



PONTIFICIA
ACADEMIA
SCIENTIARVM

ACTA

Vol. XVI - N. 1

pag. 1-16

L'ANALISI DEL SISTEMA DI RECEZIONE CROMATICA MEDIANTE L'ELETTRORETINOGRRAFIA (*)

(Con cinque figure)

ALBERTO WIRTH

SUMMARIVM — Exponit auctor quid recentiore aetate effectum sit in perpendendo, per electricorum retinae phaenomenorum perscriptionem, systemate recipiendorum colorum: hac ratione res potest obiective in homine et in animalibus perspicere, simulque perpendi quomodo proprietates substantiae photochemicae in retina se habeant ad sensoria visus phaenomena.

Da quando la registrazione dei potenziali retinici prodotti dalla stimolazione luminosa (elettroretinografia) è divenuta un mezzo efficace per studiare la funzionalità della retina, il problema della recezione cromatica è stato oggetto di particolari ricerche. Il poter disporre di un mezzo obiettivo di indagine ha aperto nuove possibilità allo studio dei rapporti tra attività retinica, proprietà spettrali dei pigmenti visivi e dati psicofisici, cioè quelli che esprimono l'esperienza sensoriale in termini di unità c.g.s.

Una delle acquisizioni fondamentali in fisiologia della visione è appunto quella che la correlazione psicofisica tra luminosità, energia e composizione spettrale, come è espressa dalla curva di luminosità scotopica, trova corrispondenza nello spettro di assorbimento di una sostanza fotosensibile presente

(*) Nota presentata dall'Accademico Pontificio S. E. il Rev.mo P. Agostino Gemelli il 21 settembre 1953.

Le ricerche riferite nella presente memoria sono state compiute nel Laboratorio di Psicologia sperimentale dell'Università Cattolica (Direttore: Prof. A. Gemelli o.f.m.) e nel Neurofysiologiska Avdelningen, Medicinska Nobelinstitutet, Stockholm (Direttore: Prof. R. Granit). L'A. è assistente presso la Clinica Oculistica dell'Università di Parma (Direttore: Prof. G. B. Bietti).

nei recettori (porpora visiva). Questa intima relazione tra sensazione e sensibilità fotochimica dei recettori sta a significare che i processi che avvengono nella retina per effetto della decomposizione della porpora visiva e quelli che hanno luogo nella trasmissione ai centri nervosi verosimilmente debbono possedere le medesime proprietà generali, o meglio riprodurre la medesima curva di distribuzione spettrale della sensibilità. Essi pertanto possono essere con-

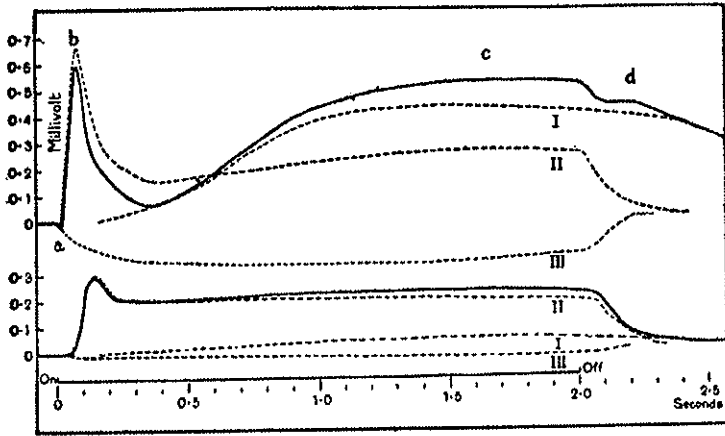


FIG. 1 — Analisi dell'elettroretinogramma (E-retina) a due intensità
(da GRANT, « J. Physiol. », 1933)

venientemente espressi dalla attività elettrica della retina, la quale quindi non solo permette l'analisi sperimentale del sistema di ricezione cromatica ed il confronto con le proprietà spettrali della porpora visiva, ma anche permette di studiare alcuni problemi connessi con la fisiopatologia della visione dei colori.

In questo lavoro prenderò particolarmente in esame i contributi più recenti al problema. Mediante l'elettroretinografia l'analisi del sistema di ricezione cromatica può essere fatta qualitativamente e quantitativamente. Per analisi qualitativa intendo lo studio delle diverse componenti dell'elettroretinogramma, e più precisamente P II e P III, in rapporto alla loro forma ed andamento ed alle relazioni temporali esistenti tra le diverse parti di una medesima componente.

