Zeitschrift: Bollettino della Società ticinese di scienze naturali
Herausgeber: Società ticinese di scienze naturali
Band: 62 (1971)

Artikel: I pigmenti visivi
Autor: Bonzanigo, R.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1003489

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

R. BONZANIGO

I pigmenti visivi

La capacità di vedere è un'acquisizione sensoria degli organismi animali, i quali vengono da essa posti in condizione di ricevere determinate informazioni, integrate da altri organi di senso, sulle condizioni fisiche del loro ambiente. I dati raccolti all'esterno sono quindi trasmessi dai recettori al sistema nervoso centrale, che provvede alla loro analisi, alla loro classificazione e memorizzazione, nonchè ad elaborare determinate forme di reattività fondamentale posta alla base di un'elementare istintività in presenza di determinati stimoli ambientali. Generalizzando, è lecito dedurre che non esistono rapporti quantitativi diretti fra l'energia necessaria al funzionamento di un recettore e l'elaborazione nervosa centrale definitiva. Questa presentazione dei fatti è evidentemente molto grossolana e semplicistica : in alcuni casi, infatti, come per esempio nelle fibre muscolari pigmentate del muscolo costrittore irideo dell'anguilla, la luce esercita un influsso diretto. Nei fenomeni visivi però tutto si svolge in modo assai più complesso, appunto perché complicate sono le modalità di trasmissione delle informazioni. D'altra parte osserviamo che i processi energetici visivi non hanno, in ultima analisi, importanza decisiva per la visualità in sè ; in questo consiste la differenza fondamentale con un altro importantissimo fenomeno fotobiologico, la fotosintesi, che è tipicamente energetica, mentre la vista è un processo cibernetico.

Nell'azione visiva il contatto fra organismo e ambiente si realizza mediante organi di senso specializzati, contenenti cellule fotosensibili dove avvengono le trasformazioni energetiche e la reazione fotica primaria, che prenderemo appunto in considerazione in questo luogo.

ALCUNI CENNI STORICI

Le prime ricerche sulla morfologia delle parti fotosensibili dell'occhio datano dal 1674, anno in cui ANTONIO VAN LEEUWENHOEK osservò per la prima volta cellule retiniche al microscopio. Stranamente però le osservazioni in questo campo si arrestarono per circa due secoli, cioè fin quando SCHULTZE nel 1866 descrisse la morfologia dei coni e dei bastoncelli retinici ; dieci anni più tardi BOLL osservò che la pigmentazione rossastra della retina di rana impallidiva all'esposizione a luce intensa, prova questa dell'esistenza di una reazione fotica diretta nel processo della vista. Nel 1876 KUEHNE e collaboratori diedero inizio a nuove, intense ricerche, i cui risultati furono pubblicati in un rapporto nel 1877: si provò allora l'esistenza di un pigmento di colore rosa localizzato esclusivamente nelle cellule retiniche, e lo si definì « porpora visiva » (Sehpurpur). Alla luce esso impallidiva, mentre l'inverso succedeva all'oscurità, posto però che la retina restasse in situ, e cioè a contatto dell'epitelio pigmentario.

Usando estratti biliari come solvente, KUEHNE riuscì a mettere a punto una soluzione chiara di pigmento visivo, donde risultò che l'impallidimento del pigmento disciolto, indotto dalla luce, avveniva allo stesso modo come nella retina, sebbene la reversibilità della reazione andasse perduta.

Da queste sperimentazioni prese origine il moderno studio dei fenomeni visivi, i cui imponenti risultati risalgono al 1920 e agli anni seguenti, con le ricerche di HECHT, SHLEAR e PIRENNE (The chemistry of visual substances, 1942), WALD, BROWN e GIBBONS (Carotenoids and the visual cycle, 1935 ; The biochemistry of vision, 1953 ; The molecular organization of visual systems, 1961, ecc.), W.A. RUSHTON (Visual pigments in man and animals and their relation to seeing, Progr. Biophys. 1959, 240—283), H. DARTNALL e K. TANSLEY (Physiology of vision : retinal structure and visual pigments), I. DE LA MOTTE (Untersuchungen zur vergleichender Physiologie der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische, Nat. wiss. 1963) e DAVSON (The visual process, 1962), J.B. THOMAS (Photobiologie, 1969) e molti altri.

CHIMICA DEI PIGMENTI VISIVI

I pigmenti dell'apparato visivo sono di natura carotinoide : non tutti però partecipano direttamente ai processi fotochimici visivi. Per esempio, nel 1937 WALD e ZUSSMAN isolarono a partire dall'occhio di pollo tre carotinoidi : uno di colore rosa, uno dorato ed uno giallo-verdastro, tutti fotostabili e con probabile funzione di schermatura per i pigmenti visivi veri e propri.

Tutti i pigmenti visivi conosciuti sono aldeidi della Vitamina A (axeroftolo), di cui esistono due varietà : la Vitamina A_1, di formula sommativa $C_{19}H_{27}CH_2OH$, che possiede nell'anello β-ionone un legame doppio in meno che nella Vitamina A_2, con formula sommativa $C_{19}H_{25}CH_2OH$.

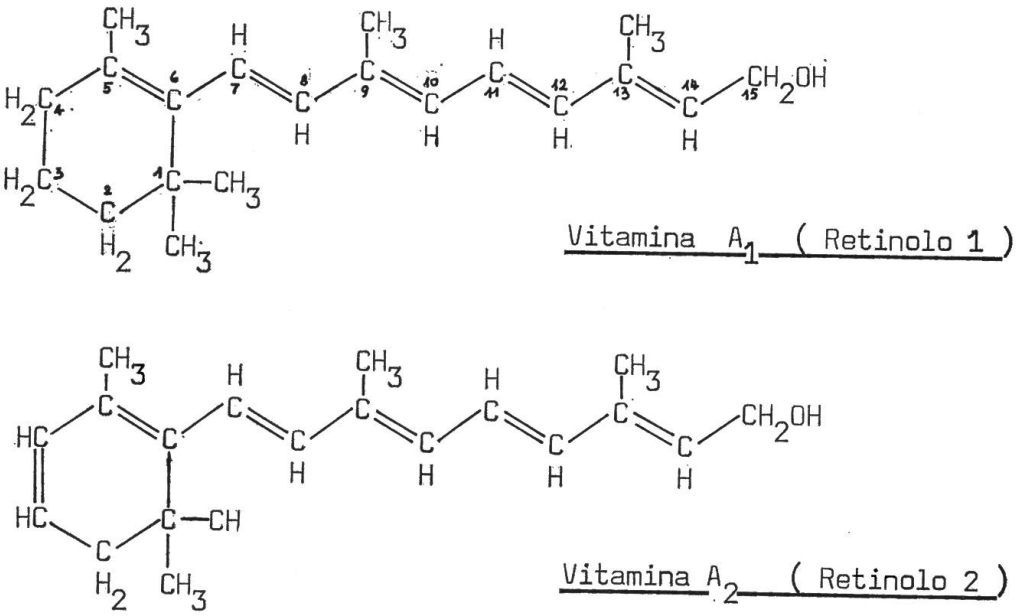


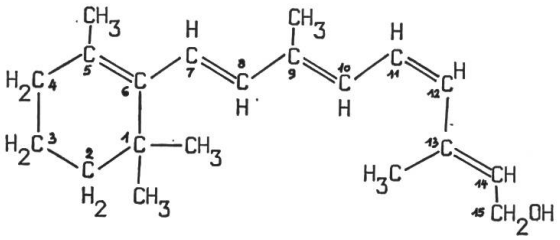
FIGURA 1 : *All-trans retinolo 1 e retinolo 2 (Vitamina A_1 e Vitamina A_2)*

Ambedue le varietà di vitamina A possiedono una configurazione all-trans, ma l'esistenza di altri isomeri è ormai appurata. Due di essi, il cosiddetto isomero 11-cis (o neo-b) e il 9-cis (od iso-a) sono rappresentati nella figura 2. I pigmenti fotosensibili traggono origine dagli isomeri di configurazione 11-cis attraverso tre processi : una deidratazione, un'isomerizzazione e una formazione di complessi con particolari proteine, chiamate *opsine*. La luce partecipa parzialmente allo svolgimento di questi fenomeni.

