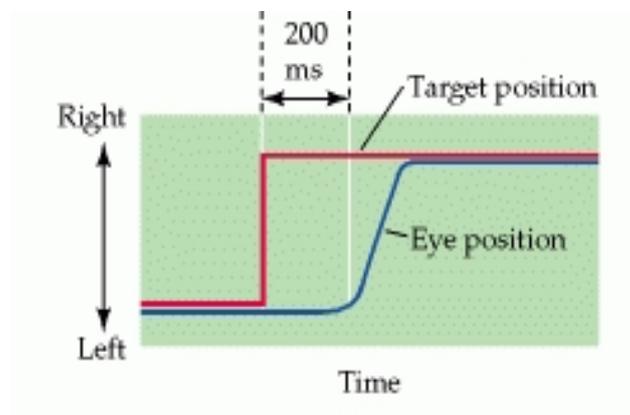


Fig. 13: Movimento dell'occhio durante una saccade con indicazione della latenza della saccade a seguito dell'apparizione di uno stimolo [9]

I movimenti saccadici vengono generati da un'attività di tipo pulse -step (Figura 14) dei motoneuroni nel tronco encefalico.

L'attività pulse consiste in una serie di impulsi in alta frequenza che determinano un'energica contrazione dei muscoli interessati. In questo modo si vince l'inerzia dell'occhio e si impone una forte accelerazione al movimento.

L'attività step consiste in un segnale tonico, che è proporzionale alla posizione dell'occhio nell'orbita. In questo modo si mantiene l'occhio fermo nella nuova posizione.

Durante l'esplorazione visiva di un'immagine si alternano velocemente dei movimenti saccadici, che spostano la fovea su zone salienti dell'immagine, e fissazioni della durata di circa 300ms, durante le quali è possibile acquisire informazioni.

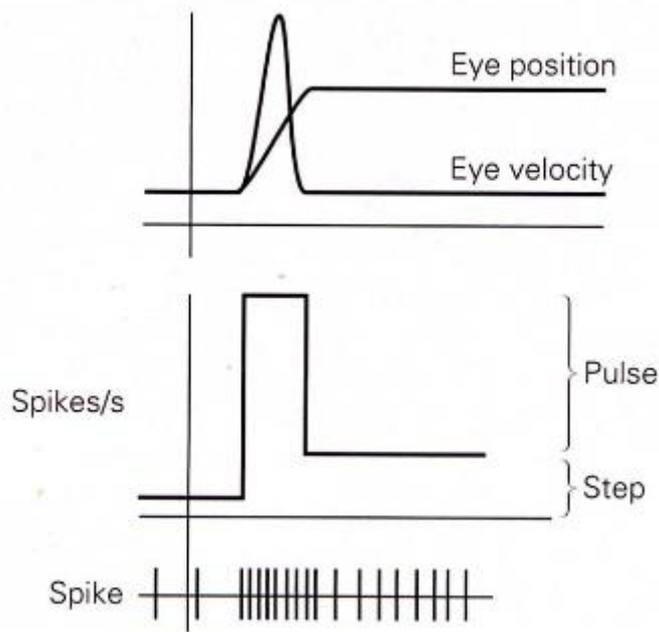


Fig. 14: Attività pulse-step dei motoneuroni durante una saccade [10]

L'informazione più importante per l'esecuzione di una saccade è la posizione verso la quale deve essere compiuto il movimento. La maggior parte delle volte le saccadi non raggiungono subito il bersaglio, ma devono essere corrette da una saccade secondaria. Se è necessario eseguire saccadi più precise, si noterà un aumento della latenza, o del tempo necessario per programmarle. [2, 4]

## 1.7 ALTRE AREE CEREBRALI CHE CONTRIBUISCONO ALLA VISIONE

### 1.7.1 IL COLLICOLO SUPERIORE

Il collicolo superiore è disposto nel tronco encefalico (Figura 15) in prossimità del talamo.

Riceve informazioni sia dalla retina che dalla corteccia visiva primaria. La sua posizione è "strategica", in quanto permette di programmare molto velocemente saccadi dirette ad oggetti o posizioni spaziali che sono divenute improvvisamente salienti.

Trasforma le afferenze visive in comandi oculomotori. Le cellule dello strato superficiale del collicolo superiore rispondono marcatamente quando l'oggetto nel loro campo recettivo sarà il bersaglio della prossima saccade. Contribuisce a rendere più saliente la posizione dello stimolo da foveare.

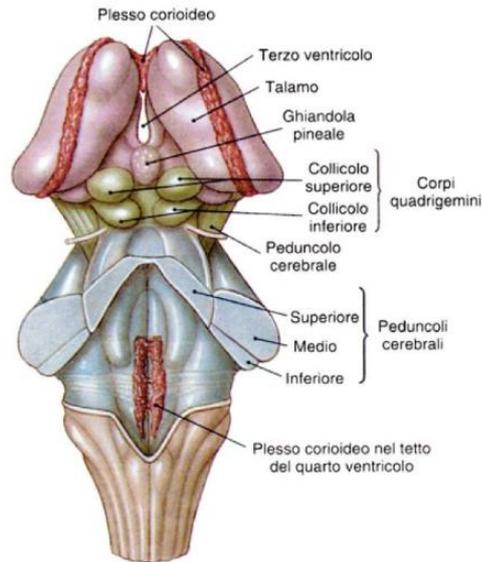


Fig. 15: Tronco encefalico contenente il collicolo superiore [11]

## 1.7.2 I CAMPI OCULARI FRONTALI (FRONTAL EYE FIELDS)

I campi visivi frontali (nell'acronimo inglese FEF) sono una regione del cervello situata nella corteccia frontale, precisamente nell'area 8 di Brodmann.

Organizzano le saccadi in base ad una mappa di salienza. Se i neuroni di questa area vengono stimolati elettricamente si innescano delle saccadi automatiche. Nel FEF c'è una mappa retinotopica di tutte le posizioni verso le quali è possibile compiere una saccade.

## 1.7.3 LA CORTECCIA PARIETALE

Partecipa alla selezione delle zone nello spazio sulle quali portare lo sguardo. E' strettamente legata all'elaborazione attenzionale degli stimoli.

E' costituita da neuroni che rispondono selettivamente agli stimoli visivi che saranno il bersaglio di future saccadi. Stimoli e posizioni rilevanti per gli

obiettivi correnti hanno carattere prioritario ed hanno maggiore probabilità di diventare bersagli di future saccadi.

## 2 STABILITÀ VISIVA E RISPOSTE VISIVE DURANTE MOVIMENTI SACCADICI

Quando ispezioniamo un oggetto o una scena visiva muoviamo costantemente i nostri occhi attraverso movimenti saccadici, i quali permettono di reindirizzare il centro dello sguardo (fovea) verso punti di interesse del campo visivo. Tali movimenti dunque modificano costantemente l'input visivo che arriva alla nostra retina.

Se il nostro occhio funzionasse come una semplice macchina fotografica, allora il mondo esterno lo percepiremmo come una serie di istantanee consecutive separate tra loro, come mostrato in Fig. 16 [12].



Fig. 16: Combinazione di istantanee di una scena visiva separate tra loro [12].

Ma il nostro cervello è estremamente più complesso di una macchina fotografica e pertanto ci permette di percepire il mondo intorno a noi come stabile e continuo.

Il modo in cui la nostra percezione visiva rimane stabile nonostante le numerose saccadi, e dunque le numerose e continue variazioni dell'input

visivo, è stato oggetto di interesse, di interrogativi e congetture sin dall'antichità.

Platone, rielaborando una teoria di Empedocle, sostenne che l'occhio emetteva raggi visivi, i quali ritornavano dopo aver interagito con la luce esterna. L'impostazione di stampo platonico resse sostanzialmente fino alla metà del 1700, quando la teoria di un organismo recettore passivo delle informazioni esterne si ripropose con grande dominanza. Grazie alla disponibilità di dati sperimentali dalla metà del 1900, il dibattito riguardante la percezione e stabilità visiva è stato ripreso. Secondo Herman von Helmholtz (medico e fisiologo tedesco vissuto nel 1800 e che condusse studi sull'occhio umano), sulla base di prime ipotesi di Cartesio, devono esistere processi e meccanismi interni di stabilità di scena visiva; ciò era dedotto dalla stabilità sensoriale visiva percepita di una scena quando muoviamo gli occhi, e al contrario dalla instabilità visiva percepita di una scena quando deviamo un occhio premendo con un dito su di esso.

Al fine di valutare i meccanismi neurali responsabili della stabilità visiva, che permette di mantenere una rappresentazione stabile del mondo in cui viviamo, bisogna innanzitutto distinguere quando i cambiamenti di un'immagine sulla retina derivano da un movimento del mondo esterno o da un movimento dell'occhio [12, 13].

## **2. 1 POSSIBILI SEGNALI NEURALI ALLA BASE DELLA STABILITÀ VISIVA**

Sulla base della teoria di Herman von Helmholtz e secondo studi sperimentali attuali, sono tre i possibili segnali potenzialmente responsabili della stabilità visiva e dunque del fatto che riusciamo a riconoscere se il movimento proviene dall'esterno o da movimenti della retina.

Il primo segnale, puramente passivo, è quello della restituzione visiva della retina [14], ovvero il segnale proveniente dalla retina, processato dai percorsi neurali e inviato agli strati più alti del cervello. Con ogni movimento degli occhi l'intero campo visivo si muove alterando e modificando il segnale proveniente dalla retina. L'alterazione del segnale proveniente dalla retina

può indicare il movimento degli occhi piuttosto che un movimento nell'ambiente esterno.

Il secondo invece è un segnale propriocettivo proveniente dai muscoli dell'occhio, attraverso il quale alle aree superiori del cervello fluiscono informazioni riguardanti la posizione dell'occhio [14]. Tuttavia numerose prove sperimentali sembrano dimostrare che tale segnale propriocettivo non apporti un contributo sostanziale alla stabilità visiva. Numerosi studi e test effettuati su primati (macachi) [15, 16] hanno restituito risultati che vanno contro un contributo del segnale propriocettivo dagli occhi nel mantenimento della stabilità visiva. Il principale di questi studi [17] si è basato sul taglio di afferenze propriocettive dall'occhio. Nonostante il taglio di tali afferenze propriocettive dall'occhio, la scimmia era comunque in grado di effettuare saccadi singole precise guidate da uno stimolo visivo. Inoltre la natura del segnale propriocettivo dell'occhio stesso è stata rivelata dagli studi di Wang et al.[17], il quale scoprì che tale input raggiunge la regione facciale della corteccia somatosensoriale (area 3a) con lunghe latenze. A tal proposito, per tali lunghe latenze, è plausibile pensare che tale informazioni propriocettiva non influenzi la generazione di saccadi pianificate e dunque non abbia un apporto fondamentale nella stabilità visiva.

Il terzo segnale è il segnale noto nella letteratura scientifica come “corollary discharge” (letteralmente in italiano “segnale di scarica corollaria”). Si precisa che nel presente elaborato ci si riferirà a tale segnale con il termine “corollary discharge”, in quanto più facilmente identificabile nella letteratura scientifica rispetto alla corrispettiva traduzione italiana.

Il “corollary discharge” è una copia di comando del movimento dell'occhio [14, 18, 19, 20].

## **2.2 IL SEGNALE DI COROLLARY DISCHARGE**

Il concetto basilare del corollary discharge è che allo stesso tempo in cui vengono impartite istruzioni affinché i muscoli producano un movimento, una copia, ovvero un corollario di tale istruzione, viene inviato alle regioni più

alte del cervello, quali ad esempio la corteccia intraparietale laterale (lateral intraparietal area, LIP) e il FEF, per informarle del movimento imminente.

A supporto di tale funzione del corollary discharge e della sua importanza nella stabilità visiva, ci sono tre evidenze.

La prima riguarda il movimento apparente del mondo visivo esterno percepito quando l'occhio viene spostato passivamente spingendo sul bulbo oculare. Tale percezione del movimento del mondo visivo potrebbe sembrare essere dovuta al movimento dell'occhio, invece evidenze sperimentali confermano che tale percezione del movimento sia dovuta al tentativo di un soggetto di mantenere costante il punto di fissazione contrastando la spinta esterna sull'occhio piuttosto che il movimento/rotazione dell'occhio stesso. Il corollary discharge dunque che accompagna parallelamente il tentativo di mantenere bloccato il movimento oculare è stato dunque preso come sorgente della percezione del movimento del mondo esterno.

La seconda evidenza riguarda l'apparente spostamento del mondo visivo quando si tenta una saccade con muscoli oculari paralizzati. Attraverso esperimenti in cui un soggetto (Jhon Stevens) [21] era stato totalmente paralizzato, si dimostrò che ad ogni tentativo di saccade il campo visivo veniva spostato nella direzione della saccade voluta [21].

La terza evidenza si basa sul mantenimento di immagini fissate sulla retina, cosiddette immagini residue. Per immagini residue si intendono quelle immagini che rimangono impresse sulla retina ogni qualvolta che si passa da una condizione di luce a una condizione di buio totale. Tali immagini rimangono impresse sulla retina per pochi secondi successivi alla transizione da condizione di ambiente luminoso a condizione di buio totale. Durante questi attimi che seguono la transizione da luce a buio, se si prova a spostare gli occhi con movimenti saccadici attivi si ha la percezione che le immagini impresse si spostino in accordo con lo spostamento degli occhi; se invece l'occhio viene passivamente spostato nell'oscurità (spostando il bulbo) tali immagini rimangono stabili, fisse sulla retina. La percezione dello spostamento dell'immagine residua sulla retina deve essere fornita necessariamente da un segnale extraretinale, presumibilmente un corollary discharge [14, 18, 19, 20].

In base alle evidenze appena descritte, il segnale di corollary discharge sembra essere fondamentale per distinguere il movimento degli occhi dal movimento esterno. Il contributo dell'altro segnale extraretinico, segnale propriocettivo, sembra essere meno significativo e importante per la stabilità visiva, ma può avere un importante ruolo nella calibrazione dello spostamento dell'occhio a lungo termine.

Una volta dimostrata la presenza e l'importanza di un segnale extra-retinico, che permette di distinguere il movimento esterno dal movimento dell'occhio, è necessario ora capire come all'interno del nostro cervello tale segnale agisce per mantenere la percezione e la stabilità visiva. Sono state elaborate molte teorie, tra le quali una è sostenuta da numerose prove sperimentali.

Tale teoria predominante riguardante la stabilità visiva si basa sul fatto che il mondo visivo è principalmente rappresentato nel nostro cervello in coordinate retinotopiche. Più precisamente all'interno del nostro cervello le informazioni provenienti dalla nostra retina sono topograficamente proiettate nei centri visivi (descritti nel Capitolo 1) in modo ordinato e puntuale. Dire che le proiezioni sono topograficamente ordinate, equivale a dire che la mappa di ciascuna struttura sulla successiva è sistematica: se ci muoviamo lungo la retina da un punto a un altro, i punti corrispondenti nel corpo genicolato laterale, nell'area frontale, nella corteccia visiva creano un percorso continuo. Per esempio, le fibre del nervo ottico che partono da una determinata porzione ridotta della retina, si dirigono tutte a una particolare regione discreta del genicolato laterale, e le fibre che partono da una determinata regione del genicolato laterale vanno tutte a una particolare regione della corteccia visiva. In generale in questa teoria, la relazione spaziale dei campi recettivi nella retina è preservata in tutto il sistema visivo e in tutte le aree che sono direttamente o indirettamente coinvolte nella visione.

Sulla base dell'organizzazione retinotopica di tale aree, la stabilità visiva si ottiene mediante un aggiornamento della mappa retinotopica. Dunque, la rappresentazione del mondo visivo rimane in coordinate retinotopiche, e deve pertanto essere presente nel nostro cervello un meccanismo che permetta di aggiornare tale mappa retinotopica ad ogni saccade in modo stabile.

## 2. 3 AGGIORNAMENTO (REMAPPING) DEI CAMPI RECETTIVI

Grazie a studi ed esperimenti di Duhamel, Colby e Goldberg si è dimostrato che neuroni nella corteccia parietale e frontale presentavano la straordinaria proprietà di spostare spazialmente la propria sensibilità visiva in previsione di una saccade. Questo cambiamento anticipatorio è stato definito rimappatura o aggiornamento spaziale (remapping, per enfatizzare il significato funzionale) o spostamento dei campi recettivi (receptive field shift, per descrivere solo l'attività neuronale) [14, 19, 22, 23].

Il concetto è meglio spiegato mediante l'ausilio della Fig. 17. Se un soggetto fissa il punto blu a sinistra della figura e si registra l'attività di un neurone del cervello, si ha che tale neurone sarà sensibile agli stimoli che cadono esclusivamente nel suo campo visivo attuale che definiamo CF (Current Field) (cerchio scuro). Mentre ci si prepara ad effettuare una saccade si ha che il neurone inizia ad essere più sensibile al campo futuro FF (Future Field) (cerchio chiaro) prima che si verifichi la saccade stessa. In tal modo per un certo periodo prima della saccade il neurone può rispondere sia agli stimoli presenti nell'attuale campo recettivo (CF), che agli stimoli nel suo campo recettivo futuro (FF).

In particolare, nell'area LIP, nell'area FEF, e nel collicolo superiore sono stati scoperti neuroni che sono eccitati da uno stimolo che verrà portato, a seguito di una saccade, nel loro campo visivo anche se lo stimolo si spegne prima della saccade stessa.

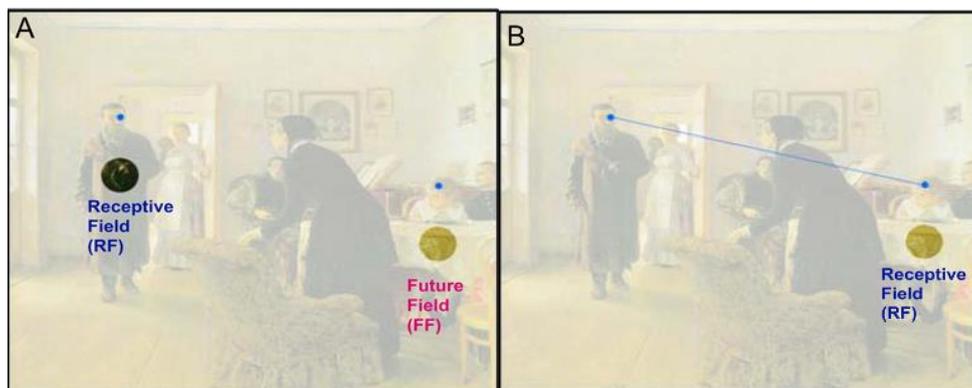


Fig. 17: Logica dello spostamento del campo recettivo e remapping: A) campo recettivo attuale (nella figura indicato con RF, nel testo indicato con CF) e campo recettivo futuro

(FF) durante la saccade; B) il campo recettivo futuro è diventato il nuovo campo recettivo una volta eseguita la saccade (raffigurata con la linea celeste) [14].

Per poter rispondere ed essere sensibili ai campi recettivi futuri tali neuroni devono essere informati in anticipo circa l'ampiezza e la direzione della saccade imminente. La posizione del FF deve dipendere da un corollary discharge della saccade imminente poiché la sensibilità del neurone al campo futuro precede la saccade proprio come il corollary discharge (essendo una copia del *comando* motorio), precede il movimento. Una volta avvenuta la saccade naturalmente il campo visivo futuro diviene il campo visivo attuale e il fenomeno si ripresenta ogni qual volta un soggetto si prepara ad effettuare una saccade.

Ma questa logica di spostamento del campo recettivo, in cui il neurone è sensibile in maniera anticipata agli stimoli presenti nel suo campo futuro, cosa ha a che fare con la stabilità visiva? Secondo teorie sulla stabilità visiva, il fenomeno di remapping permette al cervello di distinguere un movimento esterno da un movimento degli occhi attraverso un processo di somiglianza tra quello che è presente prima della saccade e quello che è presente dopo la saccade. In pratica grazie al remapping, il cervello dovrebbe raffrontare lo stimolo percepito dal neurone prima della saccade (FF) e quello percepito dopo la saccade. Quando c'è congruenza tra ciò che è percepito prima della saccade e ciò che è percepito dopo la saccade allora significa che l'occhio deve essere passato da un punto di fissazione ad un altro e dunque il cervello percepisce che la variazione di stimoli nelle aree visive è dovuta ad una saccade. Se invece al contrario, non c'è congruenza tra prima e dopo la saccade allora il cervello percepisce che c'è stato un movimento esterno o che è apparso uno stimolo nell'ambiente esterno che ha attivato il neurone. In pratica, riconoscere se il movimento proviene dall'esterno o da movimenti della retina, si basa esclusivamente su processi di congruenza e somiglianza. Il fenomeno del remapping o 'shift del campo recettivo' è stato rilevato e scoperto inizialmente nel LIP [24, 25, 26] e successivamente anche nell'area visivo-motoria frontale, l'area FEF [27]. Inoltre il fenomeno del remapping è stato altresì osservato anche nelle aree visive extrastriate [22], e nel collicolo superiore. Il metodo sperimentale utilizzato per rilevare il remapping consiste nel sondare e rilevare l'attività di due neuroni in posizioni differenti prima e

dopo la saccade, applicando brevi lampi di luce (flash). Questi esperimenti sono stati effettuati su primati (macachi) [22, 24, 25, 27].

Quando la scimmia fissava un punto, il neurone che rispondeva allo stimolo era esclusivamente quello che aveva il campo recettivo prossimo o in corrispondenza dello stimolo.

Appena prima della saccade però, anche l'altro neurone (il cui campo recettivo, dopo la saccade, si andava a posizionare in corrispondenza dello stimolo) rispondeva alla sonda lampeggiante. Conclusa la saccade la sonda lampeggiante stimolava esclusivamente il secondo neurone, quello del campo recettivo futuro (FF).

L'aumento della sensibilità nel campo ricettivo futuro non è un'attività correlata solamente alla saccade perché, in assenza di stimolo, non si verifica un aumento di attività del neurone. Dunque lo spostamento dei campi recettivi è un fenomeno che viene rilevato solo in concomitanza di due fattori: la pianificazione saccadica (e quindi la presenza del segnale di corollary discharge) e la presenza di uno stimolo.

## **2.4 PERCORSO NEURALE DEL COROLLARY DISCHARGE**

Una volta scoperto il fenomeno del remapping e l'importanza che ha il segnale di corollary discharge per la generazione di tale fenomeno, si è reso necessario andare ad identificare un percorso, un 'pathway' attraverso cui avviene il trasferimento dell'informazione portata dal segnale di corollary discharge. Sfortunatamente, a differenza dei percorsi visivi seguiti dagli stimoli provenienti dalla retina, e dei percorsi di innervazione dei muscoli oculomotori, i quali sono oggi ben definiti, ancora oggi non è del tutto chiaro quale sia il percorso seguito dal segnale di corollary discharge.

Un percorso particolarmente interessante, e che attualmente sembra il più accreditato, è un percorso che partendo dagli strati intermedi del collicolo superiore, passa dal nucleo mediale dorsale (MD) del talamo e arriva al FEF [13, 14, 17]. Le informazioni saccadiche nel collicolo superiore (SC) sono organizzate in una mappa retinotopica in modo che le informazioni relative alla saccade si trovano nelle stesse coordinate dello strato finale del percorso, che è il FEF.

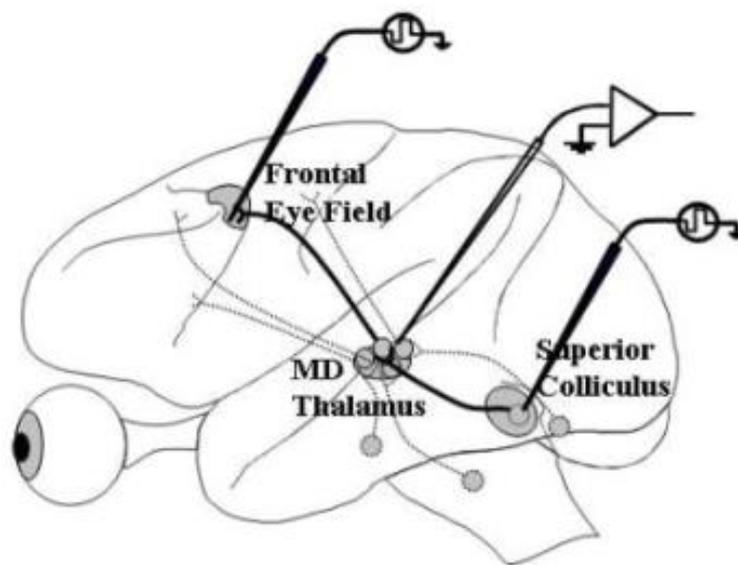


Fig. 18: Schema del percorso SC- MD- FEF [13]

Per dimostrare che tale percorso effettivamente trasporta il segnale di corollary discharge e che al contrario il segnale trasportato non è solamente parte di un loop nel circuito di generazione del movimento, Sommer e Wurtz 2004 [18], si basarono su studi precedenti riguardanti il corollary discharge in invertebrati per definire quattro criteri, in base ai quali, se i neuroni in esame soddisfano tali criteri, allora i neuroni in tale circuito sono più che potenziali candidati al trasporto di un segnale di corollary discharge [13, 14, 17, 18].

I criteri sulla base dei quali valutare se un circuito è portatore o meno del segnale di corollary discharge sono i seguenti quattro:

- Il corollary discharge dovrebbe provenire da una struttura cerebrale che è nota essere coinvolta nella generazione del movimento, ma che invia i propri segnali ad altre aree cerebrali e non direttamente agli effettori del movimento (i muscoli);
- Il segnale che viene trasportato deve rappresentare e codificare i parametri temporali e spaziali propri movimento;
- L'eliminazione di attività neuronale in tale pathway non dovrebbe compromettere i movimenti in compiti semplici che non richiedono un corollary discharge, cioè i neuroni che trasportano il corollary discharge non dovrebbero trovarsi nel percorso che produce il movimento;
- L'eliminazione del segnale di corollary discharge dovrebbe interrompere l'efficienza di compiti che richiedono tale segnale di corollary discharge.

Il primo criterio è soddisfatto dal fatto che il collicolo superiore (SC) è un'area coinvolta nella generazione del movimento, e da esso i segnali, oltre ad essere inviati ad aree del mesencefalo e del ponte lungo il percorso dei muscoli extraoculari che guidano il movimento, seguono anche un percorso accessorio verso l'area MD del talamo che proietta all'area FEF della corteccia frontale. Il secondo criterio è soddisfatto dal fatto che i neuroni nell'area MD del talamo hanno un'attività iniziale che precede l'inizio della saccade (in media 66 ms prima della saccade), e hanno attività differente in base alla direzione della saccade da effettuare.

Per soddisfare il terzo criterio invece, Sommer e Wurtz disattivarono i neuroni dell'area MD del talamo e determinarono se la scimmia potesse effettuare saccadi verso bersagli visivi. Dopo l'inattivazione, l'accuratezza, la latenza e la velocità di picco delle saccadi non risultavano alterate. Pertanto, i segnali mediati dall' MD non sembravano essere usati per generare singole semplici saccadi.

Il quarto e più critico criterio richiese di eliminare il segnale di corollary discharge durante compiti che necessitano di tale segnale. Il compito o test utilizzato, è il compito doppio-passo (ovvero double-step task). In questo task, la scimmia viene addestrata ad eseguire due saccadi successive verso due stimoli lampeggianti (T1, T2). I flash (bersagli) vengono lampeggiati in rapida successione mentre la scimmia mantiene la fissazione centrale. La scimmia deve effettuare le due saccadi verso i bersagli nell'ordine in cui

vengono presentati. Poiché i lampi di luce sono di breve durata, i bersagli non sono presenti durante i movimenti degli occhi (saccadi). La programmazione della prima saccade su T1 è semplice, infatti è una saccade guidata visivamente: la dimensione e la direzione della saccade corrispondono alla posizione retinica del primo stimolo T1. La programmazione della seconda saccade in T2 risulta invece essere più complessa: il cervello deve tener conto della differenza tra la posizione dell'occhio iniziale (prima della prima saccade a T1), e la nuova posizione dell'occhio (dopo la prima saccade a T1). Dunque, il sistema (cervello) deve rimappare la traccia di stimolo del secondo stimolo (T2) dalle coordinate della posizione iniziale dell'occhio (prima della prima saccade a T1) alle nuove coordinate della posizione dell'occhio (dopo la prima saccade a T1). [19]

Secondo Sommer e Wurtz, l'inattivazione del MD della scimmia avrebbe dovuto alterare la prestazione della scimmia nell'effettuare la seconda saccade verso il secondo bersaglio in T2, infatti la scimmia avrebbe dovuto effettuare la seconda saccade in T2 come se non avesse mai fatto la prima saccade in T1, cioè come se a seguito della prima saccade la scimmia stesse fissando lo stesso punto iniziale di fissazione (prima della saccade in T1). Come previsto da Sommer e Wurtz la seconda saccade veniva effettuata come se la prima saccade in T1 non fosse mai stata fatta, cioè il sistema (cervello) non riusciva a rimappare la traccia del secondo stimolo (T2) dalle coordinate della posizione dell'occhio durante la fissazione alle coordinate della posizione dell'occhio dopo la prima saccade [18, 20].

Con riferimento alla Fig 19, infatti si può notare come la scimmia anziché effettuare una prima saccade orizzontale e una seconda verticale, quando viene inattivato l'MD la scimmia effettua una prima saccade orizzontale (giusta) e una seconda saccade in diagonale (errata).

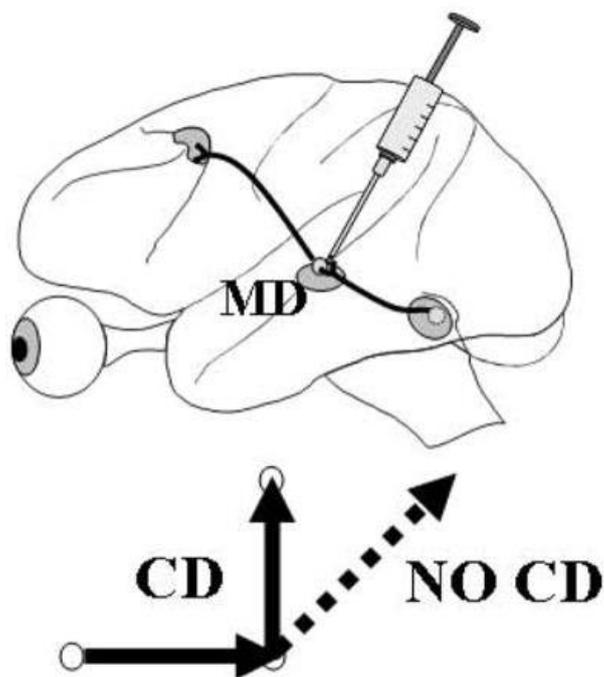


Fig. 19: Inattivazione dell'MD e conseguente errore nella localizzazione di uno stimolo in un test a doppio passo [13]

Dunque riassumendo, secondo Sommer e Wurtz il corollary discharge è trasmesso lungo il percorso SC-MD-FEF lungo il quale i segnali provengono dall' SC (che è una nota area visivo-motoria) e trasportano i parametri temporali e spaziali della saccade futura; bloccare il percorso in corrispondenza del MD, non influenza le saccadi in un compito di singola saccade, ma le influenza in un compito a doppio passo che richiede necessariamente una rielaborazione interna dei segnali visivi percepiti in base alla saccade avvenuta precedentemente[18, 20].

Trovato il percorso che trasporta il corollary discharge, la domanda successiva che si sono posti i ricercatori Sommer e Wurtz è se vi sia corrispondenza spaziale e temporale tra il corollary discharge e lo "shift" (o remapping) dei campi recettivi (si veda la sezione 2.3). Se lo "shift" dei campi recettivi nei neuroni del FEF è dovuto al corollary discharge allora, tali campi recettivi nel FEF dovrebbero spostarsi a salti (dal CF all'FF), anziché espandersi con continuità dal CF al FF. Infatti, il segnale di corollary discharge è generato dall' SC che è topograficamente ordinato, e pertanto codifica il vettore della saccade imminente; pertanto lo shift dei campi recettivi dovrebbe verificarsi come un 'salto', ovvero come se fosse guidato

da questo vettore della saccade imminente piuttosto che espandersi con continuità come avverrebbe se i campi recettivi fossero guidati dal segnale di posizione dell'occhio. Tale ipotesi fu verificata tramite sonde lampeggianti, e nei punti intermedi tra il CF e il FF non venne rilevata attività significativa, come mostrato in Fig. 20.

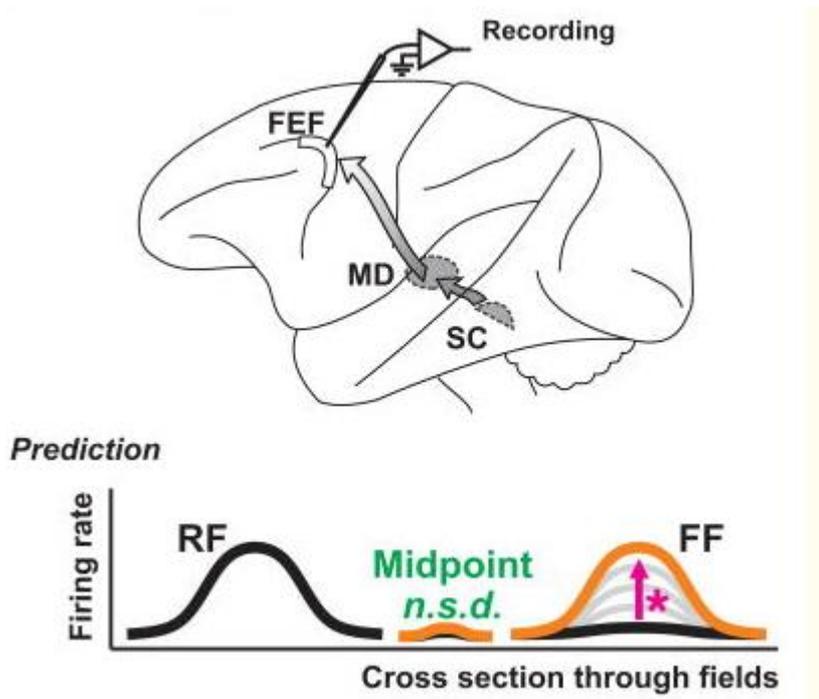


Fig. 20: Rilevazione segnali nel FEF; tra il CF e il FF non è presente attività [13]

Per quanto riguarda la correlazione temporale tra il fenomeno dello shift dei campi recettivi e il segnale di corollary discharge generato dall'SC, è utile osservare che i neuroni dell'SC hanno una caratteristica temporale precisa: essi cominciano ad attivarsi circa 100 ms prima della saccade raggiungendo un picco di attività appena prima l'inizio della saccade. Se il corollary discharge generato dall'SC agisce sui neuroni del FEF per produrre lo shift dei campi recettivi, bisogna attendersi che questo shift sia maggiormente sincronizzato con la saccade che non con lo stimolo visivo. In effetti, si è osservato che l'attività di un neurone con campo recettivo nel FF è meglio sincronizzata con l'inizio della saccade che non con l'inizio dello stimolo nel FF, in accordo con l'ipotesi che il CD generato nell'SC guidi lo spostamento dei campi recettivi.

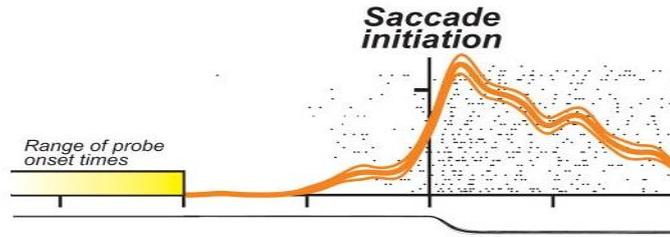


Fig. 21: Attività di un neurone con campo recettivo nel FF sincronizzata con l'insorgenza della saccade. [14]

Come noto, la latenza di un neurone del FEF ad un flash presentato nel proprio CF, varia tra i 50 ms e gli 80 ms. Per un flash presentato nel FF invece la gamma di tempi di inizio attività si estende circa da 100 ms prima della saccade a 200 ms dopo di essa, con un inizio medio di circa 24 ms dopo l'avvio della saccade. Nell'area MD del talamo, invece il tempo di inizio di attività del corollary discharge è di circa 72 ms secondi prima della saccade. Dunque, l'attività del corollary discharge in MD precede mediamente l'inizio dell'attività nei FEF (con riferimento al FF) di circa 96 ms ( $72 + 24$ ). Questa relativamente lunga latenza porta a pensare che lo shift dei campi recettivi non sia esclusivamente dovuto ad una proiezione dall' MD al FEF, ma che possa derivare da una rete multisinaptica ancora da esplorare.

Con riferimento alla tempistica di attivazione delle aree appena descritta, vale la pena chiarire sull'affermazione che lo spostamento del campo recettivo costituisca un meccanismo anticipatorio rispetto alla saccade. Come detto in precedenza infatti il tempo medio di remapping nell'area FEF è di circa 24 ms dopo che la saccade è iniziata. In tal caso è opportuno definire questo remapping come anticipatorio? In effetti, la risposta è negativa, se con il termine anticipatorio ci si riferisce all'insorgenza della saccade; viceversa la risposta è affermativa se con il termine anticipatorio ci si riferisce alla normale latenza dei neuroni ad uno stimolo (50-80 ms dopo la comparsa dello stimolo) [13, 14]. Infatti, in assenza del fenomeno del remapping, un neurone dovrebbe rispondere a uno stimolo presentato nel FF (il campo recettivo del neurone dopo la saccade) solo dopo un tempo pari a 50-80 ms successivo al termine della saccade.

Fino a questo momento si è parlato del percorso seguito dal segnale di corollary discharge (con origine nell'SC) verso i neuroni dell'area FEF nella

corteccia frontale, che mostrano il fenomeno del remapping o shift dei campi recettivi (ovvero tali neuroni rispondono ad uno stimolo presentato nel loro future field prima che la saccade si sia conclusa o addirittura prima dell'inizio della saccade). Come anticipato, tuttavia, non solo i neuroni nel FEF ma anche in altre regioni, in particolare nella corteccia laterale intraparietale (LIP) ma anche nelle regioni visive extrastriate (quali la V3 e la V2) mostrano questo fenomeno [28]. È verosimile, pertanto, che anche tali aree ricevano il segnale di corollary discharge. In particolare, l'area LIP e l'area FEF sono note essere fortemente interconnesse [19]; pertanto l'area LIP potrebbe ricevere il segnale di corollary discharge dal FEF. L'area LIP potrebbe ricevere il corollary discharge anche direttamente dall'SC, attraverso il pulvinar (via SC-pulvinar-LIP). Analogamente, le aree visive extrastriate potrebbero ricevere il corollary discharge dall'area FEF (quest'ultima infatti manda dense proiezioni verso le regioni extrastriate visive) [19]; alternativamente il remapping che si osserva nelle regioni visive extrastriate potrebbe riflettere l'influenza di proiezioni feedback della regione LIP [28].

## **2.5 ESPERIMENTI IN LETTERATURA RIGUARDANTI RISPOSTE VISIVE DURANTE MOVIMENTI SACCADICI**

Nella presente tesi si è focalizzata l'attenzione su tre esperimenti che testimoniano tre fenomeni riguardanti risposte visive durante movimenti saccadici e che sono stati messi in relazione al segnale di "corollary discharge", cioè alla copia del comando motorio, con origine nell'SC:

- Remapping del campo recettivo con risposta anticipatoria (ovvero l'attività del neurone ad uno stimolo presentato nel suo campo recettivo futuro anticipa l'inizio della saccade);
- Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro (ovvero il neurone risponde a uno stimolo presentato nel campo recettivo futuro, anche se lo stimolo scompare prima dell'inizio della saccade);
- Compressione o mislocazione peri-saccadica (ovvero stimoli visivi mostrati per pochi ms durante la saccade a un soggetto vengono percepiti dal soggetto come spostati verso il target saccadico).

Con il termine di 'risposte visive' si vuole intendere dunque sia risposte di neuroni visivi (registrate in primati non umani), sia risposte percettive fornite da soggetti umani.

Nel seguito, vengono descritti nel dettaglio gli esperimenti che evidenziano questi tre fenomeni e i relativi risultati, in quanto questi esperimenti sono stati simulati con il modello realizzato nel presente lavoro di tesi.

## **2. 5. 1 REMAPPING DEL CAMPO RECETTIVO CON RISPOSTA ANTICIPATORIA**

Molti studi sperimentali sono stati svolti per studiare il fenomeno del remapping dei campi recettivi osservato in diverse regioni visive (aree extrastriate, LIP, FEF).

In particolare, gli studi presi in considerazione in questo elaborato sono studi effettuati su neuroni dell'area LIP da parte di Duhamel e colleghi [25] e da parte di Kusunoki and Goldberg [26], e su neuroni dell'area FEF da parte di Wilsaan e colleghi [27]. I tre lavori considerati hanno utilizzato tutti lo stesso set-up sperimentale

Tale setup sperimentale prevedeva di effettuare test su primati non umani (macachi), sui quali veniva impiantato un dispositivo di registrazione di attività neurale, idoneamente posizionato in base alla regione cerebrale di interesse (nel banco anteriore del solco arcuato per il FEF, nella corteccia intraparietale laterale per il LIP). Il posizionamento di tali dispositivi era

effettuato mediante immagini di risonanza magnetica. Durante i test, il primate veniva posizionato davanti a uno schermo in una stanza buia con la testa mantenuta fissa mediante un casco, e venivano registrati i movimenti dell'occhio mediante una bobina posizionata sulla sclera. In tutti e tre i lavori, venivano innanzitutto mappati i neuroni (del LIP o del FEF) durante un compito di fissazione. Il compito di fissazione consisteva nel proiettare una serie di stimoli sullo schermo mentre il primate manteneva lo sguardo fisso su un punto di fissazione. In tal modo si identificavano i campi recettivi dei neuroni. Durante la fissazione i neuroni rispondevano a stimoli proiettati nel loro campo recettivo con una latenza media di circa 70 ms.

Una volta rilevati i campi recettivi dei neuroni, venivano effettuate le prove sperimentali per rilevare i fenomeni (in questo caso le risposte dei neuroni visivi) durante movimenti saccadici. Le saccadi erano guidate mediante stimoli a bassa intensità proiettati sullo schermo. Il primate dunque doveva innanzitutto fissare un punto di fissazione iniziale (FP1) e poi effettuare una saccade guidata tramite la comparsa di un secondo punto di fissazione (FP2) proiettato in una posizione differente rispetto al punto di fissazione iniziale (FP1). L'inizio della saccade era misurato mediante il segnale proveniente dalla bobina. Ogni qual volta il primate compiva idoneamente la prova (ovvero svolgeva la saccade nel punto prestabilito) veniva premiato mediante la somministrazione di un liquido. Durante la saccade veniva inoltre proiettato un terzo stimolo visivo ad alta intensità, che fungeva da stimolo di interesse e di analisi per gli studi [25, 26, 27].

Il fenomeno dello shift del campo recettivo dei neuroni (con risposta anticipatoria) venne dimostrata da Duhamel e colleghi [25] attraverso uno stimolo che si accendeva 200/300 ms prima della saccade e terminava dopo la fine della saccade. La risposta di un neurone esemplare quando lo stimolo veniva applicato nel campo recettivo corrente (cioè nel campo recettivo del neurone prima della saccade) o nel campo recettivo futuro (cioè nel campo recettivo del neurone dopo la saccade) è mostrata nelle Figure 22 e 23.