Nella sua forma schematica classica l'elettroretinogramma può essere rappresentato come nella fig. 1. Nella terminologia di Granit le componenti sono designate come P I, P II, e P III, secondo l'ordine in cui scompaiono per ef-

fetto dell'anestesia eterea. La *componente P I* è responsabile dell'oscillazione « c », positiva e lenta, che è presente solo in determinate condizioni di esperienza, nell'uomo essendo per lo più assente. La *componente P II* è costituita

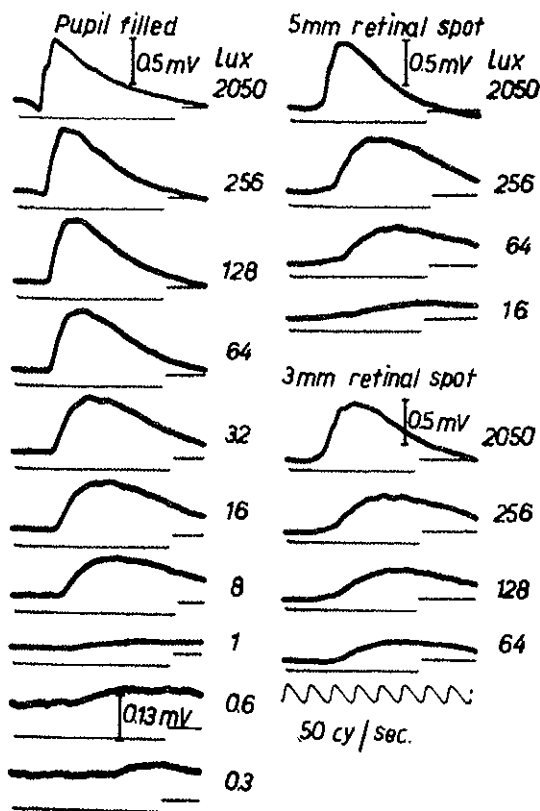


FIG. 2 — Effetto dell'area e dell'intensità sulla forma e ampiezza dell'elettroretinogramma. Registrazioni nel gatto adattato al buio (da WIRTH e ZETTERSTRÖM, « Brit. J. Ophth. », 1953)

dalla oscillazione « b », cioè la fase più evidente nell'adattamento all'oscurità. Essa, come vedremo, è di natura assai complessa e non è del tutto e solamente legata all'attività dei bastoncelli, anche se nell'adattamento alla luce è praticamente annullata. È connessa con la scarica degli impulsi lungo il nervo ottico. La *componente P III* comprende l'oscillazione negativa iniziale « a », che è bene evidente quando l'intensità dello stimolo è sufficientemente elevata,

e l'oscillazione « *d* » (« off-effect »), che nell'uomo, ad esempio, non è registrabile se non in particolari condizioni (stimolazione intermittente e intensità elevata). Questa componente è in rapporto con l'inibizione ed è meglio sviluppata nelle vie nervose attivate dai coni.

In generale, quando lo stimolo luminoso è a luce bianca la presenza della oscillazione « *a* » e la forma dell'oscillazione « *b* » dipendono dall'intensità dello stimolo e dall'ampiezza dell'area stimolata. Come appare dalla fig. 2 solo quando l'intensità è elevata e la retina è stimolata « in toto » è possibile ottenere un elettroretinogramma completo, per quanto riguarda le componenti iniziali (Wirth e Zetterström, 1953). La oscillazione « *b* » in tal caso è difasica e la prima porzione della curva, ad andamento ripido, verosimilmente è connessa con l'attività dei coni.

ANALISI QUALITATIVA

Componente P II — Motokawa e Mita (1942) furono probabilmente i primi ad osservare una piccola oscillazione positiva iniziale, che chiamarono oscillazione « *x* », ma essi non riuscirono a stabilire alcun rapporto con l'attività fotopica. Ciò è stato invece dimostrato da Adrian (1945, 1946), che usando luci monocromatiche ha potuto appunto differenziare una componente iniziale rapida, o fotopica, ed una lenta, o scotopica. La prima si manifesta per effetto di stimoli a luce rossa, è presente nell'occhio adattato alla luce e in occhi dominati dai coni (es. piccione), mentre la componente scotopica è caratteristica delle retine prevalentemente composte da bastoncelli, è prodotta da luci di tutte le lunghezze d'onda ad eccezione della rossa ed è assente in condizioni di adattamento alla luce. Queste caratteristiche dell'elettroretinogramma sono state recentemente confermate da Armington (1952), il quale ha potuto inoltre dimostrare alcune interessanti proprietà dell'oscillazione « *x* ». La più importante è che questa oscillazione sembra essere tipica della parte dello spettro attorno i 630 m μ ed è assente nei protanopi, mentre invece è presente in altre forme di discromatopsia, come è stato confermato da Schubert e Bornschein (1952). Vukovic (1952), che ha studiato le modificazioni dell'elettroretinogramma in un caso di acromasia, ha osservato una completa assenza dell'oscillazione « *x* » ed anche una marcata riduzione dell'oscillazione negativa iniziale « *a* ». Questi risultati confermano la natura fotopica dell'oscillazione « *x* » e suggeriscono inoltre che una parte soltanto della « *a* »

è connessa con l'attività dei coni. Secondo Vukovic l'elettroretinogramma dell'acromate è del tutto simile a quello registrato stimolando la periferia (60°) della retina normale.