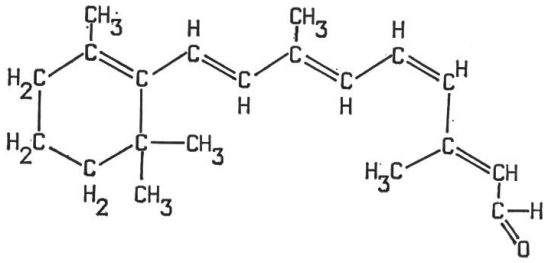
Dopo l'esposizione alla luce i pigmenti si alterano e divengono stabili. Ma la situazione in tal caso è assai più complessa che nel caso dei pigmenti fotosintetici. I pigmenti visivi esistono in vivo legati a lipoproteine e in forma stabile ; nel fenomeno visivo i gruppi cromofori possono staccarsi reversibilmente dai loro substrati di supporto. Di conseguenza è opportuno distinguere fra gruppi prostetici (o gruppi cromofori attivi) e substrati proteici portatori od opsine. Lo stato in cui si trovano questi composti determina il loro colore : risulta perciò facilmente comprensibile come noi riguardi di tali stati ci si esprimesse in termini di rosso visivo, porpora visiva, arancione visivo, giallo visivo e bianco visivo. Secondo WALD simili definizioni potrebbero essere accettabili per i diversi stati della retina o per i suoi estratti, ma non in senso biochimico. Inoltre egli dimostrò come assai spesso la terminologia non corrispondesse affatto al colore reale dei composti : ad esempio, il cosiddetto violetto visivo è in realtà di colore rosso. Per evitare simili difficoltà mi servirò della nomenclatura di WALD, anche se — come del resto osserva DARTNALL (Physiology of vision : retinal structure and visual pigments, Ann. Rev. Physiol. 25, 1963, p. 433—458, op. cit.) — essa pure ha i suoi limiti, dato che gli spettri d'absorzione di pigmenti visivi con diversa origine possono sovrapporsi a tal punto da renderla inapplicabile (DARTNALL e TANSLEY designarono perciò ogni pigmento visivo con la lunghezza d'onda di massima absorzione, come ad esempio « Pigmento 467 »). Il Comitato per la nomenclatura dell'Unione Internazionale di Chimica pura e applicata ebbe del resto a occuparsene, e raccomandò perciò la seguente terminologia : per la Vitamina A, RETINOLO ; per l'aldeide della vitamina A, chiamata dapprima retinene, RETINAL ; infine, per l'acido della Vitamina A, ACIDO RETINOICO (cfr. YOSHIZAWA, KITO e ISHIGAMI: Studies on the metastable states in the rhodopsin cycle, Acta biochim. 43, 1960, p. 329—334).

I GRUPPI PROSTETICI DEI PIGMENTI VISIVI

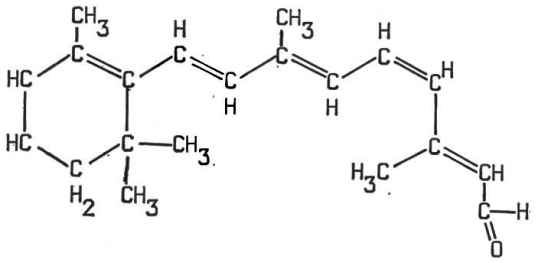
RETINAL 1 : ha una formula sommativa del tipo $C_{19}H_{27}CHO$, composto che nasce dall'ossidazione del Retinolo 1 in aldeide. La natura carotinoide di questo pigmento fu stabilita da WALD nel 1938, quando riuscì ad estrarre e isolare il Retinal da una retina adattata all'oscurità, mediante etere e quindi con cloroformio. Durante la prima estrazione il Retinal entrò in soluzione in quantità minime, e la retina conservò la colorazione originale. La seconda estrazione permise di togliere alla retina il colore



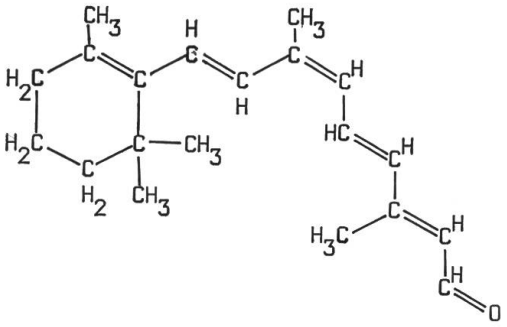
11-cis (neo-b) Vitamina A_1 –
11-cis (neo-b) Retinolo 1



11-cis (neo-b) Retinal 1



11-cis (neo-b) Retinal 2



9-cis (iso-a) Retinal 1

FIGURA 2 :
I gruppi prostetici dei pigmenti visivi (11-cis retinolo 1, Retinal 1 e Retinal 2)

rossiccio, e l'estratto cloroformico si tinse di giallo-verdastro. Il pigmento responsabile dell'apparizione di questo colore mostrò ben presto caratteristiche carotinoidi (dopo l'estrazione, si scioglie agevolmente in CS_2). Un secondo metodo di estrazione si basa sull'azione della luce : WALD osservò che se un indebolimento della sorgente luminosa porta la retina adattatasi all'oscurità ad assumere una colorazione rosso-arancione o arancione-gialla, tale tinta può essere estratta direttamente dalla retina me-

diante applicazione di etere o CS_2. Apparentemente, prima di poter essere separato dalla retina il pigmento dev'essere sottoposto all'azione della luce o del cloroformio, che lo sbiadiscono ; a temperatura ambiente, una retina già sbiadita impallidisce sempre più se esposta alla luce, finché non è più possibile registrare alcuna presenza di Retinal. Questo è infatti stato sostituito da proporzioni relativamente grandi di Retinolo : secondo WALD, la modificazione termica del Retinal in Retinolo è di natura stechiometrica, e permette di dedurre che il Retinal è tanto precursore quanto prodotto di degradazione del Retinolo, ciò che lascia supporre la realizzazione dei processi fotochimici visivi all'interno di un sistema ciclico.

RETINAL 2 : ha una formula sommativa del tipo $C_{19}H_{25}CHO$, e nei suoi confronti valgono le medesime osservazioni fatte a proposito del Retinal 1. In origine si fu propensi a crederne la presenza limitata ai pesci d'acqua dolce, finché nel 1942 WALD ne dimostrò l'esistenza in alcuni pesci di mare, come per esempio la Lampreda marina (PETROMYZON MARINUS).

COMPOSTI DELLO STRATO PIGMENTARIO : secondo numerosi autori (KUEHNE, WALD, DARTNALL, YOSHIZAWA e altri) la reversibilità dei fenomeni di sbiadimento della retina è possibile soltanto se il suo contatto con gli strati pigmentari adiacenti non vien compromesso. Essi contengono Luteina, una Flavina di formula $C_{40}H_{54}(OH)_2$, probabilmente Riboflavina e un certo quantitativo di Retinolo.

LE OPSINE

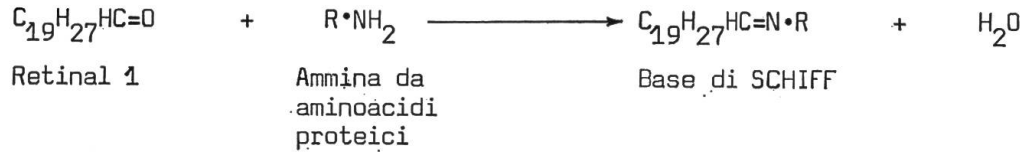
La conoscenza dei substrati di supporto dei gruppi cromofori è ancora assai limitata ; è comunque certo che si tratta di composti di natura proteica (WALD 1953, DARTNALL 1962). Nell'absorzione ultravioletta dell'ordine di 280 nm, il pigmento visivo Rodopsina presenta uno spettro d'absorzione proteico riproducibile a grandi tratti mediante una miscela di 2 parti di tirosina e una parte di triptofano. Espresso in percentuali di peso secco di Rodopsina, caratteristiche delle proteine animali, il miscuglio più adeguato contiene 6 % di tirosina e 3 % di triptofano (COLLINS).