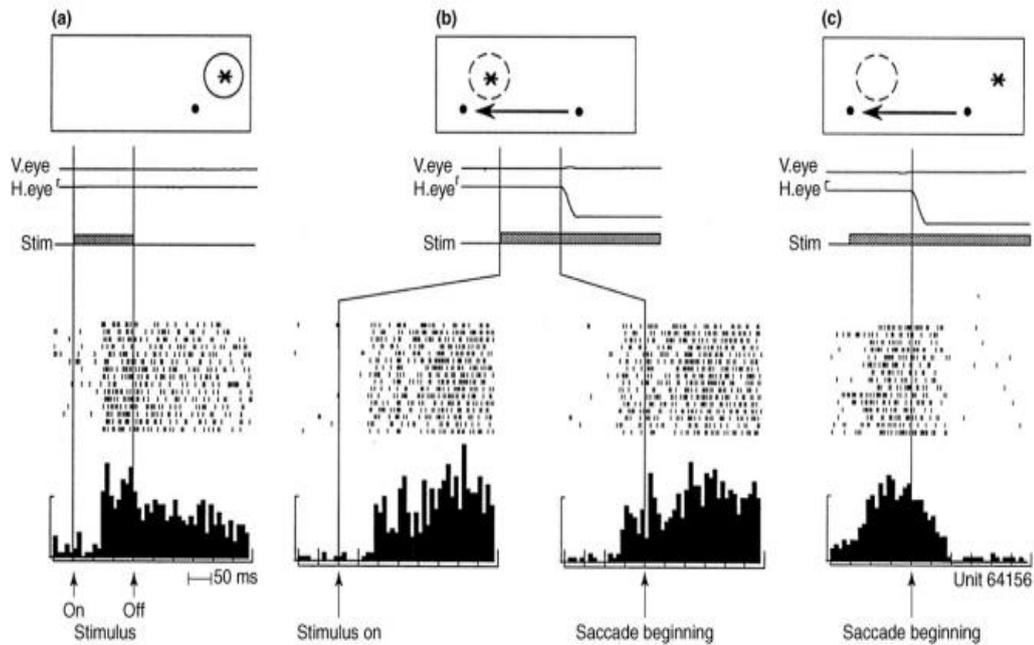


Fig. 22: Attività di un singolo neurone nell'area intraparietale (LIP). Ogni pannello mostra il punto di fissazione (rappresentato con un punto), la posizione del campo recettivo del neurone sotto misura alla fine di una prova (cerchio con linea piena o cerchio con linea tratteggiata), lo stimolo visivo (stella) e il movimento oculare (freccia). Le linee orizzontali sottostanti mostrano la posizione orizzontale e verticale dell'occhio e l'inizio e la fine dello stimolo visivo. I grafici sono allineati con l'evento indicato dalla lunga linea verticale. (a) Attività del neurone durante la prova di fissazione. In questo caso il campo recettivo corrente (CF) e futuro (FF) del neurone coincidono dato che non avviene la saccade. Lo stimolo è posizionato entro il campo recettivo del neurone. (b) Attività del neurone allineata con l'inizio dello stimolo (pannello a sinistra), e allineata con l'inizio della saccade (pannello a destra). In questo caso lo stimolo viene presentato nel campo recettivo futuro (FF) del neurone. Come si evince dal pannello a destra, in il neurone con stimolo nel FF comincia a rispondere ancora prima dell'inizio della saccade. (c) Attività del neurone allineata con l'inizio della saccade. In questo caso lo stimolo visivo è posizionato nel campo recettivo corrente (cioè quello prima della saccade) [25].



Fig. 23: Ingrandimento del grafico della Fig. 21, in cui viene mostrata l'attività del neurone allineata con l'inizio della saccade quando lo stimolo visivo è presentato nel campo recettivo futuro [25].

Con particolare riferimento alla figura 22 (figura a destra nel pannello b), si osserva che la risposta del neurone ad uno stimolo presentato nel suo campo recettivo futuro (FF) inizia addirittura prima dell'inizio della saccade e dunque presenta un'attività anticipatoria.

In modo analogo, Kusonoki e Goldberg [26], per testimoniare tale attività predittiva, utilizzarono una serie di stimoli visivi della durata di 100 ms proiettati sullo schermo ad istanti differenti rispetto all'inizio della saccade. Una volta effettuati tali test, Kusonoki e Goldberg calcolarono l'attività media temporale dei neuroni quando lo stimolo veniva presentato nel loro campo recettivo futuro (FF) e quando lo stimolo veniva presentato nel loro campo recettivo corrente (CF). L'attività media veniva calcolata nell'intervallo di tempo compreso tra i 50 ms e i 350 ms dall'apparizione dello stimolo [26]. I dati così ottenuti vennero presentati nel grafico mostrato in Fig. 24. In tale grafico, i valori dell'ascissa corrispondono alla differenza tra l'istante di tempo in cui viene rimosso lo stimolo (stimulus off) e l'istante di tempo in cui inizia la saccade (saccade onset); valori negativi dell'ascissa si riferiscono quindi a stimoli che terminavano comunque prima dell'inizio della saccade; valori positivi dell'ascissa si riferiscono a stimoli che terminavano comunque dopo l'inizio della saccade. A titolo di esempio se la saccade inizia a 500 ms e lo stimolo viene applicato a 300 ms (e quindi rimosso a 400 ms), i risultati corrispondenti a questa configurazione di stimolazione sono rappresentati dal valore disposto a -100 ms.

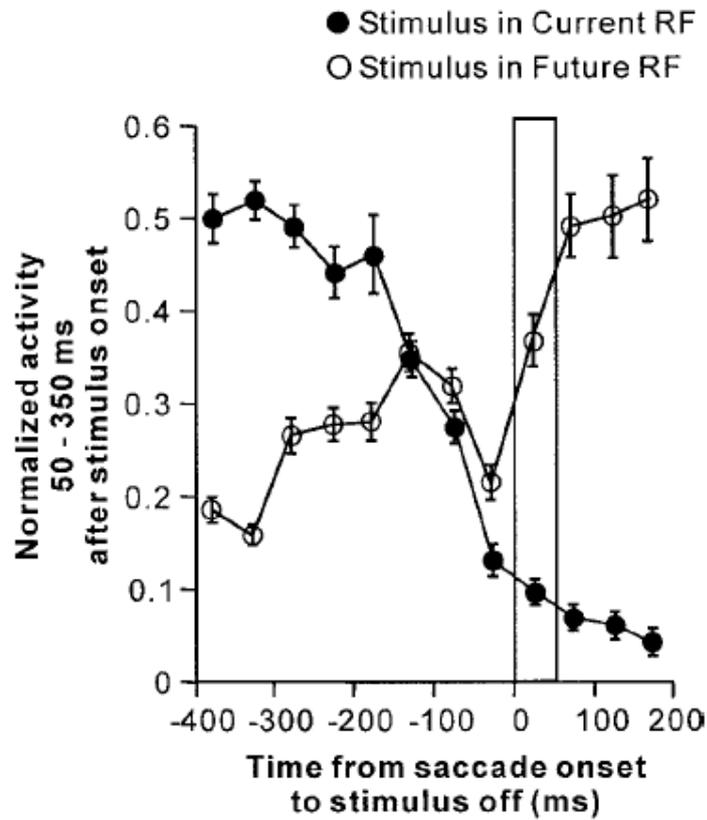


Fig. 24: Attività media dei neuroni del LIP quando lo stimolo viene presentato nel campo recettivo corrente (CF, campo recettivo del neurone prima della saccade) e quando lo stimolo viene presentato nel campo recettivo futuro (FF, campo recettivo del neurone dopo la saccade). L'attività media è calcolata nell'intervallo che va da 50 a 350 ms dopo l'inizio dello stimolo. Le due righe verticali rappresentano la durata approssimativa della saccade. Ascissa: tempo da inizio saccade a fine stimolo (ms); valori negativi implicano che lo stimolo è apparso e scomparso interamente prima della saccade [26].

Gli esperimenti di Kusunoki e Goldberg [26] e gli esperimenti di Duhamel e Goldberg [25], dimostrano come neuroni nell'area LIP mostrino una risposta, a stimoli presentati nel loro al campo recettivo futuro (FF), che addirittura precede l'inizio della saccade.

Risultati analoghi a quelli appena mostrati, in cui vi è un'attività anticipatoria nel neurone che codifica per il campo recettivo futuro sono stati ottenuti anche da da parte di Wilsaan e colleghi [27] nell'area FEF.

## 2. 5. 2 MEMORIA DELLO STIMOLO NEL CAMPO RECETTIVO FUTURO

Per memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro non si intende una memoria basata su immagini impresse sulla retina, ma bensì di una memoria che si aggiorna in base alla saccade effettuata.

Più precisamente il neurone mostra una ‘memoria’ dello stimolo presentato nel suo campo recettivo futuro anche se lo stimolo viene rimosso prima dell’inizio della saccade. Questo fenomeno è stato evidenziato negli studi sperimentali mediante un task (single-step), in cui uno stimolo visivo (flash) di 50 ms, spariva prima dell’inizio saccade. Più precisamente, Duhamel e colleghi [25] utilizzarono il medesimo set sperimentale adottato negli esperimenti sopradescritti, ma in tal caso lo stimolo proiettato sullo schermo aveva una durata di soli 50 ms, e veniva mostrato sullo schermo approssimativamente 150 ms prima della saccade. Dunque, durante (e dopo) la saccade lo stimolo non era più presente.

Nonostante il fatto che lo stimolo non fosse più presente durante e dopo la saccade, il neurone nel cui campo recettivo futuro era comparso lo stimolo, una volta effettuata la saccade, presentava un’attività transiente (vedi Fig. 25).



Fig. 25: Attività di un singolo neurone nell’area intraparietale (LIP). Il pannello mostra il punto di fissazione (rappresentato con un punto), la posizione del campo recettivo all’inizio della prova (cerchio tratteggiato), la posizione del campo recettivo alla fine della prova (cerchio continuo), lo stimolo visivo (stella) e il movimento oculare (freccia). Le linee

orizzontali sottostanti mostrano la posizione dell'occhio in orizzontale e in verticale e l'inizio e la fine dello stimolo visivo. Il grafico mostra l'attività del neurone del campo recettivo futuro (FF), allineata con l'inizio della saccade [25].

Questo venne interpretato da Duhamel e colleghi come una memoria alla traccia dello stimolo, traccia che era stata rimappata in congiunzione con il movimento degli occhi. È importante osservare che esperimenti di controllo effettuati da Duhamel e Colby mostrarono che il neurone non rispondeva allo stimolo in assenza di saccade, né mostrava attività legata alla saccade in assenza di stimolo. L'ampiezza della risposta alla memoria della traccia era circa la metà dell'ampiezza di risposta ad uno stimolo presentato e persistente nel campo recettivo attuale del neurone.

La risposta alla traccia di memoria non si presenta se lo stimolo è inferiore a 50 ms e se è applicato a ridosso della saccade.

La risposta dei neuroni alla traccia di memoria nelle varie aree cerebrali è funzionale per permettere di tenere in memoria input visivi da successive fissazioni non più presenti dopo la saccade [24, 25].

Tale attività di memoria a uno stimolo nel campo recettivo futuro, spiega la capacità di effettuare correttamente il test a doppio passo (double-step task). Come già spiegato nella sezione 2.4, Sommer e Wurtz per identificare il percorso SC-MD- FEF disattivarono i neuroni della regione MD del talamo e in questa condizione studiarono le risposte della scimmia nel compito a doppio passo. La scimmia riusciva ad effettuare correttamente la prima saccade, ma non la seconda, infatti la seconda saccade veniva effettuata come se la prima saccade non fosse mai stata effettuata. Dunque, la disattivazione dei neuroni nella regione MD non permette di tener traccia di stimoli visivi cessati prima della saccade. Se i neuroni MD invece non vengono disattivati in modo tale che possano trasportare il corollary discharge, una volta effettuata la prima saccade, neuroni del LIP e FEF che codificano per il campo recettivo futuro (FF), presentano attività eccitatoria, la quale permette di identificare e ricalcolare la posizione dello stimolo (non più presente) rispetto al nuovo punto di fissazione. Grazie a tale memoria dunque siamo capaci di poter effettuare correttamente sia la prima saccade che la seconda saccade, la

quale è guidata non da uno stimolo esterno ma da una traccia di memoria presente all'interno del LIP e FEF.

## **2. 5. 3 MISLOCAZIONE DI BREVI STIMOLI VISIVI DURANTE MOVIMENTI SACCADICI**

Da studi effettuati da parte di Morrone e Ross [29] si è dimostrato che stimoli che appaiono per brevissimo tempo prima, durante e dopo una saccade vengono mislocalizzati, in altre parole un soggetto percepisce tali stimoli in una posizione differente rispetto a dove sono proiettati, e precisamente vengono percepiti spostati verso il target saccadico. Morrone e Ross [29] hanno dimostrato tale fenomeno di mislocazione mediante un esperimento effettuato su più soggetti aventi un'età compresa tra i 26 e i 65 anni.

L'esperimento prevedeva di:

- disporsi di fronte ad uno schermo con sfondo bianco;
- fissare un punto di fissazione ( $10^\circ$  a sinistra rispetto al centro dello schermo); tale punto di fissazione consisteva in uno stimolo visivo a bassa intensità;
- effettuare una saccade guidata verso un punto target ( $10^\circ$  a destra rispetto al centro dello schermo, dunque veniva effettuata una saccade con ampiezza di  $20^\circ$ );
- far apparire un brevissimo flash di 8 ms ad alta intensità in un punto nello schermo ad istanti differenti rispetto all'istante iniziale della saccade;
- indicare, da parte del soggetto, la posizione percepita del flash mediante l'ausilio di un righello che appariva sullo schermo 500 ms dopo che la saccade era terminata.

I brevissimi flash di 8 ms ad alta intensità venivano fatti apparire in 5 posizioni differenti sullo schermo:

- $0^\circ$  (centro dello schermo);
- $+ 20^\circ$  ( $20^\circ$  a destra rispetto al centro dello schermo);
- $- 20^\circ$  ( $20^\circ$  a sinistra rispetto al centro dello schermo);
- $- 7^\circ$  ( $-7^\circ$  a sinistra rispetto al centro dello schermo);
- $+ 27^\circ$  ( $27^\circ$  a destra rispetto al centro dello schermo).

I soggetti non erano a conoscenza né della posizione effettiva del flash né dell'istante in cui il flash veniva presentato, infatti i flash erano presentati in tempi random rispetto all'insorgenza della saccade.

Nelle figure 26 e 27, vengono mostrati con quadrati triangoli e cerchi le posizioni apparenti degli stimoli percepiti da quattro soggetti differenti.

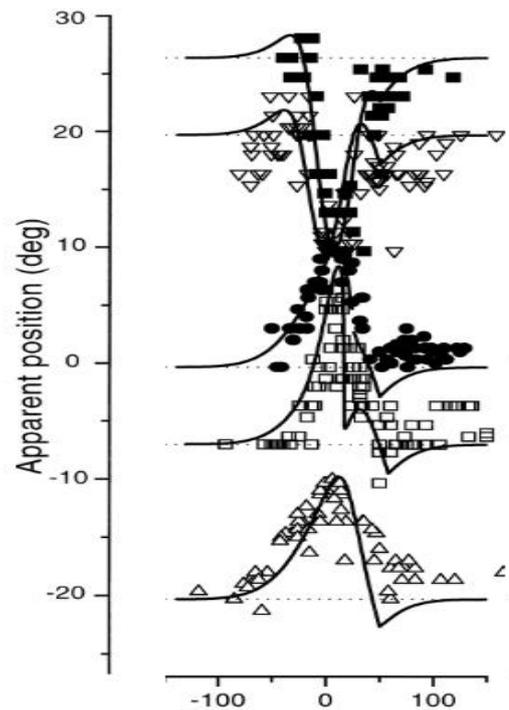


Fig. 26: Posizione apparente percepita da un soggetto di uno stimolo di breve durata (8 ms), in varie posizioni e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade. La posizione fisica dello stimolo era:  $-20^\circ$  (triangoli con apice in alto);  $-7^\circ$  (quadrati bianchi);  $0^\circ$  (cerchi neri);  $20^\circ$  (triangoli con apice in basso),  $+27^\circ$  (quadrati neri) [29].

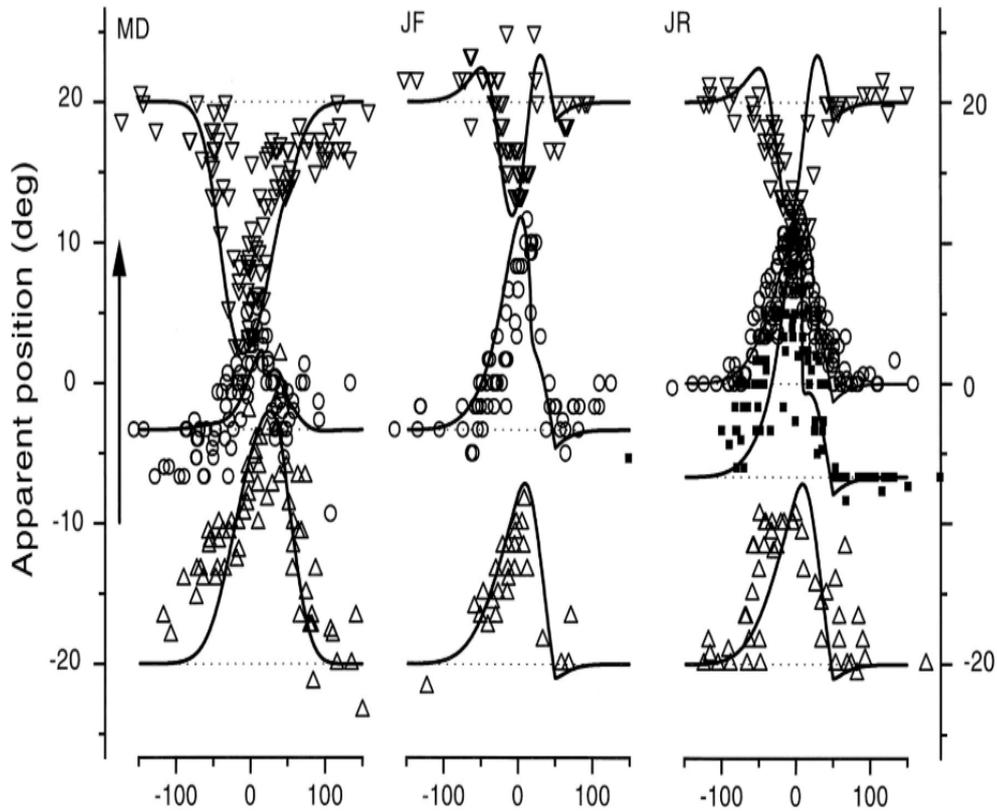


Fig. 27: Posizione apparente percepita da tre soggetti differenti di uno stimolo di breve durata (8 ms), in varie posizioni e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade. La posizione fisica dello stimolo era:  $-20^\circ$  (triangoli con apice in alto);  $-7^\circ$  (quadrati neri, soggetto JR);  $-3^\circ$  (cerchi per soggetti MD e JF);  $0^\circ$  (cerchi per soggetto JR),  $+20^\circ$  (triangoli con apice in basso) [29].

Come si può notare, facendo riferimento alle Figure 26 e 27, all'interno dell'intervallo di tempo compreso approssimativamente tra i  $-50$  ms e  $+50$  ms dall'inizio della saccade la posizione degli stimoli viene percepita spostata rispetto alla posizione fisica dello stimolo. Tale percezione distorta inizia prima dell'inizio della saccade e raggiunge un massimo nell'intorno del tempo  $t=0$  (inizio saccade), diminuendo progressivamente durante la saccade fino alla giusta localizzazione una volta conclusa la saccade. La percezione risulta corretta anche quando lo stimolo precede troppo (oltre i 50 ms) l'inizio della saccade. Particolarmente interessante è il fatto che in tutti i casi lo stimolo viene sempre percepito spostato verso la direzione del target saccadico. Più precisamente il soggetto, come detto in precedenza, doveva effettuare una saccade guidata verso il punto disposto a  $+10^\circ$  sullo schermo

(targeti saccadico dunque disposto a  $+10^\circ$ ), a partire dal punto di fissazione a  $-10^\circ$ . Se il brevissimo flash di 8 ms veniva fatto apparire oltre il punto target ( $+20^\circ$ ,  $+27^\circ$ ) esso veniva percepito spostato verso sinistra, ovvero verso il target saccadico a  $+10^\circ$ . Al contrario, se il brevissimo flash di 8 ms veniva fatto apparire a sinistra del target saccadico ( $-20^\circ$ ,  $-7^\circ$ ,  $-3^\circ$ ,  $0^\circ$ ) esso veniva percepito spostato verso destra, ovvero sempre verso il target saccadico a  $+10^\circ$ . Dunque gli stimoli, se venivano presentati per un tempo brevissimo a destra o a sinistra del target saccadico subivano una mislocazione e venivano percepiti spostati e più vicini al target saccadico.

Sebbene le basi biologiche di questo fenomeno non siano ancora chiare, potrebbe essere mediato attraverso meccanismi di attenzione visiva spazialmente localizzati nell'intorno del target saccadico, che tendono a polarizzare sopra soglia i neuroni che codificano questa regione con conseguente compressione dello spazio visivo verso tale punto.

# **3 MODELLO MATEMATICO E RETE NEURALE PER IL REMAPPING**

Un modello matematico è uno schema espresso in linguaggio matematico volto a rappresentare fenomeni o un insieme di fenomeni. Lo schema del modello può essere costruito mediante uno dei tanti concetti o teorie della matematica (o una loro combinazione): strutture algebriche o geometriche, equazioni algebriche, differenziali (ordinarie o alle derivate parziali), alle differenze finite, stocastiche, teoria della probabilità, dei giochi ecc.

Nei confronti dei fenomeni cui si riferisce, il modello matematico può avere una funzione meramente descrittiva ovvero ambire a una descrizione più profonda, al fine di consentire una previsione circa il loro andamento futuro. Tale previsione può limitarsi a delineare questo andamento soltanto in termini qualitativi, oppure determinarlo in termini quantitativi.

Inoltre, nei confronti di certe classi di fenomeni, il modello matematico può (o deve) assolvere una funzione prescrittiva o di controllo, ovvero indicare in che modo il fenomeno deve svolgersi al fine di rispondere nel modo più efficace a determinati fini.

Il modello matematico (rete neurale) creato nel presente lavoro mira a modellizzare l'anzidetto percorso SC-MD-FEF e riprodurre i dati sperimentali del remapping, della memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro e della compressione o mislocazione peri-saccadica.

## **3. 1 MODELLO DI PARTENZA**

La struttura dell'architettura del modello realizzato in questa tesi ha preso spunto da un lavoro di Sebastian Schneegans e Gregor Schöner. [30]

Con riferimento alla figura 27, il modello preso in considerazione comprende due moduli connessi tra loro: il modulo di aggiornamento dello sguardo (gaze update) e il modulo di trasformazione (transformation).

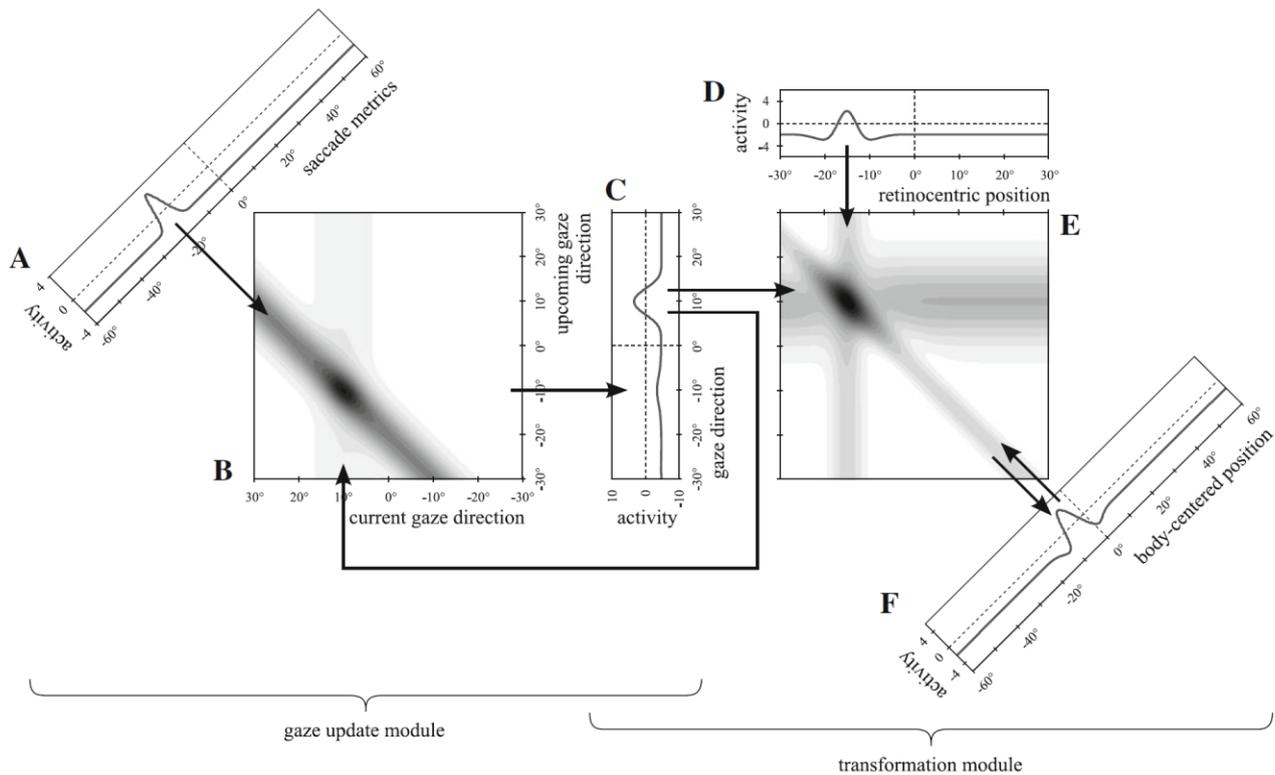


Fig. 27 Architettura del modello di Schneegans Schöner [30], comprendente il modulo di aggiornamento dello sguardo (gaze update module) e il modulo di trasformazione (transformation module). Il gaze update module comprende il saccade field (A), l'update field (B) e il gaze field (C). Il transformation module comprende il gaze field (C), il retinocentric field (D), il transformation field (E) e il body-centered field (F). Pertanto, i due moduli sono interconnessi attraverso il gaze field comune ad entrambi. Ogni modulo è costituito da campi 1D e campi 2D; nei campi 1D l'attività è rappresentata attraverso la deflessione della traccia rispetto al corrispondente spazio di coordinate; nei campi 2D l'attivazione è codificata mediante un codice a colori (qui in scala di grigi). Le frecce nere indicano le direzioni lungo cui le unità neuronali entro ciascun field mandano sinapsi alle unità neuronali di altri field. Le unità neuronali entro ciascun field sono interconnesse attraverso sinapsi laterali qui non rappresentate.

Il modulo di aggiornamento dello sguardo (gaze update module) è composto da tre campi differenti: saccade field, gaze field e update field. In questo modulo, la posizione corrente dello sguardo (in coordinate body-centered) codificata dal gaze field viene aggiornata in maniera predittiva mediante un segnale di CD che codifica una saccade imminente nel saccade field (in coordinate retinocentriche).

Il modulo di trasformazione (transformation module) è composto da: il retinocentric input field, il transformation field, il body centered field e il gaze field che è l'elemento in comune tra i due moduli. Questo modulo svolge due

funzioni. Innanzitutto, converte la posizione di uno stimolo visivo, da coordinate retinocentriche (come rappresentato nel retinocentric input field) a coordinate body-centered (nel body centered field) sulla base della posizione dello sguardo codificata in coordinate body-centered (nel gaze field). Inoltre, tenendo conto che il gaze field si aggiorna sulla base di una saccade, la proiezione del transformation field sulla dimensione retinocentrica (tale proiezione è definita retinocentric output field e non è rappresentata in figura 27) implementa lo shift retinocentrico dello stimolo visivo (cioè l'attivazione in coordinate retinocentriche si sposta dal neurone che codifica lo stimolo visivo in coordinate retinocentriche prima della saccade al neurone che codifica lo stimolo visivo in coordinate retinocentriche dopo della saccade).

Nella figura 27, sono mostrate (attraverso frecce nere) le direzioni lungo le quali le unità in ciascun field mandano sinapsi alle unità di un altro field. Inoltre, all'interno di ciascun field, le unità neuronali sono connesse attraverso sinapsi laterali del tipo a cappello messicano, non rappresentate nella Figura 27). Pertanto, ogni posizione in ciascun field è codificata non da un singolo neurone ma da un pool di neuroni vicini che tendono ad eccitarsi reciprocamente inibendo i più lontani.

Per meglio comprendere il funzionamento globale di tale modello, qui di seguito verrà analizzato prima il modulo di aggiornamento dello sguardo e poi il modulo di trasformazione.

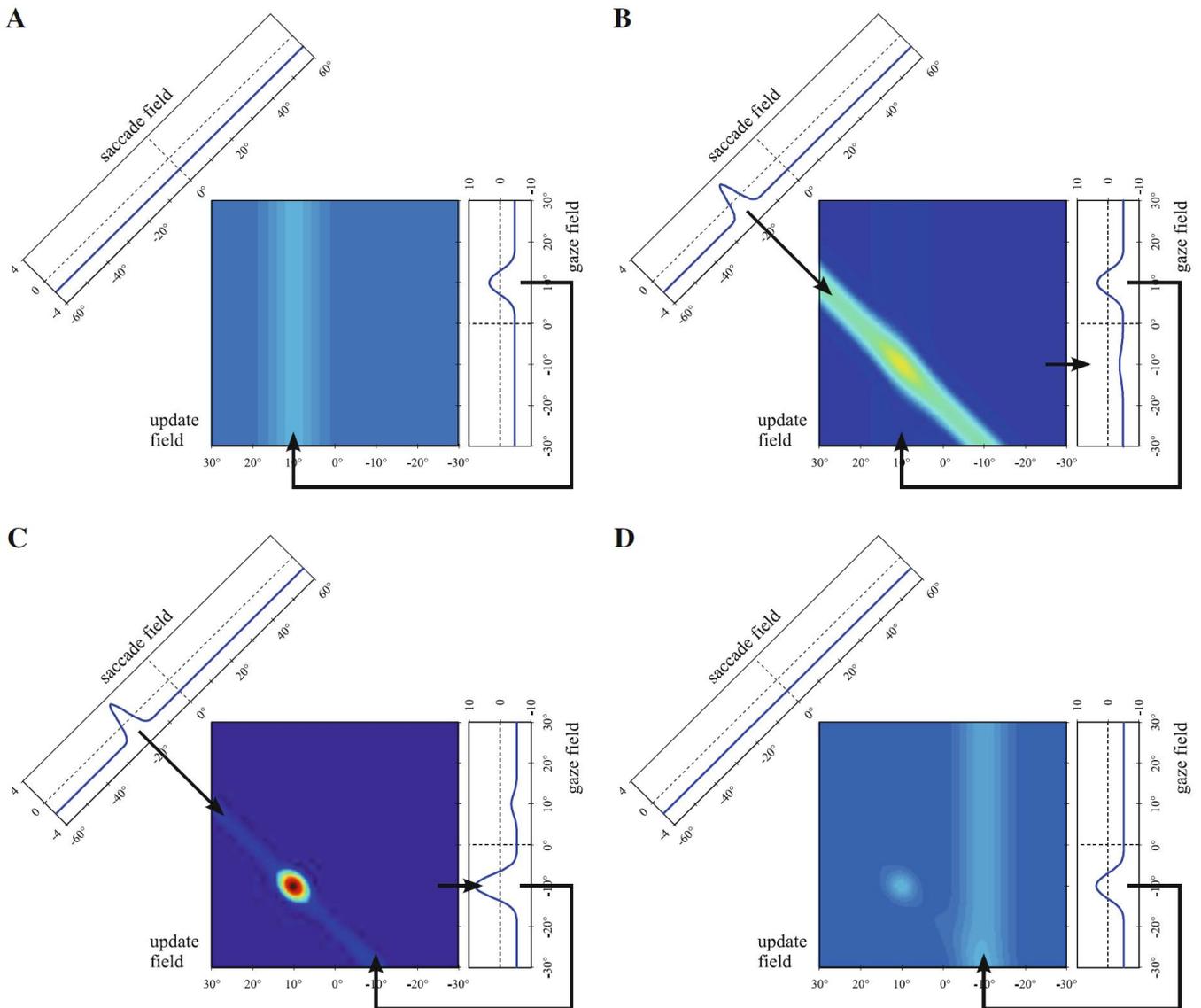


Fig. 28 Evoluzione delle attività nel modulo di aggiornamento dello sguardo (gaze update module) in seguito ad una saccade. In ogni pannello sono mostrati il saccade field, il gaze field e l'update field. Nell'update field (2D), l'attivazione è mostrata mediante una scala di colori (blu bassa attivazione, rossa intensa attivazione). Le frecce tra i field indicano le direzioni dominanti del flusso di informazione durante ogni istante di tempo. A) attività nell'update field prima della programmazione di una saccade: il gaze field (che codifica la posizione dello sguardo in coordinate body-centered, a  $+10^\circ$ ) genera una cresta di attivazione omogenea verticale sottosoglia; B) programmazione della saccade a  $-20^\circ$  e relativa attivazione di un picco nel saccadic field che proietta nell'update field lungo una diagonale che interseca l'input proveniente dal gaze field; C) il picco nell'update field viene proiettato all'indietro al gaze field generando un nuovo picco, che codifica la posizione aggiornata dello sguardo in coordinate body-centered ( $-10^\circ$ ) e sopprime il precedente picco; D). cessazione del segnale saccadico e l'attività nel gaze field rimane a  $-10^\circ$ . [30]

Con riferimento alla figura 28, il saccade field (fig. 28A) del modulo di aggiornamento dello sguardo rappresenta la metrica di un saccade imminente in un frame di riferimento retinocentrico. Il saccade field trasmette le informazioni che corrispondono ad un segnale del CD, come un picco input-driven avente durata fissa per ogni saccade. Ovvero viene applicato un input in corrispondenza alla posizione appropriata nel saccade field, in base alla saccade che si vuole simulare. Tale input viene generato con una forza costante e una durata fissa di 100ms. Il cambiamento reale di sguardo si assume che cominci 50ms dopo l'inizio di questo segnale e che richieda 50ms per completarsi. Durante quest'ultimo intervallo, l'input visivo viene annullato e l'attività del retinocentric input field del transformation module viene soppresso (si veda anche successiva figura 29).

L'update field (SD) nel modulo di aggiornamento dello sguardo è definito sullo spazio combinato tra la direzione dello sguardo corrente (asse orizzontale  $x$ ) e la direzione dello sguardo imminente (cioè aggiornato sulla base della direzione della saccade, asse verticale  $y$ ), entrambe espresse in coordinate body-centered. Indicando con  $v_G$  la direzione dello sguardo aggiornata, con  $v_{Gc}$  la direzione dello sguardo corrente e con  $v_S$  la direzione della saccade (in coordinate retinocentriche), si ha  $v_G(\text{asse } y) = v_{Gc}(\text{asse } x) + v_S$ . Da questa relazione segue che tutte le combinazioni di direzione corrente e direzione aggiornata dello sguardo corrispondenti ad una stessa direzione della saccade, giacciono su una linea diagonale attraverso l'update field (ovvero  $v_S = \text{costante} \rightarrow v_G(\text{sull'asse } y) = \text{costante} + v_{Gc}(\text{asse } x)$ ). Poiché, però, il modello assume che l'asse  $x$  sia orientato da destra verso sinistra (anziché da sinistra verso destra, cioè i valori lungo l'asse  $x$  crescono da sinistra verso destra), e quindi  $x = -v_{Gc}$ , si ha  $y = \text{costante} - x$ . Pertanto, affinché l'asse verticale fornisca il valore aggiornato della direzione dello sguardo, ogni unità neuronale nel saccade field (che codifica per una certa direzione della saccade) deve mandare sinapsi lungo una stessa linea diagonale (con pendenza negativa) nell'update field. Naturalmente in assenza di saccade imminente, la direzione corrente e la direzione aggiornata dello sguardo coincidono. Il gaze field stimola l'update field lungo una dimensione (quella orizzontale fig. 28 A), che porta ad una cresta omogenea di attività verticale. Il saccade field, come detto,

proietta diagonalmente nell'update field e fornisce un input più forte rispetto all'input proveniente dal gaze field.

In figura 28, inizialmente (pannello A) si assume assenza di input al saccade field (cioè non vi è alcuna saccade imminente) e si assume che la direzione attuale dello sguardo (in coordinate body-centered) sia a  $10^\circ$ ; il gaze field genera una cresta omogenea di attivazione verticale nell'update field di modesta intensità. Quindi (pannello B di figura 28) arriva un input saccadico, simulato attraverso il forte picco di attività localizzato nel saccade field, corrispondente ad una saccade in direzione di  $-20^\circ$  (in coordinate retinocentriche), generando una cresta diagonale di forte intensità nell'update field. Mentre la cresta di attivazione nell'update field provocata dal solo input del gaze field è di bassa intensità, le due creste di attivazione insieme sono sufficienti a produrre un picco localizzato nel punto di intersezione (fig. 28 B). A differenza del gaze field, i picchi nell'update field non sono autosostenuti, cioè decadono non appena l'input dal saccade field cessa. L'update field dunque con l'ingresso saccadico proveniente dal saccadic field, si aggiorna, genera un picco e proietta sullo stesso gaze field attraverso una proiezione orizzontale. Le proiezioni in entrata e in uscita dal gaze field sono disposte dunque perpendicolarmente le une alle altre nell'update field (fig. 28 C). Il picco nell'update field proiettato orizzontalmente nel gaze field dà luogo ad un forte picco di attivazione nel gaze field in corrispondenza alla posizione aggiornata dal gaze (ovvero, nell'esempio considerato alla posizione di  $-10^\circ$ ) che sopprime l'attività del picco precedente nella posizione di  $+10^\circ$ , (fig. 28C). Al cessare dell'input saccadico, il picco di attività nell'update field si estingue, mentre il picco di attività nel gaze field (alla nuova posizione) si auto-sostiene (grazie alle sinapsi laterali) e genera una cresta di attivazione verticale di bassa intensità nell'update field in corrispondenza alla posizione aggiornata ( $-10^\circ$ ).

Come detto in precedenza il gaze field è l'elemento di connessione tra gaze update modulo e il transformation module. Con riferimento alla figura 29 il transformation field del modulo di trasformazione, riceve in ingresso l'input dal retinocentric input field, che codifica la posizione dello stimolo visivo in coordinate retinocentriche e dal gaze field, che come abbiamo visto codifica

la posizione dello sguardo in coordinate body-centered, aggiornandola in caso di una saccade. Pertanto, il transformation field è definito sullo spazio combinato delle posizioni retinocentriche dello stimolo visivo e delle direzioni body-centered dello sguardo. L'input proveniente dal retinocentric input field (asse orizzontale), attiva localmente il transformation field lungo la dimensione retinocentrica e omogeneamente su tutte le direzioni dello sguardo, formando creste di attività verticali. L'ingresso dal gaze field (sull'asse verticale) crea allo stesso modo creste di attività orizzontali. (Fig. 29 A). Nel pannello A di Fig. 29 si fa l'esempio di sguardo posizionato a  $10^\circ$  in coordinate body-centered ed uno stimolo visivo posizionato a  $-20^\circ$  in coordinate retinocentriche (ovvero lo stimolo visivo è in posizione  $-10^\circ$  in coordinate body-centered). Si noti che nella Figura 29 viene anche indicato il retinocentric output field; esso rappresenta la proiezione del transformation field lungo la dimensione retinocentrica e permette di meglio mostrare lo shift retinocentrico dello stimolo visivo conseguente alla saccade (si vedano i pannelli successivi).

I due input al transformation field presi singolarmente non sono sufficienti per produrre un'attività rilevante nel transformation field ma combinati insieme formano, nel punto di intersezione tra le due creste, un'attività significativa per determinare la posizione centrata sul corpo (body-centered) di ogni stimolo visivo (attività nel body center field) (fig. 29 B). Precisamente, indicando con  $p_B$  la posizione di uno stimolo visivo in coordinate body-centered, è evidente che tale posizione è data dalla somma della posizione dello stimolo in coordinate retinocentriche ( $p_R$ ) e dalla direzione dello sguardo espressa in coordinate body-centered ( $v_G$ ), ovvero  $p_B = p_R + v_G$ . Da questa relazione segue che tutte le combinazioni di posizione retinocentrica e di direzione dello sguardo che corrispondono alla stessa posizione body-centered, giacciono su una linea diagonale attraverso il transformation field (ovvero  $p_B = costante = p_R + v_G \rightarrow v_G(\text{sull'asse } y) = costante - p_R(\text{sull'asse } x)$ ). Per ottenere dunque la trasformazione in coordinate body-centered, tutte le unità nel transformation field che giacciono sulla stessa linea diagonale (corrispondente alla posizione  $p_B$ ) mandano sinapsi all'unità corrispondente nel body-centered field. Inoltre, il body centered field manda sinapsi al transformation field lungo lo stesso

percorso diagonale da cui riceve in ingresso, permettendo così di ottenere un'attività autosostenuta tra i due campi. [30]. Nel pannello B di Figura 29, si osserva quindi come le proiezioni dal transformation field diano origine ad un evidente picco di attivazione nel body-centered field corrispondente alla posizione attuale dello stimolo visivo ( $-10^\circ$ ) in coordinate body-centered. In questo stesso pannello, l'input visivo viene soppresso in quanto questo pannello fa riferimento all'inizio di una saccade in direzione di  $-20^\circ$ .

Mentre avviene la saccade, nel caso esaminato in direzione  $-20^\circ$  (fig. 29C), il gaze field si aggiorna come già spiegato precedentemente, dando origine ad un forte picco di attività in corrispondenza alla nuova direzione dello sguardo ( $-10^\circ$ ) che tende a inibire il picco precedente a  $+10^\circ$ . Il nuovo picco di attività nel gaze field dunque genera una nuova cresta di attivazione orizzontale nel transformation field a  $-10^\circ$  (fig. 28 C), generando così un nuovo picco di attivazione lungo la stessa diagonale (si noti infatti che la posizione body-centered dello stimolo è rimasta invariata) in corrispondenza alla coordinata verticale della posizione aggiornata del gaze ( $-10^\circ$ ). Contemporaneamente la precedente cresta orizzontale nel transformation field, corrispondente alla precedente posizione del gaze ( $+10^\circ$ ), decade e il picco corrispondente nel transformation field decade; ciò fa decadere anche il picco a  $-20^\circ$  nel retinocentric output field (fig. 29 C). In sostanza, il picco di attivazione nel transformation field 'salta' da una posizione ad un'altra lungo la cresta diagonale, in seguito al cambiamento della direzione del gaze (fig. 29 D); ciò determina anche l'aggiornamento della posizione retinocentrica dello stimolo visivo nel retinocentric output field. Quest'ultimo infatti mostra un picco di attivazione a  $0^\circ$  che è la posizione aggiornata dopo la saccade dello stimolo visivo in coordinate retinocentriche.

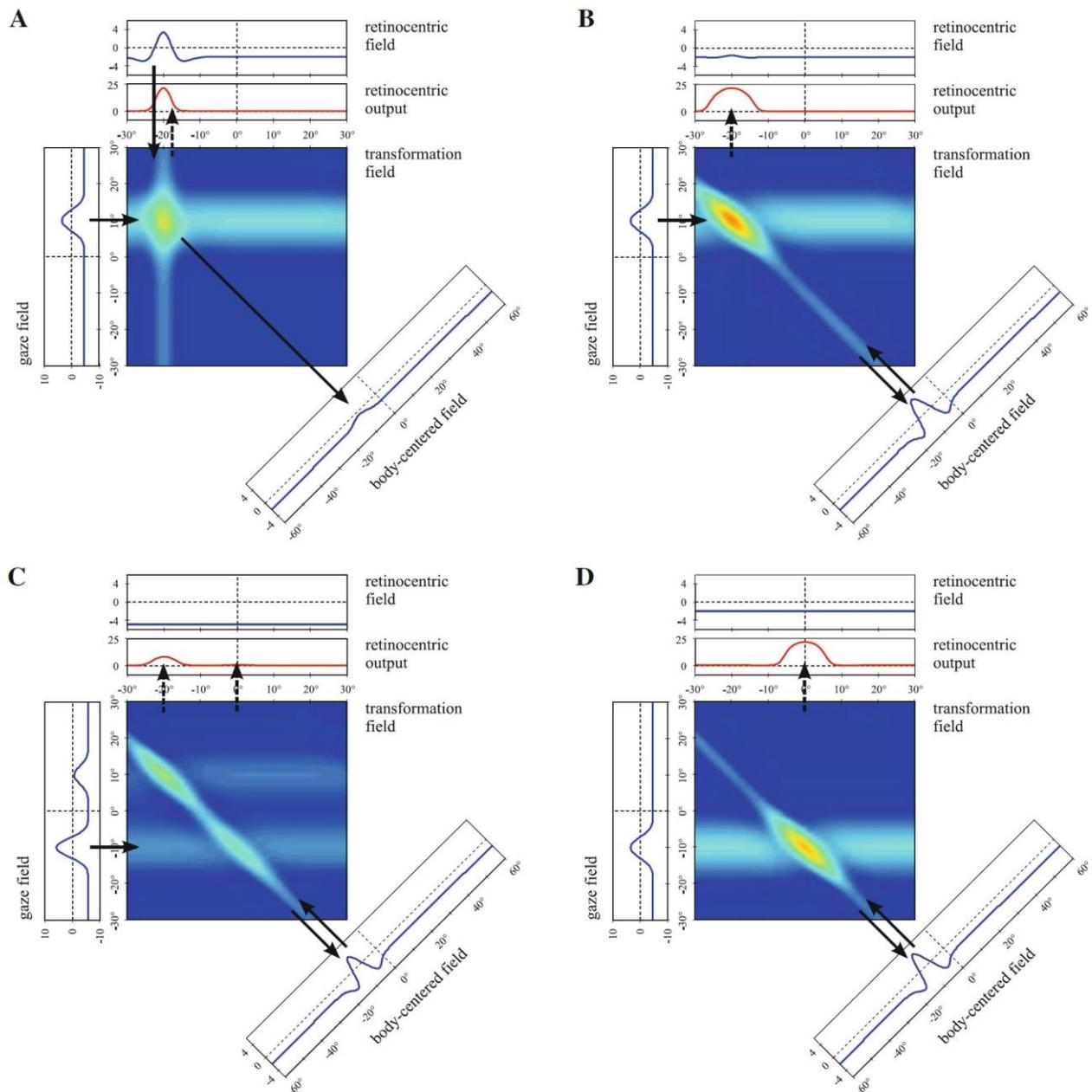


Fig. 29. Evoluzione delle attività nei campi del modulo di trasformazione (transformation module). In ogni pannello sono mostrati, il retinocentric input field, il gaze field, il transformation field, il body-centered field e il retinocentric output field (questo ultimo è la proiezione del transformation field lungo la dimensione retinocentrica). L'attività nel transformation field 2D è codificata con colori (rosso attività alta, blu attività bassa); le frecce indicano la direzione del flusso di informazione per ogni istante; A) attività in un istante di tempo successiva all'inizio di uno stimolo visivo a  $-20^\circ$ , sguardo fisso a  $10^\circ$ ; la combinazione del segnale proveniente dal gaze field e dal retinocentric input field genera un picco nel transformation field che genera una attivazione nel body centered field a  $-10^\circ$ ; B) disattivazione dello stimolo nel retinocentric input field corrispondente all'inizio di un input saccadico; C) e D) lo spostamento di attività nel gaze field (spostamento sguardo) produce una nuova cresta orizzontale nel transformation field con conseguente generazione di un nuovo picco nel transformation field e dunque nel retinocentric output field (a  $0^\circ$ ,

nuova posizione dello stimolo visivo in coordinate retinocentriche; l'attività nel body centered-field rimane invariata. [30]

Dunque, come è possibile notare il lavoro appena descritto riesce a riprodurre lo “shift” di attività nel retinocentric output, cioè ad aggiornare la posizione dello stimolo visivo in coordinate retinocentriche in seguito ad una saccade. Tuttavia, questo modello presenta diversi limiti.