Variazioni nella forma dei potenziali retinici si accompagnano a variazioni del cosiddetto « tempo di culminazione » (peak-time; Gipfelzeit), cioè del tempo che intercorre tra l'inizio dell'oscillazione « *b* » ed il suo apice. Monnier (1949) ha osservato nell'uomo (26 casi su 43) che il tempo di culminazione è minore quando lo stimolo è a luce verde e soprattutto rossa, rispetto a quello ottenuto con luce blu. Armington (1952) riferisce che il tempo di culminazione è 0,055 sec. nella regione rosso-gialla e 0,070 sec. nella blu. Osservazioni analoghe sono state fatte da Schubert e Bornschein (1952).

L'oscillazione « *b* » sembra però essere ancora più complessa. Cobb (1953) in una serie di interessanti ricerche sull'elettroretinogramma prodotto da stimoli intensi ha osservato una serie di piccole oscillazioni, ciascuna della durata di circa 7 millisecc., sovrapposte sull'oscillazione « *b* ». In base ai risultati di esperienze preliminari Cobb ha avanzato l'ipotesi che vi sia una relazione tra queste oscillazioni e la sensibilità a determinate porzioni dello spettro. Un reperto analogo, cioè di una « *b* » multipla, si osserva nel piccione, la cui retina è composta quasi esclusivamente da coni, appunto quando lo stimolo è intenso (Dodt e Wirth, 1953). L'ipotesi formulata da Cobb è molto interessante e merita di essere approfondita.

Componente P III — Di questa componente l'oscillazione « *a* » è quella che interessa particolarmente dato che l'oscillazione « *d* » (« off-effect ») nell'uomo non è registrabile se non in particolari condizioni di esperienza (stimolo intermittente ed intensità elevata; Dodt, 1951).

Diverse osservazioni hanno permesso di stabilire che in linea generale l'oscillazione « *a* » è in rapporto, se non esclusivo certo preponderante, con l'attività fotopica. Essa è più evidente negli occhi le cui retine sono dominate dai coni (Granit, 1947), può essere isolata focalizzando un fascio luminoso intenso nella regione maculare (Wirth, 1950) ed è eccezionalmente ampia quando lo stimolo è molto intenso (Cobb, 1952; Rendhal, 1952). Ciò peraltro non vuol dire che questa oscillazione sia essenzialmente fotopica. Già Granit (1947) aveva suggerito la possibilità di una duplice natura della componente P III e risultati recenti hanno confermato che l'oscillazione « *a* » è anch'essa costituita da una componente fotopica e scotopica. Boehm, Sigg e Monnier (1944) furono i primi ad osservare nella cavia che la « *a* » aumenta

nell'adattamento al buio, reperto confermato poi da Armington, Johnson e Riggs (1952) e da Best W. (1953) nell'uomo. Quando vengono usate luci monocromatiche l'aumento si ha per tutte le porzioni dello spettro, eccetto che per le maggiori lunghezze d'onda ($> 600 \text{ m } \mu$). L'oscillazione « *a* » è quindi composta di due porzioni distinte (fig. 3), la prima (fotopica), che ha il suo

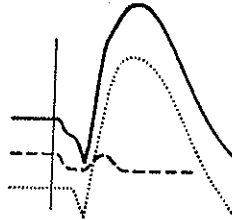


FIG. 3 — Analisi della risposta elettrica dell'occhio adattato al buio nelle due componenti fotopica (linea tratteggiata) e scotopica (linea punteggiata) (da ARMINGTON, JOHNSON e RIGGS, « J. Physiol. », 1952)

massimo, secondo Cobb (1952), dopo 16 millisec. circa ed una ampiezza di $100 \mu \text{ V}$, l'altra (scotopica) il cui massimo si ha dopo circa 22 millisec. e la cui ampiezza è di $160 \mu \text{ V}$ ca.