La ricerca dei costituenti proteici portatori dei gruppi prostetici è spesso resa ardua dalle ridottissime quantità di materiale a disposizione per l'analisi ; tuttavia WALD, basandosi sulle caratteristiche spettroscopiche dei complessi proteo-cromofori, propose di distinguere due classi di opsine, e cioè le *scotopsine*, substrati proteici di sostegno tipicamente localizzati nei bastoncelli, e le *fotopsine*, caratteristiche per i pigmenti visivi dei coni. Il peso molecolare M delle opsine, e in particolar modo delle scotopsine, è di circa 40.000, mentre quello dei gruppi prostetici, come ad esempio il Retinal 1, è dell'ordine di 284. Nel 1959 HUBBARD (The termal stability of rhodopsin and opsin, Acta Physiol. 42, p. 259—280) constatò l'elevata termostabilità della scotopsina e specialmente del complesso da essa formato con il Retinal 1, verificabile in situ nei bastoncelli e conservata dopo estrazione : in ambedue i casi, la stabilità della sco-

topsina si rivelò tuttavia assai inferiore a quella del complesso pigmentario, il che permise di concludere che il gruppo cromoforo (Retinal 1) protegge la proteina dalla denaturazione.

LEGAME RETINAL-OPSINA

Dal punto di vista chimico il Retinal è un'aldeide facilmente condensabile in presenza di gruppi aminici, con formazione di basi di SCHIFF :



BALL e collaboratori giunsero a tale reazione esaminando le condensazioni di Retinal 1 con una serie di composti aminici (Reactions of retinene with amino compounds, 1959), e proposero la dipendenza cromatica dei prodotti risultanti dal pH della soluzione.

Particolarmente interessante è la reazione delle aldeidi con gruppi -SH- : dato che le proteine contengono radicali del genere, è possibilissimo che la formazione di ponti disulfurici sia parzialmente o totalmente responsabile della formazione di complessi fra Retinal e opsine.

E' oggi noto che il colore di soluzioni sbiadite di rodopsina dipende dal pH : infatti una soluzione in mezzo basico è di colore giallo chiaro, in ambiente acido invece è di colore arancione. La dipendenza dal pH fa del pigmento un indicatore, tanto che LYTHGOE lo definì « giallo indicatore ».

COLLINS e MORTON costatarono che dopo lo sbiadimento della rodopsina estratta era impossibile rilevare la presenza di Retinal allo stato libero : tale risultato, collegato all'impallidimento in dipendenza dal pH, lascia presumere la presenza del complesso proteo-cromoforo della rodopsina nel « giallo indicatore ». L'analogia della dipendenza dal pH nei complessi cromofori sintetici e naturali permette di concludere che nella rodopsina il Retinal e l'opsina sono legati da una base di SCHIFF (Azometina : R—HC=N—R). I medesimi autori studiarono anche le caratteristiche dei gruppi sulfidrili (—SH) responsabili della formazione di legami fra gruppi cromofori ed opsine, e costatarono in conseguenza la sensibilità al pH della condensazione retinal-opsina, considerandola una valida fonte d'informazioni sulla natura stessa dei legami. In ambiente oscuro si aggiunse all'estratto di rodopsina una soluzione concentrata di Retinal 1 con tampone a diverse gradazioni d'acidità, avendo cura di lasciar impallidire i diversi componenti alla luce, per ottenere un'opsina libera. Poi si lasciarono, a temperatura ambientale, le soluzioni di complesso proteo-cromoforo due ore all'oscurità, permettendo la rigenerazione della rodopsina ; a pH 6,0 la percentuale di rigenerazione fu del 45 %, a pH 4,8 - 6,8 del 40 %, a pH 7,9 e sotto pH 4,5 dell'1,5 % e anche meno. Si concluse

perciò che i gruppi sulfidrili sono molto più attivi dei gruppi aminici, e che partecipano alla condensazione del Retinal con l'opsina. Durante lo sbiadimento della rodopsina si costatò altresì la liberazione di radicali —SH alla superficie del substrato portante : l'allontanamento totale o parziale del gruppo cromoforo dall'opsina genera evidentemente l'esposizione libera di gruppi —SH precedentemente occupati, e si calcolò che ogni molecola di Retinal allontanata venivano esposti due gruppi —SH. Perciò WALD e BROWN conclusero per una partecipazione dei radicali —SH alla formazione di legami fra Retinal ed opsina. La reazione di legame può avvenire in due modi : *1.*, per formazione di un legame diretto, *2.*, mediante cessione di atomi d'idrogeno per una riduzione del Retinal a gruppo prostetico, contemporaneamente dietro formazione di un ponte disolfuro.

Le analisi portate a termine dai gruppi di COLLINS (1954) e di DARTNALL diedero origine a due teorie distinte sulla formazione dei complessi proteo-cromofori dei pigmenti visivi : secondo COLLINS e collaboratori (Regeneration of rhodopsin by comminuted ox retina, Biochem. 56, 1954, p. 493—498), come primo prodotto di condensazione si forma una *Retinen-S-opsina*, che attraverso trasposizione intramolecolare si trasforma in *Retinen-N-opsina*, identificabile con la rodopsina. Secondo DARTNALL e collaboratori (The chemical structure and photochemistry of the visual pigments, Acad. Press NY, 1962), la rigenerazione a pH ottimale 6 della rodopsina è in contraddizione con il concetto della condensazione del Retinal con gruppi aminici. Le zone di pH compatibili con le condensazioni di aldeidi con gruppi —SH o —NH sono da ascrivere a reazioni spontanee in miscugli preparati con ambedue i componenti. Negli estratti di rodopsina, commentano DARTNALL e coll., possono benissimo trovarsi altri composti presenti nella retina : se esistesse un enzima capace di catalizzare una condensazione di aldeidi e amine, tale processo potrebbe avvenire entro i limiti di pH sfavorevoli a una reazione spontanea. La dipendenza dal pH della rigenerazione rodopsinica sarebbe allora la sensibilità al pH dell'enzima di condensazione.

In conclusione, l'innegabile partecipazione dei radicali —SH alla formazione di rodopsina consisterebbe della formazione di legami prestabiliti tra il gruppo cromoforo e l'opsina ; in base a questa ipotesi è lecito supporre che nella rodopsina il gruppo cromoforo e l'opsina sono legati sia da radicali aminici che da gruppi —SH, mentre nel cosiddetto « giallo indicatore » di cui si è parlato sopra i radicali —SH sono liberi. Il Retinal rimane così congiunto alla proteina mediante legami analoghi a basi di SCHIFF.

I PIGMENTI VISIVI

RODOPSINA : originariamente fu chiamato « porpora visiva » : è un prodotto di condensazione fra la scotospina e l'11-cis-Retinal 1, assai comune nei vertebrati terrestri e nei pesci marini. Ha un peso molecolare di circa 40.000 (HUBBARD 1954), e può venire isolato grazie a solventi come digitonina, colato di sodio, saponina o cloruro di cetiltrimetilammo-

nio, ottenendo soluzioni chiare e stabili se poste all'oscurità, e conservabili al fresco per più di un anno. La rodopsina è di colore rosso ; secondo HUBBARD e WALD (1951 - 1966) il meccanismo di sintesi della rodopsina è il seguente : il Retinolo 1 viene ossidato a Retinal 1 da un enzima appartenente alle deidrogenasi alcooliche, la retinal-riduttasi attivata da NAD. Questo composto si unisce alla scotopsina e forma rodopsina. La sintesi della rodopsina può dunque essere descritta in due tempi :

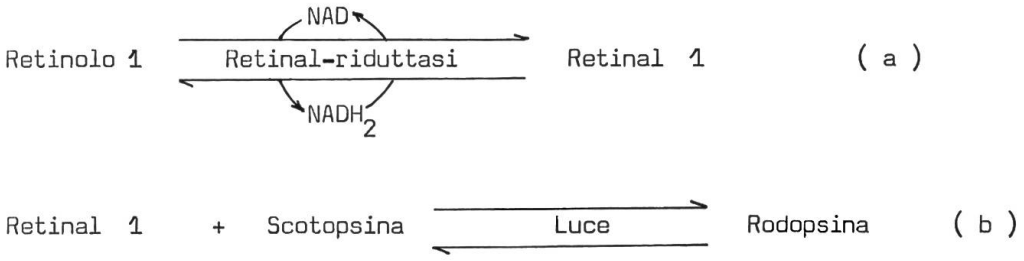


FIGURA 3

Dopo esposizione alla luce si forma una serie di derivati della rodopsina, diversi nel colore e nella stabilità ; i più importanti oggi conosciuti sono 5 :