Innanzitutto, pur riuscendo a riprodurre il fenomeno di memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro (si veda figura 30), non si dimostra che sia in grado di produrre il remapping anticipatorio come riportato nel lavoro di Duhamel et al (1992) [25].

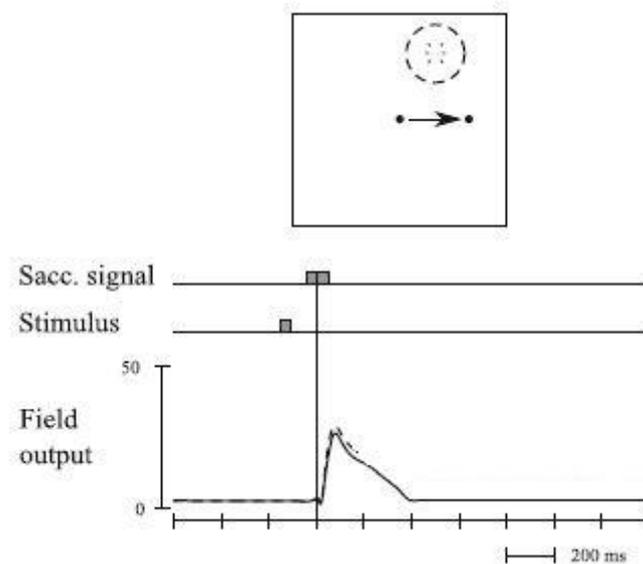


Fig. 30: Attività di un neurone del retinocentric output che codifica per il campo recettivo futuro (FF). Il pannello in alto mostra il punto di fissazione (rappresentato con un punto) prima della saccade e dopo la saccade, la posizione del campo alla fine della prova (cerchio tratteggiato) e il movimento oculare (freccia). Al di sotto vengono mostrati i tempi di applicazione del CD e dello stimolo visivo. Il grafico in basso mostra l'attività del neurone del campo recettivo futuro (FF) centrata con l'inizio della saccade. [30]

Inoltre, tale modello non riesce a riprodurre il fenomeno di mislocazione. Come ulteriore limite, il modello qui presentato di Shoner, prevede di sopprimere l'attività nel retinocentric input ogni qual volta inizia la saccade;

tale soppressione risulta necessaria affinché a fine saccade non permangano i due picchi di attività relativi al medesimo stimolo

Inoltre il modello appena descritto prevede che il segnale di saccade utilizzato sia un segnale binario (accessato o spento) che risulta differente rispetto ad un segnale di carattere biologico il quale prevede solitamente una fase graduale di attivazione e una fase graduale di decadimento.

Infine tale modello prevede la presenza esplicita di un body centered field, che permette di ottenere l'attività autosostenuta nel transformation field e che è fondamentale per aggiornare le coordinate retinocentriche dello stimolo visivo dopo la saccade. Tuttavia, mancano ancora chiare evidenze neurofisiologiche circa il coinvolgimento di regioni che codificano i segnali in coordinate body-centered, nei fenomeni di percezione visiva durante le saccadi. In questo lavoro si propone un modello che supera i precedenti limiti.

### **3. 2 DESCRIZIONE QUALITATIVA DEL MODELLO**

Sulla base del modello appena descritto, nel presente lavoro di tesi si è ideato un modello di rete neurale che permette oltre ad ottenere il fenomeno di remapping predittivo anche il fenomeno di mislocazione.

La rete ideata presenta diversi strati neuronali di elaborazione con funzioni differenti. Ogni strato della rete presenta una serie di neuroni topologicamente organizzati, ovvero neuroni adiacenti in uno strato codificano per posizioni dello spazio visivo adiacenti, con risoluzione di 1°.

Per semplicità si è considerato uno spazio visivo bidimensionale (ascissa X e ordinata Y) anziché tridimensionale e cioè uno spazio privo di profondità.

La figura 31 mostra l'architettura della rete neurale.

Il modello è costituito sostanzialmente da cinque strati, di cui uno strato bimodale, definito *transformation field*, uno strato monodimensionale, definito *monodimensional field* e tre strati bidimensionali, definiti *update field*, *attention field* e *visual field*. Il *transformation field* e il *monodimensional field* sono replicati; ogni coppia di *transformation field* +

monodimensional field è relativa ad una coordinata (lungo X o lungo Y) dello stimolo visivo.

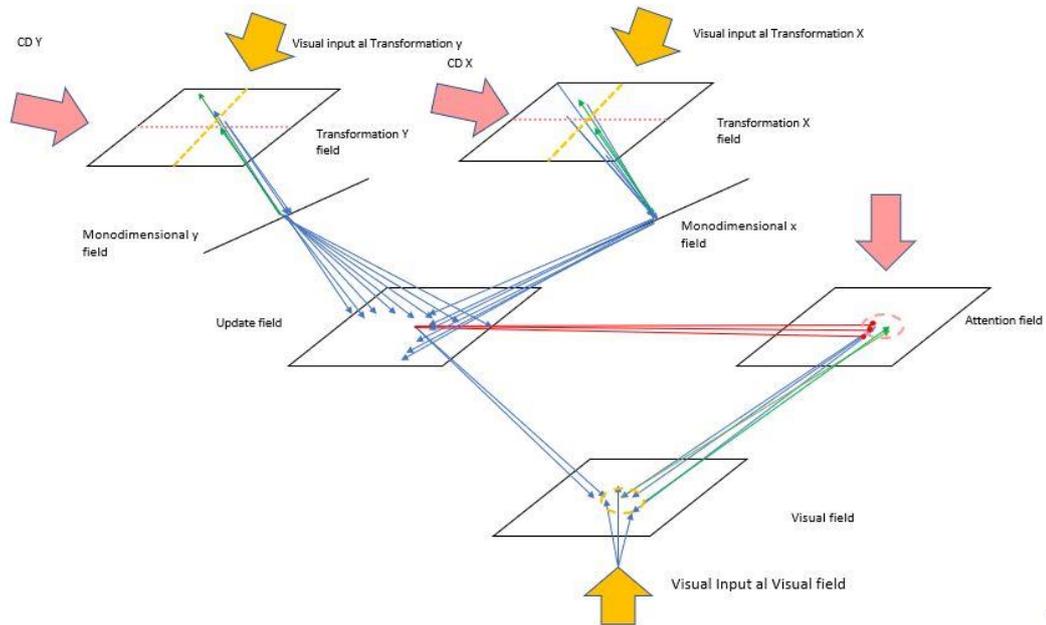


Fig. 31: Architettura della rete, le frecce blu e verdi rappresentano sinapsi eccitatorie tra uno strato e un altro (feedforward e feedback, rispettivamente), mentre le frecce rosse rappresentano le sinapsi inibitorie che vanno dall'update field all'attention field. Le frecce spesse di colore rosa rappresentano l'ingresso del corollary discharge in ingresso all'attention field e ai transformation field; le frecce spesse di colore giallo rappresentano lo stimolo visivo in ingresso al visual field e ai transformation field.

Con riferimento alla figura 31, l'uscita della rete viene letta dal visual field. Il visual field riceve in ingresso oltre che uno stimolo visivo, proveniente dalle aree visive primarie, anche sinapsi eccitatorie provenienti dall'update field e dall'attention field che influenzano il comportamento del visual field durante la saccade.

Per comprendere come i due strati influenzano il visual field bisogna prima spiegare da cosa dipende la loro attività.

*Transformation field e monodimensional field* - A monte dell'update field è presente un blocco di elaborazione di coordinate (in alto nella fig. 31), costituito dalla replica di una coppia di field (il transformation field e l'update field) il quale ha la funzione di estrapolare separatamente la coordinata X e la coordinata Y che avrà lo stimolo visivo dopo la saccade.

Nel dettaglio questo blocco di elaborazione comprende due vie: una per l'identificazione della coordinata X dello stimolo e una per l'identificazione

della coordinata Y dello stimolo. Ognuna di queste vie separate comprende due strati (transformation field e il monodimensionale field) fortemente connessi tra loro.

Ogni transformation field è definito su uno spazio che combina la posizione retinocentrica dello stimolo visivo, e la posizione retinocentrica del corollary discharge, ovvero delle coordinate della saccade da effettuare. Si noti che qui tutte le posizioni sono definite in coordinate retinocentriche. In seguito, la posizione in cui andrà a portarsi la fovea in conseguenza della saccade verrà definito target saccadico (il quale avrà una coordinata X e una coordinata Y). Il corollary discharge stimola il transformation field generando una cresta omogenea di attività orizzontale centrata sulla coordinata (X o Y) del target saccadico, mentre lo stimolo visivo stimola il transformation field generando una cresta omogenea di attività verticale centrata sulla coordinata (X o Y) del target visivo. La combinazione delle due creste genera, in corrispondenza dell'intersezione delle stesse, una regione ad alta intensità che identifica la coordinata (in X o in Y) che avrà lo stimolo visivo dopo la saccade. Per meglio comprendere questo, facciamo ad esempio riferimento al modulo costituito dal transformation field e dal monodimensional field, relativo all'aggiornamento della coordinata X dello stimolo visivo. Innanzitutto si consideri che indicando con  $v_{sX}$  la posizione lungo X del target saccadico e con  $v_{vX}$  la posizione attuale lungo la coordinata X dello stimolo visivo, la posizione futura  $v_{vXu}$  dello stimolo visivo lungo la coordinata X risulta data da  $v_{vXu} = v_{vX} - v_{sX}$ . Quindi le combinazioni di tutte le posizioni dello stimolo visivo e del target saccadico che determinano una stessa posizione futura dello stimolo visivo pari a  $c$  soddisfano l'equazione  $v_{sX} = v_{vX} - c$ . Si assuma ora che il transformation field sia definito su uno spazio 2D con la posizione del target saccadico lungo l'asse verticale (y) da  $+40^\circ$  a  $-40^\circ$  dal basso verso l'alto (cioè valori positivi in basso e valori negativi in alto), e con la posizione attuale dello stimolo visivo lungo l'asse orizzontale (x) da  $-40^\circ$  a  $+40^\circ$ , da sinistra verso destra. In tale organizzazione, tutti i punti che giacciono sulla linea diagonale  $y = x - c$  (con  $c$  valore costante compreso tra  $-40^\circ$  e  $+40^\circ$ , si noti che tale linea ha pendenza negativa nel piano 2D considerato per come è fatta l'asse y), corrispondono alla stessa posizione futura dello stimolo visivo pari a  $c$ . Ad esempio, la linea diagonale nel

transformation field che ha agli estremi coordinate x e y pari a (-40°, -30°) e (30°, 40°) corrisponde alla posizione futura dello stimolo visivo lungo la coordinata X dello spazio pari a -10°.

Tenuto conto di quanto sopra spiegato, tutte le unità neuronali lungo ogni linea diagonale del transformation field mandano sinapsi eccitatorie (con pattern gaussiano) centrate sull'unità neuronale dello strato monodimensionale che codifica la posizione futura dello stimolo visivo. Il monodimensional field, a sua volta, reinvia sinapsi eccitatorie al transformation field lungo lo stesso percorso diagonale da cui riceve in ingresso. La forte connessione tra i due strati permette di ottenere un'auto eccitazione tra i due strati, in modo tale da mantenere attività anche quando lo stimolo visivo in ingresso alla rete non è più presente.

*Update field:* L'update field ha l'obiettivo di combinare le informazioni dai due monodimensional fields per ricavare la posizione futura dello stimolo visivo sia lungo la direzione orizzontale X dello spazio che lungo la direzione Y dello spazio. A tale scopo, i due monodimensional field a loro volta inviano sinapsi all'update field il quale combina le informazioni ed estrapola le coordinate in x e in y che avrà il target visivo nel campo visivo futuro. Precisamente l'input proveniente dal monodimensional X (asse orizzontale) attiva localmente l'update field formando una cresta di attivazione verticale, mentre l'input proveniente dal monodimensional Y (asse verticale) attiva localmente l'update field formando una cresta di attivazione orizzontale.

I due input di per sé non sono sufficienti per produrre un'attività significativa nell'update field ma combinati insieme formano, nel punto di intersezione tra le due creste, un'attività significativa in corrispondenza alla posizione futura dello stimolo visivo nello spazio 2D. L'update field a sua volta stimola il visual field generando attività neurale nella regione che codifica per il campo recettivo futuro dello stimolo, permettendo così di ottenere il remapping nel visual field.

*Attention field* - L'attention field (a destra nella fig. 31) è influenzato da tre contributi.

Il primo contributo riguarda il segnale di corollary discharge (CD), il quale genera nell'attention field una bolla di attivazione di bassa intensità centrata sulle coordinate retinocentriche del target saccadico. Il segnale di corollary

discharge da solo non è sufficiente per produrre attività significativa nell'attention field tale da poter eccitare e influenzare il visual field.

Il secondo contributo è dovuto a deboli ed estese sinapsi eccitatorie provenienti dallo stesso visual field, le quali generano una bassa attivazione centrata in corrispondenza delle coordinate retinocentriche dello stimolo visivo.

La bolla di attivazione centrata sul target saccadico dovuta al corollary discharge è meno estesa ma di intensità comunque più alta rispetto alla bolla di attivazione generata dal segnale visivo proveniente dal visual field centrato nelle coordinate dello stimolo visivo; pertanto la bolla di attivazione centrata sul target saccadico tende ad attirare verso sé la bolla di attivazione generata dal visual field, generando così in prossimità del target visivo, ma spostata verso il target saccadico, un'attività sopra soglia sufficiente a stimolare il visual field e dunque percepire lo stimolo visivo più spostato verso il target saccadico.

L'attività dell'attention field è come se comprima il segnale visivo proveniente dal visual field verso il target saccadico.

Il terzo contributo è dovuto a sinapsi inibitorie provenienti dall'update field, le quali inibiscono l'attività nell'attention field e dunque impediscono il fenomeno di mislocazione quando è in atto il remapping. *Visual field* – In base a quanto descritto precedentemente, il visual field verrà più o meno stimolato dall'update field o dall'attention field in base alla durata dello stimolo visivo in ingresso. Se lo stimolo ha una durata maggiore di 20 ms allora nell'update field si genera un'attività neurale tale che riesce a inibire l'attività nell'attention field e dunque non si verifica il fenomeno della mislocazione ma si verifica il fenomeno del remapping (anche predittivo) nel visual field. Viceversa, se lo stimolo ha una durata minore di 20 ms allora l'update field non riesce ad attivarsi significativamente e dunque l'attention field può stimolare il visual field, generando il fenomeno della mislocazione.

### 3. 3 DESCRIZIONE MATEMATICA DEL MODELLO

Come descritto nel paragrafo 3.2 (descrizione qualitativa del modello) il modello di rete neurale sviluppato nella presente tesi presenta una serie di strati neuronali composti da una serie di neuroni topologicamente organizzati, ovvero neuroni vicini tra loro codificano per regioni dello spazio vicine.

L'attività di un neurone dipende dall'input in ingresso al neurone stesso. L'input totale  $u(t)$  che ogni neurone riceve in ingresso è dato dalla somma di tre contributi: contributo esterno  $e(t)$ , che è un contributo derivante da stimoli esterni, contributo intra-area  $l(t)$ , che è un contributo dovuto alle sinapsi laterali della stessa area e un contributo inter-area  $c(t)$ , che è un contributo dovuto a sinapsi provenienti da un'area differente:

$$u(t) = e(t) + l(t) + c(t) \quad (1)$$

L'ingresso globale  $u(t)$  (pari alla somma dei tre input combinati) viene fatto passare attraverso una funzione di tipo sigmoidale ( $F$ ) per riprodurre la presenza di una soglia inferiore e di una possibile saturazione superiore dell'attività neuronale, e poi viene fatto passare attraverso un filtro passa-basso del primo ordine con costante di tempo  $\tau = 10 \text{ ms}$ , che rappresenta la capacità integrativa del neurone. Quindi, l'attività di un neurone di un generico strato all'interno della rete sarà del tipo:

$$\tau \frac{dy(t)}{dt} = -y(t) + F(u(t)) \quad (2)$$

dove  $y(t)$  è l'uscita del neurone, e  $F$  è la funzione sigmoidale (vedi Fig. 32) che è descritta dall'equazione:

$$F(u) = \frac{1}{1 + e^{-s(u-\theta)}} \quad (3)$$

Nell'equazione (3),  $s$  e  $\theta$  sono parametri che stabiliscono rispettivamente la pendenza e la posizione della funzione sigmoidale. Per la pendenza  $s$  ha un valore di 0.6 mentre  $\theta$  ha un valore pari a 12.

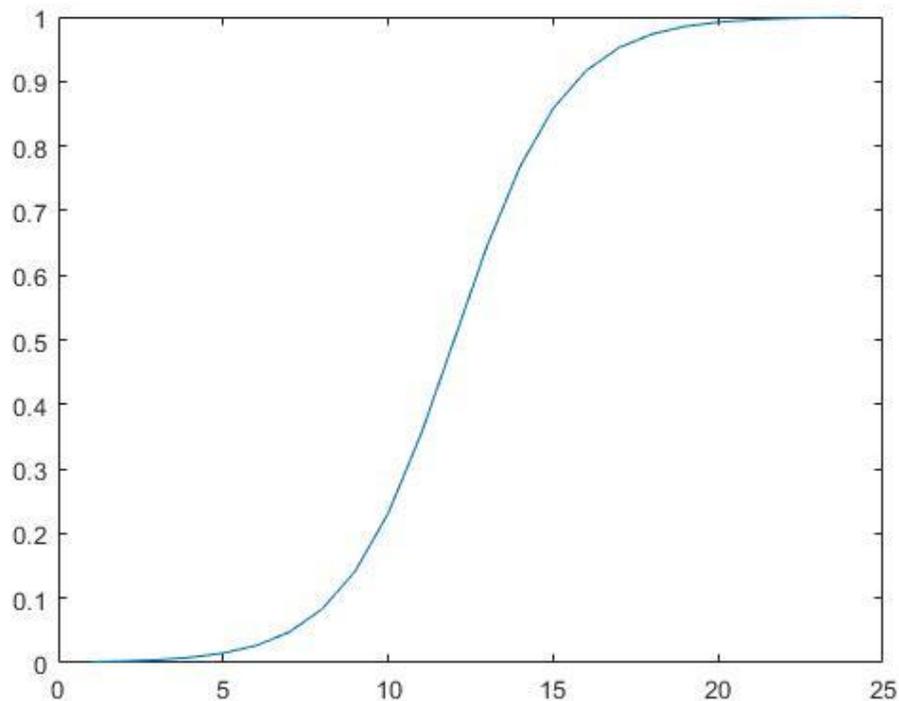


Fig. 32: Funzione sigmoideale di attivazione di un neurone

Secondo l'equazione (3), l'attività del neurone è normalizzata tra 0 e 1 (dove il numero zero significa neurone silente, mentre il numero uno indica un neurone massimamente attivo).

Si precisa che per semplicità sono stati utilizzati per tutti i neuroni del modello i medesimi parametri di  $s$  e  $\theta$ . Questa scelta è stata fatta per cercare di limitare il numero di assunzioni possibili del modello.

### 3. 3. 1 STRATI DEL MODELLO

Come definito in precedenza la rete neurale creata presenta cinque strati neurali principali di cui uno strato bimodale, definito transformation field ( $t_x$ ,  $t_y$ ), uno strato monodimensionale, definito monodimensional field ( $m_x$ ,  $m_y$ ) (come indicato la coppia transformation field + monodimensional field è replicata due volte per ottenere la posizione aggiornata dello stimolo visivo

lungo ciascuna delle due direzioni dello spazio) e tre strati bidimensionali, definiti upload field (u), attention field (a) e visual field (v).

In seguito, ciascun neurone sarà descritto attraverso un apice (tx, ty, mx, my, u, a, v) che ne indica lo specifico strato, e un pedice, i o j (se lo strato è monodimensionale), o due pedici, i e j (se lo strato è bidimensionale o bimodale), che ne indicano la posizione spaziale nello strato.

Qui di seguito vengono descritti analiticamente gli strati del modello.

- *Transformation field*: è uno strato bimodale; è definito su uno spazio che combina la posizione retinocentrica dello stimolo visivo, e la posizione retinocentrica del corollary discharge, ovvero delle coordinate della saccade da effettuare. Il transformation field è suddiviso a sua volta in due sottostrati, di cui, uno elabora le informazioni per le coordinate in x e l'altro elabora le informazioni per le coordinate in y. In altre parole, nel sotto-strato per la coordinata x, vengono combinate la proiezione lungo l'asse x dello stimolo visivo e la coordinata x del target saccadico, mentre nel sotto-strato per la coordinata y, vengono combinate la proiezioni lungo l'asse y dello stimolo visivo con la coordinate y del target saccadico. Dunque, su entrambi i sottostrati ogni stimolo visivo ( $e_{ij}^{tx,vis}(t)$ ,  $e_{ij}^{ty,vis}(t)$ ) eccita il transformation field omogeneamente su tutte le direzioni della saccade, formando così creste di attività verticale. L'ingresso dovuto al corollary discharge, ( $e_{ij}^{tx,c}(t)$ ,  $e_{ij}^{ty,c}(t)$ ), (che indica le coordinate della saccade da effettuare) eccita il transformation field omogeneamente su tutte le coordinate retinocentriche dello stimolo visivo, formando creste di attività orizzontale. Le due creste di attività si intersecano in un'area che permette di determinare la coordinata retinocentrica dello stimolo visivo dopo la saccade, attraverso il monodimensional field.. Infatti, il transformation field manda sinapsi al monodimensional field che non è altro che la proiezione dell'attività lungo le diagonali del transformation field. Più precisamente i neuroni di una diagonale del transformation field mandano sinapsi centrate su un elemento del monodimensional field. A sua volta il transformation field riceve sinapsi dallo stesso strato monodimensionale ( $c_{ij}^{tx,mx}(t)$ ,  $c_{ij}^{ty,my}(t)$ ) permettendo così di ottenere un'attività autosostenuta tra i due strati. Inoltre ogni neurone del

transformation field riceve in ingresso sinapsi laterali ( $l_{ij}^{tx}(t)$ ,  $l_{ij}^{ty}(t)$ ) provenienti dagli altri neuroni dello stesso field.

Dunque l'ingresso totale al neurone di coordinate i e j del transformation field è dato da:

$$u_{ij}^{tx}(t) = c_{ij}^{tx,mx}(t) + l_{ij}^{tx}(t) + e_{ij}^{tx,c}(t) + e_{ij}^{tx,vis}(t) \quad (4)$$

$$u_{ij}^{ty}(t) = c_{ij}^{ty,my}(t) + l_{ij}^{ty}(t) + e_{ij}^{ty,c}(t) + e_{ij}^{ty,vis}(t) \quad (5)$$

- *Monodimensional field*: è uno strato definito su uno spazio monodimensionale su cui viene proiettata, mediante sinapsi eccitatorie dal transformation field ( $c_j^{mx,tx}(t)$ ,  $c_j^{my,ty}(t)$ ), l'attività stessa del transformation field. Ogni neurone riceve sinapsi da neuroni del transformation field che si trovano lungo una stessa diagonale del transformation field. A sua volta ogni neurone del monodimensional field manda sinapsi a tutta la diagonale del transformation field, generando così una cresta di attivazione diagonale nel transformation field. Anche in questo caso lo strato monodimensionale è suddiviso in due sotto-strati di cui uno per la coordinata in x, collegato sinapticamente al transformation field per la coordinata in x, e uno per la coordinata in y, collegato sinapticamente al transformation field per la coordinata in y (ty). Ogni neurone riceve in ingresso sinapsi laterali ( $l_j^{mx}(t)$ ,  $l_j^{my}(t)$ ). Dunque, l'ingresso totale ad un neurone j-esimo del monodimensional field è dato da:

$$u_j^{mx}(t) = c_j^{mx,tx}(t) + l_j^{mx}(t) \quad (6)$$

$$u_j^{my}(t) = c_j^{my,ty}(t) + l_j^{my}(t) \quad (7)$$

- *Update field*: è uno strato bidimensionale in coordinate retinocentriche che riceve in ingresso sia sinapsi dal monodimensional field in x ( $c_{ij}^{u,mx}(t)$ ) che sinapsi dal monodimensional field in y ( $c_{ij}^{u,my}(t)$ ). L'ingresso proveniente dal monodimensional field in x eccita l'update field omogeneamente lungo

tutte le ordinate, formando così creste di attività neuronale verticali. L'ingresso proveniente dal monodimensional field in y eccita l'update field omogenamente lungo tutte le ascisse, formando così creste di attività neuronale orizzontali. I due ingressi provenienti dai due monodimensionali vengono combinati in modo tale da ottenere la posizione lungo entrambe le coordinate x e y dello stimolo visivo dopo l'esecuzione della saccade. Anche in questo caso ogni neurone dell'update field riceve in ingresso sinapsi laterali ( $l_{ij}^u(t)$ ) provenienti dagli altri neuroni dello stesso strato. Dunque l'ingresso totale al neurone di coordinate i e j dell'update field è dato da:

$$u_{ij}^u(t) = c_{ij}^{u,mx}(t) + c_{ij}^{u,my} + l_{ij}^u(t) \quad (8)$$

- *Attention field*: è uno strato bidimensionale in coordinate retinocentriche che riceve in ingresso il segnale di corollary discharge ( $e_{ij}^{a,c}(t)$ ), sinapsi inibitorie provenienti dall'update field ( $c_{ij}^{a,u}(t)$ ) e sinapsi eccitatorie di bassa intensità dal visual field ( $c_{ij}^{a,v}(t)$ ). Anche in questo caso ogni neurone dell'attention field riceve in ingresso sinapsi laterali ( $l_{ij}^a(t)$ ) provenienti dagli altri neuroni dell'attention field stesso. Dunque, l'ingresso totale al neurone di coordinate i e j dell'attention field è dato da:

$$u_{ij}^a(t) = c_{ij}^{a,u}(t) + c_{ij}^{a,v}(t) + l_{ij}^a(t) + e_{ij}^{a,c}(t) \quad (9)$$

- *Visual field*: È lo strato da cui viene letta l'uscita del sistema per la riproduzione dei fenomeni di percezione visiva durante la saccade (remapping predittivo, memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro, e mislocazione) È uno strato bidimensionale in coordinate retinocentriche, il quale riceve in ingresso lo stimolo visivo ( $e_{ij}^{v,vis}(t)$ ) e sinapsi eccitatorie provenienti sia dallo strato attentivo ( $c_{ij}^{v,a}(t)$ ) che dallo strato di update ( $c_{ij}^{v,u}(t)$ ) in coordinate retinotopiche.

Anche in questo caso ogni neurone del visual field riceve in ingresso sinapsi laterali ( $l_{ij}^v(t)$ ) provenienti dagli altri neuroni del visual field stesso. Dunque l'ingresso totale al neurone di coordinate i e j del visual field è dato da:

$$u_{ij}^v(t) = c_{ij}^{v,a}(t) + c_{ij}^{v,u}(t) + l_{ij}^v(t) + e_{ij}^{v,vis}(t) \quad (10)$$

Gli strati bidimensionali (update field, attention field, visual field) sono descritti attraverso una matrice  $Nx \times Ny = 81 \times 61$  ovvero 4.941 unità neuronali totali ognuna delle quali codifica per una specifica posizione retinotopica (in gradi di angolo); Lo strato monodimensionale (monodimensional field) è descritto attraverso un vettore di  $Nx = 81$  unità neuronali (se monodimensional field per la coordinata x) o un vettore di  $Ny = 61$  unità neuronali (se monodimensional field per la coordinata y). Lo strato bimodale (transformation field) è descritto attraverso una matrice di  $Nx \times Nx = 81 \times 81$  ovvero 6561 unità neuronali in totale (se transformation field per la coordinata in X) o una matrice di  $Ny \times Ny = 61 \times 61$  ovvero 3.721 unità neuronali in totale (se transformation field per la coordinata in Y).

Dunque, il modello copre uno spazio visivo di  $81^\circ$  in orizzontale e  $61^\circ$  in verticale. È importante osservare che in ciascuna di queste aree, la posizione centrale (ovvero in corrispondenza al neurone di posto 41 per la coordinata spaziale X e 31 per la coordinata spaziale Y) si assume codificata per  $0^\circ$  (lungo ciascuna coordinata). Pertanto posizioni corrispondenti a valori negativi (positivi) degli angoli lungo ciascuna direzione (orizzontale o verticale) sono codificati da neuroni che occupano posizioni inferiori (superiori) a 41 o inferiori (superiori a 31). Si precisa che è stato scelto un numero di neuroni dispari sia per le ascisse che per le ordinate in modo tale che il neurone centrale è circondato dallo stesso numero di neuroni a destra e a sinistra e sopra e sotto.

### **3. 3. 2 SINAPSI LATERALI O INTRA-LAYER**

L'input che ogni neurone di uno strato riceve dagli altri elementi dello stesso strato origina dalle connessioni laterali presenti all'interno della stessa area.

Per implementare questo meccanismo sono usate le seguenti espressioni che sono differenti per gli strati bidimensionali (transformation field, visual field, attention field, update field) e per gli strati monodimensionali (monodimensional field).

Per gli strati bidimensionali è stata utilizzata la seguente equazione:

$$l_{ij}^b(t) = \sum_{k=1}^N \sum_{h=1}^M L_{ijkh}^b y_{kh}^b(t) \quad (11)$$

Dove  $y_{kh}^b(t)$  è l'attività del neurone pre-sinaptico dello strato bidimensionale b in posizione k, h e  $L_{ijkh}^b$  indica la forza delle sinapsi laterali che vanno dal neurone pre-sinaptico in posizione k, h al neurone post-sinaptico in posizione i, j.

Per gli strati monodimensionali è stata utilizzata la seguente equazione:

$$l_j^m(t) = \sum_{k=1}^N L_{jk}^m y_k^m(t) \quad (12)$$

Dove  $y_k^m(t)$  è l'attività del neurone pre-sinaptico dello strato monodimensionale m in posizione k e  $L_{jk}^m$  indica la forza delle sinapsi laterali che vanno dal neurone pre-sinaptico in posizione k al neurone post-sinaptico in posizione j.

Come è possibile notare le equazioni (11 e 12) sono pressoché uguali a parte il fatto che per lo strato bidimensionale sono presenti due coordinate mentre per lo strato monodimensionale una unica coordinata. Pertanto qui di seguito verrà analizzata l'equazione (11) relativa alla connessioni laterali per il monodimensionale, esprimendo le sinapsi laterali per il caso monodimensionale. Dalla formulazione nel caso monodimensionale, si possono facilmente ottenere le formulazioni per il caso bidimensionale. In particolare, si sottolinea che le sinapsi laterali in tutti gli strati sono organizzate a cappello messicano così che neuroni vicini (che quindi codificano posizioni vicine dello spazio tendono ad eccitarsi reciprocamente, mentre neuroni lontani, che codificano posizioni distanti nello spazio, tendono ad inibirsi reciprocamente).

Le sinapsi laterali sono quindi date dalla differenza tra un contributo eccitatorio ed un contributo inibitorio e descritte (nel caso monodimensionale) dalla seguente equazione:

$$L_{jk}^m = L_{jk,ex}^m + L_{jk,in}^m \quad (13)$$

Come detto, queste sinapsi laterali hanno una disposizione a “cappello messicano”, realizzato come differenza di due gaussiane:

$$L_{jk,ex}^m = \begin{cases} L_{ex0} e^{-\frac{(d_{jk})^2}{2\sigma_{ex}^2}} & \text{se } d_{jk} \neq 0 \\ 0 & \text{se } d_{jk} = 0 \end{cases} \quad (14)$$

$$L_{jk,in}^m = \begin{cases} L_{in0} e^{-\frac{(d_{jk})^2}{2\sigma_{in}^2}} & \text{se } d_{jk} \neq 0 \\ 0 & \text{se } d_{jk} = 0 \end{cases} \quad (15)$$

$L_{ex0}$  e  $L_{in0}$  sono parametri che stabiliscono la forza della sinapsi eccitatoria ed inibitoria, e  $\sigma_{ex}$   $\sigma_{in}$  sono le deviazioni standard che indicano la velocità con cui la sinapsi decresce con la distanza, e  $d_{jk}$  è la distanza presente tra il neurone in posizione  $j$  e il neurone in posizione  $k$ .

Per ottenere una funzione a “cappello messicano” si è reso necessario imporre le seguenti disequazioni  $L_{ex0} \geq L_{in0}$   $\sigma_{ex} \leq \sigma_{in}$ . Ogni neurone eccita quelli vicini e inibisce, ed è inibito da quelli più distanti. In questo modo, stimoli della stessa modalità distanti tra loro tendono a reprimersi reciprocamente mediante un meccanismo competitivo. In queste equazioni è stata esclusa la presenza di autoeccitazione e autoinibizione.

Gli elementi (neuroni) disposti ai bordi dello strato (bidimensionale) o della catena (monodimensionale) potrebbero non ricevere gli stessi input dagli altri, producendo così degli effetti di bordo indesiderati. Per evitare questa complicazione si assume una struttura di tipo circolare (nel monodimensionale) o sferica (nel bidimensionale).

Di conseguenza, per la distanza si assume la seguente definizione:

$$d_{jk} = \begin{cases} |j - k| & \text{se } |j - k| \leq N/2 \\ N - |j - k| & \text{se } |j - k| > N/2 \end{cases} \quad (16)$$

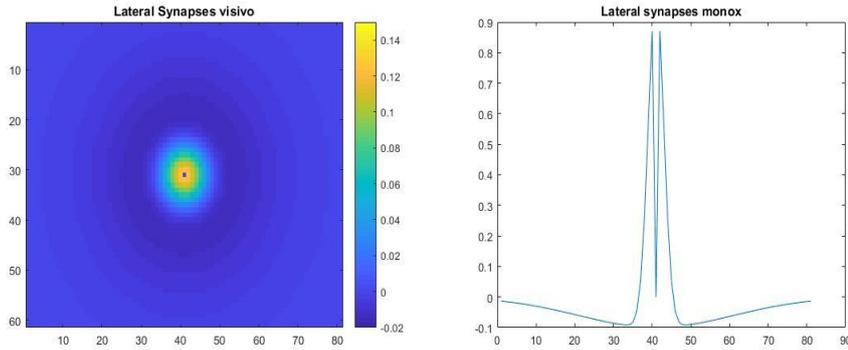


Fig. 33 Sinapsi laterali: l'immagine di sinistra mostra le sinapsi laterali del neurone del visual field in posizione (41, 31); l'immagine di destra mostra le sinapsi laterali del neurone j-esimo del monodimensional field x con j=41.

Qui di seguito viene mostrata una tabella nella quale vengono riportati i valori dei parametri (forza delle sinapsi eccitatoria ed inibitoria ( $L_{ex0}$ ,  $L_{in0}$ ) e valori di deviazione standard ( $\sigma_{ex}$ ,  $\sigma_{in}$ )) delle sinapsi laterali adottate nel modello.

SINAPSI	$L_{ex0}$	$L_{in0}$	$\sigma_{ex}$	$\sigma_{in}$
$L^v$	0.15	0.02	4	16
$L^{tx}$	0.6	0.4	4	16
$L^{ty}$	0.6	0.4	4	16
$L^{mx}$	1.1	0.1	2	16
$L^{my}$	1.1	0.1	2	16
$L^u$	0.4	0.05	2	8
$L^a$	0.15	0.01	2	8

### 3. 3. 3 SINAPSI INTER-LAYER

L'input che ogni neurone riceve dagli altri elementi di uno strato differente origina dalle sinapsi inter-layer. Le sinapsi inter-layer sono create in modo tale da mantenere una corrispondenza retinotopica tra gli strati. A titolo di esempio un neurone di coordinate i, j del visual field verrà maggiormente influenzato dal neurone di coordinate i, j dell'update field e dal neurone di coordinate i, j del attention field. Allo stesso modo tutti i neuroni dell'update field disposti lungo una ascissa (i) saranno maggiormente eccitati dal neurone i-esimo del monodimensional field x, mentre quelli disposti lungo l'ordinata j saranno eccitati maggiormente dal neurone j-esimo del monodimensional field y. Il neurone i-esimo del monodimensional field x (mx) sarà a sua volta

massimamente eccitato da tutti quei neuroni disposti lungo la diagonale i-esima del transformation field x (tx). Nel medesimo modo il neurone j-esimo del monodimensional field y (my) sarà massimamente eccitato da tutti quei neuroni disposti lungo la diagonale j-esima del transformation field y (ty). Qui di seguito verranno analizzate nel dettaglio le sinapsi inter-layer tra i vari strati del modello.

### SINAPSI INTER-LAYER TRA DUE STRATI BIDIMENSIONALI

Il contributo esterno ad un neurone di coordinate i, j di uno strato bidimensionale postsinaptico b (b=v, a), dovuto a sinapsi provenienti da uno strato bidimensionale presinaptico d (d=u, a, v) è descritto mediante la seguente equazione:

$$c_{ij}^{b,d}(t) = \sum_{n=1}^{Nx} \sum_{m=1}^{Ny} W_{ijnm}^{b,d} y_{nm}^d(t) \quad (17)$$

$y_{nm}^d(t)$  è l'attività del neurone pre-sinaptico in posizione n, m nello strato bidimensionale d, e  $W_{ijnm}^{b,d}$  indica la forza delle sinapsi inter-layer che vanno dal neurone pre-sinaptico in posizione n, m nello strato bidimensionale d al neurone post-sinaptico in posizione i, j nello strato bidimensionale b.

Qui di seguito vengono mostrate le equazioni che definiscono la forza delle sinapsi tra uno strato presinaptico bidimensionale ad uno strato post-sinaptico bidimensionale.

Sinapsi dal neurone n, m dell'update field al neurone i, j del visual field:

$$W_{ij,nm}^{v,u} = W_{ex,0}^{v,u} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{ij,nm}}{\sigma_{ex}^{v,u}}\right)^2\right) - W_{in,0}^{v,u} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{ij,nm}}{\sigma_{in}^{v,u}}\right)^2\right) \quad (18)$$

Sinapsi dal neurone n, m del visual field al neurone i,j dell' attention field:

$$W_{ij,nm}^{a,v} = W_{ex,0}^{a,v} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{ij,nm}}{\sigma_{ex}^{a,v}}\right)^2\right) \quad (19)$$

Sinapsi dal neurone n,m del update field al neurone i, j dell'attention field:

$$W_{ij,nm}^{a,u} = -W_{in,0}^{a,u} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{ij,nm}}{\sigma_{in}^{a,u}}\right)^2\right) \quad (20)$$

Sinapsi dal neurone n, m dell'attention field al neurone i, j del visual field:

$$W_{ij,nm}^{v,a} = W_{ex,0}^{v,a} \exp\left(-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{ij,nm}}{\sigma_{ex}^{v,a}}\right)^2\right) \quad (21)$$

Come è possibile notare, anche in questo caso come per le sinapsi laterali, le sinapsi inter-layer sono ottenute come differenza di due gaussiane dove  $W_{ex0}$  e  $W_{in0}$  sono parametri della forza della sinapsi eccitatoria ed inibitoria (con uno di questi due parametri eventualmente nullo, si veda anche sotto), e  $\sigma_{ex}$   $\sigma_{in}$  sono le deviazioni standard che definiscono il rateo di decrescita della sinapsi con la distanza tra il neurone pre-sinaptico e post-sinaptico. Il valore  $d_{ij,nm}$  è la distanza presente tra il neurone dello strato post-sinaptico disposto in posizione i, j e il neurone presinaptico disposto in posizione n,m.

Analizzando l'equazione (18) si può notare che la forza delle sinapsi che vanno dall'update field al visual field presentano una componente eccitatoria e una componente inibitoria e pertanto sono ottenute come differenza di due gaussiane con parametri  $W_{ex0}$  e  $W_{in0}$ .

Le sinapsi che vanno dall'attention field (a) al visual field (v) e viceversa sono esclusivamente eccitatorie (vedi equazioni (19) e (21)) mentre come già anticipato le sinapsi che vanno dall'update (u) all'attention (a) sono totalmente inibitorie (vedi equazione (20)) e permettono così di silenziare i neuroni dell'attention field (a), evitando fenomeni di mislocazione durante il remapping.

Anche per le sinapsi inter-layer, come per le sinapsi intra-layer viene applicato il concetto di circolarità/ sfericità e pertanto per la distanza si assume la seguente definizione:

$$d_{ij,nm} = \begin{cases} \sqrt{|i-m|^2 + |j-n|^2} & \text{se } |i-m| \leq \frac{N_x}{2} \text{ e } |j-n| \leq \frac{N_y}{2} \\ \sqrt{(N_x - |i-m|)^2 + |j-n|^2} & \text{se } |i-m| > \frac{N_x}{2} \text{ e } |j-n| \leq \frac{N_y}{2} \\ \sqrt{|i-m|^2 + (N_y - |j-n|)^2} & \text{se } |i-m| \leq \frac{N_x}{2} \text{ e } |j-n| > \frac{N_y}{2} \\ \sqrt{(N_x - |i-m|)^2 + (N_y - |j-n|)^2} & \text{se } |i-m| > \frac{N_x}{2} \text{ e } |j-n| > \frac{N_y}{2} \end{cases} \quad (22)$$

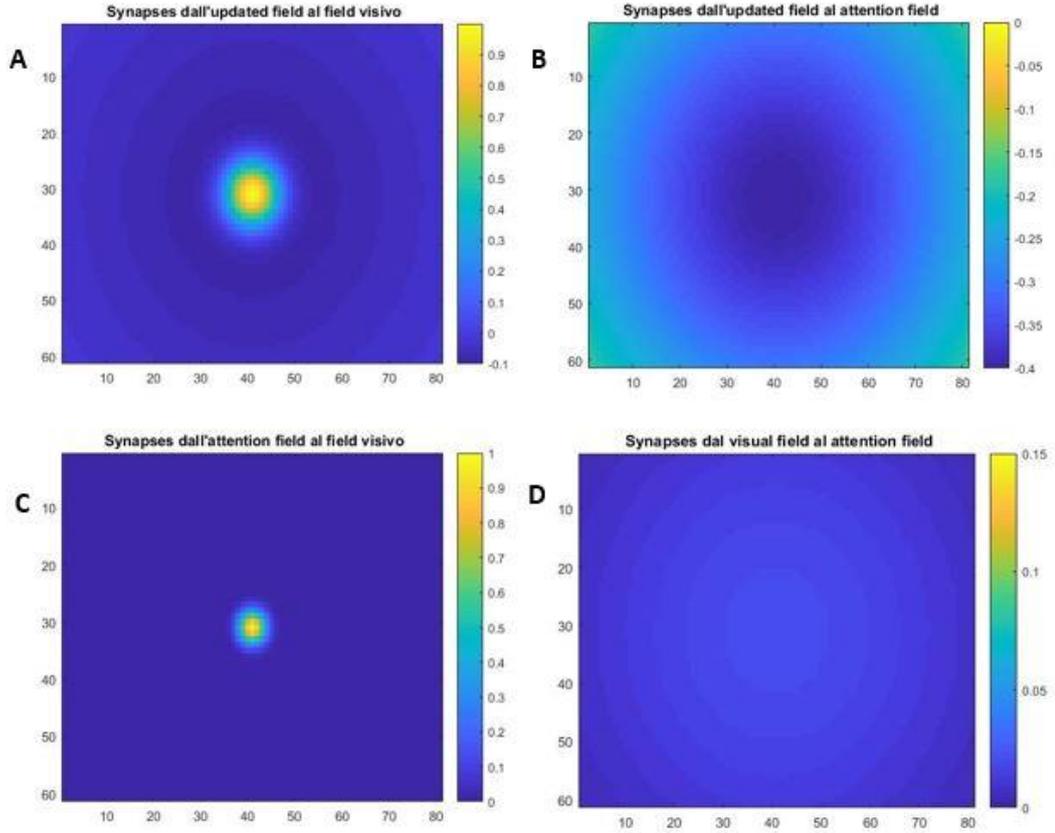


Fig. 34 Sinapsi inter-layer: A) Sinapsi che manda il neurone in posizione 41, 31 dell'update field al visual field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da -0.1 a 1; B) Sinapsi inibitore che manda il neurone 41, 31 dell'update field all'attention field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da -0.4 a 0; C) Sinapsi che manda il neurone in posizione 41, 31 dell'attention field al visual field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da 0 a 1; D) Sinapsi che manda il neurone in posizione 41, 31 del visual field all'attention field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da 0 a 0.2.