ANALISI QUANTITATIVA

Abbiamo sin qui esaminato gli aspetti qualitativi dell'analisi elettroretinografica. Le oscillazioni « *a* » e « *b* », nella loro duplice natura, possono essere prese come indice per valutare la distribuzione spettrale della sensibilità. In termini psicofisici questa è rappresentata dalla curva di luminosità, o visibilità, che è definita come la distribuzione del reciproco dell'energia necessaria nelle diverse lunghezze d'onda per produrre una risposta sensoriale costante. Mediante l'elettroretinografia è stata particolarmente studiata la curva scotopica, soprattutto prendendo il potenziale « *b* » come indice, in quanto questo nell'adattamento alla luce diviene così modesto da non essere praticamente misurabile con la dovuta accuratezza. Sebbene, come è stato dimostrato nel capitolo precedente, tanto l'oscillazione « *a* » che la « *b* » abbiano una componente fotopica, pure questa si è rivelata di difficile valutazione (nel caso

della « a ») oppure specifica di una determinata porzione dello spettro (oscillazione « x », come parte della « b »), nelle altre essendo mascherata dalla componente scotopica (Armington, 1952). Quest'ultima particolarità ci fa pen-

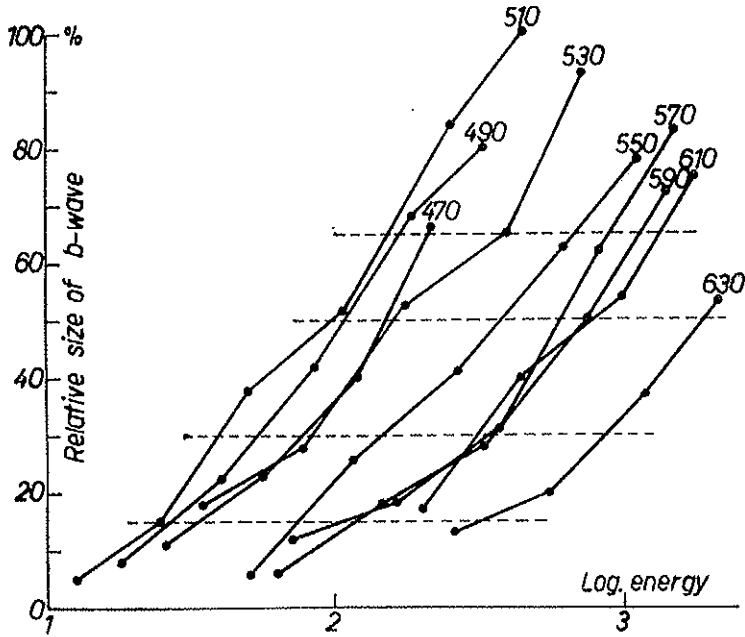


FIG. 4 — Derivazione grafica dei livelli « isotenziali ». Ascisse: logaritmo intensità. Ordinate: ampiezza relativa dell'oscillazione « b » (da WIRTH, « Acta Physiol. Scand. », 1953)

sare che le registrazioni siano state fatte in condizioni di adattamento alla luce assai moderato.

Quale che sia il potenziale retinico che vogliamo prendere come indice, è evidente come sia difficile, e soprattutto infido, ottenere potenziali di eguale ampiezza regolando, in una serie preliminare, adeguati filtri neutrali. Pertanto il livello « isotenziale », che servirà come indice di risposta costante, viene derivato graficamente. Il procedimento corretto per costruire la curva di sensibilità scotopica consiste nel registrare la risposta elettrica prodotta da luci monocromatiche a differenti gradi di intensità per ciascuna lunghezza d'onda e riprodurre graficamente sull'asse delle ascisse il logaritmo dell'energia e sulle ordinate l'ampiezza del potenziale registrato (fig. 4). Per ottenere

l'energia relativa necessaria attraverso lo spettro per produrre una risposta costante si sceglie un livello « isopotenziale » tracciando una linea orizzontale parallela alle ascisse e calando la perpendicolare alle ascisse medesime, dove si leggono i rispettivi valori di energia. La sensibilità alle diverse lunghezze d'onda è data dal reciproco dell'energia. Poichè è necessario un tempo relativamente lungo per ottenere una serie completa debbono essere prese precauzioni per eliminare gli errori dovuti a variazioni spontanee della eccitabilità. Pertanto è opportuno inserire controlli, all'inizio ed alla fine di ciascuna serie di intensità per le diverse lunghezze d'onda, con $\lambda = 500-510 \mu$, cioè vicino al massimo della curva di assorbimento della porpora visiva. I valori del potenziale retinico vengono così espressi in percento del potenziale di controllo, al quale nella costruzione della curva viene assegnato il valore arbitrario di unità.