1. *Pre-lumirodopsina :* è il primo composto che si forma dopo irradiazione luminosa. A temperatura-ambiente si degrada assai rapidamente, a temperature inferiori a —140° invece è stabile. Irradiando rodopsina, posta in glicerosilicato e alla temperatura dell'azoto liquido, con luce della lunghezza d'onda di 440 nm, circa 47 % del cromoforo si isomerizzano in all-trans-pre-lumirodopsina, fenomeno invertibile con illuminazione a 660 nm. Il cromoforo rimane congiunto al proprio supporto proteico. Il pigmento è di colore rosso.
2. *Lumirodopsina :* a temperature di —140°/—20°C la pre-lumirodopsina, posta al buio, si trasforma in lumirodopsina di colore arancione-rossastro, il cui gruppo cromoforo rimane legato al substrato portatore.
3. *Metarodopsina :* portando la lumirodopsina a —15°C, in ambiente oscuro si forma un pigmento di colore arancione, la metarodopsina. In assenza di umidità essa è stabile, e il gruppo cromoforo è legato all'opsina portatrice. La metarodopsina possiede 2 forme tautomere, metarodopsina I e metarodopsina II, di formazione susseguente.
4. *Isorodopsina :* l'irradiazione di una soluzione di rodopsina congelata a —70°C produce metarodopsina, che rigenera rodopsina se posta all'oscurità e a temperatura ambientale. Lo spettro d'absorzione di tale pigmento rigenerato è leggermente spostato nel senso delle onde corte: COLLINS e MORTON (1950) chiamarono il pigmento prodotto isorodopsina. Più tardi WALD dimostrò che in realtà la rigenerazione causava l'apparizione di una miscela di rodopsina naturale e di iso-

rodopsina. La parte cromofora dell' isorodopsina è l' isomero 9-cis (iso-a) del Retinal.

5. *N-Retiniliden-opsina :* nel 1955 MORTON e PITT analizzarono il cosiddetto « giallo indicatore » ponendolo in ambiente acido e poi basico, e trovarono ch'esso era presente solatnto in mezzo acido come derivato della rodopsina, definendolo poi N-Retiniliden-opsina. Di colore arancione, questo derivato è da considerarsi un prodotto di trasformazione all'oscurità della metarodopsina.

PORFIROPSINA : originariamente fu chiamato « violetto visivo », sebbene abbia colore rosso purpureo. La proteina portatrice appartiene con grande probabilità al gruppo delle scotopsine ; il gruppo cromoforo è formato da Retinal 2. La Porfiropsina fu rinvenuta nei bastoncelli retinici di pesci d'acqua dolce (Lampreda) e di anfibi.

IODOPSINA : nella retina di pulcino si trova un numero relativamente alto di coni ; dopo estrazione al buio si ottiene una miscela di due pigmenti, uno dei quali vien sbiadito facilmente da luce « rosso scuro », mentre l'altro necessita di luminosità bianca per poter impallidire. Quest'ultimo non è altro che rodopsina, mentre il composto sensibile alla luce rossa è un pigmento visivo contenuto nei coni, che WALD chiamò iodopsina. E' di colore viola e ha un gruppo cromoforo identico a quello della rodopsina (11-cis-Retinal 1), ma si differenzia da quest'ultima per la parte proteica, che in questo caso è una fotopsina.

CIANOPSINA : è un pigmento di origine sintetica, dunque mai osservato in vivo, prodotto da WALD e collaboratori nel 1953 mediante irradiazione con luce rossa di estratti a base di digitonina della retina di pollo. La iodopsina impallidiva, con formazione di fotopsina e di all-trans-Retinal 1. Aggiungendo in ambiente oscuro 11-cis-Retinal 2 si ottenne dopo un breve tempo d'incubazione un nuovo pigmento visivo, di colore blu : la cianopsina. L'esposizione alla luce generava una decomposizione della cianopsina in un insieme di all-trans-Retinal 2 e di fotopsina, ciò che permise di supporre la presenza di cianopsina nelle retine contenenti tali composti.

Riassumendo, è possibile affermare che in base alle ricerche effettuate nella retina dei vertebrati e in parte degli invertebrati esistono 4 pigmenti visivi fondamentali : la rodopsina e la porfiropsina, localizzate nei bastoncelli, la iodopsina e la cianopsina site invece nei coni. Questi composti, in seguito all'absorzione luminosa, passano attraverso una serie di stati diversi, che nel caso della rodopsina vengono definiti Prelumirodopsina, Lumirodopsina, metarodopsina, isorodopsina e N-Retiniliden-opsina.

Le differenze tra i vari pigmenti sono determinate dalla natura del loro gruppo prostetico e dalle caratteristiche dell'opsina di supporto. Contrariamente a quanto succede per gli isomeri dei gruppi prostetici, le proteine di sostegno di tipo opsinico sono assai numerose, e lo dimostra il fatto che i punti di massima absorzione delle rodopsine e delle iodopsine di provenienza diversa possono coincidere. Per questo motivo DARTNALL

propose, come si è detto all'inizio, di indicare i pigmenti visivi soltanto enunciando le lunghezze d'onda di massima absorzione ; comunque, benché tale terminologia sia indubbiamente più esatta di quella di WALD, quest'ultima presenta il vantaggio non trascurabile di una maggiore chiarezza.

Le proprietà ottiche dei pigmenti visivi furono analizzate grazie a studi spettrografici effettuati nel 1959 da R. HUBBARD, K. BROWN e A. KROPF (Action of light on visual pigments, 1959, Nature 183, p. 442 —446). Naturalmente, data la vastità dell'argomento, non è possibile presentare che una visione d'assieme. Osserviamo dapprima che, in generale, i gruppi cromofori sono caratterizzati da due strisce o bande d'absorzione, di cui una si trova in corrispondenza di un massimo a 380 nm (luce visibile), mentre l'altra coincide con un massimo a 260 nm (luce ultravioletta). Contrariamente alla configurazione di tipo all-trans, negli spettri degli isomeri di tipo cis le strisce d'absorzione più importanti si trovano in zone a onde corte.

Le opsine non mostrano fenomeni d'absorzione nel campo della luce visibile, ma un solo massimo a 280 nm ; la rodopsina ha uno spettro caratteristico, formato da una banda principale nella zona della luce visibile (498 nm), da un massimo nell'ultravioletto (340 nm) e da un massimo a 280 nm, determinato dalla frazione proteica. La iodopsina, le cui caratteristiche ottiche furono studiate da WALD nel 1955, presenta uno spettro con un massimo a 574 nm a una temperatura di —65°C, la cui curva è analoga a quella della lumi-iodopsina a —65°C (max 525 nm) e della meta-iodopsina portata a —38°C (max 495 nm). Lo spettro d'absorzione della porfiropsina è assai particolare : l'indebolimento della sorgente luminosa provoca la sparizione totale delle strisce α e β, che vengono sostituite da quella del Retinal 2 allo stato libero (400 nm) ; la striscia γ, determinata dall'opsina, non viene influenzata in alcun modo dall'irradiazione.