### SINAPSI INTER-LAYER DAI MONODIMENSIONAL FIELD ALL'UPDATE FIELD

I contributi inter-layer ad un neurone di coordinate  $i, j$  dell'update field, dovuto a sinapsi provenienti dal monodimensional field  $x$  e da sinapsi provenienti dal monodimensional field  $y$  sono descritti dalle seguenti equazioni:

$$c_{ij}^{u,mx}(t) = \sum_n^{Nx} W_{ijn}^{u,mx} y_n^{mx}(t) \quad (23)$$

$$c_{ij}^{u,my}(t) = \sum_m^{Ny} W_{ijm}^{u,my} y_m^{my}(t) \quad (24)$$

$y_n^{mx}$  e  $y_m^{my}$  sono rispettivamente le attività del neurone pre-sinaptico n del monodimensional field x (mx) e del neurone pre-sinaptico m del monodimensional field y (my), mentre  $W_{ijn}^{u,mx}$  e  $W_{ijm}^{u,my}$  indicano la forza della sinapsi inter-layer che va dal neurone n-esimo del monodimensional field x (mx) e dal neurone m-esimo del monodimensional field y (my) al neurone in posizione (i, j) dell'update field.

La forza delle sinapsi dal monodimensional field x (mx) al transformation field x (tx) è data da:

$$W_{ijn}^{u,mx} = W_{ex,0}^{v,mx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{jn}}{\sigma_{ex}^{u,mx}}\right)^2} - W_{in,0}^{v,mx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{jn}}{\sigma_{in}^{u,mx}}\right)^2} \quad (25)$$

anche in questo caso le sinapsi sono ottenute sempre come somma di due contributi, uno eccitatorio e uno inibitorio.

La distanza  $d_{jn}$  è calcolata come la distanza tra la coordinata verticale j dell'update field (dove per coordinata verticale j si intende la coordinata che identifica la colonna j-esima) e il neurone n-esimo del monodimensional field x (mx).

Ciò comporta che tutti i neuroni dell'update field, disposti lungo la medesima colonna j-esima n ricevono sinapsi con la stessa forza dall' n-esimo neurone (vedi Fig. 35)

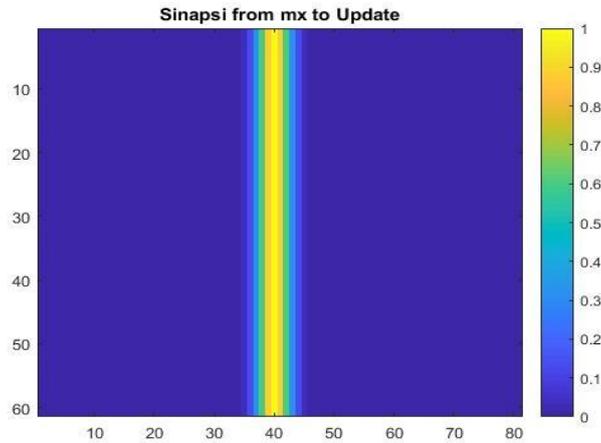


Fig. 35: Sinapsi dal neurone n-esimo (n=40) del monodimensional field x all'update field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da 0 a 1.

La forza delle sinapsi dal monodimensional field y (my) all'update field (u) è data da:

$$W_{ijm}^{u,my} = W_{ex,0}^{v,my} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{im}}{\sigma_{ex}^{u,my}}\right)^2} - W_{in,0}^{v,my} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{im}}{\sigma_{in}^{u,my}}\right)^2} \quad (26)$$

In questo caso la distanza  $d_{im}$  è calcolata come la distanza tra la coordinata orizzontale  $i$  dell'update field (dove per coordinata orizzontale  $i$  si intende la coordinata che identifica la riga  $i$ -esima) e il neurone  $m$ -esimo del monodimensional field y (my).

Ciò comporta che tutti i neuroni dell'update field, disposti nella medesima coordinata orizzontale ricevono sinapsi con la stessa forza dall'  $m$ -esimo neurone del monodimensional field y (my) (vedi Fig. 36)

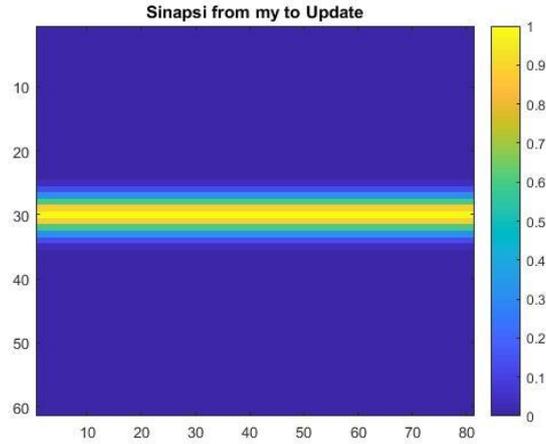


Fig. 36: Sinapsi dal neurone  $m$ -esimo ( $m=30$ ) del monodimensional field y all'update field; la forza delle sinapsi è codificata in un range che va da 0 a 1.

## SINAPSI INTER-LAYER DAI TRANSFORMATION FIELD AI MONODIMENSIONAL FIELD

Per quanto riguarda invece le sinapsi tra il transformation field e il monodimensional field la questione è più complessa.

Il contributo esterno ad un neurone  $k$ -esimo del monodimensional field x (mx), dovuto alle sinapsi provenienti dal transformation field x (tx) è descritto mediante la seguente equazione:

$$c_k^{mx,tx}(t) = \sum_{i=1}^{Nx} \sum_{j=1}^{Nx} W_{k,c}^{mx,tx} y_{ij}^{tx}(t) \quad (27)$$

Allo stesso modo il contributo esterno ad un neurone k-esimo del monodimensional field  $y$  ( $my$ ), dovuto alle sinapsi provenienti dal transformation field  $y$  ( $ty$ ) è descritto mediante la seguente equazione:

$$c_k^{my,ty}(t) = \sum_{i=1}^{Ny} \sum_{j=1}^{Ny} W_{k,c}^{my,ty} y_{ij}^{ty}(t) \quad (28)$$

Analizzando l'equazione (27) e l'equazione (28) la sommatoria si intende estesa a tutti i neuroni con indici  $i,j$  del transformation field ( $tx, ty$ ) in cui  $c=i-j$  (tutti i neurone del transformation field ( $Tx, Ty$ ) disposti su una stessa diagonale) e la posizione  $k$  del neurone ricevente del monodimensional field ( $mx, my$ ) La sinapsi  $W_{k,c}^{mx,tx}$  e la sinapsi  $W_{k,c}^{my,ty}$  collegano rispettivamente i neuroni pre-sinaptici nel transformation field ( $tx$  o  $ty$ ) lungo la diagonale  $c = i-j$  al neurone post-sinaptico in posizione  $k$  nel monodimensional field ( $mx, my$ ). Tali sinapsi sono a cappello messicano e assumono valore massimo per il neurone  $k$  nel monodimensional field che codifica proprio la posizione  $c = i-j$ . A titolo di esempio tutti i neuroni della diagonale principale che codificano per la posizione  $c=0$  mandano sinapsi massime al neurone del monodimensional field che codifica la posizione 0 ovvero in posizione  $\text{ceil}(Nx/2)$  per il field  $mx$  e in posizione  $\text{ceil}(Ny/2)$  per il field  $my$ . Infatti le sinapsi  $W_{k,c}^{mx,tx}$  e  $W_{k,c}^{my,ty}$  nell'equazioni (27 e 28) sono così definite:

$$W_{k,c}^{mx,tx} = W_{ex,0}^{mx,tx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{ex}^{mx,tx}}\right)^2} - W_{in,0}^{mx,tx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{in}^{mx,tx}}\right)^2} \quad (29)$$

$$W_{k,c}^{my,ty} = W_{ex,0}^{my,ty} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{ex}^{my,ty}}\right)^2} - W_{in,0}^{my,ty} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{in}^{my,ty}}\right)^2} \quad (30)$$

dove  $d_{k,c}$  è definita rispettivamente come:

$$d_{k,c} = \left( (i-j) + \text{ceil}\left(\frac{Nx}{2}\right) \right) - \left( c + \text{ceil}\left(\frac{Nx}{2}\right) \right) \quad (31a)$$

$$d_{k,c} = \left( (i-j) + \text{ceil}\left(\frac{Ny}{2}\right) \right) - \left( c + \text{ceil}\left(\frac{Ny}{2}\right) \right) \quad (31b)$$

Le equazioni (31a) e (31b) tengono conto del fatto detto precedentemente ovvero che, ad es, tutti i neuroni della diagonale principale del transformation field ( $tx, ty$ ) che codificano per la posizione  $c=0$  mandano sinapsi massime al neurone del monodimensional field ( $mx, my$ ) in posizione  $Nx/2$  e  $Ny/2$

rispettivamente; mentre ad es tutti i neuroni della diagonale principale del transformation field (tx, ty) che codificano per la posizione c=-39° mandano sinapsi massime al neurone del monodimensional field (mx, my) in posizione 1 rispettivamente.

## SINAPSI INTER-LAYER DAI MONODIMENSIONAL FIELD AI TRANSFORMATION FIELD

Il contributo esterno ad un neurone in posizione i,j del transformation field (tx, ty) dovuto alle sinapsi provenienti dal monodimensional field (mx, my) è descritto mediante la seguente equazione:

$$c_c^{tx,mx}(t) = \sum_{n=1}^{Nx} W_{c,k}^{tx,mx} y_k^{mx}(t) \quad (32)$$

$$c_c^{ty,my}(t) = \sum_{n=1}^{Ny} W_{c,k}^{ty,my} y_k^{my}(t) \quad (33)$$

Anche in questo caso la logica è la stessa utilizzata nelle equazioni (27 e 28). Il contributo a tutti i neuroni lungo la medesima diagonale c=i-j, è dato da tutti i neuroni dallo strato monodimensionale, secondo la stessa organizzazione a cappello messicano. Ovvero i neuroni della diagonale c = i-j nel transformation field (tx, ty) riceveranno sinapsi massima dal neurone nello strato monodimensionale (mx, my) che codifica per la posizione futura c (questo neurone si trova in posizione c+ceil(Nx/2) o c+ceil(Ny/2) rispettivamente).

Le equazioni utilizzate per il calcolo della forza delle sinapsi dal neurone k-esimo al neurone i,j del transformation field (i,j) disposto nella diagonale c=i-j sono uguali alle equazioni (29) e (30) e dunque le sinapsi  $W_{c,k}^{tx,mx}$  e  $W_{c,k}^{ty,my}$  sono pari a:

$$W_{c,k}^{tx,mx} = W_{ex,0}^{tx,mx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{c,k}}{\sigma_{ex}^{tx,mx}}\right)^2} - W_{in,0}^{tx,mx} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{in}^{mx,tx}}\right)^2} \quad (34)$$

$$W_{c,k}^{ty,my} = W_{ex,0}^{ty,my} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{c,k}}{\sigma_{ex}^{ty,my}}\right)^2} - W_{in,0}^{ty,my} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{d_{k,c}}{\sigma_{in}^{ty,my}}\right)^2} \quad (35)$$

$d_{c,k}$  che è la distanza del neurone k-esimo al neurone i,j tale per cui  $c=i-j$ , è calcolata mediante le equazione (31a) e (31b) definite precedentemente. Dunque tutti i neuroni del transformation field (tx, ty) disposti lungo la stessa diagonale ( $c=i-j$ ) ricevono le medesime sinapsi dallo stesso neurone del monodimensional field (mx, my) (vedi Fig. 37).

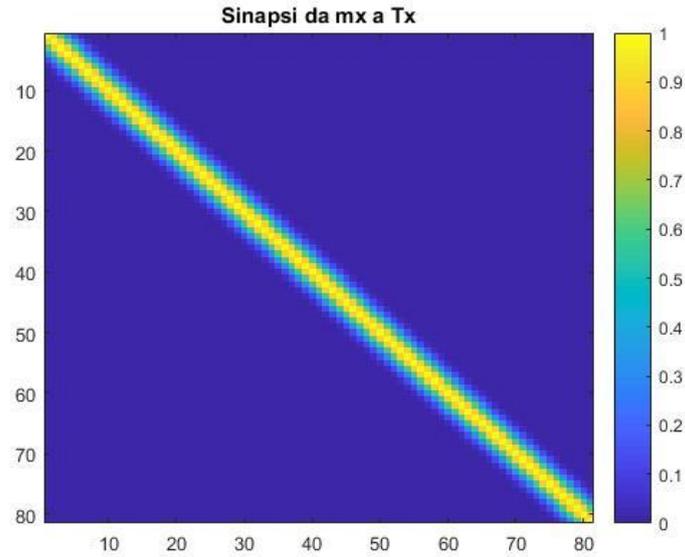


Fig. 37: Sinapsi dal neurone m-esimo ( $m=40$ ) del monodimensional field mx al transformation field tx; il peso delle sinapsi è codificato in un range che va da 0 a 1.

Qui di seguito viene mostrata una tabella nella quale vengono riportati i valori dei parametri della forza delle sinapsi eccitatoria ed inibitoria ( $W_{ex0}$ ,  $W_{in0}$ ) e i valori di deviazione standard ( $\sigma_{ex}$ ,  $\sigma_{in}$ ) delle sinapsi inter-layer del modello.

SINAPSI	$W_{ex0}$	$W_{in0}$	$\sigma_{ex}$	$\sigma_{in}$
$W^{mx,tx}$	1.1	0	2	0
$W^{my,ty}$	1.1	0	2	0
$W^{u,mx}$	1	0	2	0
$W^{u,my}$	1	0	2	0
$W^{v,u}$	1.2	0.15	4	20
$W^{a,u}$	0	0.4	0	40
$W^{v,a}$	1	0	2	0
$W^{a,v}$	0.01	0	30	0
$W^{tx,mx}$	0.6	0	4	0
$W^{ty,my}$	0.6	0	4	0

### 3.3.4 STIMOLO VISIVO

Il segnale di stimolo visivo in ingresso allo strato visivo è stato simulato utilizzando una funzione gaussiana centrata in un punto  $(x_0(t), y_0(t))$  di applicazione dello stimolo (Figura 38) avente una intensità massima  $I_0$  pari a 12 e una deviazione standard pari a 8.

Pertanto l'ingresso ad un neurone  $i, j$  del visual field dovuto allo stimolo visivo è dato dalla seguente equazione:

$$e_{ij}^{v,vis}(t) = I_0 * f_v(t) * e^{-\frac{d_{ij,x_0(t)y_0(t)}^2}{2*\sigma_0^2}} \quad (36)$$

In cui  $d_{ij,x_0(t)y_0(t)}$  è la distanza tra il neurone  $i, j$  e la coordinata retinocentrica  $(x_0(t), y_0(t))$  in cui è applicato lo stimolo visivo.

Anche in questo caso per evitare effetti di bordo è stata applicata il concetto di circolarità (sfericità) e pertanto la distanza  $d_{ij,x_0(t)y_0(t)}$  viene calcolata con l'equazione (22) definita in precedenza.

È importante osservare che essendo il modello organizzato completamente in coordinate retinocentriche, la posizione retinocentrica dello stimolo visivo  $(x_0(t), y_0(t))$  non è fissa durante una simulazione ma cambia e viene aggiornata continuamente durante l'esecuzione di una saccade, fino a raggiungere il valore finale a saccade terminata. Più precisamente dato che le saccadi simulate sono esclusivamente orizzontali, le coordinate dello stimolo visivo sono date dalle seguenti equazioni:

$$x_0(t) = x_0 + A * (10(t/d)^3 - 15(t/d)^4 + 6(t/d)^5) \quad (37a)$$

$$y_0(t) = y_0 \quad (37b)$$

in cui  $A$  identifica l'ampiezza della saccade mentre  $d$  la durata della saccade stessa.

L'equazione (37a) verrà poi analizzata nel dettaglio nella sezione (3.3.6).

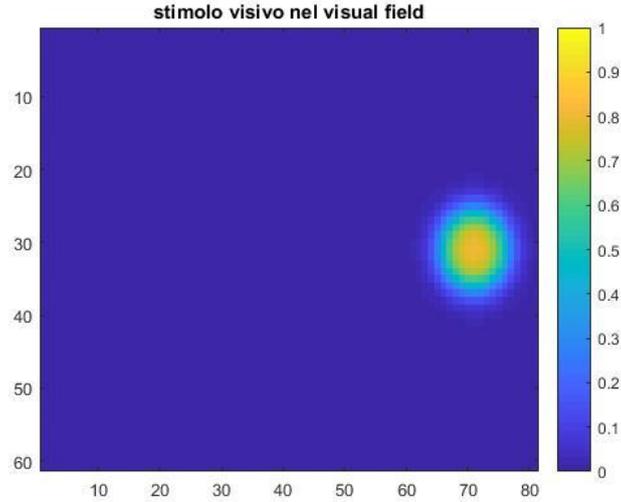


Fig. 38: Effetto di uno stimolo visivo nel visual field centrato in  $x_0=70$  e  $y_0=30$ ; l'attività dei neuroni del visual field eccitati dallo stimolo visivo è codificata in un range che va da 0 a 1.

Il segnale di stimolo visivo in ingresso ai due strati del transformation field  $(tx, ty)$  è stato simulato con una funzione gaussiana monodimensionale che genera una cresta di attivazione verticale centrata in  $x_0(t)$ , se proiettata sul transformation field per la coordinata  $x$  (vedi Fig. 39 a sinistra), o in  $y_0(t)$ , se agisce sul transformation field per la coordinata  $y$  (vedi Fig. 39 a destra). In tal caso l'intensità massima dello stimolo ( $I_{0t}$ ) è pari a 8, mentre la deviazione standard  $\sigma_{0t}$  con cui decade la gaussiana è pari a 4.

Pertanto l'ingresso ad un neurone di ascissa  $i$  (dove  $i$  denota la posizione della colonna verticale  $i$ -esima) del transformation field  $x$  dovuto allo stimolo visivo è dato dall'equazione (38), mentre l'ingresso ad un neurone di ascissa  $j$  (dove  $j$  denota la posizione della colonna verticale  $j$ -esima) del transformation field  $y$  dovuto allo stimolo visivo è dato dall'equazione (39).

$$e_i^{tx,vis}(t) = I_{0t} * f_v(t) * e^{\frac{-d_{i,x_0(t)}^2}{2*\sigma_{0t}^2}} \quad (38)$$

$$e_j^{ty,vis}(t) = I_{0t} * f_v(t) * e^{\frac{-d_{j,y_0(t)}^2}{2*\sigma_{0t}^2}} \quad (39)$$

Anche in questo caso per evitare effetti di bordo, è stata implementata la circolarità e dunque:

$$d_{i,x_0(t)} = \begin{cases} |x_0(t) - i| & \text{se } |x_0(t) - i| \leq N_x/2 \\ N_x - |x_0(t) - i| & \text{se } |x_0(t) - i| > N_x/2 \end{cases} \quad (40)$$

$$d_{j,y_0(t)} = \begin{cases} |y_0(t) - j| & \text{se } |y_0(t) - j| \leq N_y/2 \\ N_y - |y_0(t) - j| & \text{se } |y_0(t) - j| > N_y/2 \end{cases} \quad (41)$$

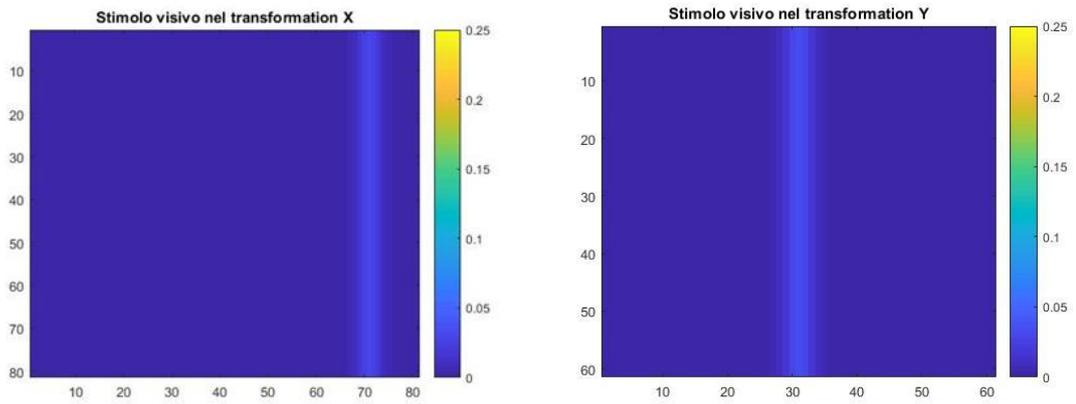


Fig. 39: Stimolo visivo centrato nelle coordinate  $x_0=70$  e  $y_0=30$  nel transformation field x (immagine di sinistra) e nel transformation field y (immagine di destra); l'attività dei neuroni nei due strati del transformation è codificata in un range che va da 0 a 0.25

Come è possibile notare nell'equazioni (36, 38 e 39) è presente una funzione  $f_v(t)$  che è una funzione binaria, la quale può assumere il valore 0 se lo stimolo visivo esterno è spento e 1 se lo stimolo visivo è acceso.

Si assume che a partire dall'onset di applicazione dello stimolo (assunto come onset di presentazione di uno stimolo esterno) lo stimolo visivo raggiunga gli strati del visual field e del transformation field con un ritardo fisso di 50 ms. Tale ritardo simula il tempo di trasmissione e di elaborazione dello stimolo nella retina e nelle aree visive primarie dopo la sua presentazione.

### 3.3.5 SEGNALE DI COROLLARY DISCHARGE

Il corollary discharge, in ingresso all'attention field, è simulato con una funzione gaussiana centrata nelle coordinate  $(x_c(t), y_c(t))$ , che rappresentano le coordinate del target saccadico, avente una intensità massima  $I_{corr}$  pari a 9 e una deviazione standard pari a 20.

Pertanto l'ingresso ad un neurone  $i, j$  dell'attention field, dovuto al corollary discharge è dato dalla seguente equazione:

$$e_{ij}^{a,cor}(t) = I_{ca} * f_{cor}(t) * e^{-\frac{d_{ij,x_c(t)y_c(t)}^2}{2*\sigma_c^2}} \quad (42)$$

Come per lo stimolo visivo (la cui posizione viene aggiornata via via che viene eseguita la saccade), anche le coordinate del target saccadico (e quindi le coordinate del segnale di corollary discharge) si aggiornano durante la saccade secondo le medesime equazioni che governano lo spostamento degli occhi (vedi modellizzazione spostamento occhi). Pertanto la bolla di attivazione, prima della saccade è centrata nelle coordinate del target saccadico, mentre a fine saccade è posizionata centralmente, ovvero risultano massimamente eccitati i neuroni che corrispondono alla fovea (vedi Fig. 40).

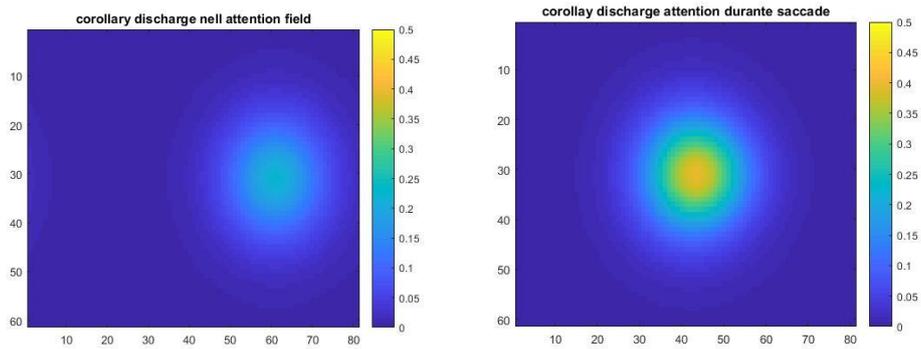


Fig. 40: Corollary discharge nell'attention field prima della saccade (immagine di sinistra) e a fine saccade (immagine di destra); il corollary discharge mostrato è relativo ad una saccade programmata orizzontale di  $+20^\circ$  (cioè target saccadico inizialmente in posizione 30 nella coordinata  $y$  (verticale) e in posizione 60 nella coordinata  $x$ ); l'attività dei neuroni stimolati dal corollary discharge è codificata su un range che va da 0 a 0.5.

In ingresso ai due strati di trasformazione tale stimolo invece è modellizzato come uno stimolo che genera una cresta di attivazione orizzontale centrata su  $x_c$  (transformation field per la coordinata  $X$ ) o su  $y_c$  (transformation field per la coordinata  $Y$ ) del corollary discharge, avente un'intensità massima  $I_{ct}$  pari a 10 e una deviazione standard  $\sigma_{ct}$  pari a 4.

Pertanto l'ingresso ad un neurone di ordinata  $q$  del transformation field  $x$  dovuto allo stimolo visivo è dato dell'equazione (43), mentre l'ingresso ad un

neurone di ordinata  $s$  del transformation field  $y$  dovuto allo stimolo visivo è dato dall'equazione (44).

$$e_q^{tx,cor}(t) = I_{ct} * f_{cor}(t) * e^{\frac{-d_{q,x_c(t)}^2}{2*\sigma_{ct}^2}} \quad (43)$$

$$e_s^{ty,cor}(t) = I_{ct} * f_{cor}(t) * e^{\frac{-d_{s,y_c(t)}^2}{2*\sigma_{ct}^2}} \quad (44)$$

La posizione dello stimolo dovuto al corollary discharge nei due transformation field si aggiorna al compiersi della saccade secondo la medesima equazione che governa lo spostamento degli occhi:

$$x_c(t) = x_c + A * (10(t/d)^3 - 15(t/d)^4 + 6(t/d)^5) \quad (45a)$$

$$y_c(t) = y_c \quad (45b)$$

Come anzidetto per l'equazione (37a), anche in questo caso l'equazione (45a) verrà poi analizzata nel dettaglio nella sezione (3.3.6).

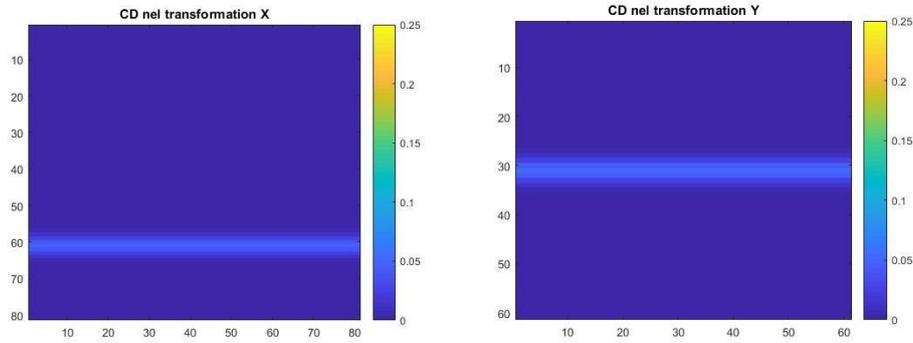


Fig. 41: Corollary discharge nel transformation field  $T_x$  (immagine di sinistra) e nel transformation field  $T_y$  (immagine di destra) relativo ad una saccade programmata di  $20^\circ$  orizzontale; l'attività dei neuroni è codificata in un range che va da 0 a 0.25

Per quanto riguarda l'intensità del segnale di corollary discharge, essa è temporalmente modulata dalla seguente funzione:

$$f_{cor}(t) = \left\{ \begin{array}{ll} e^{-(t-t_f)^2/(2*\alpha^2)} & \text{if } t \leq t_f \\ e^{-(t_f-t)^2/(2*\beta^2)} & \text{if } t > t_f \end{array} \right\} \quad (46)$$

in cui  $\alpha=120$  ms è la costante di tempo di attivazione, mentre  $\beta=20$ ms è la costante di tempo di decadenza dello scarico corollario.

L'istante  $t_f$ , in cui l'attivazione di tale segnale è massima, coincide con l'istante di tempo in cui si conclude la saccade.

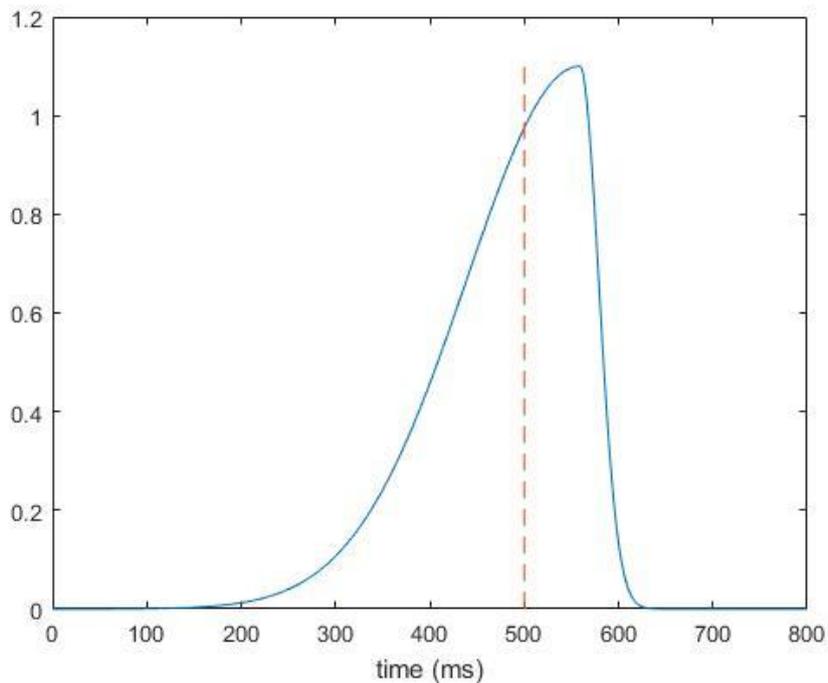


Fig. 42: Profilo del corollary discharge nel tempo; il tratteggio in rosso definisce l'istante di inizio della saccade.

### 3. 3. 6 MOVIMENTI OCULARI

In questo lavoro sono state simulate solo saccadi orizzontale, mentre non sono stati simulati movimenti verticali degli occhi. Il movimento orizzontale degli occhi è stato modellizzato mediante l'equazione ricavata sperimentalmente tramite studi effettuati da Alessio Fracasso, Lisandro Kaunitz e David Melcher [31]:

$$p(t) = p_{start} + (p_{end} - p_{start}) * (10(t/d)^3 - 15(t/d)^4 + 6(t/d)^5) \quad (47)$$

Dove  $d$  è la durata della saccade,  $p(t)$  è la posizione nel tempo dell'occhio e  $p_{start}$  e  $p_{end}$  sono rispettivamente la posizione iniziale e finale dell'occhio.

Come è facile calcolare se  $t=d$  si ottiene che  $p(t)=p_{end}$ .

Dunque dall'equazione (47) conoscendo la durata della saccade si può calcolare facilmente la posizione dell'occhio durante la saccade, per ogni istante di tempo.

Per conoscere la durata della saccade si è utilizzata la relazione ricavata da Hamker et al [31], che lega la durata  $d$  della saccade alla sua ampiezza  $A$ :

$$d = 25 + 2.5 * A \quad (48)$$

Dato che  $A$ , che è l'ampiezza della saccade, è pari alla differenza tra  $p_{end}$  e  $p_{start}$ , l'equazione (47) può essere riscritta come:

$$p(t) = p_{start} + A * (10(t/d)^3 - 15(t/d)^4 + 6(t/d)^5) \quad (49)$$

Derivando l'equazione (49) si può ottenere facilmente l'equazione che modella la velocità dell'occhio durante la saccade:

$$v(t) = A * (30/d^3 t^2 - 60/d^4 t^3 + 30/d^5 t^4) \quad (50)$$

Anche in questo caso si può facilmente verificare che quando  $d=t$  allora  $v(t)$  è pari a 0 e dunque l'occhio è fermo nella posizione di fine saccade. Le figure 43 e 44 mostrano l'andamento nel tempo della velocità e della posizione di una saccade simulata di  $20^\circ$  in direzione orizzontale.

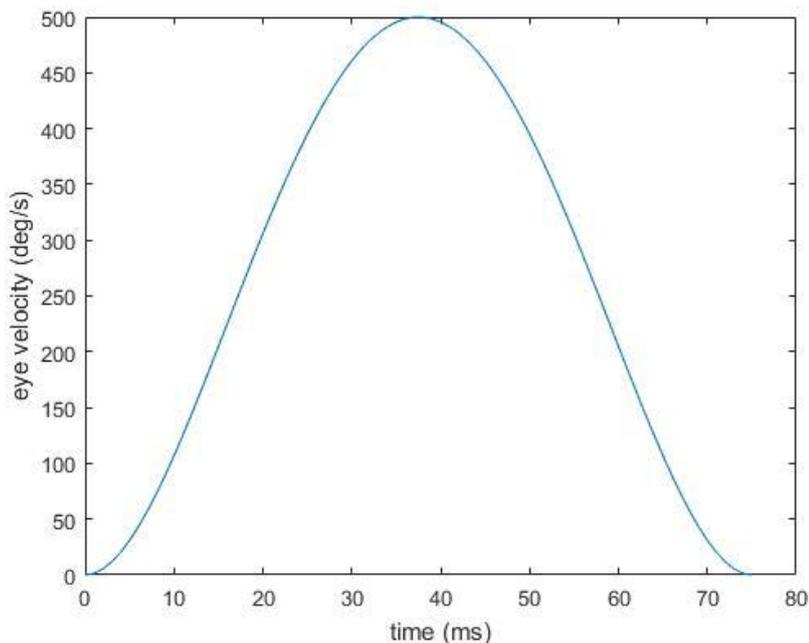


Fig. 43: profilo di velocità per una saccade simulata di  $20^\circ$

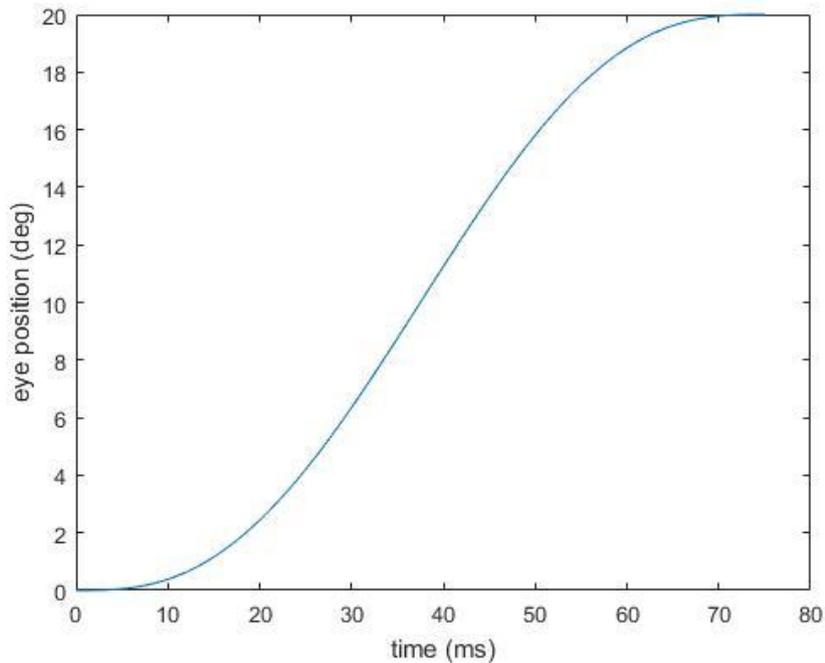


Fig. 44: Posizione dell'occhio per una saccade simulata di 20°

### 3. 3. 7 DECODIFICA DELLA PERCEZIONE DELLO STIMOLO ESTERNO

Come già descritto nel capitolo 2, l'esperimento di Morrone e Ross [29], che dimostra il fenomeno della mislocazione, prevede che un soggetto si disponga di fronte ad uno schermo e mentre effettua una saccade guidata viene fatto apparire sullo schermo un brevissimo flash di 8 ms, del quale il soggetto deve indicare la posizione percepita sullo schermo, rispetto ad un riferimento esterno; tale riferimento esterno consiste di un righello in gradi posizionato sullo schermo, la cui posizione centrale = 0° corrisponde alla posizione del naso del soggetto. Infatti gli esperimenti erano eseguiti con i soggetti che mantenevano la testa in posizione fissa. In altre parole, i soggetti fornivano una risposta in coordinate head-centered.

Dunque, durante il breve flash, il soggetto memorizza nella sua mente la posizione percepita (rispetto al righello esterno, ovvero rispetto alla propria testa) e poi la indica.

La posizione percepita in coordinate head-centered (qui indicata come posizione assoluta  $p_{ass}$ ) dello stimolo visivo (ed espressa in gradi) è pari a:

$$p_{ass}(t) = p_{eye}(t) + p_{ret}(t) \quad (51)$$

In cui  $p_{eye}(t)$  è la posizione relativa dell'occhio sullo schermo (cioè la posizione della fovea), mentre  $p_{ret}(t)$  è la posizione dello stimolo nel visual field in coordinate retinocentriche. La posizione relativa dell'occhio  $p_{eye}(t)$  è governata dalla equazione (49) descritta in precedenza, dunque inizialmente l'occhio fissa il punto centrale dello schermo e a seguito di una saccade di  $+20^\circ$  fissa il punto a  $+20^\circ$  dello schermo.

La posizione dello stimolo nel visual field in coordinate retinocentriche  $p_{ret}(t)$  è stata calcolata individuando il baricentro di attivazione del visual field per ogni istante di tempo.

Si è ipotizzato nella presente tesi che il processo di identificazione e localizzazione dello stimolo venga effettuato nei 30 ms successivi all'inizio dell'effettiva stimolazione dei neuroni nel visual field da parte dello stimolo esterno (ovvero se lo stimolo è applicato ad un istante  $t_f$ , per il ritardo puro di 50 ms, l'inizio di stimolazione nel visual field è  $t_f + 50$  ms e la valutazione viene fatta tra  $t_f + 50$  ms e  $t_f + 30$  ms).

Pertanto, la posizione percepita o indicata sullo schermo è ottenuta calcolando la media temporale delle posizioni percepite ( $p_{ass}$ ) nei 30 ms che seguono l'inizio dell'attivazione dei neuroni nel visual field (50 ms dopo la presentazione dello stimolo).

Dato che la saccade simulata è una saccade orizzontale, per facilitare il calcolo del baricentro è stata presa in considerazione esclusivamente la coordinata orizzontale (x).

Per evitare errori nel calcolo del baricentro, dovuti al fatto che il visual field ha dimensioni finite ( $N_x, N_y$ ), il baricentro è stato calcolato centrando lo stesso visual field ad ogni istante di tempo sul neurone con attivazione massima, in modo tale che attorno al neurone di massima attivazione siano presenti lo stesso numero di neuroni sia a destra che a sinistra (vedi Fig. 45)

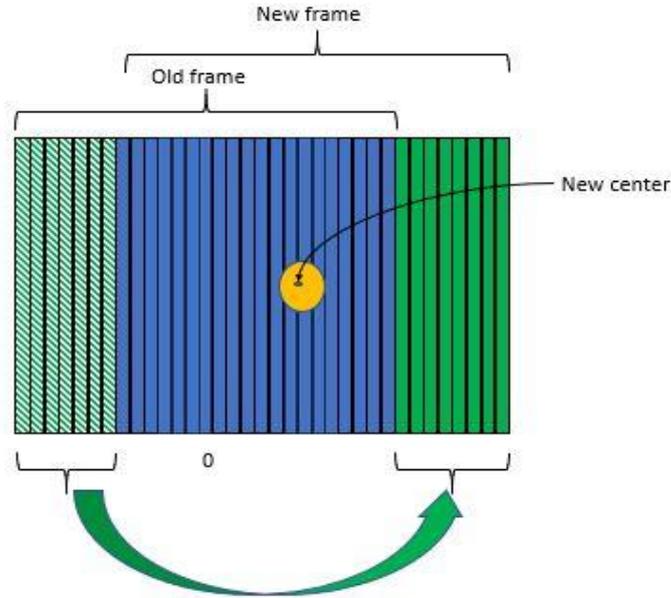


Fig. 45: Immagine esemplificativa per il calcolo del baricentro di attivazione nel visual field: identificato il neurone con attività massima (puntino marrone), le colonne a sinistra (tratteggiate verdi) vengono spostate a destra (tinta unica verdi), in modo tale che il neurone con attività massima sia disposto al centro del visual field.

Pertanto il baricentro di attivazione per la coordinata orizzontale ad ogni istante di tempo è dato dalla seguente equazione:

$$p_{ret}(t) = \frac{\sum_{i=1}^{N_x} \sum_{j=1}^{N_y} p_{im} y_{ij}^v}{\sum_{i=1}^{N_x} \sum_{j=1}^{N_y} y_{ij}^v} \quad (52)$$

In cui  $y_{ij}^v$  è l'attività del neurone  $i, j$  del visual field e  $p_{im}$  è la posizione del neurone di coordinata orizzontale  $i$  rispetto al frame retinocentrico centrato nel neurone  $m$  di massima attivazione; pertanto  $p_{im}$  è pari a:

$$p_{im} = \begin{cases} i - \frac{N_x + 1}{2} & \text{se } m < \frac{N_x + 1}{2} \text{ e } i \leq \frac{N_x - 1}{2} + m \\ i - N_x - \frac{N_x - 1}{2} & \text{se } m < \frac{N_x + 1}{2} \text{ e } i > \frac{N_x - 1}{2} + m \\ i + N_x - \frac{N_x - 1}{2} & \text{se } m \geq \frac{N_x + 1}{2} \text{ e } i \leq m - \frac{N_x + 1}{2} \\ i - \frac{N_x + 1}{2} & \text{se } m \geq \frac{N_x + 1}{2} \text{ e } i > m - \frac{N_x + 1}{2} \\ i - \frac{N_x + 1}{2} & \text{se } m = \frac{N_x + 1}{2} \end{cases} \quad (53)$$

## **4 RISULTATI**

Come detto in precedenza lo scopo del presente elaborato di tesi è quello di simulare il fenomeno del Remapping del campo recettivo (descritto nella sezione 2. 5. 1), il fenomeno della memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro (mostrato nella sezione 2. 5. 2) e la compressione o mislocazione peri-saccadica (descritta nella sezione 2. 5. 3) tramite la rete realizzata e descritta nel capitolo precedente.

Prima di analizzare nel dettaglio tali simulazioni relative a tali fenomeni e i risultati ottenuti, vengono dapprima mostrate alcune simulazioni per far comprendere meglio il funzionamento della rete. Quindi si passa nello specifico a descrivere i risultati relativi ai fenomeni descritti nel capitolo 2.