Mediante questo procedimento la curva di distribuzione spettrale della sensibilità è stata studiata in animali da esperimento e recentemente anche nell'uomo (Riggs, Berry e Wayner, 1949). In una serie di ricerche condotte sul gatto e sul coniglio albino (Wirth, 1953) io mi sono servito, come appare dalla fig. 4, di diversi livelli « isopotenziali », di cui poi è stato calcolato il valore medio. La ragione di questo è duplice: anzitutto per appianare le variazioni casuali, dato il numero relativamente limitato di elettroretinogrammi che è possibile registrare per ogni punto. Inoltre, perchè se la relazione logaritmo intensità/ampiezza potenziale « b » fosse lineare non avrebbe influenza la scelta di un livello piuttosto che un altro, la distanza essendo costante, ma poichè la relazione è lineare solo entro un certo intervallo di intensità la distanza sarà allora differente e di conseguenza differente l'andamento della curva se, per esempio, viene scelta una linea isopotenziale soglia.

Secondo questi principi la curva di sensibilità spettrale è stata studiata prendendo come indice di risposta le componenti P II e P III.

Componente P II — Come ho detto più sopra, l'oscillazione « b », che di questa componente è la parte più evidente e meglio misurabile nell'adattamento al buio, è stata oggetto di diversi studi. Le curve ottenute in animali da esperimento coincidono in modo soddisfacente (Wirth, 1953) con lo spettro di assorbimento della porpora visiva ed anche con la curva scotopica media di luminosità dell'uomo, quale è stata calcolata da Stiles e Smith (1944). Il confronto con quest'ultima è giustificato dal fatto che la porpora visiva dell'uomo e di animali è del tutto simile se non identica (Wald, 1938). Solo

l'ampiezza dello spettro di assorbimento varia a seconda della concentrazione e pertanto la curva di luminosità deve essere confrontata con la curva propria di una determinata concentrazione. Di questo punto particolare, che vale qualunque sia l'indice sensoriale scelto, dirò diffusamente più avanti.

Partendo dal presupposto che la distribuzione spettrale della oscillazione « x » coincidesse con la funzione fotopica di luminosità, Armington (1952) ha confrontato i risultati ottenuti elettroretinograficamente con la curva fotopica ICI ed ha visto che i dati coincidevano solo nella parte « rossa » dello spettro mentre quelli della regione blu-violetto stavano ad indicare una maggiore sensibilità della risposta elettrica. Per questo i risultati sono stati poi confrontati con la curva media scotopica di Stiles e Smith (1944) e qui essi coincidevano in modo del tutto soddisfacente nella parte blu-violetto. Armington quindi conclude che vi sono due componenti elementari, l'una scotopica (oscillazione « b »), l'altra invece specifica della porzione rossa dello spettro (ca. 630 m μ), ciò che starebbe a dimostrare che esiste un meccanismo retinico per il rosso. È probabile, e sarà molto interessante seguire le future indagini, che anche le altre componenti elementari (oscillazioni sovrapposte) dell'oscillazione « b » quali osservate da Cobb (vedi pag. 5) possano rivelare specificità per le altre due parti dello spettro, in accordo con la teoria tricromatica di Young-Helmholtz.

Componente P III — Usando stimoli luminosi e filtri monocromatici Armington, Johnson e Riggs (1952) hanno potuto studiare la distribuzione spettrale della porzione scotopica dell'oscillazione « a », calcolandola secondo un procedimento analogo a quello descritto nel capitolo precedente. Sei punti dello spettro vennero esplorati e la curva ottenuta paragonata a quella subiettiva media di Stiles e Smith (loc. cit.). I valori di sensibilità ottenuti con l'analisi elettroretinografica si sono rivelati più alti nella parte blu dello spettro di quanto non fosse immaginabile considerando che il fenomeno studiato era scotopico. Risultati analoghi erano stati ottenuti da Riggs, Berry e Wayner (1949) prendendo l'oscillazione « b » come indice (pag. 8). Boynton e Riggs (1951) avevano spiegato quest'ultima particolarità con il fatto che i raggi delle brevi lunghezze d'onda sono diffratti maggiormente dai mezzi oculari diottrici e pertanto aumenta l'area stimolata.