FOTOCHIMICA E FOTOFISICA DEI PIGMENTI VISIVI

E' ormai accezione comune che la fotochimica dei pigmenti visivi sia sempre la stessa : la luce esercita un'azione esclusivamente sulla stereoisomerizzazione del gruppo cromoforo, così che il gruppo prostetico 11-cis passa alla configurazione isomera di tipo all-trans. Secondo HUBBARD (1959), la luce può continuare la sua attività isomerizzatrice in modo inverso, portando cioè la forma all-trans alla configurazione 11-cis, e quindi alla forma 9-cis, 9-dicis, 13-dicis o ad altri isomeri ; comunque, in vivo è possibile riscontrare soltanto la forma 11-cis, così che è lecito considerare le altre configurazioni come artificiali. L'azione fisiologica primaria della luce consiste dunque nell'isomerizzazione della forma 11-cis in configurazione all-trans : è questo il fenomeno fotochimico iniziale posto alla base del processo visivo, e può essere rappresentato dalla seguente semplice equazione :

$$\text{Configurazione 11-cis} \xrightleftharpoons{h\nu} \text{Configurazione all-trans}$$

E' ora il caso di chiedersi quale tipo di stato d'eccitazione precede o provoca l'isomerizzazione : l'analisi dei mutamenti a carattere ottico dell'all-trans Retinal dopo esposizione a illuminazione-lampo con flash mostrò che il massimo d'absorzione luminosa del Retinal a 380 nm veniva sostituito reversibilmente da una striscia a 440 nm soltanto in soluzioni prive di ossigeno. Il prodotto responsabile di questo tipo di spettro scompariva per degradazione entro 10 μ sec. La sensibilità nei confronti dell'ossigeno, la durata e lo spostamento delle bande spettrali generati da quest'apparizione dimostrano chiaramente trattarsi di un prodotto intermedio a livello d'eccitazione elettronica metastabile : si tratta perciò con tutta probabilità di uno stadio a tripletti del Retinal. Un analogo stato metastabile non ha ancora potuto essere scoperto nel retinolo e neppure nelle basi di SCHIFF fra il Retinal e la p-toluidina ; quest'ultimo caso è di particolare interesse per quanto riguarda la rodopsina, poichè fu possibile osservare un forte spostamento delle caratteristiche spettrali dopo legame del Retinal allo stato libero con l'opsina, con formazione probabile di rodopsina. Il legame fra il gruppo cromoforo e l'opsina è formato da una base di SCHIFF : a questo proposito, nel 1968 LINSCHITZ fu del parere che l'assenza di un tripletto definibile nel Retinal, nelle basi di SCHIFF e nel Retinolo, come pure la sua presenza dopo irradiazione del Retinal mediante flash, potrebbero essere determinate dalla particolare poszione di un livello π. In ogni caso si ritiene improbabile la partecipazione di stati energetici, determinati da tripletti nella rodopsina, alla fotoisomerizzazione o ad altri processi di natura visiva.

I carotinoidi non sono sostanze suscettibili di generare, condurre o indirizzare impulsi nervosi : infatti modificazioni spettroscopiche indotte da absorzione luminosa con o senza partecipazione di fattori di temperatura sono osservabili unicamente in complessi formati da gruppo prostetico ed opsina. Inoltre le proteine presentano parecchi punti con capacità reattiva, il che consiglia di concentrare l'attenzione proprio sulla funzione delle opsine. Secondo HUBBARD (1960), sia la luce che la temperatura esercitano un influsso sulla configurazione di queste proteine, e persino sulle loro proprietà. Tale fenomeno però non è un risultato della liberazione o separazione delle opsine dal complesso fotosensibile, dato che fu possibile osservare mutamenti nelle proprietà dell'opsina susseguenti alla trasformazione della rodopsina di un cefalopodo (LOLIGO FORBESII) in rodopsina stabile. In generale, rodopsina e isorodopsina a temperatura ambiente sono stabili, mentre tutti gli altri pigmenti visivi, a tali condizioni, sono instabili, fatta eccezione per la metarodopsina di alcuni invertebrati. Il comportamento divergente della metarodopsina si riallaccia a una struttura opsinica leggermente differente da quella dell'opsina « normale ». Ma, trascurando questi caso particolare, soltanto le configurazioni 11-cis e 9-cis del Retinal hanno la possibilità di formare un legame con l'opsina : gruppo cromoforo e proteina assumono quindi una geometria concordante che vien stabilizzata da interazioni reciproche, tenendo presente che la struttura opsinica perde calore in vicinanza del punto di legame con il gruppo prostetico.

Nella figura 4 sono riassunti tutti i processi trasmutativi subiti dalla rodopsina in seguito ad absorzione luminosa : è probabile che per gli altri pigmenti valga una sequenza dello stesso tipo, anche se il loro comportamento non è stato ancora sufficientemente studiato. Riassumendo: il primo processo visivo è la fotoisomerizzazione del gruppo cromoforo del pigmento, cui fanno seguito processi termici durante i quali il legame fra la proteina di sostegno (opsina) e il gruppo prostetico gradatamente s'indebolisce e scompare, fin quando il Retinal si stacca dall'opsina. Da ultimo, come conseguenza delle reazioni termiche, vengono scoperti 2 nuovi gruppi —SH e un gruppo generatore di protoni.

LA NATURA PROFONDA DEL PROCESSO VISIVO

Dato che l'energia della reazione definitiva non è proporzionale a quella assorbita inizialmente dai pigmenti visivi, si può affermare che la vista sia un fenomeno « a scatto » : se un'unica molecola subisce modificazioni indotte da un'irradiazione luminosa, scatta un meccanismo fisico-chimico a catena inarrestabile, il cui fabbisogno energetico vien coperto dal metabolismo. E' dimostrato che un singolo quanto è sufficiente per stimolare alcuni bastoncelli retinici, sebbene tale eccitazione monoquantica non possa dar luogo ad alcun fenomeno visivo reale. Secondo molti autori (DE VRIES 1963, BOUMAN 1952, ecc.), dal punto di vista dei coni e dei bastoncelli la vista è un fenomeno legato a 2 quanti : l'effettiva absorzione del secondo di essi è limitata, almeno nei riguardi dell'absorzione del primo e dal punto di vista spazio-temporale. Motivi di natura sommativa hanno dato adito a diverse proposte e teorie concernenti i mutamenti in diverse zone della retina, dovuti a possibili fluttuazioni dell'energia quantica. Secondo EINSTEIN (1905) l'attività di un quanto assorbito da un fotorecettore è limitata alla modificazione della molecola assorbente: ne consegue che l'eccitazione di un cono o di un bastoncello decorrerebbe unicamente dalla modificazione di una sola molecola. Secondo WALD, l'absorzione luminosa genera una stereoisomerizzazione dei gruppi cromofori dei pigmenti visivi : il prodotto viene finalmente liberato dal supporto proteico, l'opsina, nella quale restano esposti due gruppi —SH e un gruppo formatore di protoni. E' opportuno considerare ora questi fenomeni da un punto di vista funzionale.

In condizioni normali l'absorzione di un quanto avviene alla liberazione del gruppo cromoforo dall'opsina e all'esposizione di zone chimicamente attive nella proteina.