### **4. 1 FUNZIONAMENTO DELLA RETE IN RISPOSTA A STIMOLI VISIVI E MOVIMENTI SACCADICI**

Come detto, in questa sezione si vuole far meglio comprendere il funzionamento della rete in risposta a stimoli visivi e movimenti saccadici. A tale scopo, per ogni simulazione effettuata è mostrato l'andamento nel tempo delle grandezze più significative della rete insieme alle mappe di attivazione degli strati della rete estratte in corrispondenza a specifici istanti di tempo durante la simulazione, ovvero insieme ad alcuni frame di attività degli strati della rete. Ogni simulazione ha durata pari a 800 ms, con istante di inizio a 0 ms. Inoltre, per semplicità si è assunto che ogni volta che si simula una saccade, questa abbia inizio all'istante di  $t = 500$  ms. Lo stimolo esterno può essere applicato ad un qualunque istante di tempo prima o dopo la saccade e può avere una durata definita a piacere. Si ricorda che, come già detto nel Capitolo 3, si distingue tra l'istante di presentazione dello stimolo (intendendo l'istante di presentazione dello stimolo esterno) e l'istante in cui lo stimolo visivo viene applicato in ingresso agli strati della rete (Visual field e Transformation Fields); in particolare, si tiene conto di un ritardo fisso di

50 ms tra l'istante di presentazione dello stimolo esterno e l'istante di applicazione dello stimolo come input agli strati della rete. Quindi, come esempio, se lo stimolo è presentato a 350 ms, sarà applicato come input agli strati della rete all'istante di 400 ms.

Per comprendere le simulazioni sotto riportate è importante sottolineare che nella rete tutti gli strati sono in coordinate retinocentriche, con la fovea corrispondente alla posizione  $x=0^\circ$ ,  $y=0^\circ$ . Uno stimolo visivo applicato in una certa posizione dello spazio, corrispondente ad una certa posizione retinica (ad es.  $x=10^\circ$   $y=0^\circ$  sulla retina) e mantenuto fisso durante la simulazione, darà luogo negli strati della rete ad una attivazione in corrispondenza ai neuroni che codificano per questa posizione retinica (si avrà una bolla di attivazione intorno a tale posizione). L'esecuzione di una saccade (ad es. una saccade orizzontale verso destra di  $20^\circ$  di ampiezza) durante la presentazione dello stimolo genererà dunque nella rete uno shift della bolla di attivazione verso sinistra nelle mappe retinocentriche, in quanto via via che si muove la fovea la posizione dello stimolo esterno sulla retina si aggiorna di conseguenza fino a portarsi al valore finale (che nell'esempio considerato è la posizione retinocentrica  $x=-10^\circ$   $y=0^\circ$ ). Naturalmente nel caso di una saccade verso sinistra (sempre di  $20^\circ$ , come esempio) determinerà uno shift verso destra della bolla di attivazione che alla fine della saccade si troverà nella posizione retinocentrica  $x=30^\circ$   $y=0^\circ$ ; questa è appunto la posizione della stimolo dopo la saccade.

Il precedente esempio ci permette anche di sottolineare cosa si intende per *stimolo applicato nel campo recettivo corrente di un neurone* e *stimolo applicato nel campo recettivo futuro di un neurone*. Supponiamo che lo stimolo sia applicato in corrispondenza alla posizione retinocentrica corrente  $x=10^\circ$  e  $y=0^\circ$ . Supponiamo inoltre che si programmi una saccade di  $20^\circ$  a destra. Si ha che lo stimolo presentato è nel campo recettivo corrente del neurone che codifica la posizione retinocentrica  $x=10^\circ$  e  $y=0^\circ$ , ma è nel campo recettivo futuro del neurone che codifica la posizione retinocentrica  $x=-10^\circ$ ,  $y=0^\circ$ . In maniera equivalente si può dire che il neurone che codifica la posizione  $x=10^\circ$  e  $y=0^\circ$  (in breve il neurone in posizione  $x=10^\circ$  e  $y=0^\circ$ ) è il neurone rispetto al quale lo stimolo è nel campo recettivo corrente mentre il neurone che codifica la posizione  $x=-10^\circ$  e  $y=0^\circ$  (in breve il neurone in

posizione  $x=-10^\circ$  e  $y=0^\circ$ ) è il neurone rispetto al quale lo stimolo è nel campo recettivo futuro.

Come prima cosa, si è simulato il comportamento della rete in presenza di un solo stimolo visivo di durata pari a 400 ms e in assenza di saccade. Lo stimolo è stato applicato in posizione  $x=30^\circ$   $y=0^\circ$  ed è stato presentato a  $t=350$  ms. Con riferimento alle Fig. 46, 47 e 48 lo stimolo visivo entra in ingresso alla rete a  $t=400$  ms, stimola il visual field generando una bolla di attivazione in corrispondenza del punto di coordinate  $x=30^\circ$  e  $y=0^\circ$  e stimola i transformation field generando una cresta di attivazione verticale a bassa intensità centrata nel transformation  $x$  a  $30^\circ$ , mentre nel transformation  $y$  a  $0^\circ$ .

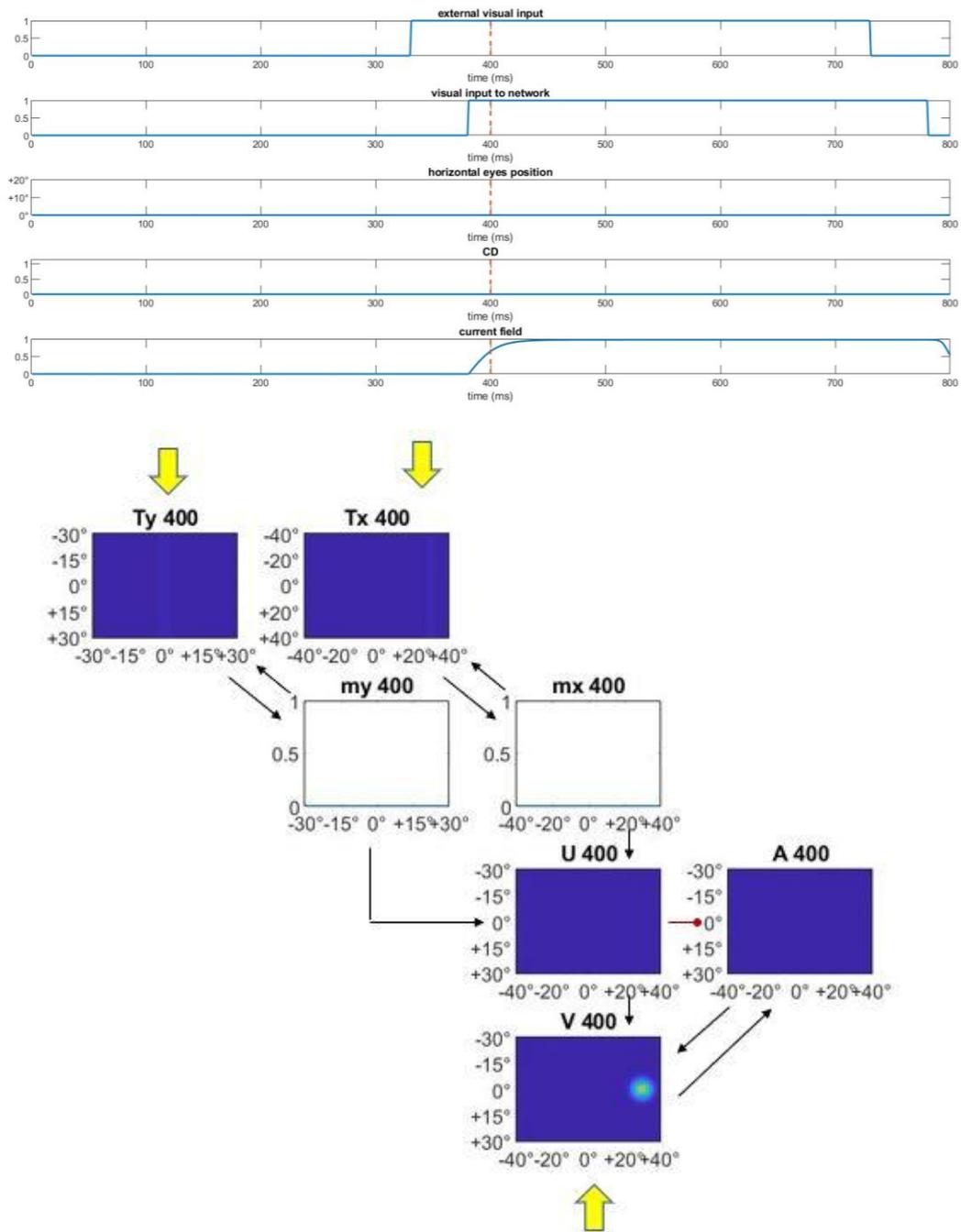


Fig. 46: Istantanea a  $t=400$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in assenza di movimenti saccadici; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo. Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

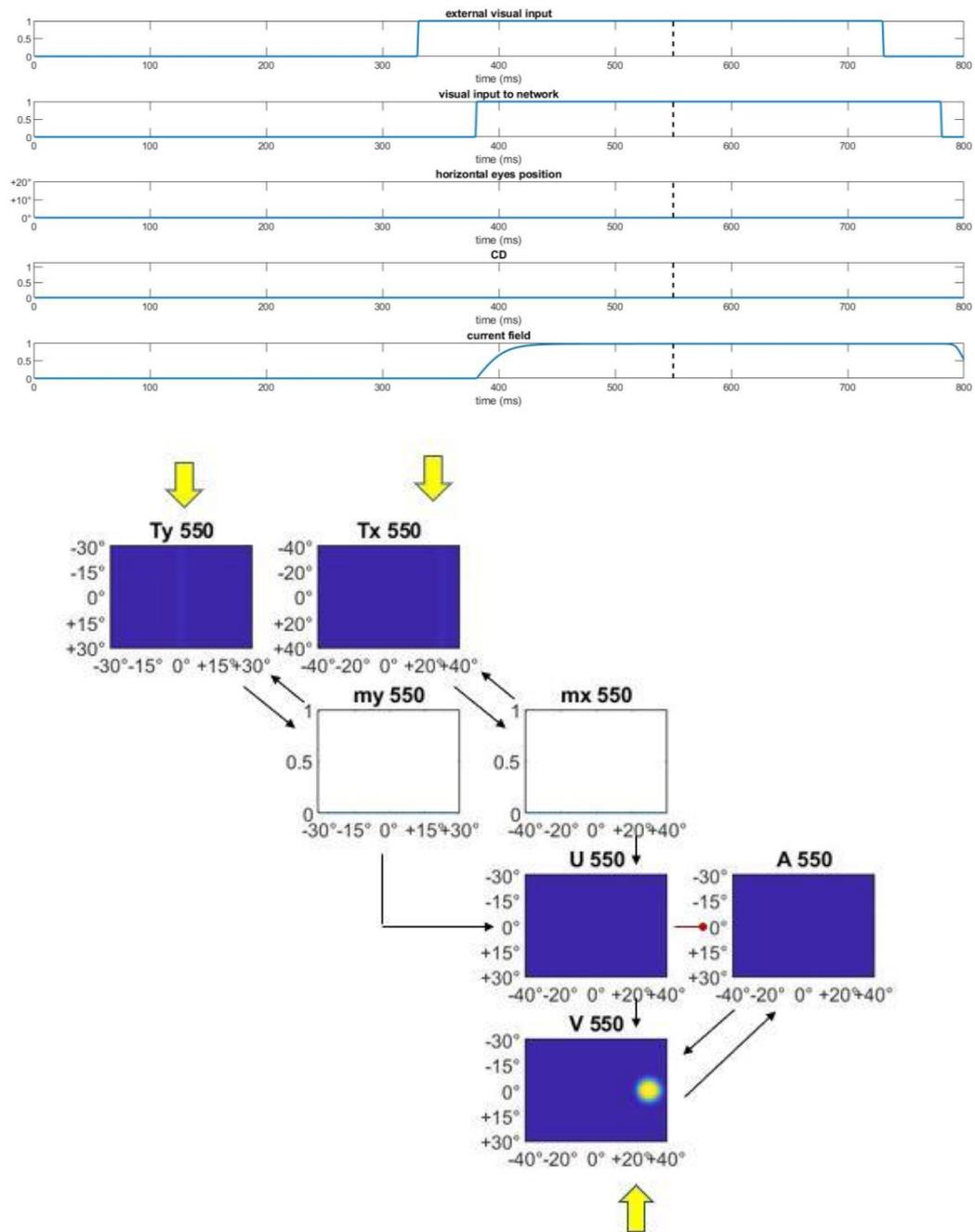


Fig. 47: Istantanea a  $t=550$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in assenza di movimenti saccadici; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

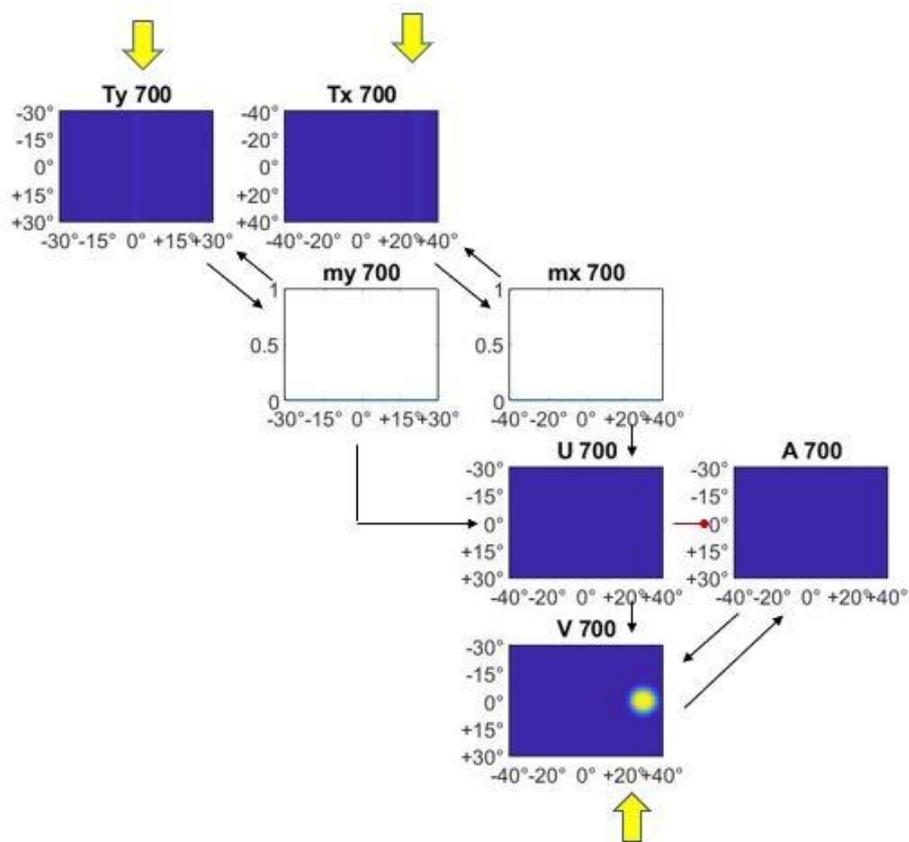
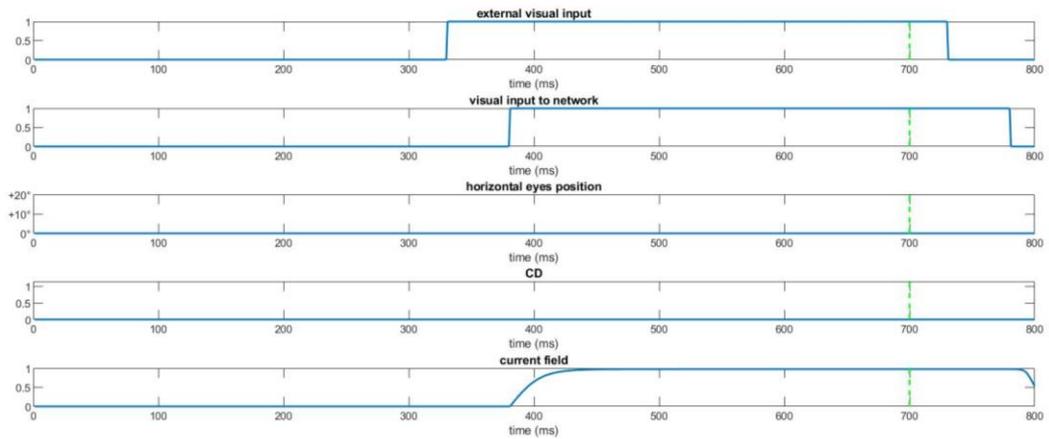


Fig. 48: Istantanea a  $t=700$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in assenza di movimenti saccadici; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

Mostrato il comportamento della rete con uno stimolo fisso, qui di seguito vengono mostrati dei frame (Figg. da 49 a 55 ) che mostrano il comportamento degli strati della rete in risposta ad uno stimolo centrato nelle coordinate  $x=30^\circ$  e  $y=0^\circ$  e presentato a  $t=330$  ms, esattamente come nell'esempio precedente. In aggiunta, in questo caso si simula una saccade di  $+20^\circ$ . Quindi, ricordando che la saccade ha sempre inizio all'istante  $t = 500$  ms, lo stimolo viene presentato 170 ms prima dell'inizio della saccade. In questo esempio lo stimolo è dunque presentato nel campo recettivo corrente del neurone in posizione  $x=+30^\circ$  e  $y=0^\circ$  e nel campo recettivo futuro del neurone in posizione  $x=10^\circ$  e  $y=0^\circ$ . Come sopra già ricordato, lo stimolo visivo viene applicato in ingresso agli strati della rete con 50 ms di ritardo fisso e pertanto il visual field e il transformation field vengono eccitati da tale stimolo a partire da  $t=380$  ms.

In questo caso a differenza di quanto avveniva nella simulazione precedente (Figg. 46, 47 e 48), la rete è stimolata altresì dal corollary discharge dato che si appresta ad effettuare una saccade. Pertanto i due transformation field non sono più solamente eccitati dal solo stimolo visivo, che genera una cresta verticale di attivazione, ma anche dal corollary discharge che genera una cresta di attivazione orizzontale.

La combinazione delle creste di attivazione dovute allo stimolo visivo e al corollary discharge, nei transformation field generano una regione ad alta intensità di attivazione che identifica la coordinata in X e in Y che avrà lo stimolo dopo la saccade. A loro volta i transformation field proiettano sui relativi monodimensional field in modo tale da eccitarli, come mostrato in figura 50. Sono effettivamente i monodimensional field che 'decodificano' dai transformation field le coordinate retinocentriche future dello stimolo.

I monodimensional field a loro volta mandano sinapsi all'update field generando creste di attività orizzontale e verticale sullo stesso update field. La combinazione delle due creste di attività genera nell'update field una regione di elevata attivazione centrata in corrispondenza della posizione del campo recettivo futuro, come mostrato nelle figure 51 e 52. Sostanzialmente, l'update field non fa altro che combinare in una mappa 2D le coordinate 1D (lungo X e lungo Y rispettivamente) future dello stimolo estratte dai due monodimensional field.

A sua volta l'update field inibisce l'attention field, il quale pertanto non presenta alcun tipo di attività. Inoltre l'update field eccita il visual field generando una bolla di attivazione in corrispondenza dei neuroni che codificano per la posizione futura dello stimolo, nella fattispecie  $x=+10^\circ$  e  $y=0^\circ$ . Da notare, con riferimento alla figura 51, che in prossimità della saccade ( $t=500$  ms), il visual field risulta presentare attività sia in corrispondenza dei neuroni che codificano per il campo recettivo prima della saccade (intorno alla posizione  $x=30^\circ$ ,  $y=0^\circ$ ) che in corrispondenza dei neuroni che codificano per il campo recettivo dopo la saccade (intorno alla posizione  $x=10^\circ$ ,  $y=0^\circ$ ), e non nella regione interposta tra le due aree eccitate. Questo corrisponde al fenomeno del remapping predittivo (ovvero una attivazione anticipata del neurone che codifica per il future field) Questa attivazione si osserva anche negli andamenti nel tempo presentati nella figura 51, in cui si può notare che in prossimità della saccade sono attivi sia il neurone che codifica per il campo recettivo corrente (current field) che il neurone che codifica per il campo recettivo futuro (future field).

Durante e dopo la saccade l'attività nei transformation field, nei monodimensional field e nell'update field decade (vedi Figg. 52, 53, 54) sino a cessare totalmente, mentre nel visual field rimane un'attività sostenuta nei neuroni che codificano per il vecchio future field che dopo la saccade è divenuto il nuovo current field (campo recettivo corrente), (vedi Fig. 55).

Il decadimento dell'attività nei precedenti strati è dovuto al decadimento del corollary discharge, che può essere osservato nei pannelli delle Figg. 52, 53, 54.

Infine è interessante anche notare come durante la saccade, la bolla di attivazione nel Transformation Field Tx si muova verso sinistra lungo la diagonale (si veda in particolare la Figura 52); infatti viene aggiornata la posizione dello stimolo visivo lungo la coordinata x di quel field e contemporaneamente viene aggiornata l'ampiezza residua della saccade lungo la coordinata y di quel field. La combinazione dei due input aggiornati è giusto che resti sulla stessa diagonale dal momento che tale diagonale identifica la posizione retinocentrica futura dello stimolo la quale è univocamente determinata dalla posizione iniziale dello stimolo e dall'ampiezza iniziale della saccade.

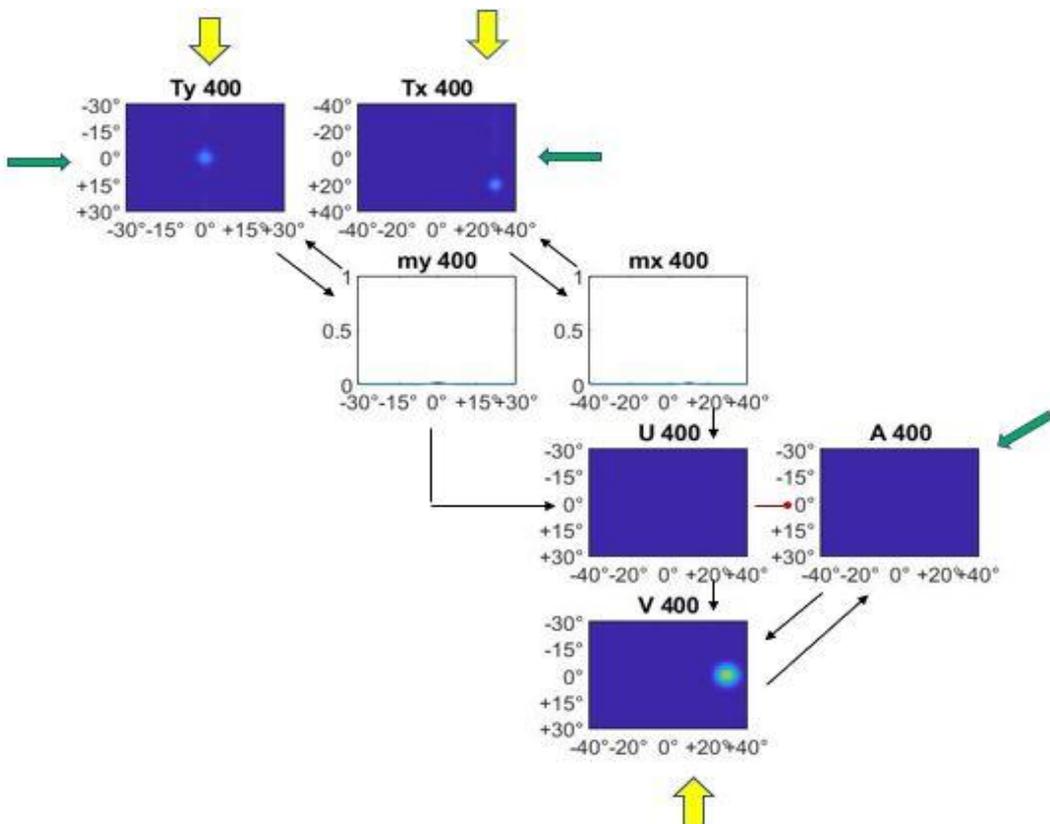
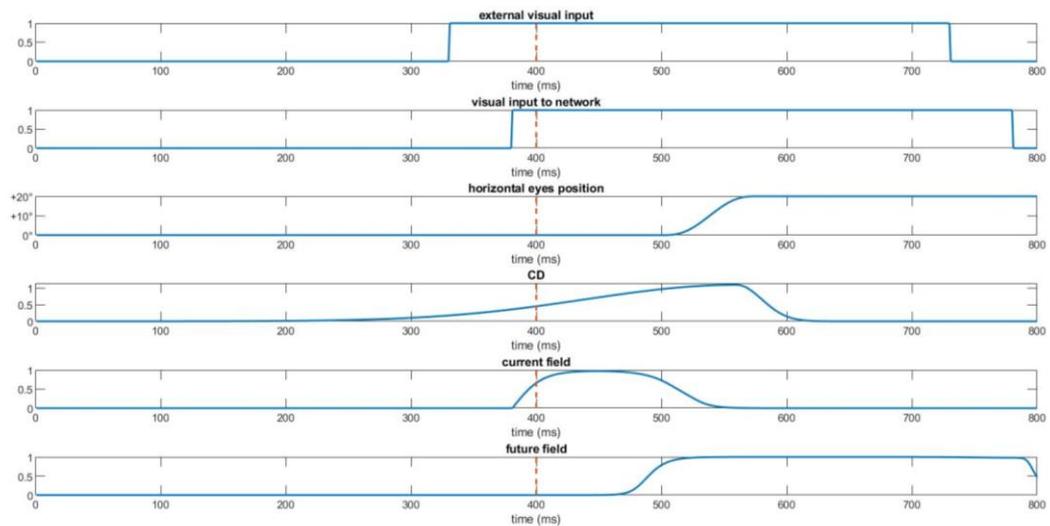


Fig. 49: Istantanea a  $t=400$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo. Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

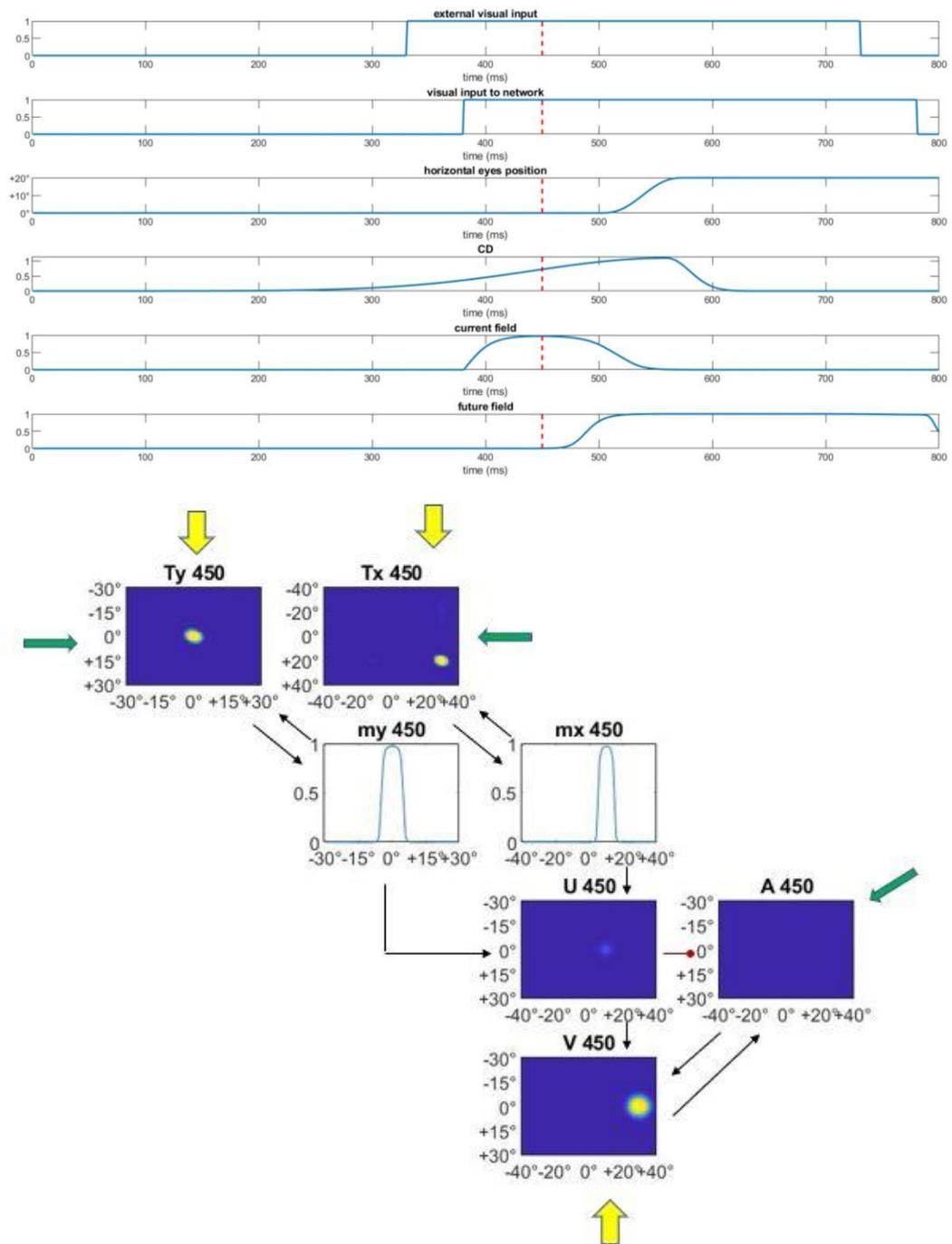


Fig. 50: Istantanea a  $t=400$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo. Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone “current field” ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

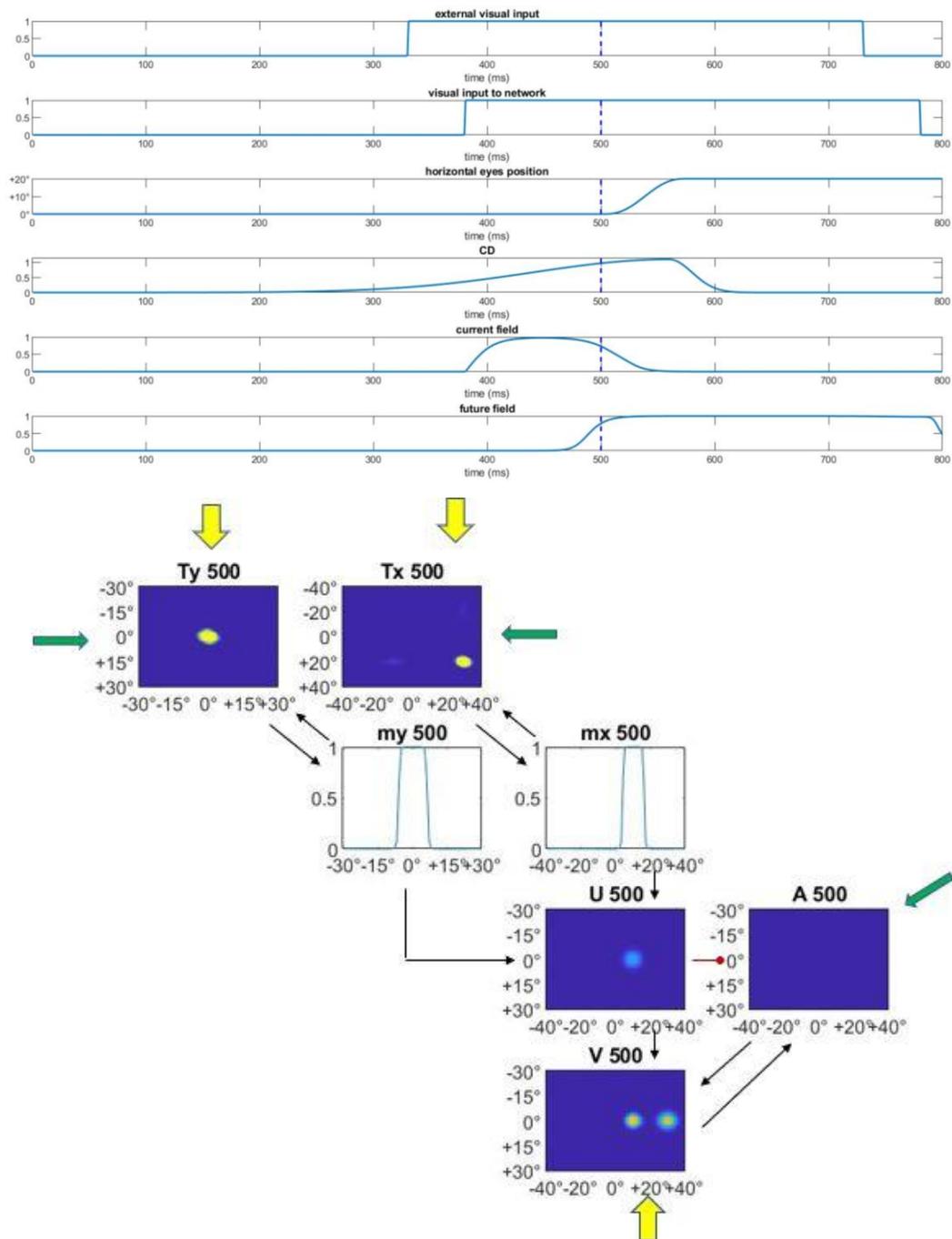


Fig. 51: Istantanea a  $t=400$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

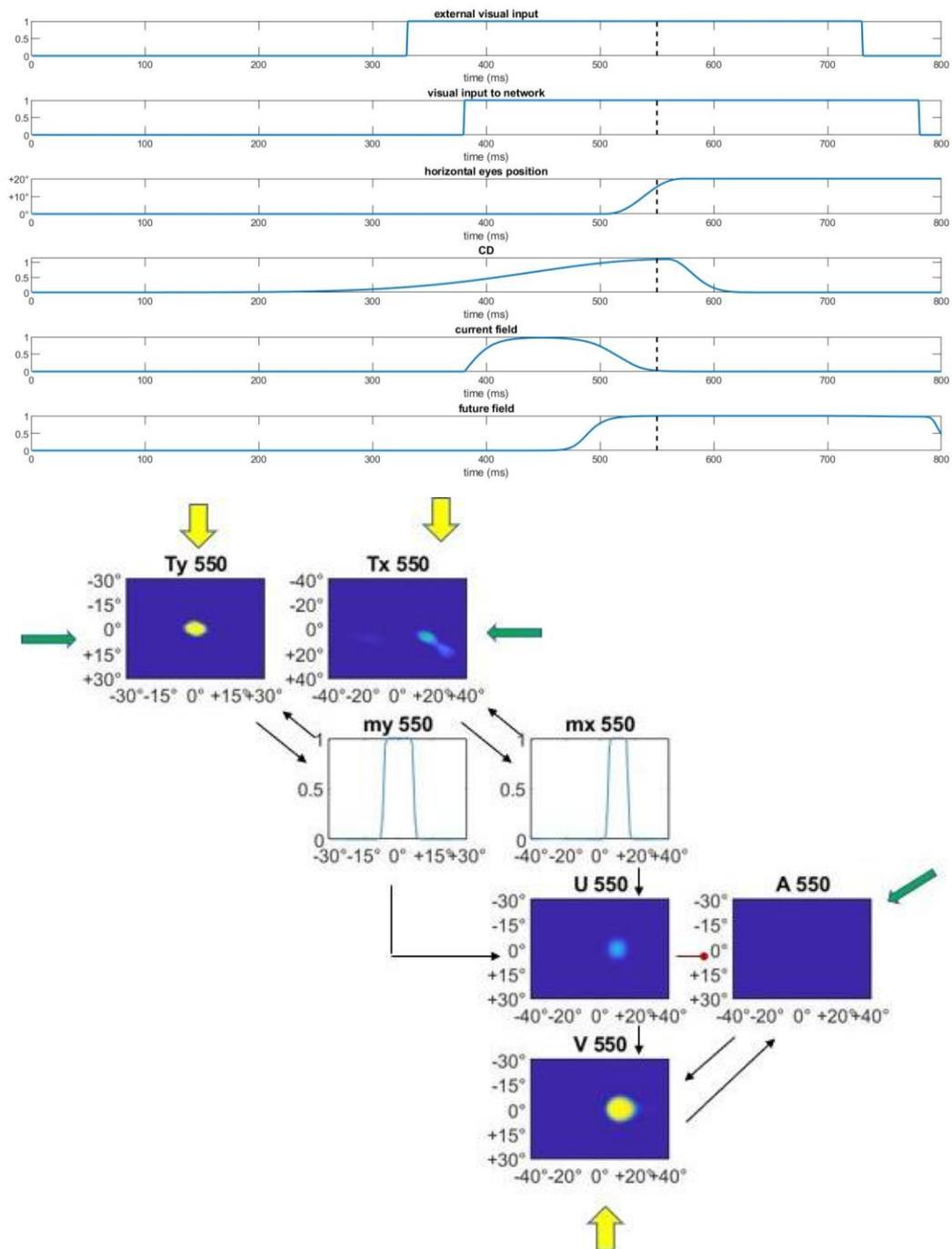


Fig. 52: Istantanea a  $t=550$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

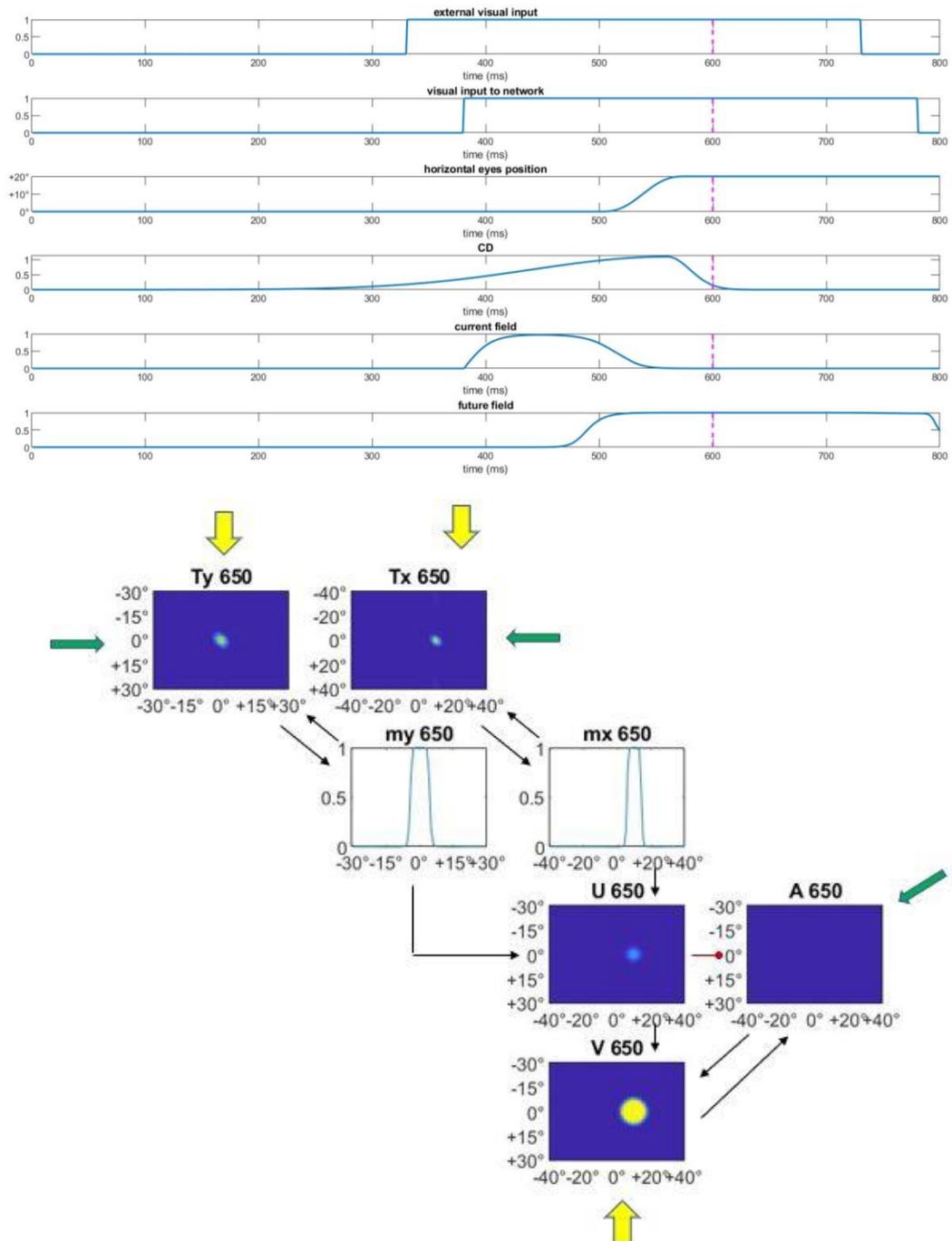


Fig. 53: Istantanea a  $t=650$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

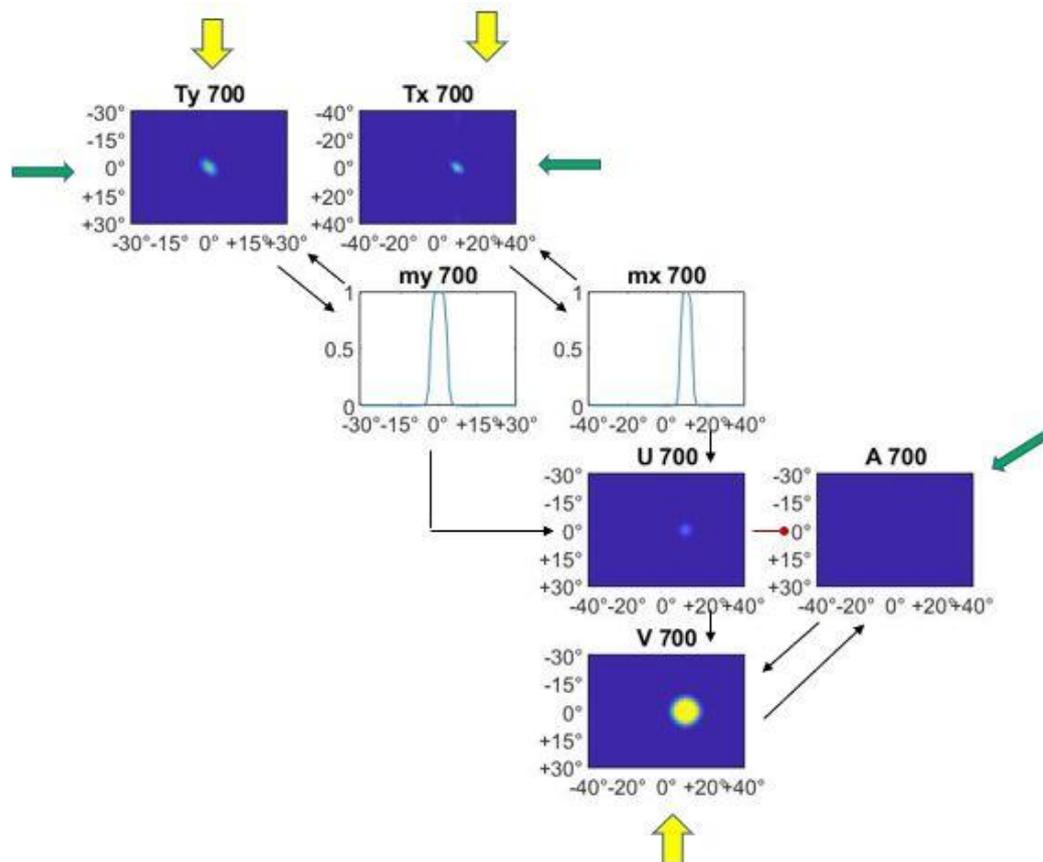
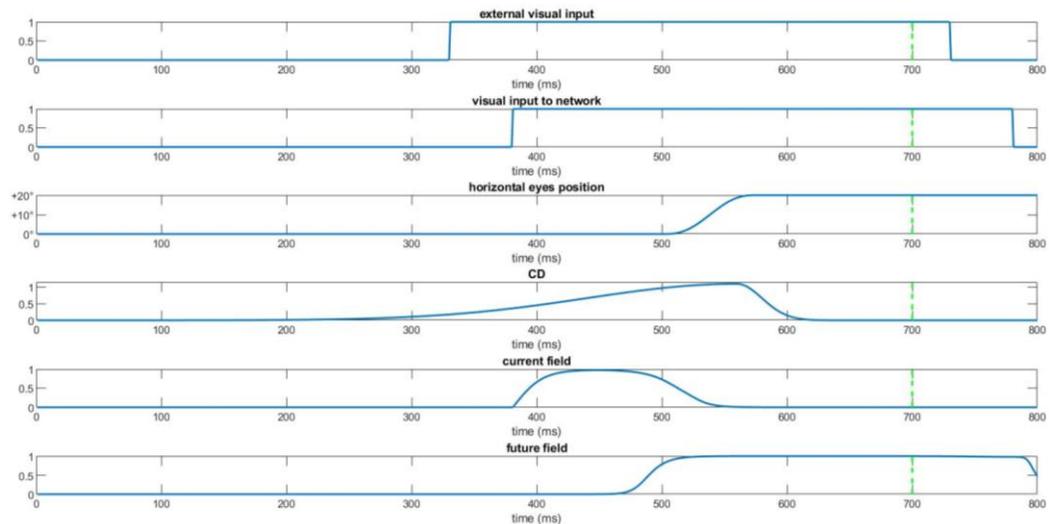


Fig. 54: Istantanea a  $t=700$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=330$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

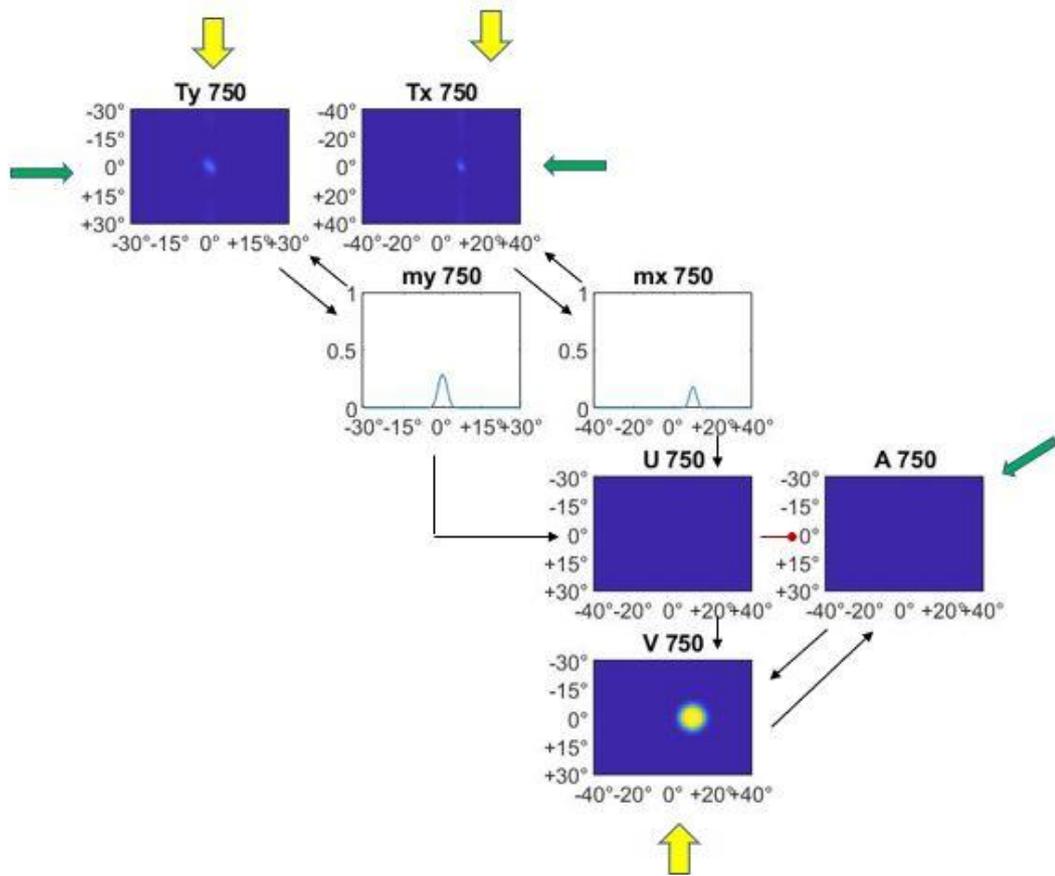
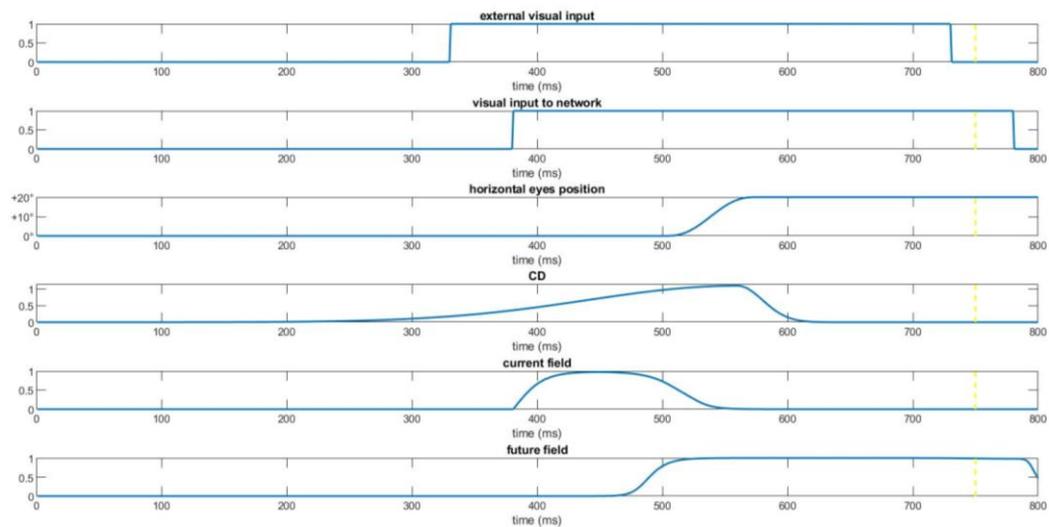


Fig. 55: Istantanea a  $t=750$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo con durata 400 ms, presentato alla rete a  $t=350$  ms, in cui la rete è programmata per effettuare una saccade orizzontale di  $+20^\circ$  a  $t=500$  ms; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo.

Nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone "current field" ovvero alle coordinate retinocentriche in cui viene applicato lo stimolo visivo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

Dopo aver esaminato come si comporta la rete in presenza di uno stimolo di 400 ms (con e senza saccade) esaminiamo come si comporta la rete in presenza di uno stimolo molto breve (un flash luminoso) di soli 8 ms. Si ricorda infatti, come descritto nel Capitolo 3, che lo strato denominato Attention Field ha un ruolo diverso a seconda della durata dello stimolo: sostanzialmente non interviene quando lo stimolo ha durata approssimativamente superiore ai 20 ms (in quanto inibito dall'update field) mentre entra in gioco per stimoli di durata inferiore (flash) dando origine (come si vedrà meglio nelle prossime simulazioni) al fenomeno della mislocazione del flash visivo nell'intorno di una saccade.

Come fatto precedentemente, dapprima si mostra la risposta della rete al solo flash visivo in assenza di saccade. Nelle figure da 56 a 60 viene appunto applicato uno stimolo della durata di 8 ms in posizione  $x=30^\circ$  e  $y=0^\circ$  all'istante  $t = 485$  ms (quindi avrà effetto sul Visual Field e sui Transformation field a partire dall'istante  $t = 535$  ms).

Facendo riferimento agli andamenti nel tempo delle figure da 56 a 60 il movimento degli occhi è assente come allo stesso modo lo scarico corollario, dato che non è programmata nessuna saccade.

Gli ultimi due pannelli, in cui si mostrano gli andamenti nel tempo, anziché mostrare l'attività del neurone che codifica per il current field e per il future field, mostrano rispettivamente la posizione retinocentrica o anche baricentro di attivazione ( $p_{ret}$ ) dello stimolo e la posizione percepita ( $p_{ass}$ ) dello stimolo, ottenuta come la somma tra  $p_{ret}$  e la posizione dell'occhio. La striscia rossa orizzontale visibile nell'andamento della posizione percepita ( $p_{ass}$ ) indica la posizione effettiva dello stimolo, e in tal caso lo stimolo risulta perfettamente localizzato dalla rete, infatti la posizione percepita ( $p_{ass}$ ) coincide con la striscia rossa orizzontale.

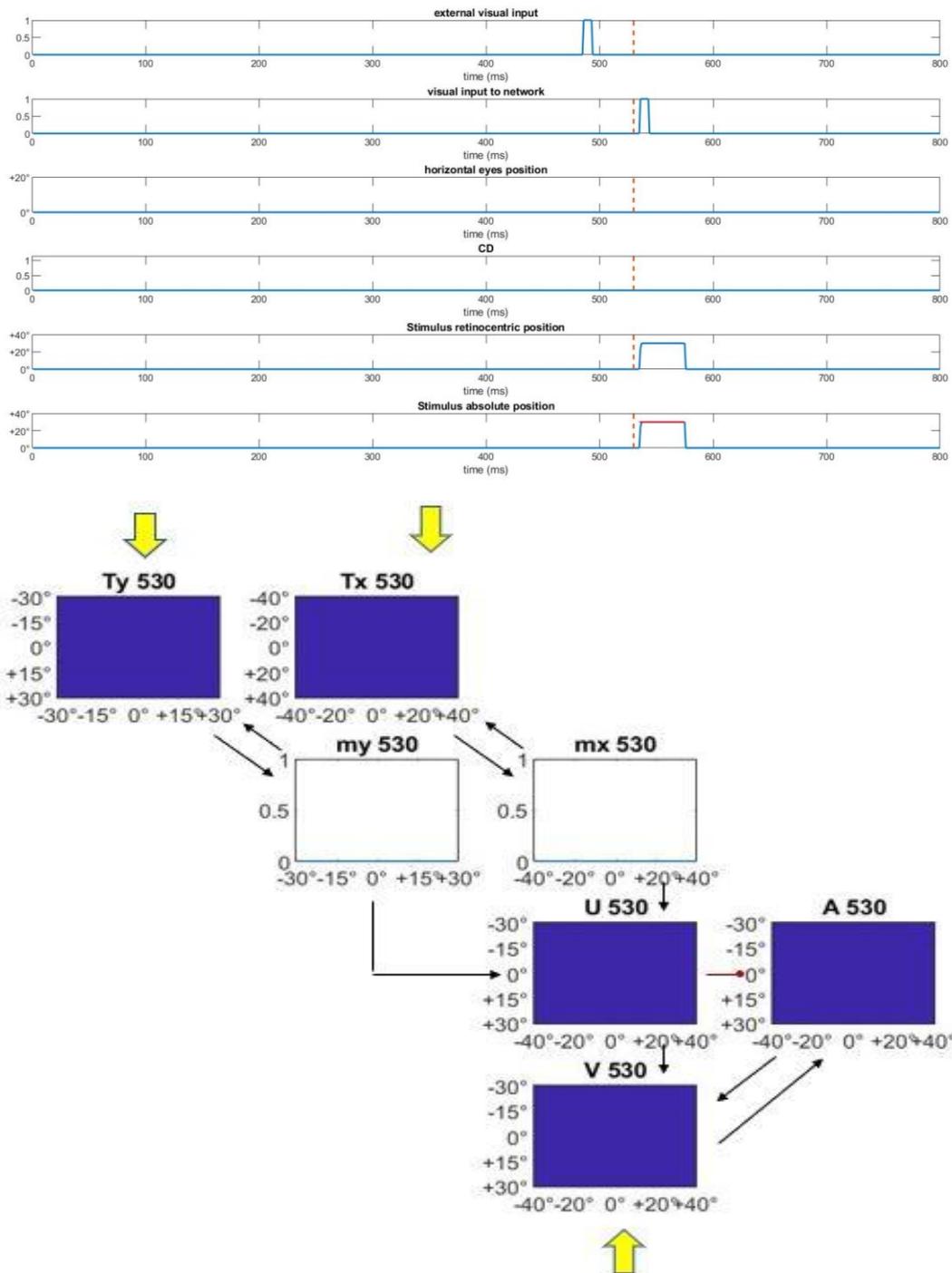


Fig. 56: Istantanea a  $t=530$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad unflash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione non è programmata per effettuare una saccade; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone nel current field, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

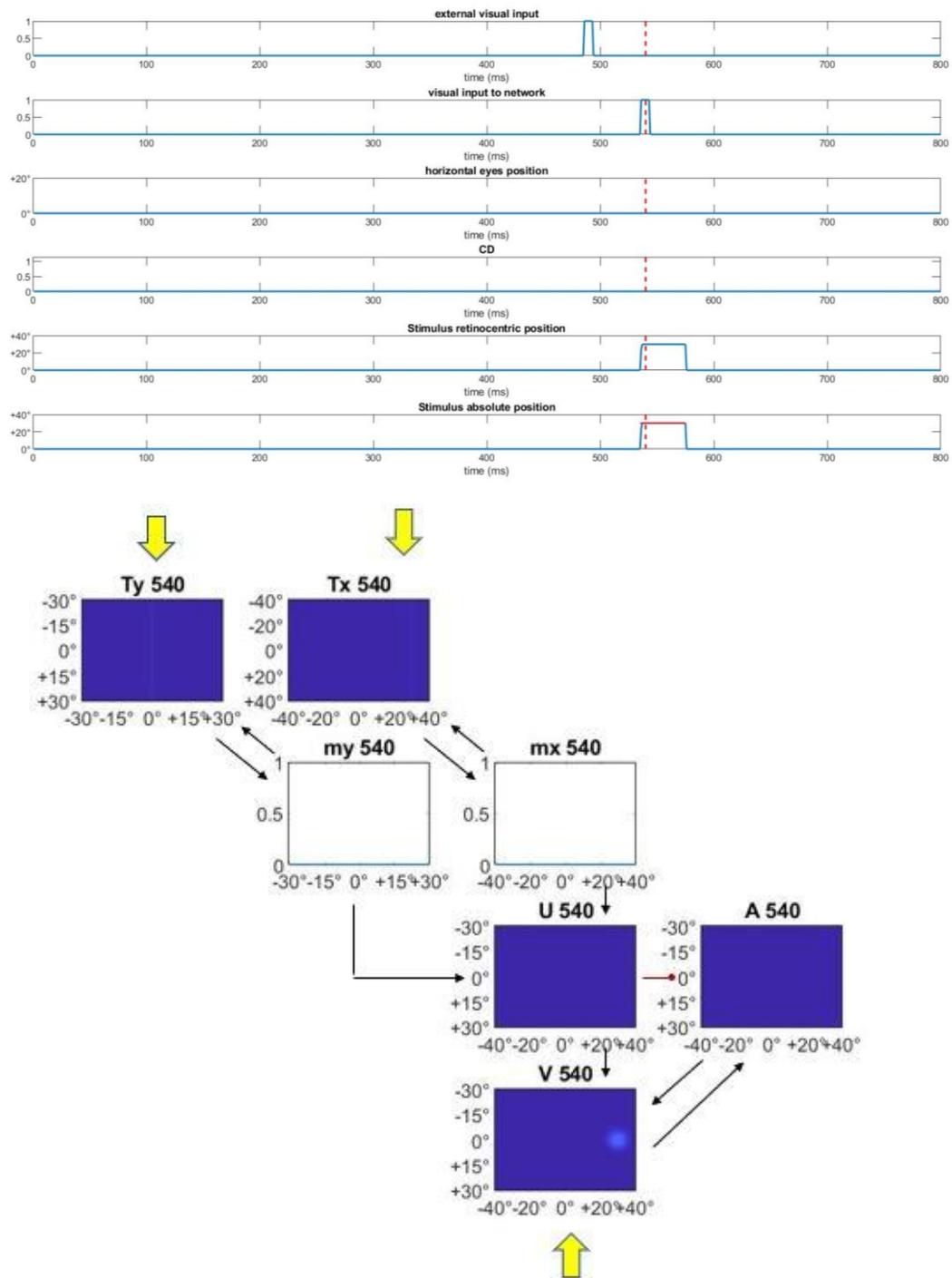


Fig. 57: Istantanea a  $t=540$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione non è programmata per effettuare una saccade; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, attività del neurone nel current field, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio rosso mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

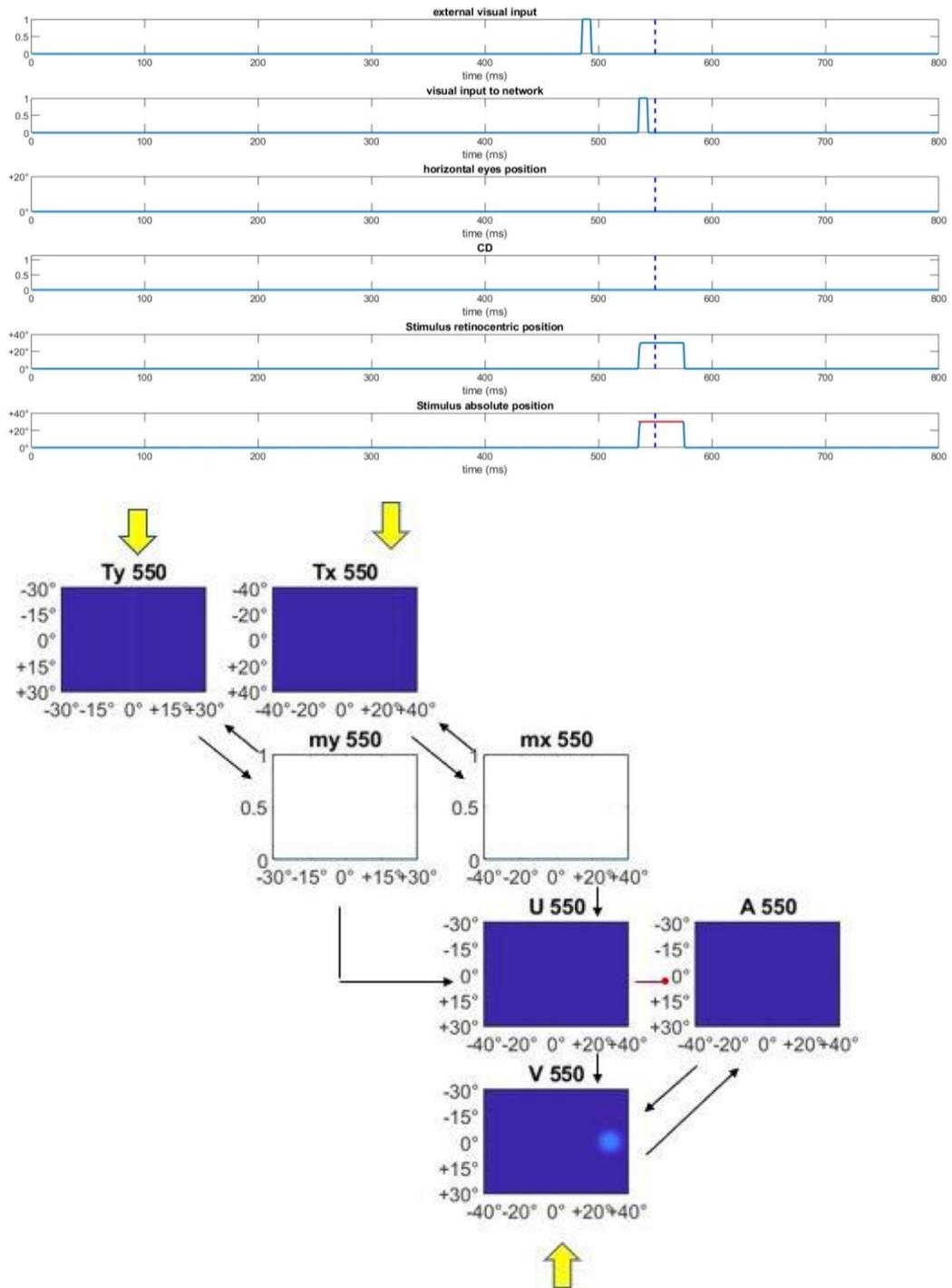


Fig. 58: Istantanea a  $t=550$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione non è programmata per effettuare una saccade; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione percepita stimolo; il tratteggio blu mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

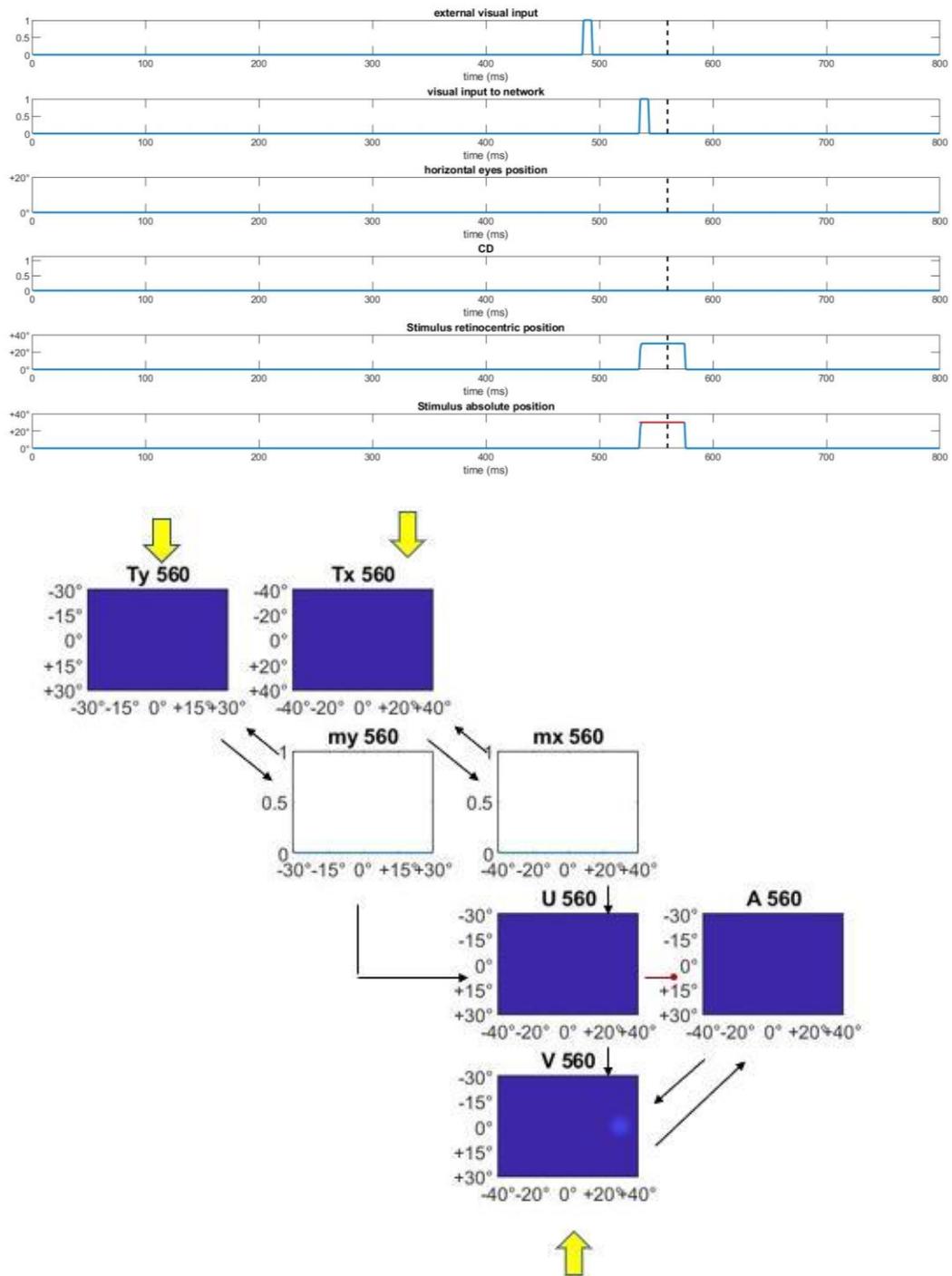


Fig. 59: Istantanea a  $t=560$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione non è programmata per effettuare una saccade; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio nero mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

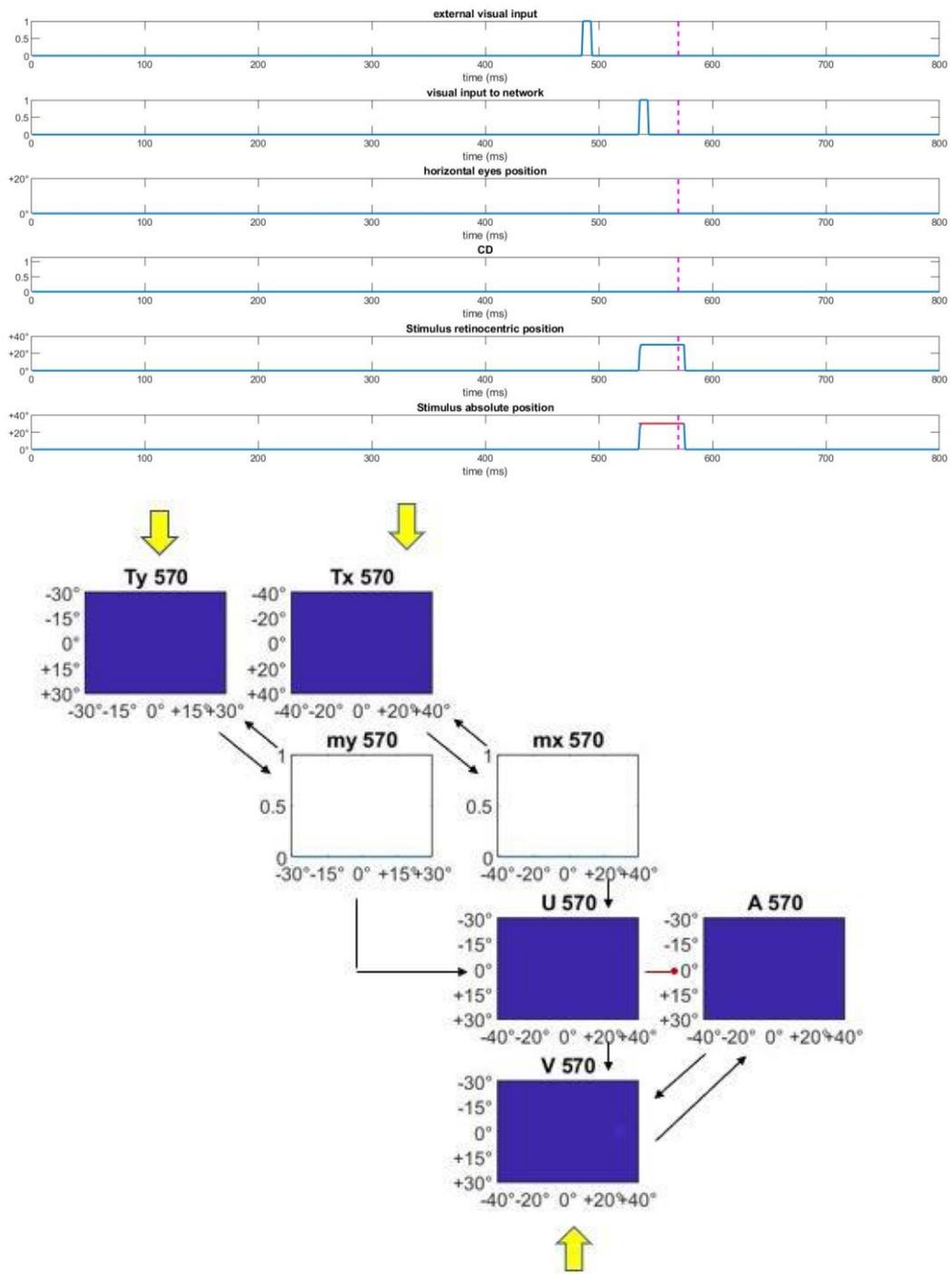


Fig. 60: Istantanea a  $t=530$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione non è programmata per effettuare una saccade; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge,, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio viola mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

Nelle Figg. da 61 a 65 viene mostrato invece il comportamento degli strati della rete in risposta ancora ad uno stimolo di 8 ms centrato nelle coordinate  $x=30^\circ$  e  $y=0^\circ$  presentato all'istante  $t=485$  ms (15 ms prima della saccade), come per la simulazione precedente, ma con l'aggiunta di una saccade programmata orizzontale di  $+20^\circ$ .

Anche in questo caso lo stimolo eccita il Visual Field (e anche i Transformation Fields) 50 ms dopo che lo stimolo è stato presentato.

Come è possibile notare nella Fig. 61, i transformation field presentano una cresta di attività orizzontale dovuta al segnale di corollary discharge centrato a  $+20^\circ$  nel transformation field x e centrato a  $0^\circ$  nel transformation field y.

A 540 ms (Fig. 62) il visual field percepisce lo stimolo visivo dall'esterno e i transformation field combinano l'informazione visiva e l'informazione saccadica. La breve durata dello stimolo non permette però di generare un'attività sostenuta in entrambi i monodimensional field, i quali a loro volta non riescono a sollecitare l'update field. Questo fa sì che l'attention field non sia inibito dall'update field e dunque presenti attività neurale dovuta al corollary discharge (vedi Figg. 63, 64 e 65).

L'attention field riceve in ingresso, oltre che il corollary discharge, anche estese sinapsi di bassa intensità dal visual field. L'eccitazione di bassa intensità dovuta al visual field tenderà, grazie al segnale di corollary discharge centrato in  $x=+20^\circ$  e  $y=0^\circ$  a spostare la maggior eccitazione verso il centro dello stimolo di corollary discharge. Più precisamente il segnale dovuto alle sinapsi di feedback provenienti dal visual field tende a spostarsi verso la zona in cui è centrato il corollary discharge dato che quest'ultimo presenta un'intensità maggiore. Il corollary discharge combinato con il segnale proveniente dal visual field genera una zona (spostata verso il centro del corollary discharge) con una attività che riesce ad eccitare il visual field e pertanto lo stimolo visivo viene percepito più verso il target saccadico (Figg. 58 e 59). Questo corrisponde al fenomeno della mislocazione del flash visivo. In particolare, sulla base dell'andamento della grandezza  $pass(t)$ , nel caso esaminato la posizione percepita dello stimolo (ottenuta mediando i valori di  $pass(t)$  nell'intervallo 535 ms – 565 ms) è pari a  $28^\circ$  e dunque risulta mislocalizzato verso il target saccadico ( $+20^\circ$ ) di circa  $2^\circ$ .

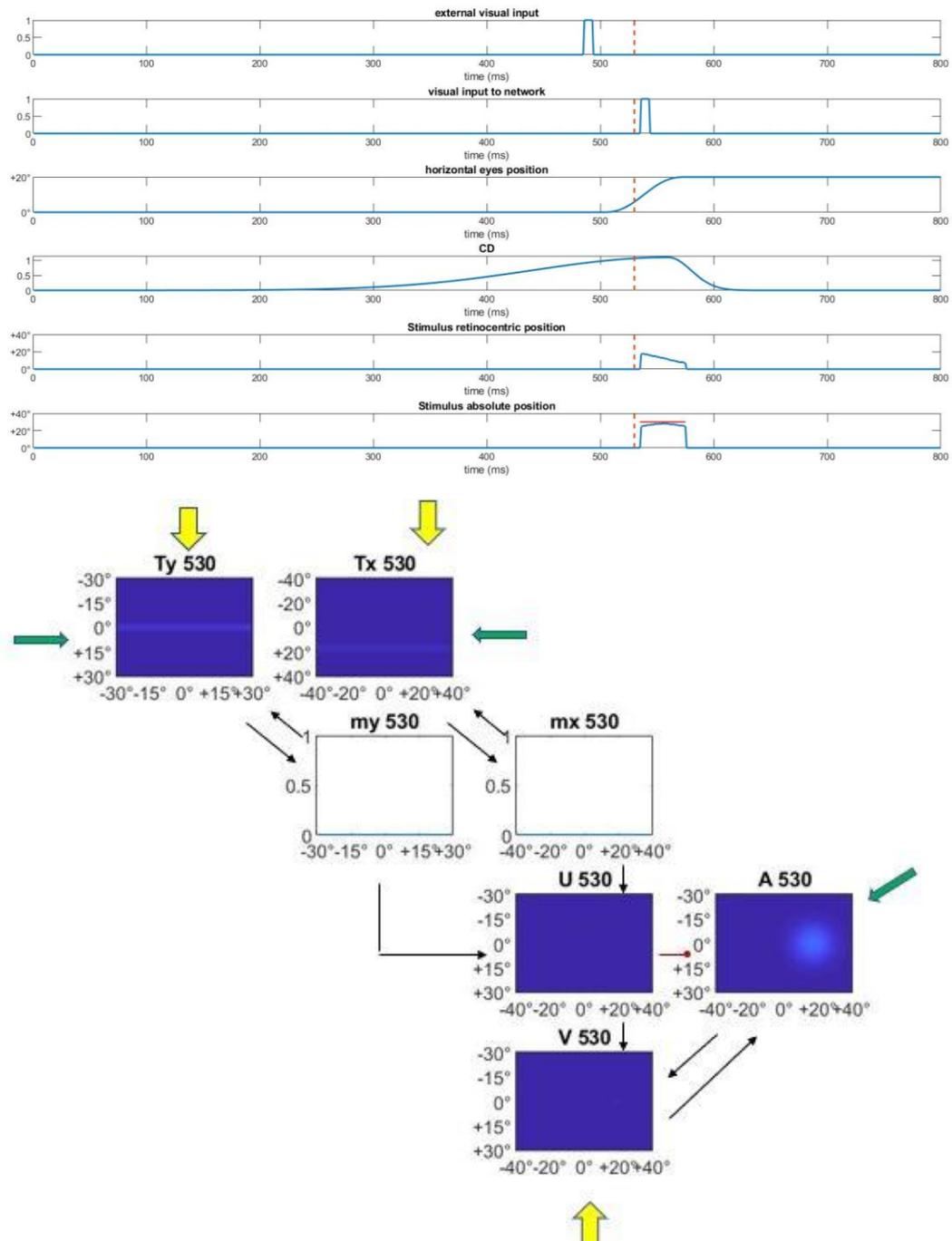


Fig. 61: Istantanea a  $t=530$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione è programmata per effettuare una saccade di  $+20^\circ$ ; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo, mentre le frecce verdi rappresentano il corollary discharge; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio marrone mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

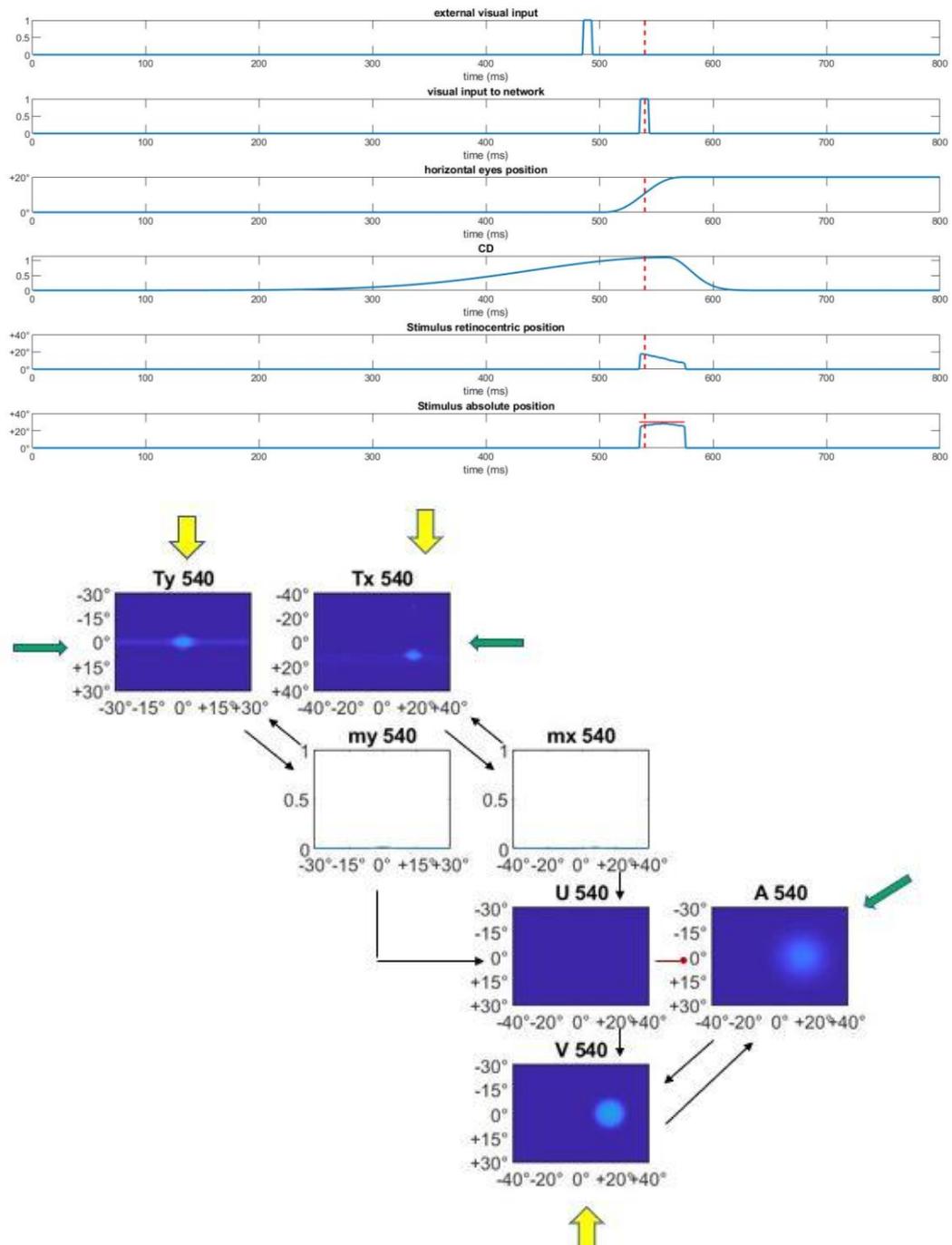


Fig. 62: Istantanea a  $t=540$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione è programmata per effettuare una saccade di  $+20^\circ$ ; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo, mentre le frecce verdi rappresentano il corollary discharge; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio rosso mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

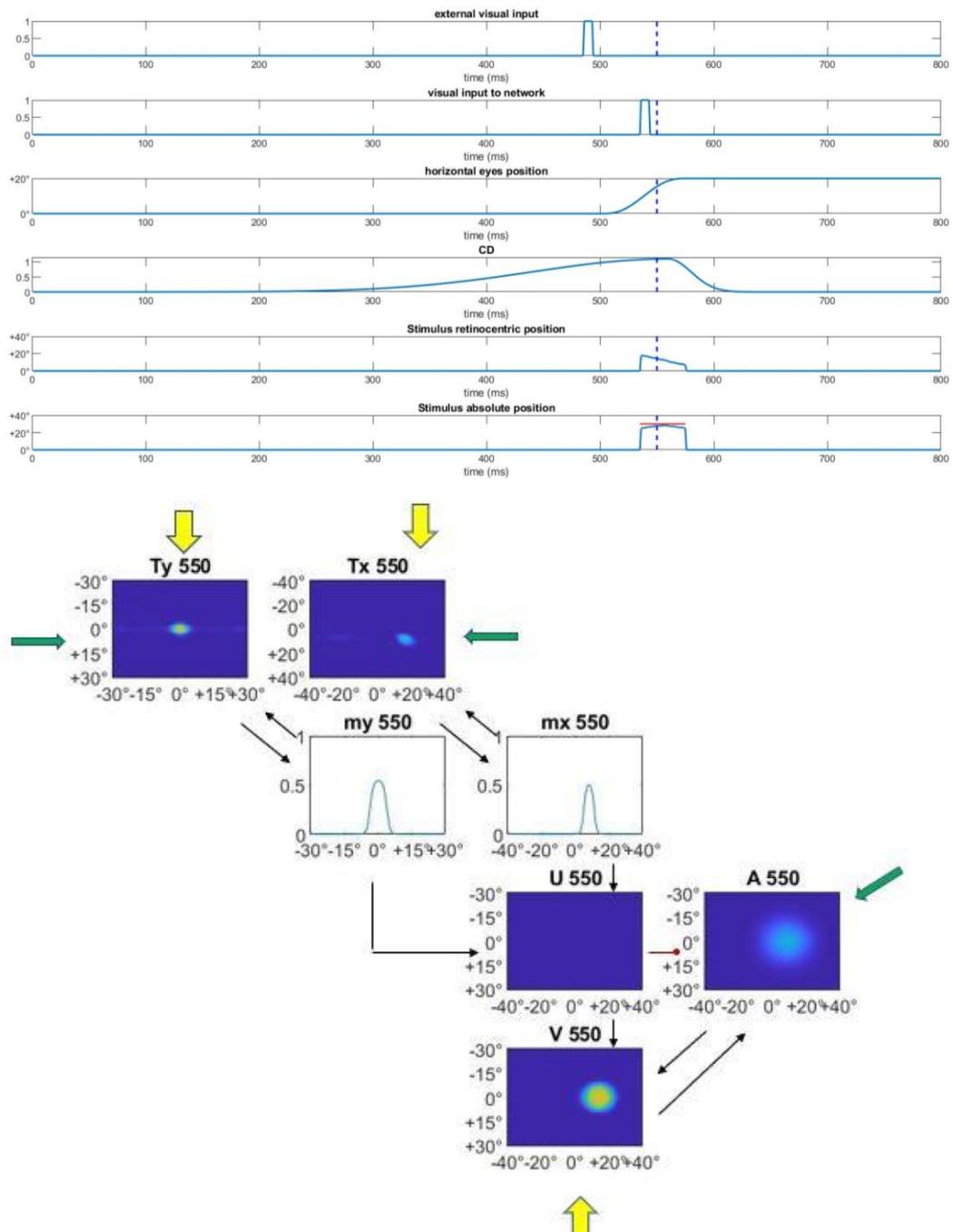


Fig. 63: Istantanea a  $t=550$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione è programmata per effettuare una saccade di  $+20^\circ$ ; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo, mentre le frecce verdi rappresentano il corollary discharge; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio blu mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

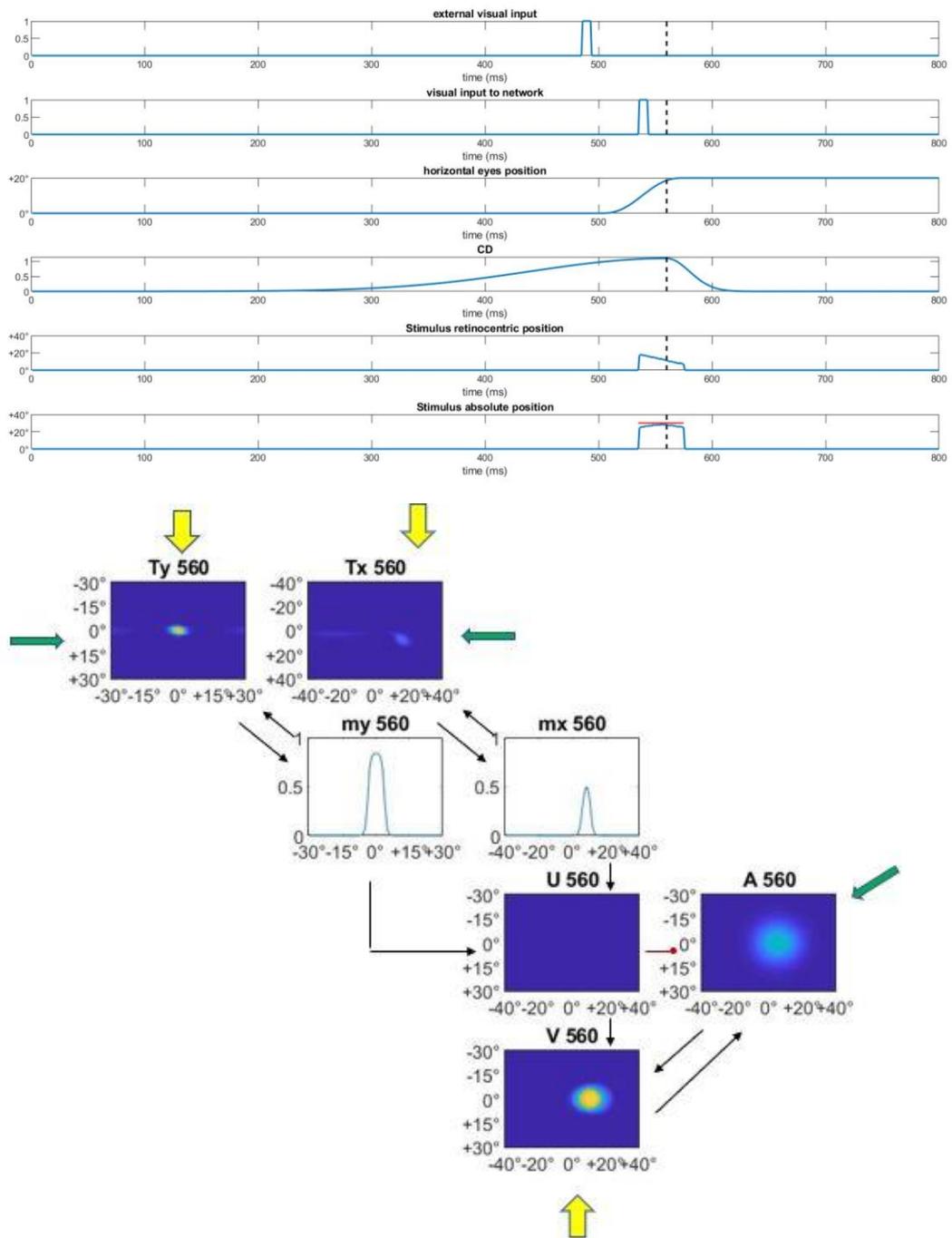


Fig. 64: Istantanea a  $t=560$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad un flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione è programmata per effettuare una saccade di  $+20^\circ$ ; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo, mentre le frecce verdi rappresentano il corollary discharge; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio nero mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura.