ELETTRORETINOGRAFIA DA STIMOLO INTERMITTENTE

La risposta della retina alla stimolazione intermittente può pure essere usata per lo studio di alcuni problemi di fisiopatologia dei colori. Sappiamo che, soggettivamente, quando la frequenza degli stimoli aumenta si raggiunge un punto a cui la percezione di « flicker » scompare. Questo punto è definito come « frequenza critica di fusione » (FCF). In elettroretinografia si considera raggiunto il punto di fusione quando i potenziali retinici non seguono più la frequenza degli stimoli luminosi. Un fattore fondamentale che controlla il fenomeno del flicker è l'intensità luminosa e la legge di Ferry-Porter afferma che la frequenza di fusione è proporzionale al logaritmo della intensità. Già dalle esperienze di Porter (1902) e di Ives (1912) apparve evidente che i coni e i bastoncelli si comportano in modo peculiare: se la FCF è rappresentata in un diagramma sull'asse delle ordinate e il logaritmo dell'intensità su quello delle ascisse si ottengono due linee, che hanno differente inclinazione per valori bassi ed elevati di intensità e che rappresentano il contributo rispettivamente dei bastoncelli e dei coni. Ciò è stato confermato recentemente da Dodt e Wirth (1953), i quali hanno potuto isolare queste due parti studiando la legge di Ferry-Porter mediante l'elettroretinografia nella cavia (retina dominata dai bastoncelli) e nel piccione (retina dominata dai coni) (fig. 5).

Essendo così possibile studiare il flicker scotopico e fotopico può essere di un certo interesse analizzare la risposta della retina in casi di anomalie della visione dei colori. Ciò è stato fatto, in ricerche preliminari, da Dodt e Wadensten (1952) in un caso di acromasia: solo la prima porzione, scotopica, della curva è stata ottenuta, con una FCF massima di 18 stimoli/sec. Ad intensità elevate (200-700 lux) non si aveva praticamente flicker ma solo un elettroretinogramma dopo il primo-secondo stimolo. Questi risultati però permettono solo di confermare la validità del metodo del flicker elettroretinografico per l'esame della funzionalità retinica in condizioni fotopiche (Dodt, 1951). Per una analisi più approfondita del sistema di recezione cromatica mediante l'elettroretinogramma da stimolo intermittente può essere applicato il metodo recentemente realizzato da Granit e Wirth (1953). Tale metodo permette lo studio della curva di visibilità non solo scotopica ma, grazie alla sua maggiore sensibilità, anche di quella fotopica.

Come ho detto all'inizio, si definisce come visibilità, o luminosità, l'ener-

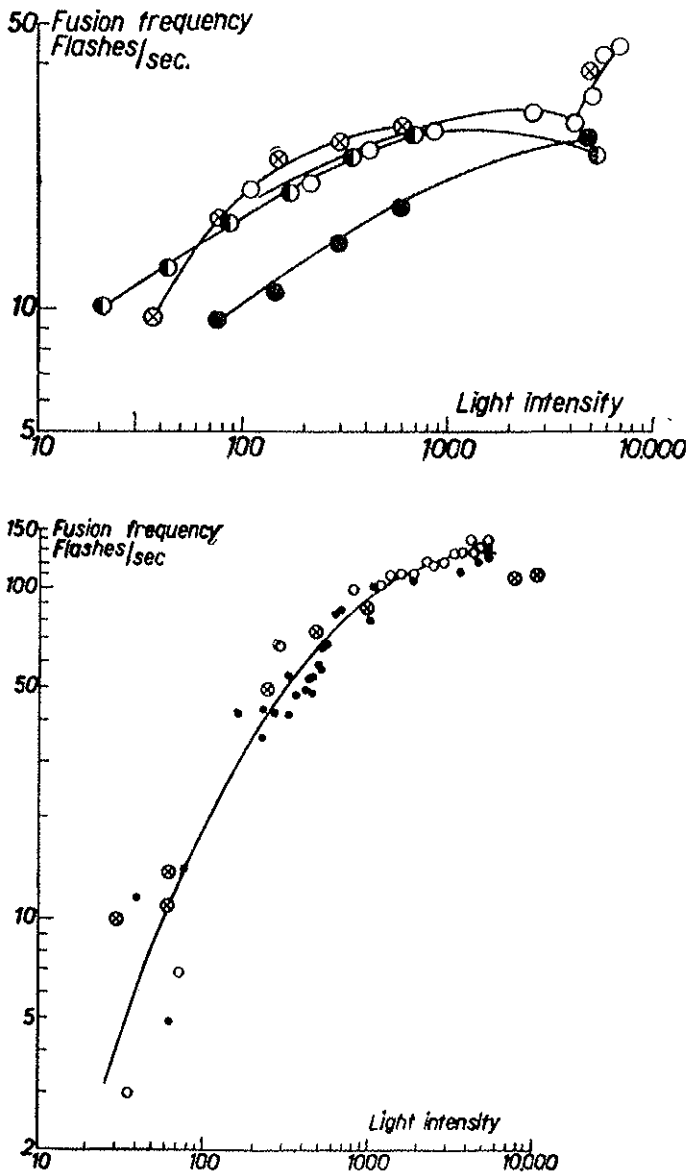


Fig. 5 — Ascisse: logaritmo intensità. Ordinate: FCF (stimoli/sec.)
 sopra: Cavia; sotto: Piccione
 (da Dodt e Wirth, « Acta Physiol. Scand. », 1953)

gia necessaria ad ogni lunghezza d'onda per produrre un effetto sensoriale costante. Nel metodo suddetto l'indice invece che l'ampiezza di un potenziale retinico (« a », « b » oppure « x ») è il flicker elettroretinografico » ad una frequenza determinata e costante.