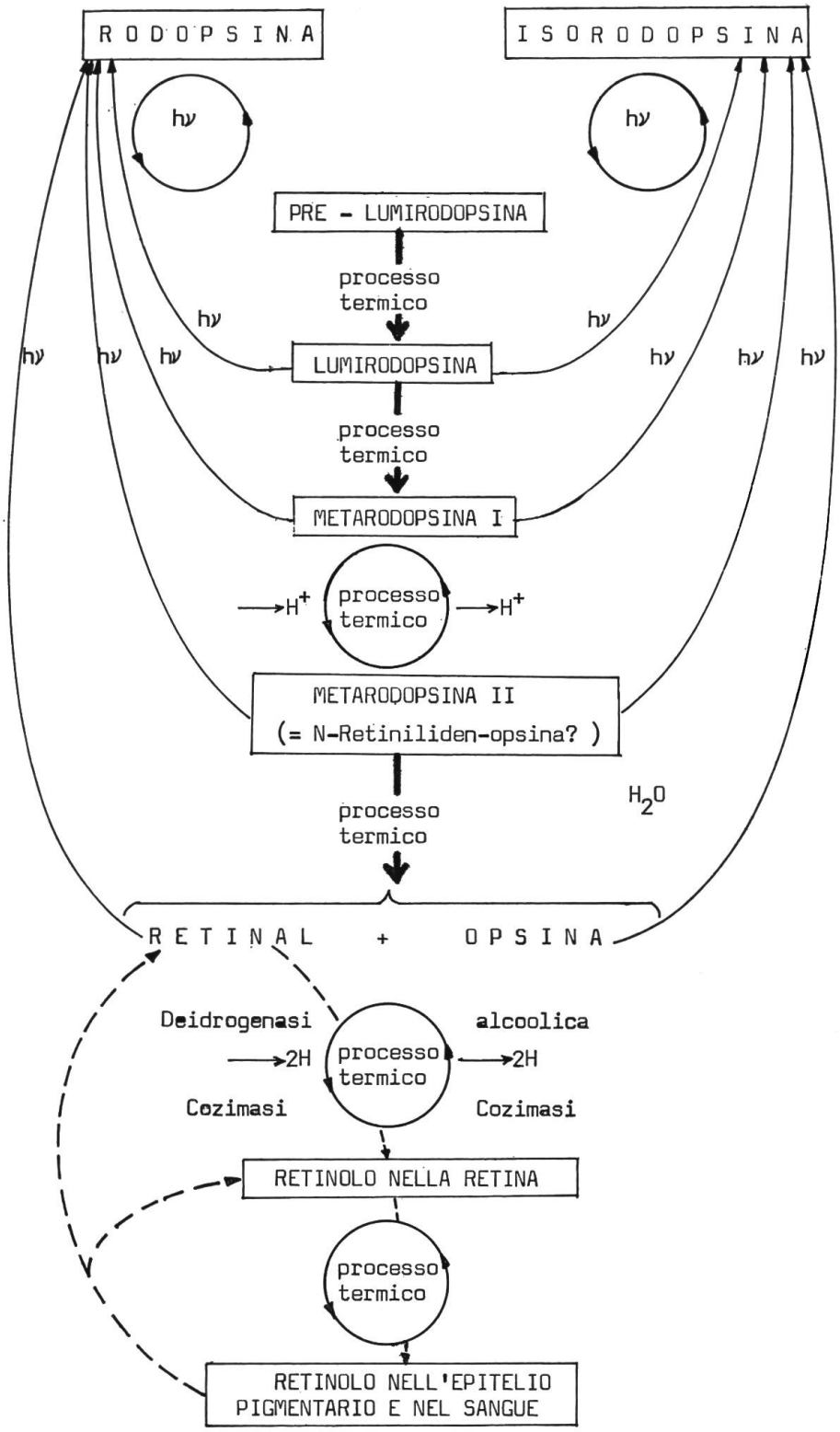


FIGURA 4: *Rappresentazione schematica delle sequenze nelle reazioni fotiche e termiche reversibili, ricorrenti nell'isomerizzazione del gruppo cromoforo e nel suo distacco dalla proteina di supporto nella rodopsina (THOMAS, 1969).*

Nei confronti del mezzo ambientale hanno avuto luogo mutamenti della reattività opsinica, per cui è lecito pensare ad una serie di trasformazioni della struttura proteica stessa. Nel 1961 WOLKEN osservò al microscopio ottico la conservazione dei bastoncelli lineari, cilindrici della retina di rana, sottoposta ad azione della luce, in strutture raggrinzite e di volume ridotto, nelle quali erano presenti numerose fessure o rotture trasversali, che facevano pensare a una degenerazione trasmutativa dei dischi lamellari. Questo fenomeno si adatta alla perfezione alle tesi di HUBBARD e KROPF, secondo cui avrebbe luogo in tale occasione una mutazione strutturale dell'opsina indotta dalla luce. La figura 5 mostra la combinazione di codesto processo e la reazione del gruppo cromoforo dopo illuminazione, secondo un'idea della scuola di WALD.

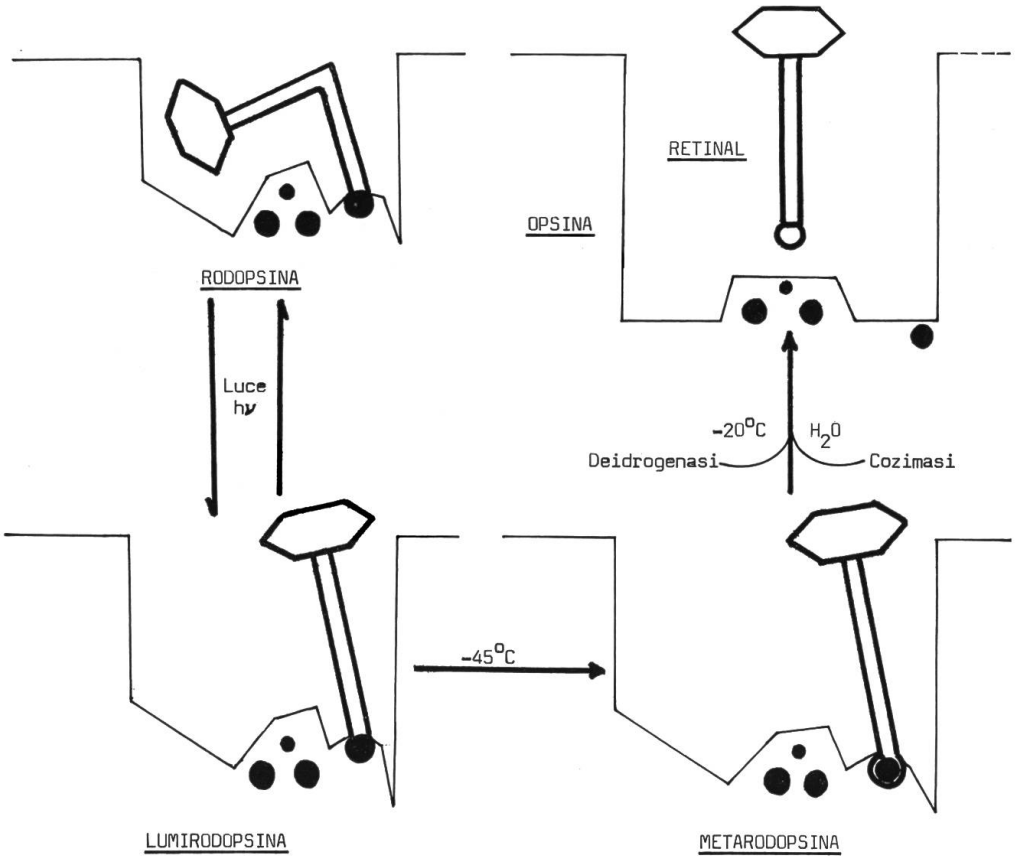


FIGURA 5 : *Rappresentazione schematica dei processi fotochimici primari della visione ad. sec. HARVARD-School, 1966.*

Nella rodopsina il Retinal è rappresentato nella sua configurazione 11-cis. Esso si è adattato a un punto della molecola di rodopsina, e copre 3 gruppi chimicamente attivi, mentre la sua « coda » è congiunta alla proteina grazie a un legame formato da una base di SCHIFF. Dopo l'absorzione di un quanto luminoso avviene la stereoisomerizzazione del Retinal nella forma all-trans, così che il gruppo cromoforo non può più adattarsi

alla proteina di sostegno. Si è così formata la pre-lumirodopsina; in seguito hanno inizio le reazione all'oscurità, durante le quali la proteina si trasforma in metarodopsina passando per lo stadio di lumirodopsina. Questi mutamenti permettono l'esposizione di 3 gruppi chimicamente attivi della proteina, osservabili alla sua superficie. Secondo WALD tale esposizione sarebbe responsabile della formazione di impulsi o eccitazioni visive. Il legame fra il Retinal e l'opsina viene finalmente eliminato dall'idrolisi, così che il gruppo cromoforo si stacca dall'opsina e causa uno sbiadimento del pigmento (ad. sec. HARVARD-School, 1966).

Secondo WALD, l'eccitazione visiva può risultare dalla moltiplicazione dei segnali luminosi : ciò avviene mediante formazione di metarodopsina attraverso due meccanismi principali : uno di natura biochimica ed uno di natura fisica.

Nel primo caso, il pigmento visivo viene considerato alla stregua di Proenzima, per cui l'attività della luce fa sì che l'opsina diventi un enzima attivo. Poiché un enzima ha la capacità di influenzare la trasformazione di un gran numero di molecole del substrato, esso agisce in un certo senso da « replicatore » o da « moltiplicatore ». Questa teoria coincide con le tesi poste da MC CONNELL e SCARPELLI (Rhodopsin : an enzyme, Science 139, 1963, p. 848), che avevano osservato un aumento dell'attività dell'adenosin-trifosfatasi (ATP-asi) della rodopsina dopo illuminazione.