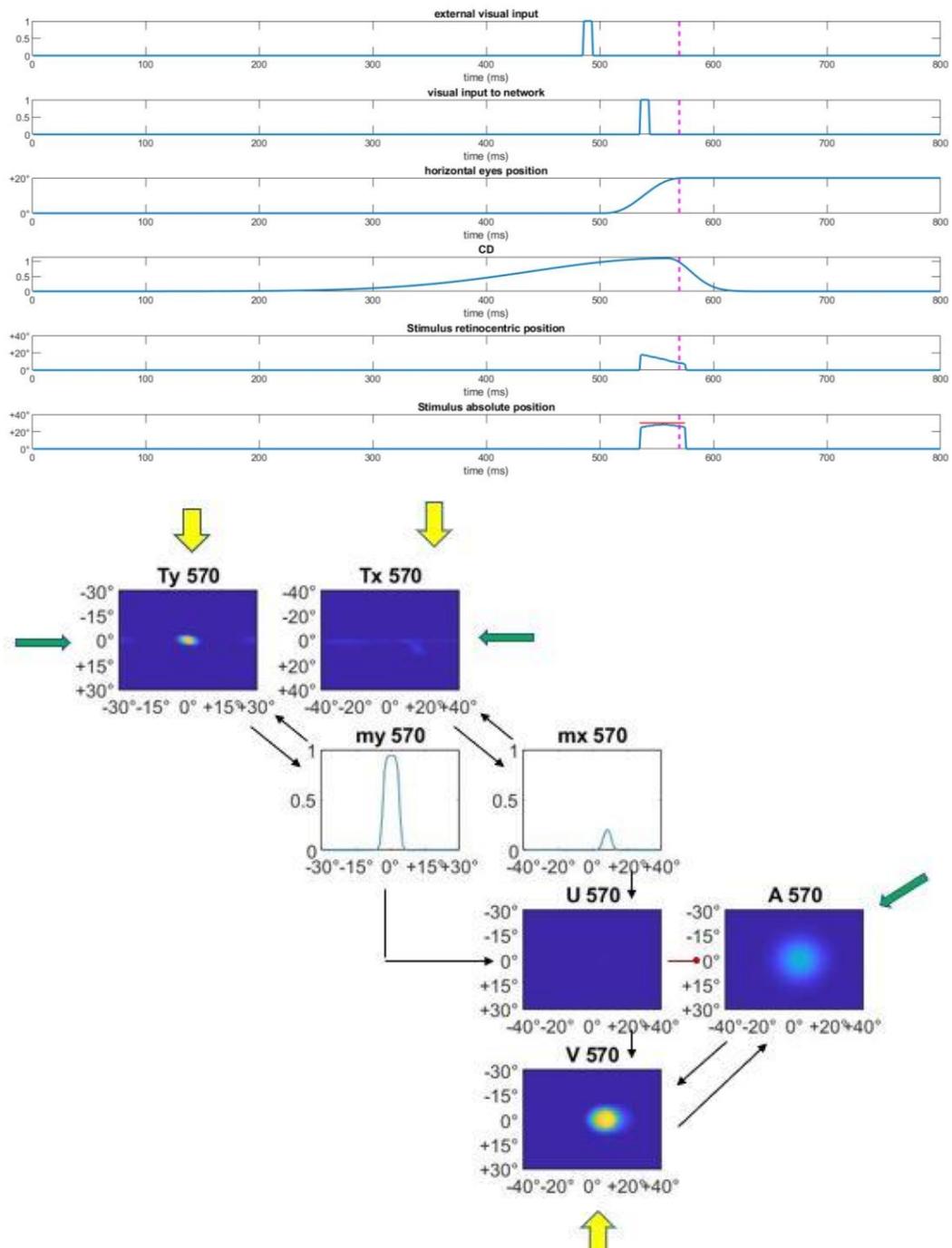


Fig. 65: Istantanea a  $t=570$  ms che mostra l'attività degli strati in risposta ad uno stimolo flash di 8 ms, presentato alla rete a  $t=485$  ms; la rete in questa simulazione è programmata per effettuare una saccade di  $+20^\circ$ ; le frecce nere rappresentano sinapsi eccitatorie, mentre la linea rossa che termina con un pallino rappresenta sinapsi inibitorie; le frecce gialle in grassetto rappresentano lo stimolo visivo, mentre le frecce verdi rappresentano il corollary discharge; nei pannelli in alto vengono mostrati gli andamenti nel tempo delle seguenti grandezze: stimolo visivo esterno, stimolo visivo presentato alla rete; posizione degli occhi, corollary discharge, posizione retinica stimolo; posizione assoluta stimolo; il tratteggio viola mostrato nei pannelli identifica l'istante di tempo corrispondente all'istantanea mostrata in figura

## **4.2 RISULTATI: REMAPPING CON RISPOSTA ANTICIPATORIA**

In questa sezione ci si è focalizzati sul fenomeno del remapping predittivo, già in parte mostrato nelle figure 49-55 della sezione 4.1.

Per meglio verificare se la rete simula idoneamente il fenomeno del remapping, sono state effettuate ulteriori simulazioni in cui lo stimolo visivo in ingresso viene presentato almeno 200 ms prima della saccade e rimane attivo oltre l'istante in cui la saccade termina.

Qui di seguito viene mostrata l'attività del neurone che codifica per il campo recettivo futuro (future field) e per il campo recettivo corrente (current field). In particolare lo stimolo visivo in ingresso mostrato nella Fig. 67 è uno stimolo di 350 ms mostrato alla rete 200 ms prima della saccade centrato nelle coordinate  $x=+20^\circ$  e  $y=0^\circ$ . La saccade simulata è una saccade di  $+20^\circ$  pertanto il neurone che codifica per il campo recettivo futuro (future field) corrisponde al neurone di coordinate  $x=0^\circ$  e  $y=0^\circ$ .

Si precisa che in tale prova il risultato sarebbe lo stesso qualunque sia la posizione dello stimolo perché tutti i neuroni si comportano nello stesso modo nella rete.

Come è possibile notare il neurone che codifica per il campo recettivo futuro presenta un'attività che anticipa l'inizio della saccade di 22 ms, mentre il neurone che codifica per il campo recettivo corrente presenta un'attenuazione dell'attività che inizia 25 ms prima della saccade, fino a cessare completamente a circa 40 ms dopo l'inizio della saccade.

Tali attività sono concordi con i dati ottenuti da Duhamel e Colby [21] già mostrati e spiegati nella sezione 2.5.1 in Fig. 21 e qui riportati nuovamente per chiarezza (Fig. 66).

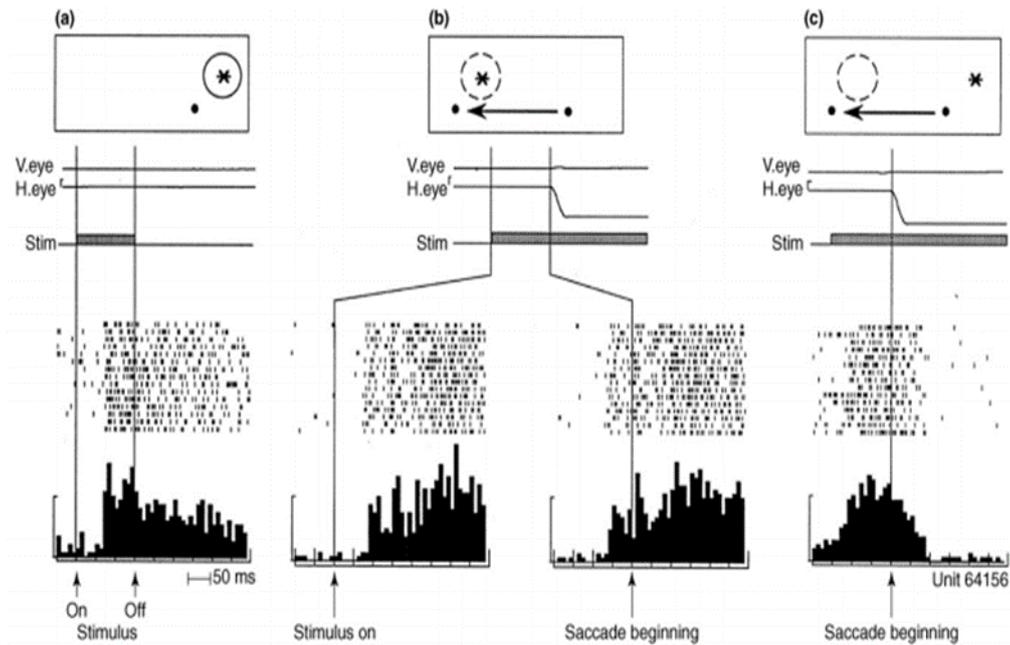


Fig. 66: Attività di un singolo neurone nell'area intraparietale (LIP). Ogni pannello mostra il punto di fissazione (rappresentato con un punto), la posizione del campo recettivo alla fine di una prova (cerchio tratteggiato), lo stimolo visivo (stella) e il movimento oculare (freccia). Le linee orizzontali sottostanti mostrano la posizione dell'occhio in orizzontale e in verticale e l'inizio e la fine dello stimolo visivo. I grafici sono allineati con l'evento indicato dalla lunga linea verticale. (a) attività del neurone del campo recettivo corrente (CF) durante la prova di fissazione; (b) attività del neurone del campo recettivo futuro (FF) il primo allineato con l'inizio dello stimolo, il secondo allineato con l'inizio della saccade; (c) attività del neurone del campo recettivo corrente (CF) [25].

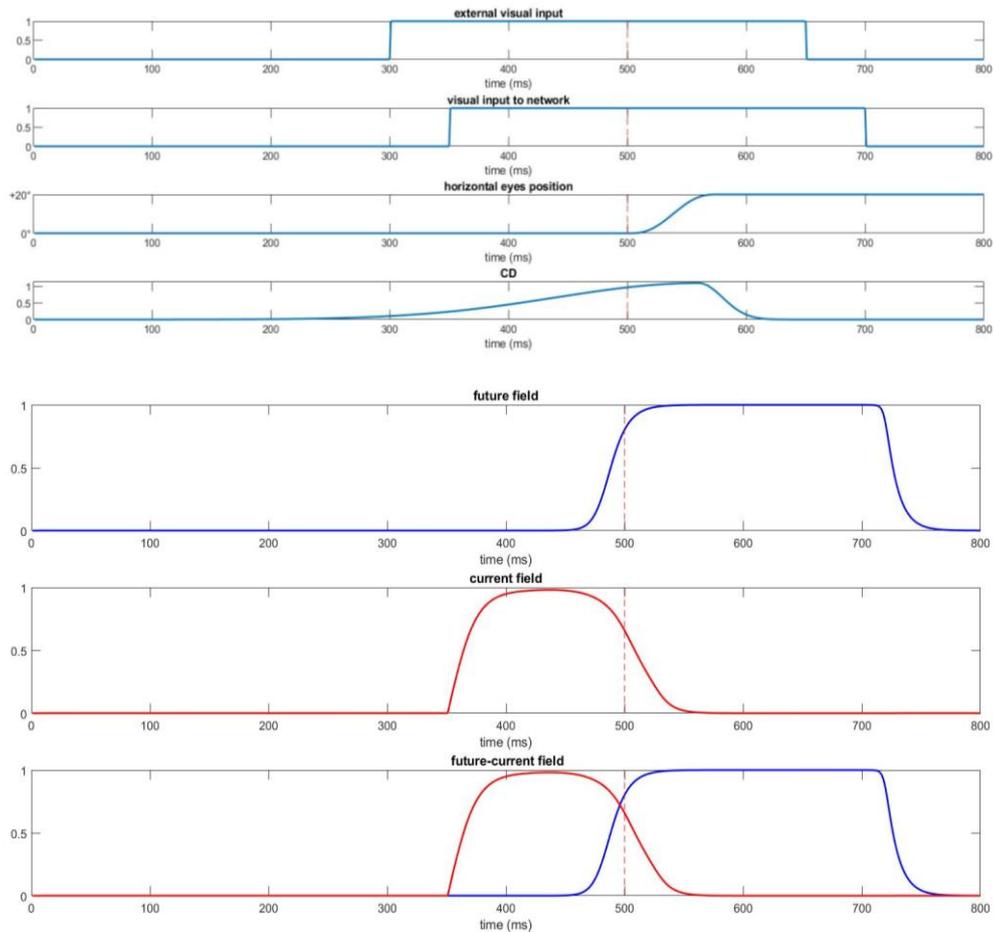


Fig. 67: Remapping predittivo di uno stimolo (della durata di 350 ms) mostrato alla rete al tempo  $t=300$ ms. Nel pannello superiore viene mostrata l'attività del neurone che codifica per il campo recettivo futuro; nel pannello centrale viene mostrata l'attività del neurone che codifica per il campo recettivo corrente; nel pannello in basso vengono mostrate entrambe le attività dei neuroni che codificano per il campo recettivo corrente (rosso) e per il campo recettivo futuro (blu).

Per testare ulteriormente il fenomeno di remapping è stato replicato l'esperimento di Kusonoki e Goldberg (vedi sezione. 2.5.1). In tale esperimento veniva misurata e riportata l'attività media nel tempo dei neuroni che codificano per il current field e per il future field, nel caso di stimoli di durata pari a 100 ms presentati a istanti differenti rispetto l'inizio della saccade (lo stimolo poteva essere presentato prima dell'inizio della saccade o successivamente all'inizio della saccade). I risultati di tale esperimento (già mostrati in Figura 23) sono riportati qui nuovamente per chiarezza in figura 68.

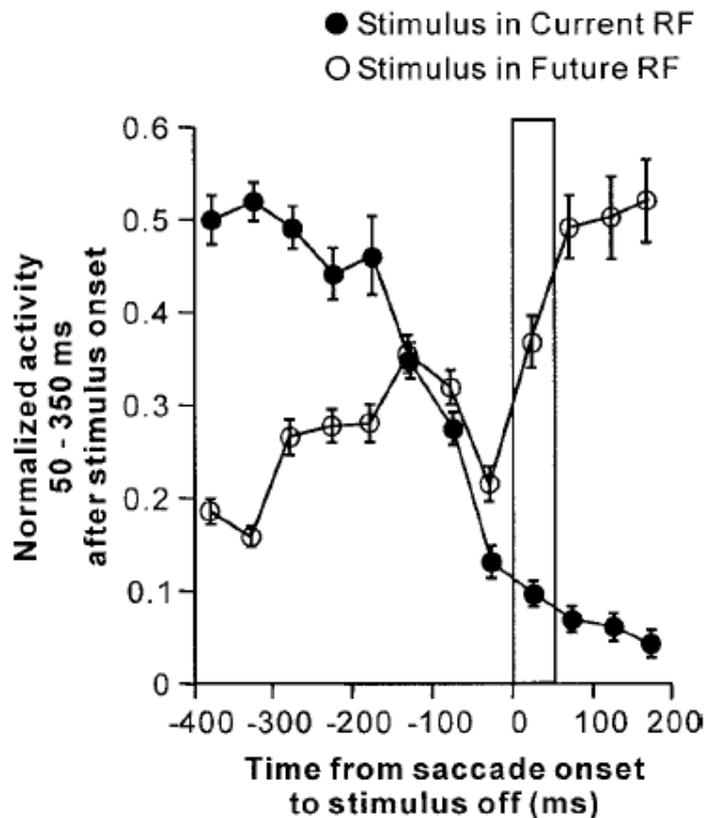


Fig. 68: Attività media dei neuroni del LIP nel campo recettivo attuale (CF) e nel campo recettivo futuro (FF). L'attività media è calcolata nell'intervallo che va da 50 a 350 ms dopo l'inizio dello stimolo. Le due righe verticali rappresentano la durata approssimativa della saccade.

Ascissa: tempo da inizio saccade a fine stimolo (ms); valori negativi implicano che lo stimolo è apparso e scomparso interamente prima della saccade. [26]

I valori riportati da Kusunoki e Goldberg si riferiscono al valore medio di attivazione dei neuroni (neuroni rispetto a cui lo stimolo si trova nel campo recettivo corrente e neuroni rispetto a cui lo stimolo si trova nel campo recettivo futuro) nell'intervallo di tempo da 50 ms a 350 ms dopo la presentazione dello stimolo; in ascissa è riportato l'istante in cui termina lo stimolo rispetto all'inizio della saccade (valori negativi indicano uno stimolo che termina completamente prima della saccade)

A tal proposito alla rete sono stati applicati stimoli di 100 ms presentati a diversi istanti di tempo rispetto l'inizio della saccade. Per ogni stimolo inviato alla rete è stata calcolata l'attività media del neurone che codifica per il

current field e del neurone che codifica per il future field nell'intervallo compreso tra i 50 ms e i 350 ms dall'applicazione dello stimolo.

L'istante di applicazione dello stimolo va da -400 ms dal'inizio della saccade a +100 ms dall'inizio della saccade con passo di 50 ms.

I valori calcolati sono stati poi graficati su un grafico in cui le ascisse corrispondono alla distanza tra la fine dello stimolo e l'inizio della saccade.

A titolo di esempio un valore dell'ascissa a -250 corrisponde ad uno stimolo presentato alla rete 350 ms prima dell'inizio della saccade.

Con riferimento alla Fig. 69, l'attività media del neurone per il quale lo stimolo è nel current field (valori rossi) inizia a mostrare una diminuzione se lo stimolo scompare 150 ms prima dell'inizio della saccade; l'attivazione di questo neurone si annulla totalmente se lo stimolo viene applicato e scompare dopo l'inizio della saccade.

Per quanto riguarda il neurone per il quale lo stimolo si trova nel campo recettivo futuro invece, tale neurone non presenta attività se lo stimolo si conclude oltre 150 ms prima dell'inizio della saccade. Tale neurone presenta invece già una debole attività per stimoli che terminano prima della saccade di 150 ms, per poi attivarsi notevolmente per stimoli che terminano anticipando la saccade per meno di 100 ms. In particolare per stimoli che terminano meno di 100 ms prima della saccade, il neurone 'future field' mostra un'attivazione media molto simile a quella mostrata quando lo stimolo scompare a saccade già terminata cioè quando lo stimolo di fatto è applicato esattamente in corrispondenza del campo recettivo del neurone.

Confrontando i dati ottenuti (Fig. 69) con quelli ottenuti da Kusonoki e Goldberg (vedi Fig. 68), si può innanzitutto osservare una accettabile congruenza tra gli andamenti predetti dal modello e gli andamenti ottenuti sperimentalmente. Tuttavia, si osservano anche alcune discrepanze commentate di seguito.

Innanzitutto in Kusonoki e Goldberg il neurone che codifica per il campo recettivo futuro presenta una certa attività già se lo stimolo viene scompare circa 300 ms prima della saccade, mentre nel modello realizzato, il neurone che codifica per il campo recettivo futuro inizia a presentare attività solo 150 ms prima della saccade. Questa forte anticipazione è difficile da interpretare e spiegare.

Inoltre nei dati di Kusonoki e Goldberg l'attività del neurone che codifica il campo recettivo futuro presenta un notevole decadimento di attività se lo stimolo scompare appena prima della saccade, mentre nel modello tale decadimento, pur presente, risulta essere meno accentuato.

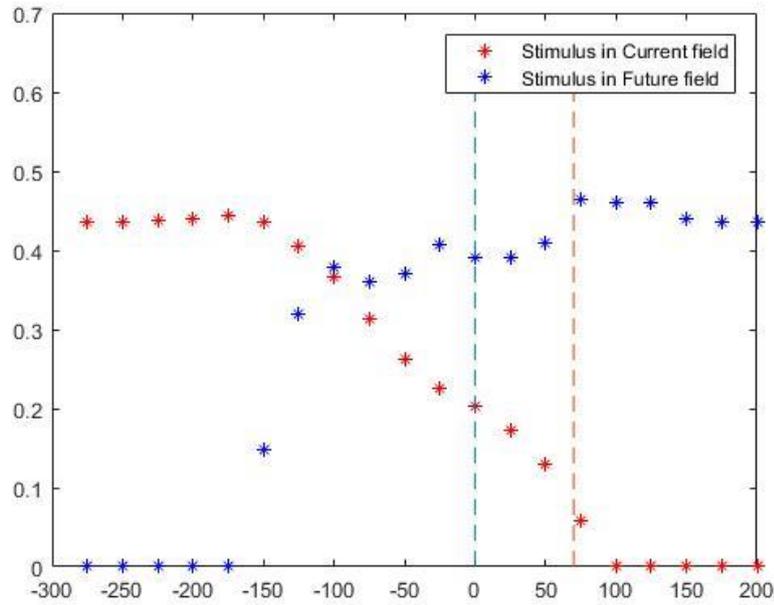


Fig. 69: Attività media delle unità neuronali del visual field nel campo recettivo attuale (rosso) e nel campo recettivo futuro (blu). L'attività media è calcolata nell'intervallo che va da 50 a 350 ms dopo l'inizio dello stimolo. la linea tratteggiata blu identifica l'inizio della saccade mentre la linea tratteggiata rossa identifica la fine della saccade. Ascissa: tempo da inizio saccade a fine stimolo (ms); valori negativi implicano che lo stimolo è terminato prima della saccade.

## 4.3 RISULTATI: MEMORIA DELLO STIMOLO NEL CAMPO RECETTIVO FUTURO

Per testare il fenomeno della memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro, descritto nella sezione 2.5.2 è stato presentato alla rete, 150 ms prima dell'inizio della saccade di  $+20^\circ$ , uno stimolo visivo avente una durata di 50 ms e centrato nelle coordinate  $x=+20^\circ$   $y=0^\circ$ .

Di tale simulazione sono state visualizzate le attività del neurone che codifica per il campo recettivo corrente ( $x=+20^\circ$   $y=0^\circ$ ) e l'attività del neurone che codifica per il campo recettivo futuro ( $x=0^\circ$   $y=0^\circ$ ).

I risultati di questa simulazione sono mostrati in Figura 70.

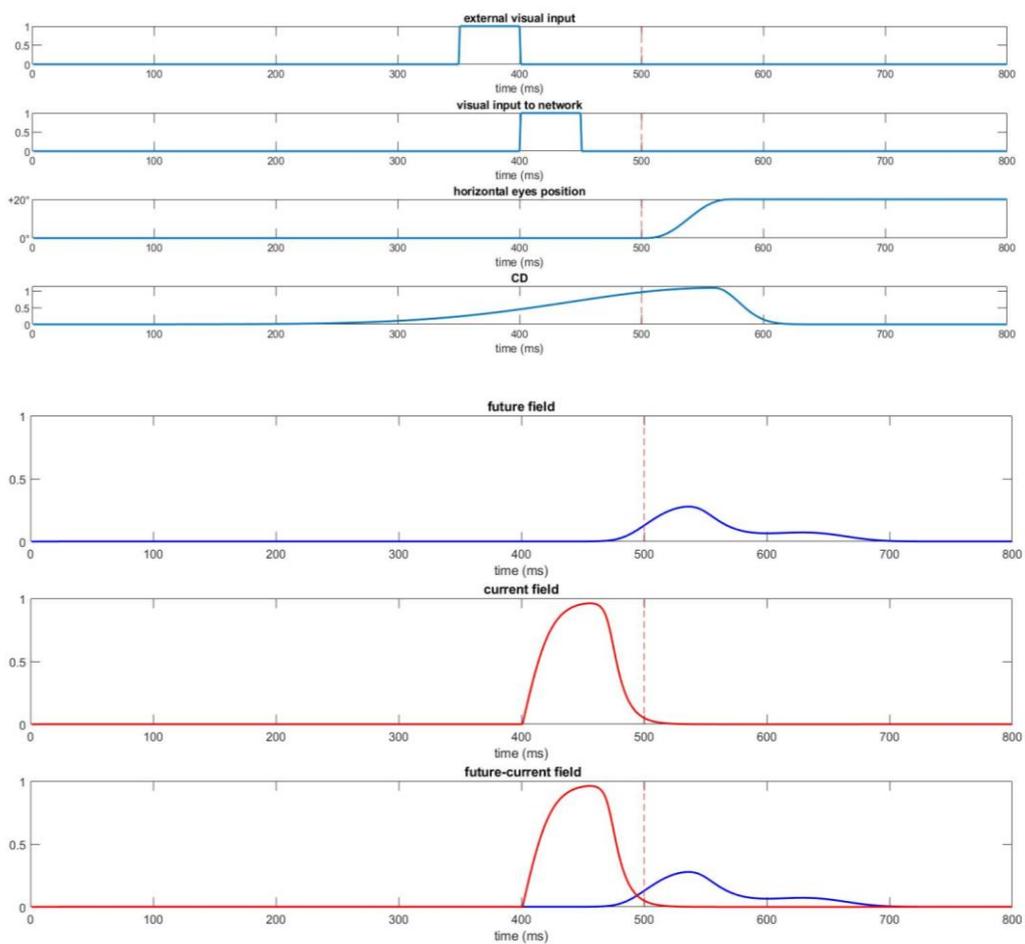


Fig. 70: Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro per uno stimolo visivo di 50 ms presentato al tempo  $t=350$  ms (150 ms prima della saccade). Il primo pannello mostra l'inizio e la fine dello stimolo visivo; il secondo pannello mostra quando lo stimolo entra

nella rete (50 ms di ritardo rispetto a quando viene presentato); il terzo pannello mostra la posizione degli occhi; il quarto pannello mostra il corollary discharge nel tempo; i tre pannelli inferiori più grandi rispetto ai quattro pannelli superiori mostrano: del neurone che codifica per il campo recettivo futuro, l'attività del neurone che codifica per il campo recettivo corrente e nell'ultimo pannello vengono mostrate entrambe le attività dei neuroni che codificano per il campo recettivo corrente (rosso) e per il campo recettivo futuro (blu).

Si precisa che per tale simulazione come per la precedente il risultato sarebbe lo stesso qualunque sia la posizione dello stimolo perché tutti i neuroni si comportano nello stesso modo nella rete.

Come è possibile notare, nonostante durante la saccade lo stimolo visivo non sia più presente, il neurone del campo recettivo futuro presenta una attività se pur non molto elevata. Questo risultato è in accordo con i dati sperimentali di Duhamel & Colby, già mostrati e spiegati in Fig. 24 e mostrati qui nuovamente in Figura 71 per chiarezza. In particolare in tale esperimento lo stimolo di durata pari a 50 ms veniva presentato 150 ms prima dell'inizio della saccade e veniva esaminata l'attività nel campo recettivo futuro.

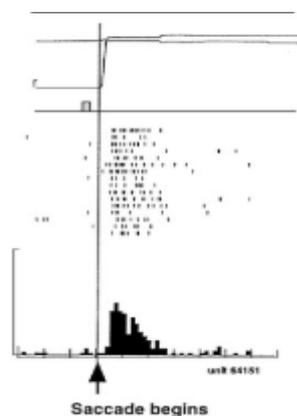


Fig. 71: Attività di un singolo neurone nell'area intraparietale (LIP). Le linee orizzontali superiori mostrano la posizione dell'occhio in orizzontale e in verticale e l'inizio e la fine dello stimolo visivo. Il grafico mostra l'attività del neurone del campo recettivo futuro (FF) centrata con l'inizio della saccade. [25]

Confrontando meglio l'attività ottenuta con la rete (Fig. 70) con i dati sperimentali mostrati in Fig. 71, la rete non replica perfettamente tali dati sperimentali. Infatti nella rete il neurone che codifica per il future field si

attiva prima dell'inizio della saccade, mentre nei dati sperimentali il neurone si attiva appena dopo l'inizio della saccade.

Inoltre il neurone che codifica per il future field mantiene una minima attività per oltre 100 ms, mentre nei dati sperimentali presenta un'attività che perdura oltre i 200 ms dall'inizio della saccade.

## **4. 4 RISULTATI: MISLOCAZIONE DI BREVI STIMOLI VISIVI (FLASH) DURANTE MOVIMENTI SACCADICI**

Come spiegato in precedenza dagli esperimenti di Morrone e Ross [29] (sezione 2.5.3) si è appurato che l'apparizione di brevissimi flash prima, durante e dopo una saccade vengono mislocalizzati.

La capacità del modello di riprodurre il fenomeno della mislocazione è già stato in parte dimostrato nella sezione 4.1 Per verificare meglio il comportamento della rete con brevi flash, sono state effettuate varie prove. Innanzitutto è stato verificato il comportamento della rete in risposta ad un breve stimolo (8 ms) applicato in stretta prossimità temporale con l'inizio di una saccade di  $+20^\circ$  e presentato in diverse posizioni spaziali. A tale scopo è stata confrontata la risposta della rete nel caso in cui l'attention field è attivo e nel caso in cui l'attention field non è attivo, per enfatizzare il ruolo dell'attention field nel fenomeno della mislocazione.

Qui di seguito vengono mostrate una serie di istantanee del visual field durante le prove di mislocazione in cui l'attention field è attivo (Figg. 72, 74, 76) e istantanee in cui l'attention field è disattivato (Figg. 73, 75, 77). Per ogni simulazione è stato calcolato il baricentro di attività nel visual field (cioè il valore  $\text{pret}(t)$ ) secondo la modalità descritta nella sezione 3.3.7. La posizione del baricentro è indicata nel Visual Field mediante un punto giallo luminoso.

In particolare nella Fig. 72 e nella Fig. 73 sono mostrate le istantanee del visual field durante una saccade di  $20^\circ$  con stimolo visivo posizionato a  $+5^\circ$

e 'flashato' 10 ms prima dell'inizio della saccade, con attention field attivo (vedi Fig. 72) e disattivo (vedi Fig. 73).

Come è possibile notare in entrambe le figure sin dal primo frame (545 ms, primo quadrante) lo stimolo visivo non è centrato nella coordinata  $x = +5^\circ$ , ma è posizionato a  $-4^\circ$ , questo perché quando lo stimolo comincia ad agire sul visual field la saccade in parte è già compiuta e dunque lo stimolo impatta su una posizione retinica interposta tra  $+5^\circ$  e  $-15^\circ$ , ovvero tra la posizione retinica dello stimolo prima della saccade ( $+5^\circ$ ) e la posizione retinica dello stimolo dopo la saccade ( $-15^\circ$ ).

Come è possibile notare, facendo riferimento alla sequenza dei frame delle Figg. 72 e 73, l'attività nel visual field risulta più spostata verso destra (cioè verso il target saccadico a  $+20^\circ$ ) quando l'attention field è attivo rispetto a quando l'attention field è disattivato, come si evince in particolare dalla posizione del baricentro della bolla di attivazione. In particolare, il baricentro si sposta per via dell'incremento di attività verso il target saccadico dovuta all'influenza dell'attention field.

Confrontando l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 72) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 72) dello stimolo in cui l'attention field è attivo, con l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 73) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 73) in cui l'attention field è disattivato, si può notare che:

- Con attention field attivo, la posizione retinica (baricentro (pret)), dello stimolo presenta un andamento crescente che va da  $-4^\circ$  ai  $-1^\circ$  (pannello 5 di Fig. 72);
- Con attention field disattivo, la posizione retinica (baricentro (pret)), dello stimolo presenta un valore stabile a  $-7^\circ$  (pannello 5 di Fig. 73);
- Con attention field attivo, la posizione percepita (pass), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi (peye) presenta un andamento crescente che va da  $+7^\circ$  a  $+18^\circ$  (pannello 6 di Fig. 72);
- Con attention field disattivato, la posizione percepita (pass), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi presenta un andamento crescente che va da  $+5^\circ$  a  $+11^\circ$  (pannello 6 di Fig 73).

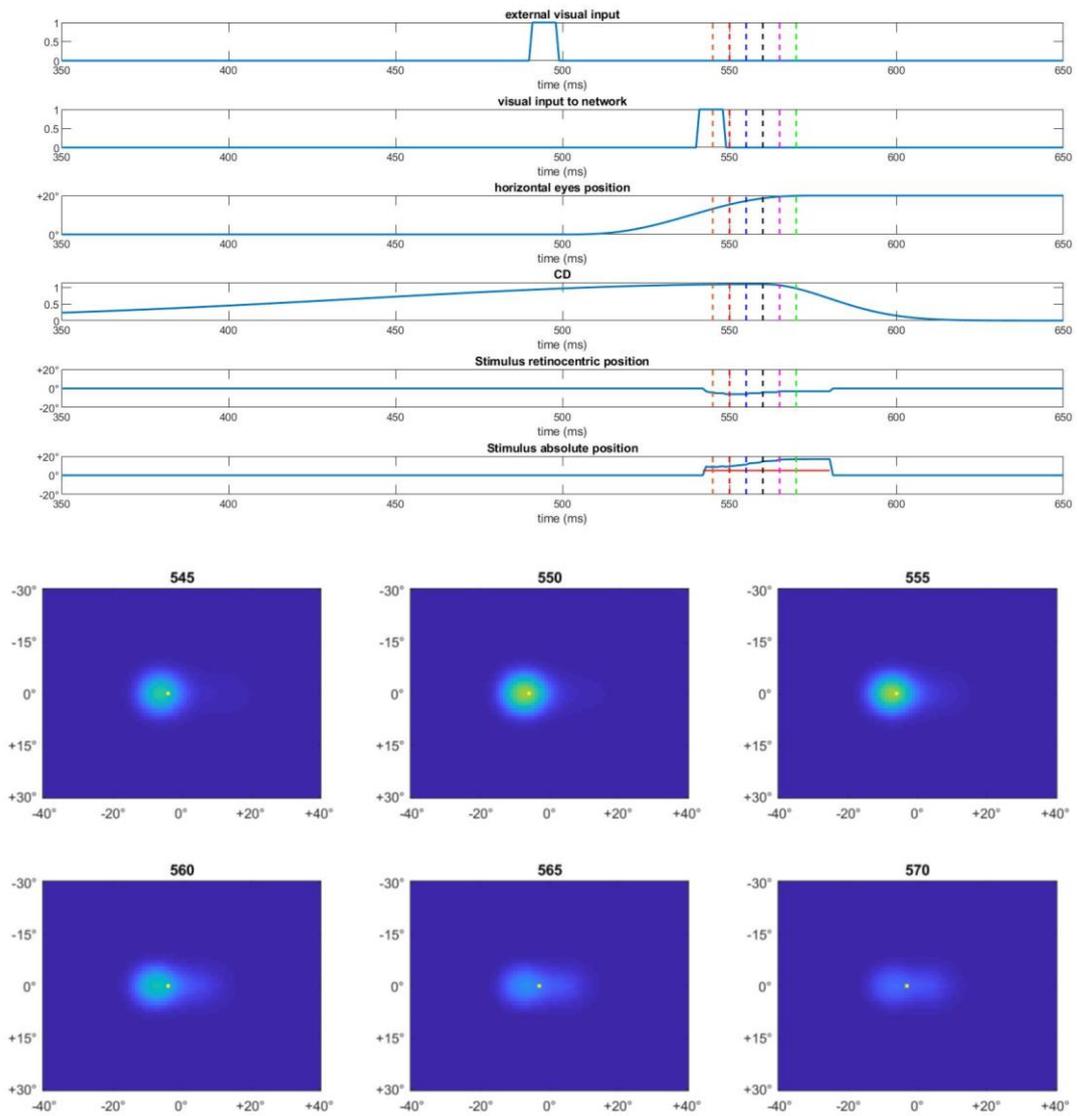


Fig. 72: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a  $+5^\circ$ , in cui il visual field è influenzato dall'attention field; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

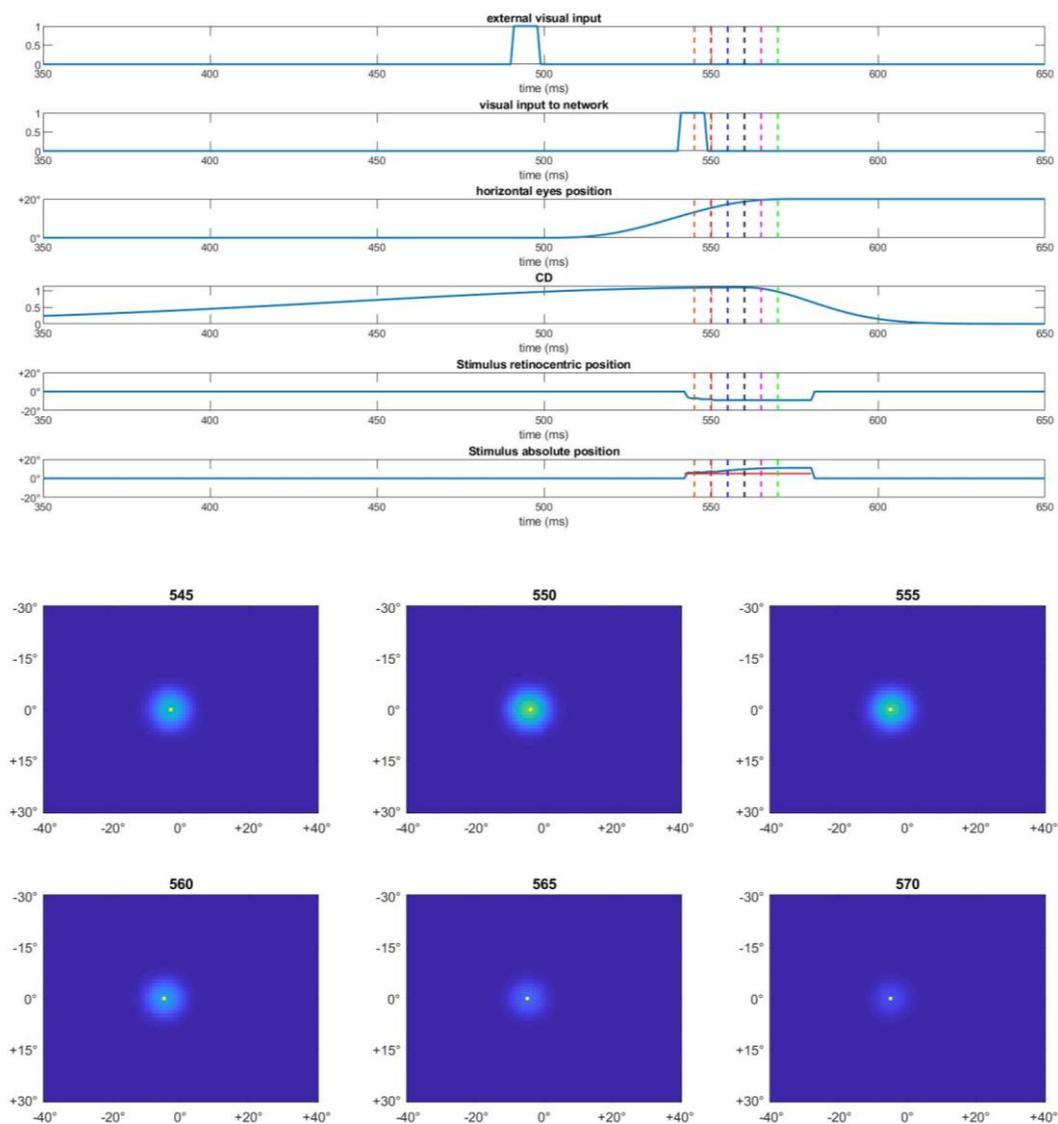


Fig. 73: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a  $+5^\circ$ , in cui il visual field non è influenzato dall'attention field; ; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

Nella Fig. 74 e nella Fig. 75 vengono mostrate le istantanee del visual field durante una saccade di  $20^\circ$  con stimolo visivo centrato a  $+10^\circ$  e 'flashato' 10

ms prima dell'inizio della saccade (490ms), con attention field attivo (vedi Fig. 74) e disattivo (vedi Fig. 75).

Anche in questo caso anche se lo stimolo viene flashato a  $+10^\circ$ , esso non risulta essere centrato nel visual field a  $+10^\circ$ . Infatti nel primo frame della Fig. 74, (attention field attivo) lo stimolo visivo non è centrato a  $+10^\circ$  ma è centrato in  $0^\circ$ ; mentre nel primo frame della Fig. 75 (attention field disattivato) lo stimolo è posizionato a  $-2^\circ$ ; questo perché quando lo stimolo comincia ad agire sul visual field, la saccade in parte è già compiuta e dunque lo stimolo impatta su una posizione retinica interposta tra  $+10^\circ$  e  $-10^\circ$ , ovvero tra la posizione retinica dello stimolo prima della saccade ( $+10^\circ$ ) e la posizione retinica dello stimolo dopo la saccade ( $-10^\circ$ ).

Come è possibile notare, osservando i frame di entrambe le figure, l'attività nel visual field risulta più spostata verso destra (cioè verso il target saccadico a  $+20^\circ$ ) quando l'attention field è attivo rispetto a quando l'attention field è disattivato come si evince in particolare dalla posizione del baricentro della bolla di attivazione. In particolare il baricentro si sposta per via della maggiore attività verso il target saccadico dovuta all'influenza dell'attention field.