Un analizzatore di armoniche, con una gamma di frequenza da 2 a 750, (*Vibration Analyzer*, della General Radio Corp. - U.S.A.) viene collegato con l'amplificatore cui sono dirette le correnti derivate dall'occhio con comuni elettrodi Ag-AgCl. L'elettroretinogramma prodotto dallo stimolo intermittente è così registrato e segnalato dall'analizzatore. Nelle nostre esperienze lo stimolo intermittente era ottenuto mediante disco rotante azionato da un motore « Velodyne » (British Air Ministry, Type 74) controllato elettronicamente e a velocità variabile per mezzo di un potenziometro. Questo sistema permette di ottenere intervalli eguali di luce-buio e, soprattutto, mantenere frequenze costanti. Per poter controllare rapidamente la perfetta coincidenza del flicker all'analizzatore e quello del fascio luminoso l'uscita della cellula fotoelettrica, che segnala gli stimoli al tubo catodico, viene connessa con l'analizzatore. Per maggiori particolari riguardanti i principi del metodo e i risultati con esso ottenuti rimando al lavoro originale. Desidero soltanto qui ricordare che il metodo rivelatosi più soddisfacente è stato quello di mantenere lo stimolo intermittente continuo e di regolare l'energia necessaria in ciascuna lunghezza d'onda per avere una deflessione costante del galvanometro dell'analizzatore. Mediante un regolo a filtri graduati si può ottenere una accuratezza del 3,75%, espressa in termini di trasmissione T. Questo metodo semplifica enormemente la registrazione della curva di visibilità ed è al tempo stesso di grande sensibilità. Esso è stato usato nelle esperienze ricordate per misurare la distribuzione scotopica spettrale della sensibilità nel gatto adattato al buio, prima e dopo modesto adattamento alla luce. Quest'ultimo invece che diminuire l'ampiezza della curva di distribuzione spettrale della sensibilità della porpora visiva ha rivelato invece uno spostamento verso la parte blu dello spettro, cioè nella direzione opposta del fenomeno di Purkinje. Ciò è stato messo in rapporto alla formazione di prodotti intermedi di decomposizione della porpora visiva, quali la « lumi-rodopsina ».

Il metodo può essere convenientemente impiegato per l'analisi di problemi di fisiopatologia cromatica nell'uomo.

CORREZIONE DELLA CURVA DI SENSIBILITÀ SPETTRALE

Come è stato detto all'inizio, uno degli obiettivi dell'analisi elettroretinografica è quello di confrontare i dati ottenuti in condizioni scotopiche con lo spettro di assorbimento del pigmento retinico fotosensibile, la porpora visiva. Perchè ciò sia fatto correttamente è necessario considerare alcuni fattori fisici importanti. Sia nel caso dell'indagine obiettiva (elettroretinografica) che sabbiettiva (psicofisica) la sensibilità spettrale è il più delle volte definita in termini di energia incidente sulla cornea. Naturalmente quando si voglia confrontare i dati ottenuti con le proprietà di un pigmento visivo è necessario correggerli considerando anzitutto la riflessione e l'assorbimento da parte dei mezzi diottrici. La correzione si fa dividendo per i fattori di trasmissione propri di ciascuna lunghezza d'onda. L'assorbimento è maggiore nella parte blu-violetto e per questo può modificare la curva diminuendo, apparentemente, la sensibilità della regione blu-violetto rispetto alle maggiori lunghezze d'onda. I fattori di trasmissione sono stati calcolati da Roggenbau e Wetthauer (1927) e da Ludvigh e Mc Carthy (1938), i primi nell'occhio di bue, gli altri in occhi umani enucleati. È evidente che questi dati non si adattano egualmente bene in ogni caso ma in mancanza di misurazioni più precise si possono usare i valori calcolati da Ludvigh e Mc Carthy (1938) almeno come prima approssimazione.