Nel secondo caso, si premette che gli strati proteici esterni dei dischi lamellari nei coni e nei bastoncelli siano composti in modo preponderante da molecole di pigmenti visivi, per cui la reazione fotochimica genererebbe un'apertura unimolecolare all'interno di uno strato, attraverso la quale gli ioni potrebbero passare in tal numero, da provocare una depolarizzazione locale corrispondente a una pluralizzazione suscettibile di generare un fenomeno d'eccitazione visiva. Tutto ciò ammesso che i presunti strati molecolari siano a contatto con la membrana del fotorecettore o addirittura vi appartengano ; la membrana dev'essere adiacente a cellule nervose, in modo da poter trasmettere l'eccitazione al sistema nervoso passando per la membrana del segmento più esterno. E' opportuno ricordare che per la denaturazione e lo sbiadimento del complesso formato dal gruppo cromoforo e dall'opsina è indispensabile la presenza di acqua, fenomeno questo collegato alla teoria dell'idratazione e disidratazione postulata da TAGAKI nel 1963.

In relazione a una concezione fisica dei fotorecettori si osservò che le strutture ordinate dalle lamelle site nei fotorecettori (coni e bastoncelli) hanno carattere esplicitamente cristallino, e che quindi posseggono un solido sistema strutturale. Le ricerche di WALD però condussero alla conclusione che tale struttura cristallina è incompleta, e ch'è molto più opportuno definirla con il termine di « quasi-cristallina » mista a un minor numero di zone cristalline vere e proprie.

Abbiamo finora parlato dei processi visivi senza distinguere fra la visione in bianco e nero e la visione a colori : il modello per i processi primari sembra comunque essere lo stesso per ambedue le sequenze. Ma il problema della visione a colori è molto complicato e confuso, anche

perchè dal punto di vista puramente sperimentale non è stato possibile, finora, isolare più di un pigmento dei coni o dei bastoncelli da una retina. Per fortuna però le numerose ricerche effettuate hanno reso possibile la espressione di una concezione generale per quanto riguarda i meccanismi fondamentali.

Seconro la teoria della duplicità, la visione a colori è dipendente e limitata dalle funzioni dei coni, come definisce SCHULTZE in « Zur anatomie und Physiologie der Retina » ; questa tesi si fonda, fra l'altro, sui seguenti fatti : se l'illuminazione è chiara e sufficiente, l'occhio umano vede dei colori ; fissando un oggetto, nella fovea si forma un'immagine, il che dimostra che la fovea possiede la capacità di differenziazione cromatica. L'anatomia della retina dell'occhio umano dimostra che nella zona della fovea esistono in maggioranza dei coni, mentre nelle altre regioni prevale numericamente il fotorecettore tipo bastoncello. La teoria della duplicità di SCHULTZE (1866) dice quindi che i bastoncelli sono i fotorecettori sensibili all'oscurità, responsabili della sensibilità al bianco e nero, mentre i coni sono fotorecettori sensibili alla luce, responsabili della sensibilità cromatica. In questo senso ha indubbiamente peso il fatto che dopo un'adattamento alla luce crepuscolare o all'oscurità si è osservato positivamente uno spostamento della sensibilità fotica nelle regioni della retina, chiamato appunto spostamento di PURKINJE.

Le osservazioni fatte in seguito su diverse specie di animali (pipistrelli, falchi, gatti, conigli, sauri del tipo Geco) dimostrarono che esistono numerose eccezioni alla teoria della duplicità : per esempio, la retina del pipistrello di Savi (PIPISTRELLUS SAVII), della Nottola (NYCTALUS NOCTULA) e del falco di palude (CIRCUS AERUGINOSUS) ha una struttura formata unicamente da bastoncelli.

La teoria della duplicità si fonda più su due sistemi — quello fotosensibile e quello nictosensibile — che su due tipi di elementi strutturali, i coni ed i bastoncelli ; le differenze di sensibilità fra sistemi foto- e nictosensibili si basa in fondo più su una diversità nella somma degli impulsi che su divergenze fra i singoli coni e bastoncelli. In ogni caso rimane da risolvere il problema seguente : com'è possibile che soltanti 2 pigmenti visivi siano responsabili della differenziazione visiva di un numero tanto grande di colori ? Il pigmento dei coni si distingue da quello dei bastoncelli soltanto per le caratteristiche dell'opsina, la quale tuttavia non è attiva nell'absorzione della luce. Se un quanto viene assorbito, esso provoca soltanto la stereoisomerizzazione del gruppo cromoforo, senza prendere in considerazione l'energia del quanto stesso. La differenziazione cromatica non può quindi essere un fenomeno legato a una qualsiasi attività o funzione della proteina. L'unica via possibile, per cui un unico e sempre medesimo pigmento abbia la capacità di differenziare i colori, è che in primo luogo esso operi una selezione dei quanti, e in secondo luogo esista un particolare ordinamento delle cellule fotosensibili adattate a determinate lunghezze d'onda, per cui gli impulsi raccolti possano essere trasmessi al centro ottico, dove avviene la presa di coscienza del colore (centro d'integrazione cromatica).

Esistono tre possibilità per differenziare zone con determinate lunghezze d'onda : mediante absorzione selettiva di altre lunghezze d'onda, mediante rifrazione e mediante interferenza. In altre parole, il primo mezzo è analogo all'uso di filtri colorati, il secondo all'impiego di un prisma e il terzo all'applicazione di uno spettro.

La scelta di regioni spettrali mediante applicazione di filtri colorati sembra verificarsi nella retina dei pulcini, di certi uccelli e dei piccioni. In questo tipo di retina WALD osservò nel 1953 la presenza di globuli di sostanze oleose, contenenti carotinoidi di diversi colori (giallo chiaro, arancione, rosso, alcuni incolori) con funzione di filtro e deputati alla visione cromatica: furono chiamati perciò cromatofani, tenendo conto che quelli incolori agiscono probabilmente da assorbenti per l'ultravioletto.

Anche il fenomeno della riflessione può svolgere una funzione : del resto le proprietà di riflessione degli occhi dei felini risultano evidenti di notte ; tuttavia non esistono prove sperimentali a suffragio di un'ipotesi di questo tipo.

Quale possibilità funzionale nella distinzione cromatica è stata infine proposta l'interferenza, posto che sia presente un solo pigmento (MYERS 1962). Dato che il diametro medio delle cellule visive è dell'ordine delle lunghezze d'onda della luce visibile, potrebbe darsi che dette cellule funzionassero da trasmettitori d'onde. La luce che passa attraverso tali cellule non può venir distribuita in modo regolare, equilibrato, formando così un modello d'interferenza dipendente dalla forma e dalle dimensioni delle cellule fotorecettrici. Se effettivamente esistesse un simile meccanismo, non ci sarebbe più motivo di considerare i coni come unici recettori deputati alla visione a colori.

Abbiamo finora parlato soltanto dei recettori cromoselettivi : ma nei processi visivi rientrano altri fattori, oltre a quelli determinati dall'absorzione di diverse lunghezze d'onda. Per esempio, l'absorzione luminosa e la percezione (intesa come risposta o reazione ad uno stimolo fisicamente definibile) sono collegate da una complicata rete nervosa, e lo dimostra il fatto che, premendo il globo oculare al buio, si vedono nondimeno dei colori, senza peraltro aver avuto la benché minima impressione luminosa e senza che si sia verificata perciò alcuna absorzione di quanti.