Confrontando l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 74) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 74) con attention field attivo, con l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 75) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 75) con attention field disattivato si può notare che:

- Con attention field attivo, la posizione retinica (baricentro ( $p_{ret}$ )), dello stimolo presenta un andamento che oscilla tra  $-1^\circ$  e  $1^\circ$  (pannello 5 Fig. 74);
- Con attention field disattivo, la posizione retinica (baricentro ( $p_{ret}$ )), dello stimolo presenta un valore stabile a  $-3^\circ$  (pannello 6 Fig. 75);
- Con attention field attivo, la posizione percepita ( $p_{ass}$ ), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi ( $p_{eye}$ ) presenta un andamento crescente che va da  $+11^\circ$  a  $+20^\circ$  (pannello 5 Fig. 74);
- Con attention field disattivato, la posizione percepita ( $p_{ass}$ ), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi presenta un andamento crescente che va da  $+10^\circ$  a  $+16^\circ$  (pannello 6 Fig. 75)

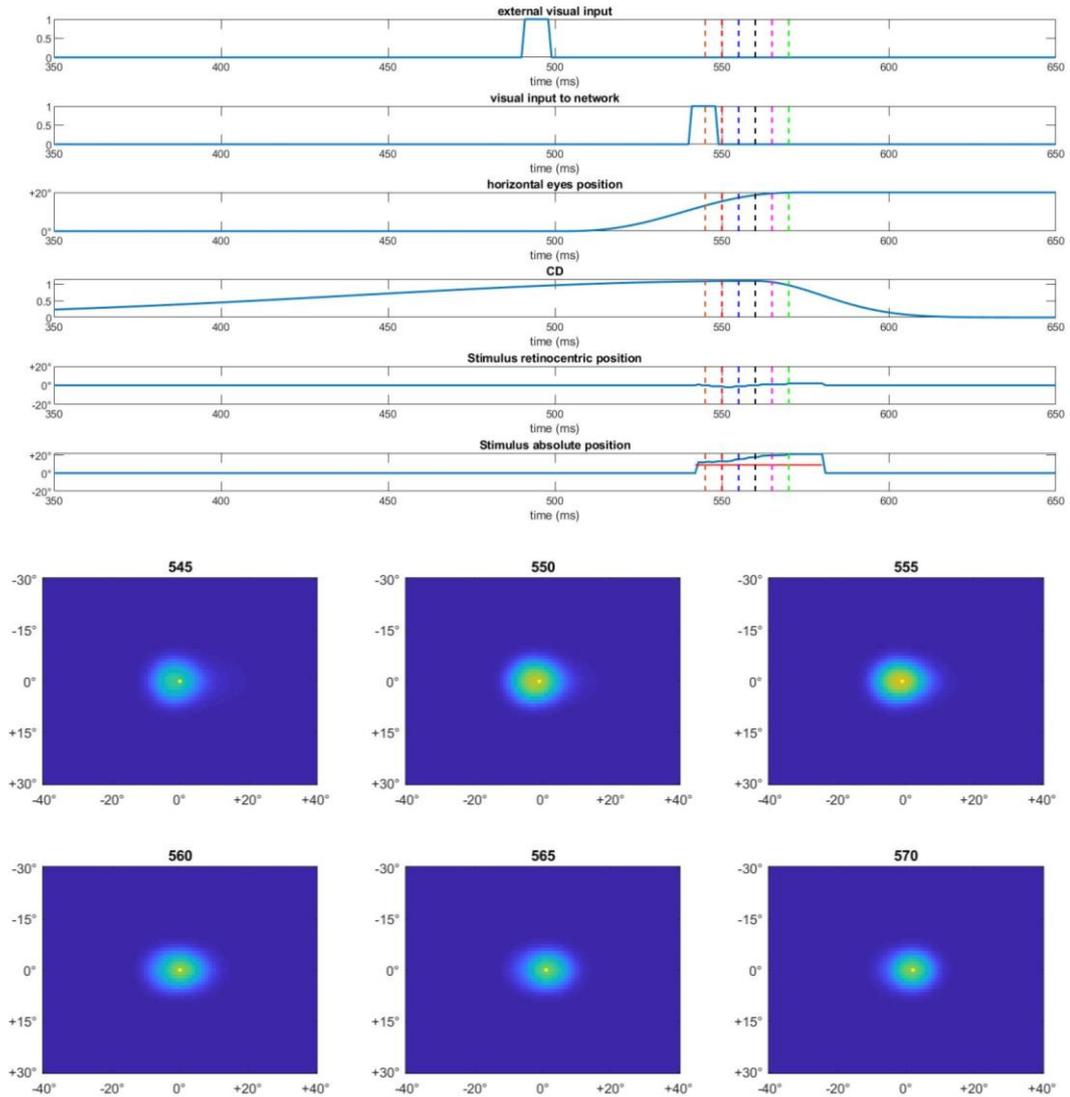


Fig. 74: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a  $+10^\circ$ , in cui il visual field è influenzato dall'attention field; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

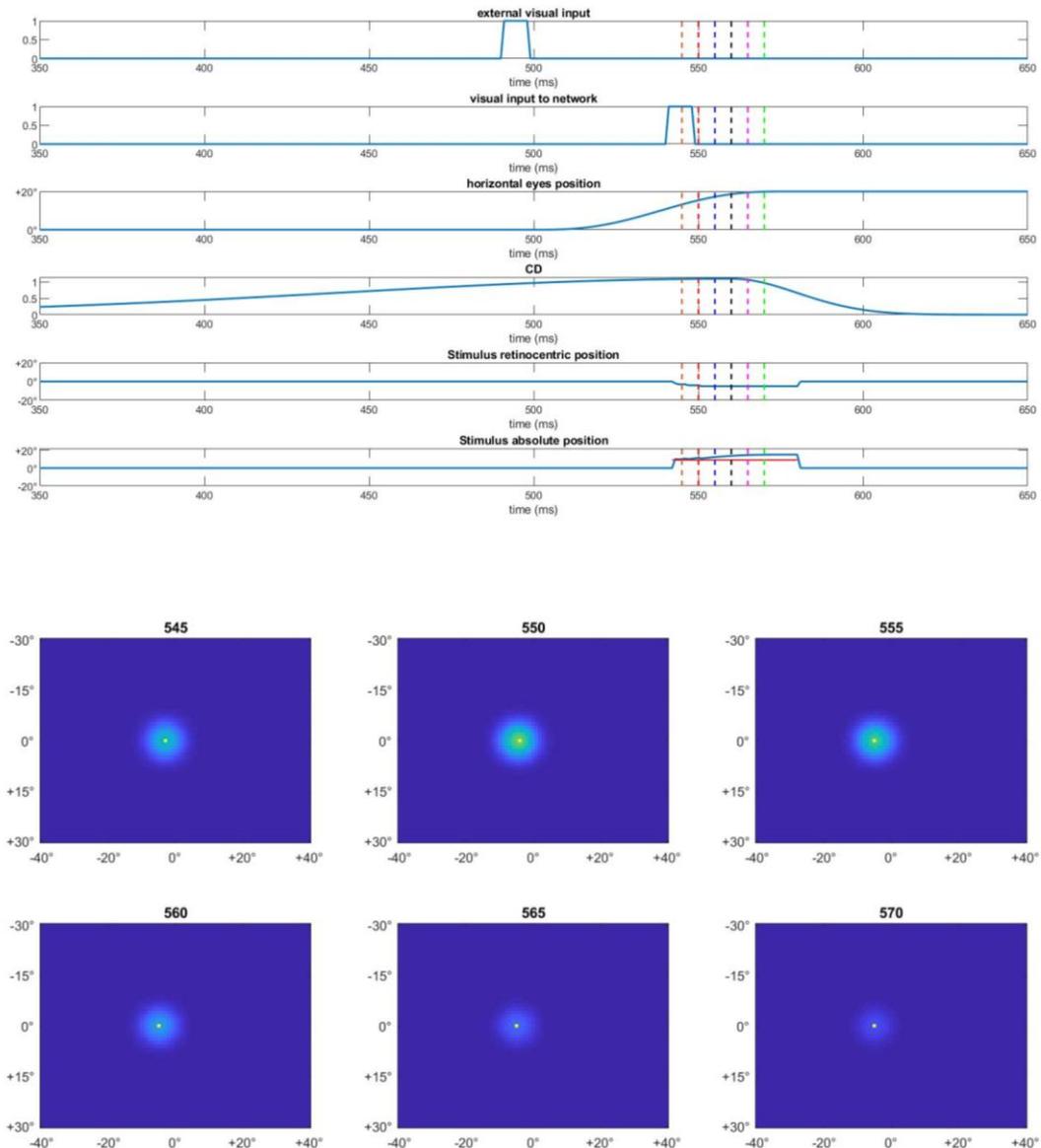


Fig. 75: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a  $+10^\circ$ , in cui il visual field non è influenzato dall'attention field; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

Nella Fig. 76 e nella Fig. 77 sono mostrate le istantanee del visual field durante una saccade di  $+20^\circ$  con lo stimolo visivo centrato a  $+30^\circ$  e 'flashato' 5 ms prima dell'inizio della saccade con attention field attivo (vedi Fig. 67) e disattivo (vedi Fig. 68).

Anche in questo caso nel primo frame di entrambe le figure lo stimolo visivo non è centrato a  $+30^\circ$  ma è posizionato in  $+18^\circ$ , se l'attention field è attivo, e è posizionato a  $+19^\circ$  se l'attention field è disattivato; questo perché quando lo stimolo comincia ad agire sul visual field la saccade in parte è già compiuta e dunque lo stimolo impatta su una posizione retinica interposta tra  $+30^\circ$  e  $+10^\circ$ , ovvero tra la posizione retinica dello stimolo prima della saccade ( $+30^\circ$ ) e la posizione retinica dello stimolo dopo la saccade ( $+10^\circ$ ).

Confrontando l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 76) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 76) con attention field attivo, con l'andamento nel tempo della posizione retinica dello stimolo (pannello 5 di Fig 77) e della posizione percepita (pannello 6 di Fig. 77) con attention field disattivato si può notare che:

- Con attention field attivo, la posizione retinica (baricentro ( $p_{ret}$ )), dello stimolo presenta un andamento decrescente che va da  $+18^\circ$  a  $+6^\circ$  (pannello 5 di Fig. 76);
- Con attention field disattivo, la posizione retinica (baricentro ( $p_{ret}$ )), dello stimolo presenta un valore iniziale di  $+19^\circ$  e poi si stabilizza a  $+18^\circ$  (pannello 5 di Fig. 77);
- Con attention field attivo, la posizione percepita ( $p_{ass}$ ), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi ( $p_{eye}$ ) presenta un andamento che presenta un primo tratto crescente che oscilla tra i  $28^\circ$  e i  $30^\circ$  e un secondo tratto decrescente che scende sino a  $24^\circ$  (pannello 6 di Fig. 76);
- Con attention field disattivato, la posizione percepita ( $p_{ass}$ ), ottenuta sommando la posizione retinica (baricentro) con la posizione degli occhi presenta un andamento crescente che va da  $+30^\circ$  a  $+36^\circ$  (pannello 6 di Fig. 77).

Come è possibile notare, facendo riferimento ai frame l'attività nel visual field risulta più spostata verso sinistra (cioè verso il target saccadico a  $+20^\circ$ ) quando l'attention field è attivato rispetto a quando è disattivato.

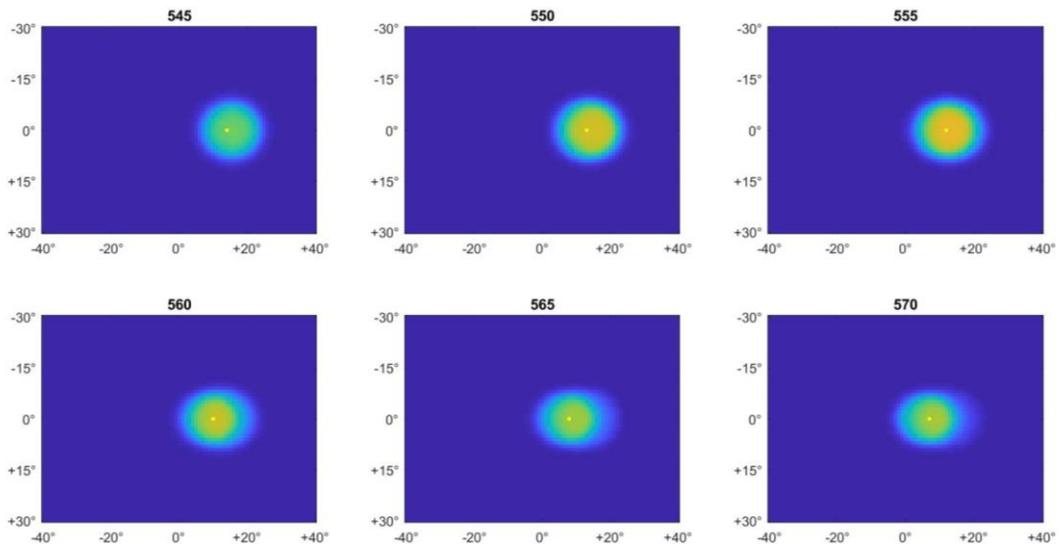
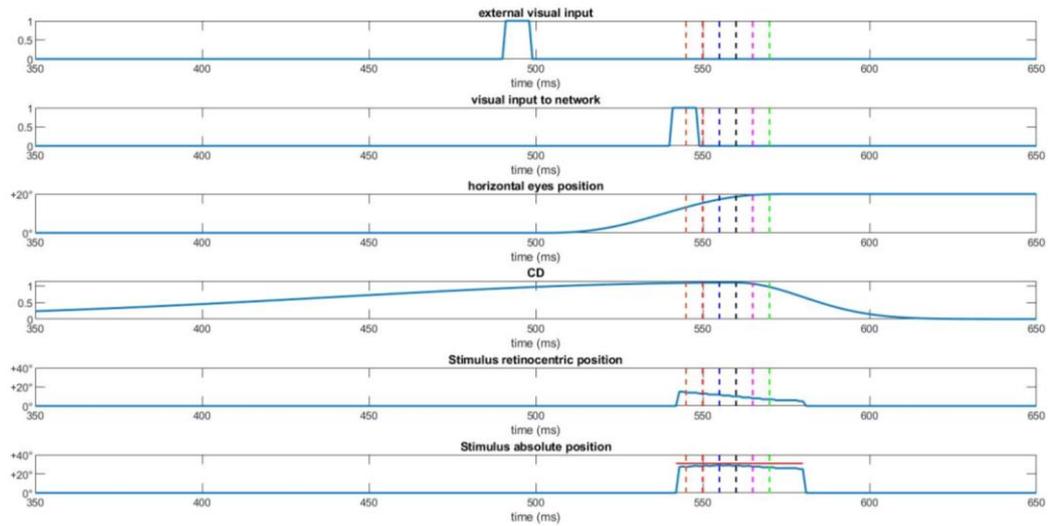


Fig. 76: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a +30°, in cui il visual field è influenzato dall'attention field; ; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

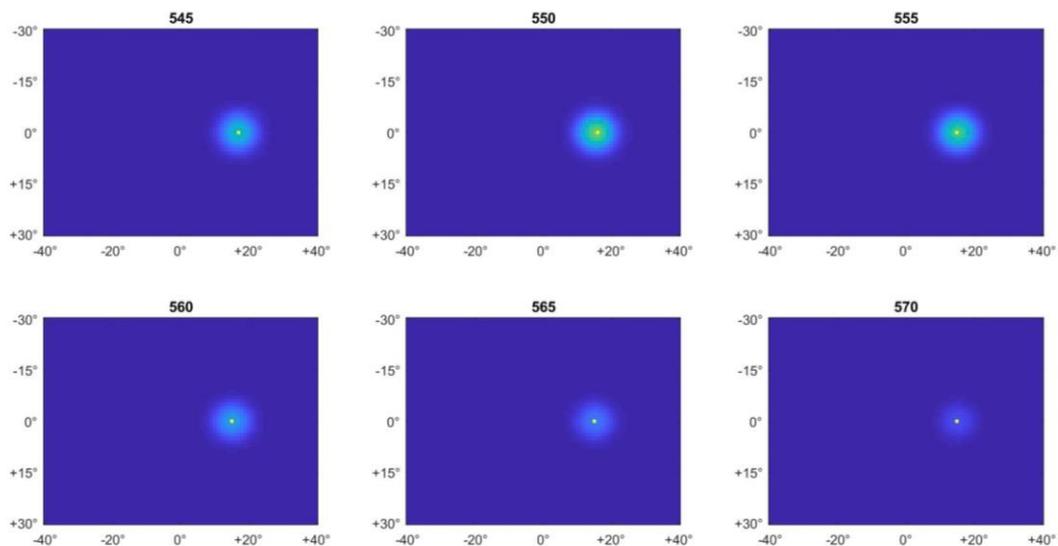
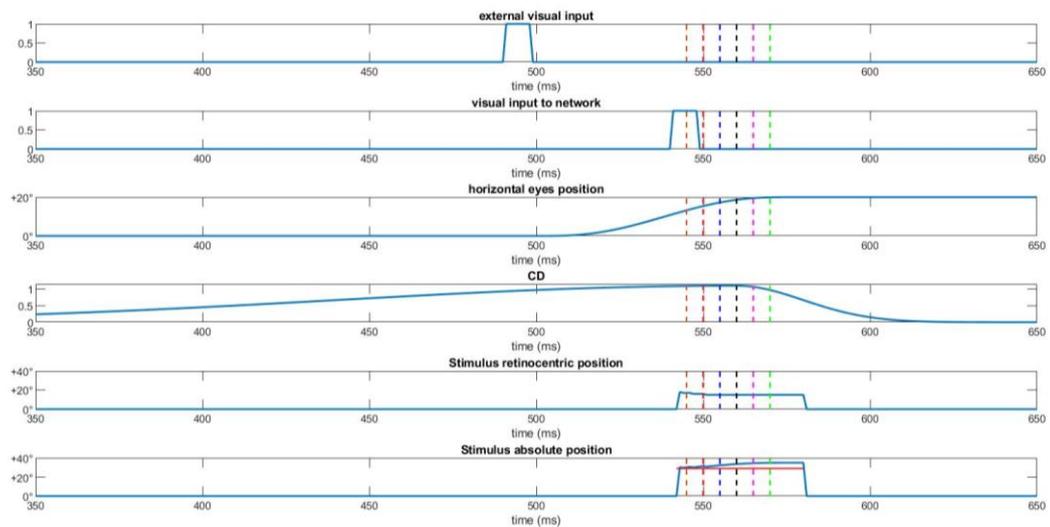


Fig. 77: frame dell'attività del visual field in risposta ad uno stimolo visivo di 8 ms a  $+5^\circ$ , in cui il visual field non è influenzato dall'attention field; nei pannelli in alto vengono mostrati: l'apparizione e la sparizione dell'input visivo; l'attivazione e la disattivazione dell'input visivo alla rete; la posizione degli occhi rispetto ad un riferimento assoluto; l'andamento del corollary discharge; la posizione retinocentrica dello stimolo visivo e la posizione percepita dello stimolo; le linee verticali tratteggiate definiscono gli istanti che corrispondono ai frame sottostanti.

Nelle figure da 72 a 77 dunque si può notare come l'attention field con la sua attività tenda a catturare e spostare la bolla di attivazione nel visual field generata dallo stimolo visivo verso la posizione del target saccadico. In altre parole lo stimolo visivo viene percepito mislocalizzato rispetto alla sua

posizione reale, come se lo spazio visivo venisse compresso verso il target saccadico.

Analizzando nel dettaglio il comportamento della rete in risposta a brevi flash (vedi Figg. 71, 72 e 73) le posizioni percepite degli stimoli mostrati ad istanti differenti rispetto all'insorgenza della saccade sono sempre spostate verso il target saccadico.

Risulta interessante osservare invece, facendo riferimento ai pannelli 5 delle Figg. 73, 75 e 77 che anche se l'attention field è disattivato, lo stimolo viene comunque mislocalizzato dalla rete ma sia che venga mostrato a destra che a sinistra del target saccadico la mislocazione è sempre dello stesso modo e verso. Ovvero in tutti e 3 i casi la posizione percepita ( $p_{ass}$ ) parte da un valore iniziale a un valore finale con andamento crescente. Tale mislocazione è dovuta e influenzata dal valore della posizione degli occhi. Infatti essendo la posizione retinica dello stimolo in tutti e 3 i casi pressappoco stabile su un valore, sommando passo passo la posizione degli occhi ( $p_{eye}$ ) al valore di posizione retinica dello stimolo (baricentro) si ha che la posizione percepita dello stimolo presenta un andamento simile all'andamento della posizioni degli occhi. Tale mislocazione visibile nei pannelli 5 delle Figg. 71, 72, 73 non sarebbe in sintonia con i dati ottenuti da Morrone e Ross [29].

Per testare ulteriormente il fenomeno di mislocalizzazione è stato replicato l'esperimento di Morrone e Ross (vedi sezione. 2.5.3), in cui i soggetti dovevano indicare la posizione di un breve 'flash' di 8 ms fatto apparire a istanti differenti rispetto l'inizio della saccade di  $+20^\circ$  (lo stimolo poteva essere presentato prima dell'inizio della saccade o successivamente all'inizio della saccade). I risultati di tale esperimento (già mostrati in Figura 25) sono riportati qui nuovamente per chiarezza in figura 78.

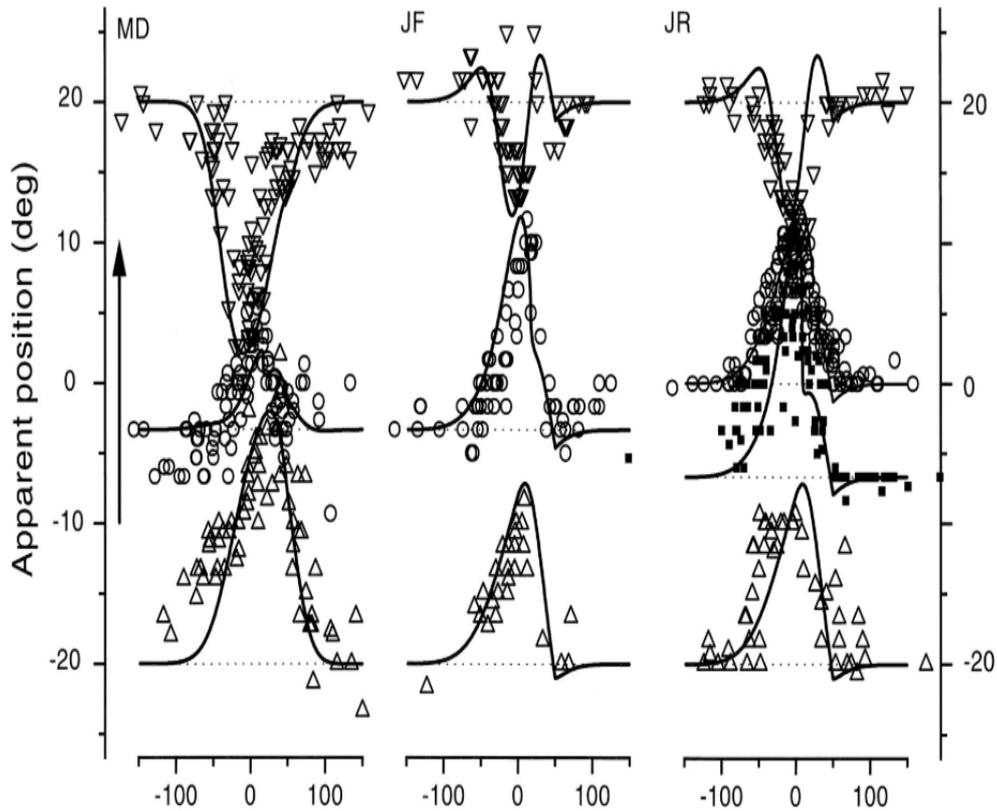


Fig. 78: Posizione apparente percepita da tre soggetti differenti di uno stimolo di breve durata (8 ms), in varie posizioni e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade; dati ottenuti da Morrone e Ross [29]

A tal proposito alla rete sono stati applicati stimoli di 8 ms, a istanti differenti prima durante e dopo la saccade, e poi è stata calcolata la posizione retinocentrica (il baricentro di attivazione del visual field) e la posizione percepita dello stimolo.

La posizione percepita nel tempo è calcolata sommando alla posizione retinocentrica la posizione degli occhi rispetto ad un sistema esterno ( $p_{ass}(t) = p_{eye}(t) + p_{ret}(t)$ ).

Mediando i valori di posizione percepita per i 30 ms che seguono l'inizio della percezione dello stimolo da parte dei neuroni nel visual field, si ottiene la coordinata in x in cui lo stimolo viene localizzato dalla rete.

Per controllare se effettivamente la rete presenta tale fenomeno di mislocazione sono state effettuate 3 prove:

Nella prima prova è stata simulata una saccade di  $+20^\circ$  mentre lo stimolo visivo è stato mostrato a  $+31^\circ$ .

Nella seconda prova è stata simulata una saccade di  $+20^\circ$  mentre lo stimolo visivo è stato mostrato a  $+10^\circ$ .

Nella terza prova è stata simulata una saccade di  $+10^\circ$  mentre lo stimolo visivo è stato mostrato  $+22^\circ$ .

Per ogni prova sono state effettuate 19 simulazioni, in ognuna delle quali alla rete viene presentato uno stimolo di 8 ms ad istanti differenti rispetto l'inizio della saccade. Gli istanti di applicazione dello stimolo vanno da -135ms prima della saccade a +145 ms dopo la saccade con un passo di 10 ms.

Nelle prove effettuate, il fenomeno della mislocazione insorge a circa -100 ms e si conclude una volta terminata la saccade.

Il massimo della mislocazione si ottiene nell'intorno dell'istante di inizio della saccade.

Imponendo una saccade di  $+20^\circ$  e uno stimolo visivo proiettato a  $+10^\circ$ , tale stimolo viene massimamente mislocalizzato per  $t=495$  ms (5 ms prima inizio saccade), istante in cui la rete lo percepisce a  $+15.7^\circ$ .

Imponendo una saccade di  $+20^\circ$  e uno stimolo visivo proiettato a  $+31^\circ$ , tale stimolo viene massimamente mislocalizzato per  $t=465$  ms (35 ms prima della saccade), istante in cui la rete lo percepisce a  $+29.1^\circ$ .

Imponendo una saccade di  $+10^\circ$  e uno stimolo visivo proiettato a  $+22^\circ$ , tale stimolo viene massimamente mislocalizzato per  $t=495$  ms (5 ms prima saccade), istante in cui la rete lo percepisce a  $+19^\circ$ .

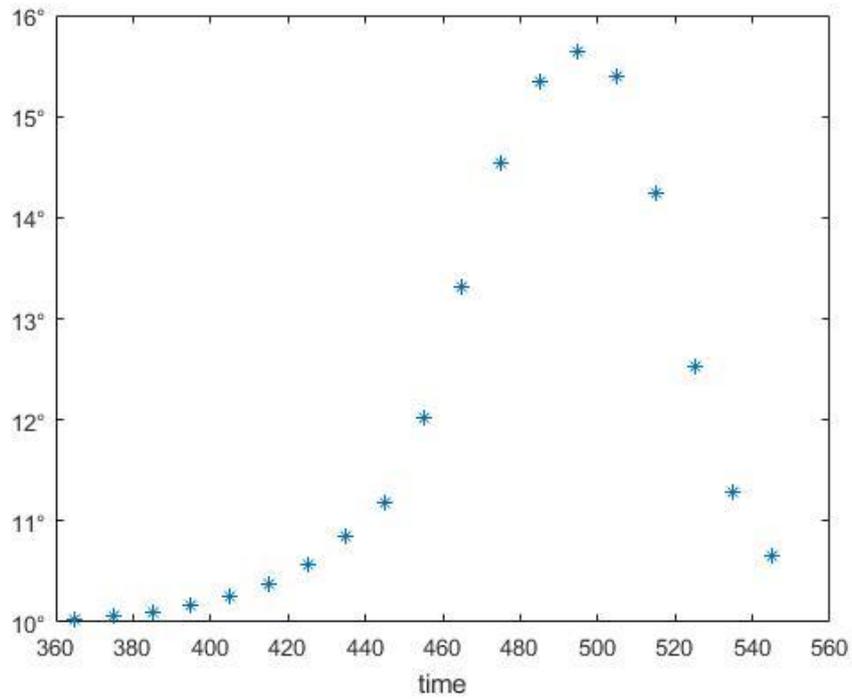


Fig. 79: Posizione apparente percepita dalla rete di uno stimolo di breve durata (8 ms), centrato a  $+10^\circ$  e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade di  $+20^\circ$ .

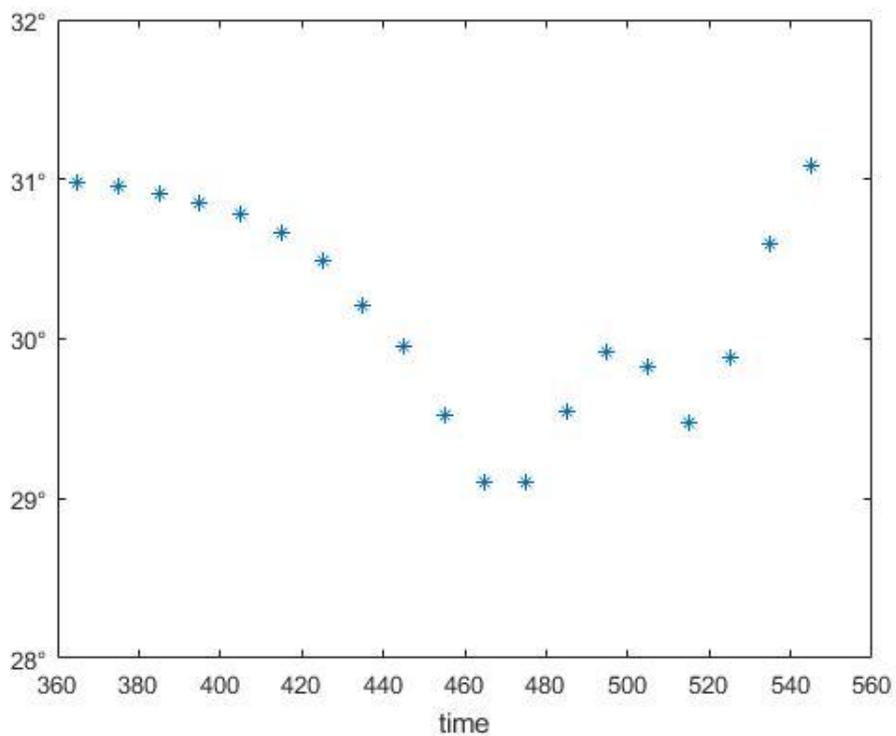


Fig. 80: Posizione apparente percepita dalla rete di uno stimolo di breve durata (8 ms), mostrato a  $+31^\circ$  e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade di  $+20^\circ$ .

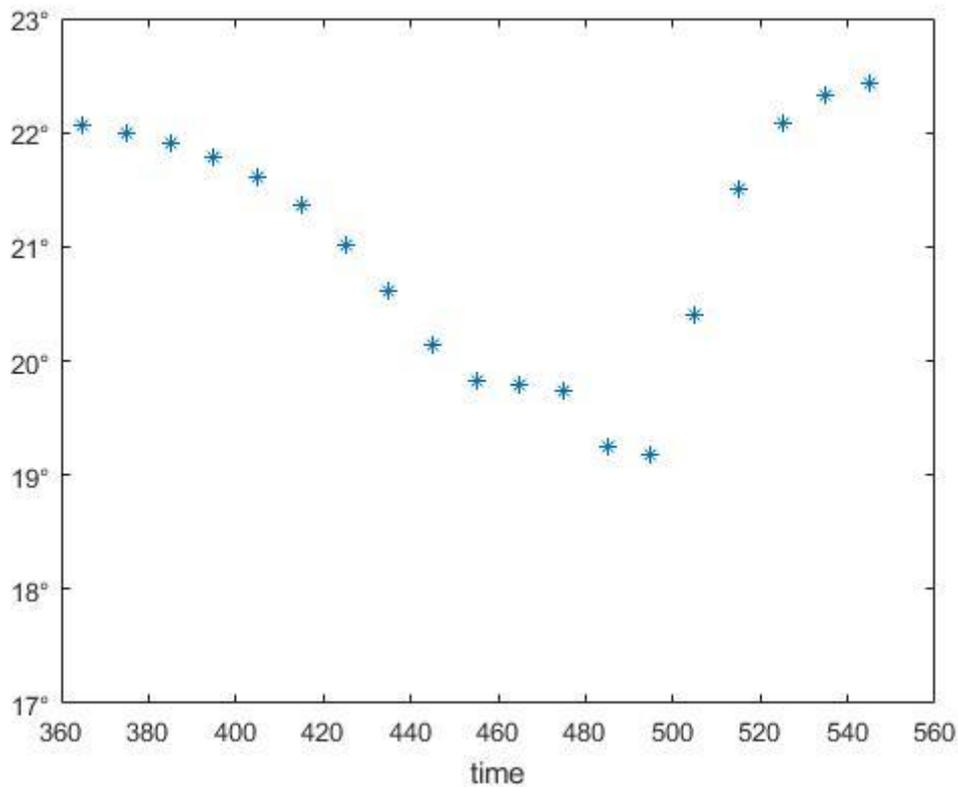


Fig. 81: Posizione apparente percepita dalla rete di uno stimolo di breve durata (8 ms), centrato a  $+22^\circ$  e in vari tempi (randomizzati) relativi all'insorgenza della saccade di  $+10^\circ$ .

Come è possibile notare analizzando le Figg. 78, 79 e 80, i brevi 'flash' vengono mislocalizzati se apparsi ad istanti differenti rispetto l'inizio della saccade. La mislocazione inoltre risulta essere sempre verso il target saccadico sia se lo stimolo viene mostrato a destra che a sinistra rispetto al target saccadico. Tale risultato è concorde con quanto mostrato dalle prove sperimentali di Morrone e Ross [29].

Tale mislocazione risulta però molto più accentuata per lo stimolo mostrato a sinistra del bersaglio saccade, ovvero tra la fovea e il bersaglio saccade (Fig. 78) rispetto alla mislocazione ottenuta per stimoli disposti oltre il bersaglio saccade (Fig. 79 e 80).

Tale differenza è data dal segnale della posizione degli occhi ( $p_{eye}$ ); infatti effettuando una saccade di  $+20^\circ$  (positiva) la posizione degli occhi passa da 0 a  $+20^\circ$  e dato che la posizione percepita  $p_{pass}$  si ottiene facendo la somma tra il baricentro di attivazione ( $p_{ret}$ ) e la posizione degli occhi ( $p_{eye}$ ), se la saccade è positiva tenderà ad incrementare il valore della posizione percepita.

Nonostante tale effetto però l'attention field con la sua attività tende a spostare il baricentro di attivazione tanto da percepire lo stimolo sempre verso il target saccadico.

# CONCLUSIONI

In questo lavoro di tesi si sono innanzitutto analizzati i processi alla base della stabilità visiva durante movimenti saccadici. Ovvero sono stati studiati, sulla base della letteratura, quei meccanismi che permettono di mantenere la percezione visiva stabile nonostante le numerose e continue variazioni dell'input visivo dovuti ai movimenti saccadici.

Dai molti studi esaminati nella presente tesi, è emerso che la percezione visiva stabile del mondo sembra essere ottenuta grazie a un segnale detto “corollary discharge”, ovvero un segnale che è una copia del comando motorio saccadico ma che non produce movimento bensì informa le aree visive di più alto livello dell'intenzione di effettuare una saccade. Il “corollary discharge” contribuisce alla percezione stabile dell'ambiente esterno grazie ad un “remapping” anticipatorio della scena visiva prima che la saccade avvenga. Questo fenomeno, a livello neurale, si manifesta con una pre-attivazione del neurone nel cui campo recettivo andrà a cadere lo stimolo una volta eseguita la saccade. Il remapping non è un'attività correlata solamente alla saccade perché in assenza di stimolo non si verifica, pertanto il remapping è necessariamente ottenuto attraverso la combinazione delle informazioni in coordinate retinocentriche dello stimolo visivo con le informazioni in coordinate retinocentriche della saccade da effettuare.

Il corollary discharge viene considerato avere un ruolo fondamentale nella generazione del remapping anticipatorio. L'origine e i percorsi neurali di questo segnale sono ancora oggetto di studio; tuttavia in letteratura alcune ipotesi sono state avanzate sulla base di dati sperimentali. In particolare, un possibile percorso parte dagli strati intermedi del collicolo superiore (SC), passa dal nucleo mediale dorsale (MD) del talamo e arriva ai Frontal Eye Fields (FEF). Le informazioni inviate tramite tale corollary discharge sono organizzate in una mappa retinotopica in modo che le informazioni relative alla saccade si trovano nelle stesse coordinate dello strato finale del percorso, che è il FEF.

Studiate le teorie sul segnale di corollary discharge e sul percorso che possibilmente trasporta tale segnale, nella presente tesi sono stati investigati alcuni fenomeni visivi che sono imputabili alla presenza di tale segnale:

Remapping anticipatorio del campo recettivo (già precedentemente nominato), Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro (ovvero il neurone risponde a uno stimolo che sarebbe stato portato dalla saccade nel suo campo recettivo anche se lo stimolo scompare immediatamente prima dell'inizio della saccade); Compressione o mislocazione peri-saccadica (ovvero stimoli visivi mostrati per pochi ms durante la saccade vengono percepiti spostati verso il target saccadico).

Una volta studiate le teorie e analizzati tali fenomeni visivi imputabili alla presenza del corollary discharge è stato realizzato un modello di rete neurale per lo studio e la replica dei dati sperimentali relativi ai tre fenomeni visivi sopra menzionati.

Tale rete neurale è costituita da tre moduli interconnessi: un modulo (costituito dal Visual Field) che simula un'area visiva di alto livello e che codifica stimolo visivi esterni; un modulo (che complessivamente può essere definito modulo di Update) che – sulla base dello stimolo visivo esterno e della saccade pianificata verso un target - calcola le coordinate future dello stimolo visivo, e infine un modulo (costituito dall'Attention Field) che codifica la salienza del target saccadico rispetto allo stimolo visivo. Precisamente il Visual Field è interconnesso ad altri due strati definiti Update Field (che fa parte del modulo di Update) e Attention Field che influenzano in modo differente lo strato di visualizzazione. Lo strato di visualizzazione è influenzato dall'uno o dall'altro strato in base alla durata dello stimolo visivo in input alla rete. Infatti, l'Attention Field tiene conto di uno spostamento del fuoco attentivo verso il target saccadico, tuttavia questo spostamento di focus è 'vinto' da uno stimolo visivo saliente (ad esempio di durata sufficientemente lunga) mentre vince rispetto a uno stimolo visivo meno saliente (ad esempio un brevissimo flash).

L'Update Field è lo strato di uscita di un blocco o modulo di elaborazione (che comprende altri due strati detti Transformation Field e Monodimensional Field), il quale attraverso la combinazione del corollary discharge e dello stimolo visivo, decodifica la posizione retinocentrica che lo stimolo avrà dopo la saccade ed eccita l'Update Field in corrispondenza di tale posizione retinocentrica. L'Update Field a sua volta eccita il Visual Field generando

una bolla di attività centrata nel neurone corrispondente alla posizione futura dello stimolo (ottenendo così il remapping), e inibisce l'Attention Field.

Il modulo di Update comprendente l'Update Field potrebbe avere sede nei FEF, in quanto nei FEF vengono combinati lo stimolo visivo e il corollary discharge proveniente dal MD e SC. Lo strato visivo invece potrebbe corrispondere alla corteccia laterale intraparietale (LIP), la quale è un'area visiva di alto livello che risulta fortemente connessa con i FEF ed è un'area che presenta tale fenomeno del remapping.

Il modulo di Update e l'Update Field riescono ad influenzare il Visual Field solo se lo stimolo ha una durata superiore ai 20 ms circa. Se invece lo stimolo ha durata minore a 20 ms, il Visual Field è influenzato dall'Attention Field (dato che non è inibito dall'Update Field), il quale riceve in ingresso il corollary discharge e influenza il Visual Field spostando il baricentro di attivazione dello stesso Visual Field verso il target saccadico.

Tale secondo fenomeno dovuto all'Attention Field, potrebbe essere dovuto al fatto che il LIP possa essere influenzato dal corollary discharge tramite una via differente, quale ad esempio la via che va da SC al LIP passando per il pulvinar, come ipotizzato da Hall e Colby [15]. Questa via risulta plausibile dato che il LIP, anche inattivando l'MD presenta una minima attività che anticipa la saccade, e ciò implica la presenza di un corollary discharge che passa per una via differente rispetto alla via SC-MD-FEF-LIP.

Alla luce dei risultati ottenuti, il modello di rete realizzato permette di simulare idoneamente più fenomeni visivi imputabili alla presenza del corollary discharge (Remapping del campo recettivo, Memoria dello stimolo nel campo recettivo futuro e Compressione o mislocazione peri-saccadica). In particolare a differenza di altri modelli presenti nella letteratura, il modello realizzato riesce a produrre sia il fenomeno di remapping che il fenomeno di mislocazione grazie alla presenza delle due vie alternative che trasportano il corollary discharge e influenzano in maniera differente il visual field (LIP). In conclusione si può dire che il modello permette di ottenere buoni risultati e che può essere un punto di partenza al fine di poter effettuare nuovi studi riguardanti i fenomeni visivi dovuti al corollary discharge, così da poter definire nuove ipotesi ed aiutare alla comprensione di tali fenomeni visivi.

Tra gli sviluppi futuri si potrebbe innanzitutto prevedere un transformation field 4-D che combina insieme le due coordinate per il corollary discharge e le due coordinate per lo stimolo visivo, dato che la divisione nel blocco di elaborazione nelle coordinate in X e in Y non trova supporto neurobiologico. Inoltre, nello studio attuale non è stata eseguita un'analisi di sensitività e non è quindi stata testata la robustezza della rete al variare dei parametri; in futuro si potrebbe effettuare un'analisi di sensitività sui parametri utilizzati, controllando e analizzando come varia il comportamento della rete al variare di tali parametri.

Ancora, nel presente lavoro ci si è limitati a considerare solo saccadi orizzontali; le prove effettuate si potrebbe integrare anche simulando saccadi verticali e saccadi diagonali.

Infine il modello potrebbe essere in futuro adattato ed utilizzato per studiare gli effetti dei movimenti saccadici in soggetti con danni alle vie visive, ad es. a un solo emicampo visivo; il fenomeno del remapping anticipatorio durante le saccadi infatti potrebbe costituire un meccanismo per favorire e riabilitare la percezione visiva, come già suggerito da alcuni studi in letteratura.

# BIBLIOGRAFIA

- 1) <https://arching.wordpress.com/illuminotecnica/il-sistema-visivo-umano/>
- 2) [https://www.dbcf.unisi.it/sites/st13/files/allegati/12-11-2015/sistema\\_visivo.pdf](https://www.dbcf.unisi.it/sites/st13/files/allegati/12-11-2015/sistema_visivo.pdf)
- 3) <http://www.percezionevisiva.com/anatomia-occhio/>
- 4) <https://www.amedeolucente.it/pdf/ANATOMO-FISIOLOGIA-DELLAPPARATO-VISIVO.pdf>
- 5) [https://www.gastroepato.it/anatomia\\_corteccia\\_visiva.htm](https://www.gastroepato.it/anatomia_corteccia_visiva.htm)
- 6) [https://elearning.unipd.it/scuolapsicologia/pluginfile.php/2321/mod\\_resource/content/1/il%20sistema%20visivo.pdf](https://elearning.unipd.it/scuolapsicologia/pluginfile.php/2321/mod_resource/content/1/il%20sistema%20visivo.pdf)
- 7) <http://altrimondi.altervista.org/organizzazione-del-sistema-visivo/>
- 8) <http://defenderauto.info/eye-muscles/>
- 9) <https://pt.slideshare.net/guest699acb/saccadiceyemovement?nomobile=true&smtNoRedir=1>
- 10) <http://www.di.univr.it/documenti/OccorrenzaIns/matdid/matdid753292.pdf>
- 11) [http://www.psilab.unige.it/resources/LTA6\\_SN4\\_Tronco-encefalico.pdf](http://www.psilab.unige.it/resources/LTA6_SN4_Tronco-encefalico.pdf)
- 12) David Melcher and Carol L. Colby. Trans-saccadic perception. *Trends in Cognitive Sciences* Vol.12 No.12
- 13) Marc A. Sommer and Robert H. Wurtz. Visual Perception and Corollary Discharge. *Perception*. 2008; 37(3): 408–418.
- 14) Robert H. Wurtz. NEURAL MECHANISM OF VISUAL STABILITY. *Vision Res*. 2008 Sep; 48(20): 2070–2089.
- 15) Guthrie BL, Porter JD, Sparks DL. Corollary discharge provides accurate eye position information to the oculomotor system. *Science*. 1983;221:1193–1195.

- 16) Lewis RF, Zee DS, Hayman MR, Tamargo RJ. Oculomotor function in the rhesus monkey after deafferentation of the extraocular muscles. *Exp Brain Res*. 2001;141(3):349–358
- 17) Xu Y<sup>1</sup>, Wang X, Peck C, Goldberg ME. The time course of the tonic oculomotor proprioceptive signal in area 3a of somatosensory cortex. *J Neurophysiol*. 2011 Jul;106(1):71-7.
- 18) Robert H. Wurtz, Marc A. Sommer. Identifying corollary discharges for movement in the primate brain, *Progress in Brain Research* Volume 144, 2004,
- 19) Hall NJ, Colby CL. Remapping for visual stability. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366(1564):528-39.
- 20) Marc A. Sommer<sup>1</sup> and Robert H. Wurtz. Brain circuits for the internal monitoring of movements. *Annu Rev Neurosci*. 2008; 31: 317.(prima 10)
- 21) Stevens JK, Emerson RC, Gerstein GL, Kallos T, Neufeld GR, Nichols CW, Rosenquist AC. Paralysis of the awake human: visual perceptions. *Vision Res*. 1976 Jan;16(1):93-8
- 22) Merriam EP, Genovese CR, Colby CL. Remapping in human visual cortex. *J Neurophysiol*. 2006;97(2):1738-55.
- 23) Rao HM, Mayo JP, Sommer MA. Circuits for presaccadic visual remapping. *J Neurophysiol*. 2016;116(6):2624-2636.
- 24) Colby CL, Goldberg ME (1999) Space and attention in parietal cortex. *Annu Rev Neurosci* 22: 319–349.
- 25) Duhamel JR<sup>1</sup>, Colby CL, Goldberg ME. The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 03 Jan 1992: Vol. 255, Issue 5040, pp. 90-92.

- 26) Kusunoki M, Goldberg ME (2003) The time course of perisaccadic receptive field shifts in the lateral intraparietal area of the monkey. *J Neurophysiol* 89: 1519–1527.
- 27) Wilsaan M. Joiner, James Cavanaugh, and Robert H. Wurtz. Compression and Suppression of Shifting Receptive Field Activity in Frontal Eye Field Neurons. *J Neurosci*. 2013 Nov 13; 33(46).
- 28) Nakamura and Colby Updating of the visual representation in monkey striate and extrastriate cortex during saccades. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002 Mar 19;
- 29) M. Concetta Morrone,<sup>1</sup> John Ross,<sup>2</sup> and David C. Burr, Apparent Position of Visual Targets during Real and Simulated Saccadic Eye Movements, *The Journal of Neuroscience*, October 15, 1997, 17(20):7941–7953
- 30) Sebastian Schneegans · Gregor Schöner. A neural mechanism for coordinate transformation predicts pre-saccadic remapping. *Biol Cybern* (2012) 106:89–109.
- 31) Alessio Fracasso, Lisandro Kaunitz, David Melcher; Saccade kinematics modulate perisaccadic perception. *Journal of Vision* 2015;15(3):4.