Inoltre, quando l'energia radiante è di differenti λ ogni definizione in termini di energia è complicata dai fenomeni quantici. Poichè l'energia di un quantum è $h\nu$ ergs essa è quindi funzione della lunghezza d'onda. Così sebbene due raggi di differente lunghezza d'onda ma di eguale energia attiveranno una termopila nella medesima misura, essi non emettono però lo stesso numero di quanta per secondo, il raggio di breve lunghezza d'onda contenendo un numero minore. Ora nei lavori di fisiologia della visione uno spettro di eguale energia è espresso in termini di unità di energia mentre il primo stadio nella decomposizione della porpora visiva è l'assorbimento di quanta di luce. È quindi necessario per ogni confronto con la curva di assorbimento della porpora visiva convertire i dati in uno spettro di uniforme intensità di quanta. Ciò si ottiene dividendo i valori di sensibilità per la propria lunghezza d'onda. La curva di sensibilità spettrale così ottenuta è adesso confrontabile con la funzione che esprime le variazioni spettrali della luce assorbita dal pigmento visivo *in situ*. Questa funzione non è però uguale allo spet-

tro di assorbimento perchè dipende dalla concentrazione del pigmento e deve essere quindi corretta considerando la densità ottica del pigmento visivo: la frazione di luce di lunghezza d'onda λ assorbita da un pigmento di densità ottica $D\lambda$ ci è data da $(1-10^{-D\lambda})$.

Questi sono i fattori fisici fondamentali che debbono essere considerati. Per esempio, nel caso del coniglio albino ho trovato (Wirth, 1953) che la curva di sensibilità spettrale è molto più stretta rispetto alla curva media di luminosità di Stiles e Smith (1944) come pure a quella ottenuta con l'elettroretinografia nel gatto, entrambe coincidenti in modo soddisfacente con lo spettro di assorbimento della porpora visiva. Ho interpretato questa differenza come dovuta al fatto che il coniglio albino possiede una concentrazione di porpora visiva assai minore (cfr. Wald, 1938) e quindi la curva che esprime le variazioni spettrali della luce assorbita *in situ* dal pigmento visivo sarà di conseguenza molto più ristretta (cfr. Hecht, Schlaer e Pirenne, 1942 - Pirenne, 1948).

Nel caso di ricerche su animali da esperimento si rendono talvolta necessarie alcune correzioni per la riflessione del *tapetum lucidum* (nel gatto) o per l'assorbimento da parte di globuli oleosi colorati (negli uccelli).

Quando tutti questi fattori fisici vengono adeguatamente considerati, allora ogni differenza tra i dati confrontati sarà verosimilmente dovuta a fattori fisiologici, che operano in conseguenza dell'assorbimento della luce da parte dei pigmenti visivi. L'elettroretinografia avrà quindi assolto uno dei compiti per i quali è stata realizzata.

BIBLIOGRAFIA

- ADRIAN, « J. Physiol. », 1946, 105, 24.
- ARMINGTON, « J. opt. Soc. Amer. », 1952, 42, 393.
- ARMINGTON, JOHNSON e RIGGS, « J. Physiol. », 1952, 118, 289.
- BEST, « Acta Ophthalm. », 1953, 31, 95.
- BOEHM, SIGG e MONNIER, « Helv. Physiol. Acta », 1944, 2, 481.
- COBB, « EEG Clin. Neurophysiol. », 1952, 4, 547.
- COBB, comunicazione personale, 1953.
- DODT, « Nature », 1951, 168, 738.
- DODT e WADENSTEIN, « Nordisk Medic. », 1952, 48, 1594.
- DODT e WIRTH, « Acta Physiol. Scand. », 1953 (in corso di stampa).
- GRANIT, « Sensory mechanisms of the retina », Oxford Univ. Press. 1947.
- GRANIT e WIRTH, « J. Physiol. », 1953 (in corso di stampa).
- MONNIER, « EEG Clin Neurophysiol. », 1949, 1, 87.
- MOTOKAWA e MITA, « Tohoku J. exp. Med. », 1942, 42, 114.
- RENDHAL, « Nordisk Medic. », 1952, 48, 1594.
- RIGGS, BERRY e WAYNER, « J. opt. Soc. Amer. », 1949, 39, 427.
- SCHUBERT e BORNSCHEIN, « Ophthalmologica », 1952, 123, 396.
- SEILES e SMITH, « Proc. physic. Soc. », 1944, 56, 251.
- VUKOVIC, « Ophthalmologica », 1952, 124, 352.
- WALD, « J. gen. Physiol. », 1938, 21, 795.
- WIRTH, « Ann. d'Ottalm. », 1950, 76, 109.
- WIRTH, « Acta Physiol. Scand. », 1953, 29, 22.
- WIRTH e ZETTERSTRÖM, « Brit. J. Ophth. », 1953 (in corso di stampa).