Esistono numerose teorie sulla differenziazione cromatica nell'occhio : è tuttavia possibile classificarle in tre tipi fondamentali, e distinguere teorie di tipo « tricromatico », teorie di tipo « complementare » e teorie di tipo « zonale ». Tralasceremo di parlare degli ultimi due casi (esposti rispettivamente da HERING e da WALRAVEN) per occuparci del primo, accettato ormai da buona parte degli scienziati e dei ricercatori in questo campo. Si tratta del *principio tricromatico di YOUNG-HELMHOLTZ*, secondo cui, ammettendo l'esistenza di tre tipi di recettori fondamentali, è possibile riprodurre tutte le tonalità cromatiche grazie a tre componenti spettrali. Evidentemente le miscele così realizzate sono meno sature dei colori spettrali ch'esse sostituiscono : è questo un argomento frequentemente utilizzato dagli oppositori delle tesi di YOUNG-HELMHOLTZ, i quali ne concludono che l'occhio deve possedere più di tre recettori fon-

damentali per poter realizzare una saturazione tanto elevata. Ma in realtà si tratta di una confusione di termini. Per esempio, si sa che il giallo spettrale è un colore che stimola in modo pressoché identico i ricettori del rosso e del verde, ma che ha in pratica scarso influsso su quelli del blu. Riproducendo una sensazione di giallo mediante composizione di una radiazione rossa e di una radiazione verde, si stimolano i ricettori di queste lunghezze d'onda, con l'aggiunta di quelli del blu, la cui curva di sensibilità spettrale si sovrappone in parte a quella dei ricettori del verde. Così, per neutralizzare questa sensazione di blu, indesiderabile, è necessario utilizzare una parte delle risposte dei ricettori per il rosso e il verde, che danno assieme una sensazione di bianco suscettibile di diminuire la saturazione del giallo percepito. E' dunque confondendo la risultante di 2 stimoli con quella di 2 radiazioni con diverse lunghezze d'onda che si giunge alla conclusione erronea secondo cui l'occhio deve contenere più di tre ricettori fondamentali.

Il processo visivo viene considerato come un fenomeno additivo equivalente al miscuglio di luminosità monocromatiche : più colori vengono sovrapposti, più la loro composizione tende al bianco ; quanto più numerose sono le zone di sovrapposizione tra le curve di sensibilità di ipotetici numerosi cromorecettori, tanto più diminuisce la saturazione dei colori percepiti. Di conseguenza, soltanto un dispositivo tricromatico potrebbe dare, nello stesso tempo e attraverso vie additive, un così gran numero di tonalità cromatiche caratterizzate da un grado così alto di saturazione.

Non si può spiegare il funzionamento di tre tipi di ricettori cromatici fondamentali che ammettendo una curva di sensibilità propria a ciascuno di essi. Si è perciò pensato all'esistenza di tre pigmenti fotosensibili caratteristici per i tre generi di ricettori, oltre alla rodopsina retinica : ma, nonostante numerose ricerche, non è ancora stato possibile isolare alcuna di queste presunte sostanze. Elementi nuovi sono stati portati anche dalle ricerche elettrofisiologiche di GRANIT : egli, ponendo a contatto della retina di occhi enucleati di gatto o di rana un microelettrodo, ottenne 4 specie di risposte nervose, fra cui una di un elemento sensibile al rosso, una seconda di un elemento sensibile al verde, una terza tipica del blu e infine una quarta che mostra la curva fotopica di sensibilità. GRANIT chiamò quest'ultima « elemento dominatore » e le altre tre « elementi modulatori » : tuttavia per ora non è possibile precisare l'origine esatta dei quattro tipi di risposta, pur sapendo ch'esse vengono captate dal microelettrodo a livello delle cellule ganglionari giganti. Componendo le risposte dei tre modulatori ne risulta in pratica quella dell'elemento dominatore, che può dunque venir considerato equivalente ad una triade di elementi possibilmente appartenenti ai coni retinici. A questo proposito è interessante esporre una teoria, elaborata da H. PIERON, detta teoria delle tetradi. PIERON ammette che ogni cono contenga una delle 3 presunte sostanze fotosensibili, capace di assorbire un gruppo diverso di radiazioni che vi suscitano modificazioni stimolatrici. I coni sono raggruppati in triadi — almeno nella regione centrale della retina — ed ogni gruppo vien completato da un quarto cono, contenente tutt'e tre le so-

stanze fotosensibili, ma a tassi differenti, essendo dominante quella per il rosso e in quantità minime quella per il blu. Un cono del genere avrebbe come curva di risposta una curva fotopica di sensibilità relativa. Ognuno di questi 4 elementi formanti la tetrade è connesso ad una cellula ganglionare grazie ad una cellula bipolare ; inoltre connessioni cellulari laterali uniscono i 4 sistemi facendone un'unità ricettrice possibile grazie ad interazioni reciproche. Se le eccitazioni provenienti dai 3 recettori specifici sono di uguale misura, gli influssi stimolatori ed inibitori si equilibrano, in modo che le tre cellule ganglionari specifiche non emettono risposte. Ma nella catena del cono a carattere misto gli stimoli sarebbero semplicemente addizionati, senza alcuna inibizione, in modo che la cellula ganglionare posta al termine della catena riceve un messaggio acromatico che, trasmesso ai centri superiori, si traduce con un'impressione di luce bianca.

Se invece vi è squilibrio, dovuto a stimolazioni di diversa misura delle tre vie cromatiche (luce non bianca), vi è anche un'insufficienza inibitoria di almeno una di queste vie, e di conseguenza si produce eccitazione di una cellula ganglionare specifica, che genera una sensazione cromatica tanto più intensa, quanto più accentuato è lo squilibrio e minore l'azione inibitrice. Una concezione come questa — evidentemente speculativa — permette però di farsi un'idea razionale dei numerosi fenomeni d'adattamento nervoso, che la sola teoria fotochimica o i contrasti cromatici non possono spiegare.

Quali conclusioni si possono trarre dagli studi realizzati nel campo dei pigmenti visivi e della differenziazione cromatica visiva ?

Dalle retine dei primati è stato possibile estrarre la rodopsina, i suoi derivati e la porfiropsina, contenute nei bastoncelli, e la iodopsina, presente nei coni : tutte queste sostanze fanno chimicamente parte dei carotinoidi e risultano dalla combinazione delle aldeidi isomeriche della Vitamina A o Retinali con proteine particolari, dette opsine, distinte in Scotopsine e in Fotopsine, con funzione di supporto specifico e forse anche di enzima o di attivatore secondario. I gruppi prostetici formati dalla frazione propriamente carotinoide hanno funzione foto-assorbente mediante complessi procedimenti fotochimici, cui è associata una degradazione pigmentaria reversibile decorrente in parte alla luce, in parte al buio, cui è legata una trasmissione dell'energia quantica e una trasformazione della stessa in impulsi microelettrici di natura nervosa, avviati poi per l'intermediario delle cellule ganglionari retiniche al nervo ottico e trasmessi infine alla zona ottica occipitale, con funzioni integrative e visive in senso psichico, cosciente.

Per quanto concerne la differenziazione cromatica e la visione a colori, si sono a questo proposito scoperti 3 tipi di coni nella retina di scimmia, di carpa e di pesciolini rossi (NOTOBRANCHUS) : poichè esiste la possibilità di ottenere ogni colore grazie a 3 tonalità fondamentali, quattro tipi di coni sembrano essere più che sufficienti, sempre ammettendo che contengano ognuno tre pigmenti a concentrazioni diverse. Le reazioni bioelettriche antagoniste giallo-blu-rosso-verde parlano in favore

di 4 sistemi fondamentali posti al di là dei pigmenti visivi propriamente detti. Tuttavia, lo schema tricromatico su cui si fonda la colorimetria pratica non rischia, per il momento, di essere abbandonato.

BIBLIOGRAFIA SOMMARIA

Holleman-Richter : Organische Chemie, De Gruyter 1961

Jörg Klima : Cytologie, Fischer Verl. 1967

H. Wurmbach : Lehrbuch der Zoologie, Fischer Verl. 1957, I

E. Baumgardt : La vision, Presses universitaires de France, 1968

R. Francès : La perception, Presses universitaires de France, 1969

H. Piéron : La sensation, Presses universitaires de France, 1967

M. Aron - P. Grassé : Biologie animale, Masson 1963

J. B. Thomas : Photobiologie, Thieme 1968

G. S. Brindley : Physiology of the retina and the visual pathway, Arnold Ltd., 1960

H. Davson : The eye, II, The visual process, Acad. Press NY and London, 1962

M. Merleau-Ponty : Phénoménologie de la perception, N.R.F. Paris, 1947

F. Sauer : Biochemie für Mediziner und Biologen, Lehmann V. München, 1970

U. von Aichelburg : L'uomo, UTET 1964

G. Colosi : Biologia generale e zoologia, UTET 1962

Birney-Teevan : Color vision, Van Nostrand, Princeton 1961.