

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di laurea in Scienze Psicologiche Cognitive e Psicobiologiche

Tesi di laurea triennale

La rappresentazione del movimento dietro uno scotoma
Uno studio su pazienti emianoptici

The representation of movement behind a blind spot, a study on hemianopic patients

Relatore:
Luca Battaglini

Laureando: **Edoardo Perrotta**
Matricola: **2047928**

Anno accademico 2023/2024

Indice

<i>Abstract</i>	1
<i>Introduzione</i>	2
Capitolo 1: Visione e movimento	3
<i>1.1 Visione</i>	3
1.1.1 L'occhio.....	3
1.1.2 Il campo visivo.....	5
1.1.3 La corteccia visiva.....	5
1.1.4 L'emianopsia.....	7
<i>1.2 Movimento</i>	9
1.2.1 La rappresentazione del movimento.....	9
1.2.2 Completamento modale e amodale.....	10
1.2.3 Basi neurali.....	11
1.2.4 L'estrapolazione del movimento.....	14
Capitolo 2: La procedura	17
2.1 Partecipanti.....	17
2.2 Strumenti.....	18
2.3 Stimoli.....	18
2.4 Metodo.....	19
Capitolo 3: Ipotesi e risultati	23
3.1 Ipotesi sperimentale.....	23
3.2 Analisi dei dati e risultati.....	23
Capitolo 4: Discussione	24
4.1 Limiti della ricerca.....	24
4.2 Approfondimenti futuri.....	25
4.3 Conclusioni.....	26
<i>Bibliografia</i>	28

Abstract

Il sistema visivo è un apparato complesso che, collegando diverse aree cerebrali e integrando più afferenze sensoriali, consente di percepire il mondo che ci circonda in modo coeso e coerente. Parte di questo sistema è dedicata all'elaborazione del movimento, un fenomeno altrettanto complesso, in merito al quale vanno considerate numerose variabili.

Un evento molto rilevante che si incontra nella vita di tutti i giorni è la percezione del movimento di un oggetto nascosto da un oclusore. Diverse aree cerebrali utilizzano indizi come velocità, distanza, dimensioni, tempo ed esperienze passate per predire il movimento di un oggetto osservato quando esso viene coperto, questo è il fenomeno di estrapolazione del movimento.

Questa ricerca si propone di indagare, attraverso l'utilizzo della tecnica di eye tracking, il fenomeno di estrapolazione del movimento in quelle persone che hanno subito lesioni al sistema visivo.

Introduzione

La struttura di questa tesi sarà ripartita in 4 capitoli.

Il primo capitolo ha l'obiettivo di costruire delle conoscenze di base riguardo alla struttura e al funzionamento del sistema visivo, addentrando poi nel tema dell'emianopsia, e infine approfondendo il tema di interesse, l'estrapolazione del movimento, grazie a precedenti studi sulle basi neurali e teorie sulla rappresentazione visiva del movimento.

Il secondo capitolo si concentrerà sul modo in cui è stata svolta la ricerca, evidenziando ogni passo nel dettaglio per poter permettere la replicazione futura da parte di altri ricercatori.

Il terzo capitolo tratterà delle ipotesi sperimentali e dei risultati ottenuti tramite l'analisi dei dati.

Infine il capitolo conclusivo, tenendo a mente i limiti della ricerca, discuterà i risultati, osservando i dati più rilevanti come spunto per possibili approfondimenti futuri.

Capitolo 1: Visione e Movimento

1.1 Visione

1.1.1 L'occhio

L'occhio è una struttura complessa che permette l'assorbimento della luce dal mondo esterno attraverso un'apertura chiamata pupilla.

La pupilla è la parte “nera” dell'occhio, le sue dimensioni sono controllate dall'iride, la parte “colorata” dell'occhio.

L'iride è un muscolo circolare che permette di assorbire più o meno luce allargando o restringendo la pupilla.

La parte “bianca” dell'occhio è chiamata sclera, essa è un tessuto rigido che forma il globo oculare, ad essa sono congiunti i muscoli oculari che permettono il movimento dell'occhio.

Un tessuto trasparente e flessibile chiamato cornea riveste la parte visibile dell'occhio e funge da lente per convergere i raggi di luce oltre la pupilla e all'interno dell'occhio, verso la retina, più in specifico verso la fovea.

La retina è un tessuto ricoperto di recettori luminosi, i fotorecettori, chiamati coni e bastoncelli, che ci permettono di percepire il contrasto luminoso e differenti colori (Thibos et al. 2024).

I coni sono molto numerosi nella fovea, essi sono sensibili ad alta luminosità e ci permettono di percepire il colore. Si distinguono in tre tipi diversi a seconda della parte di spettro luminoso a cui sono sensibili (rosso, verde o blu).

I coni sono più piccoli dei bastoncelli e hanno una risoluzione maggiore.

I bastoncelli si trovano per tutta la retina, essi sono sensibili alla bassa luminosità e ci permettono di vedere al buio in bianco e nero.

I bastoncelli sono più grandi dei coni e hanno una risoluzione minore.

La fovea è il punto di massima risoluzione visiva della retina, con un'alta densità di coni.

I fotorecettori della retina trasferiscono il segnale luminoso a cellule bipolari, comunicanti con cellule gangliari i cui assoni convergono nel nervo ottico, posto sul retro dell'occhio.

Gli assoni del nervo ottico provengono dalle emiretine laterali (esterne) e mediali (interne) di ciascun occhio e proseguono in una struttura chiamata chiasma ottico.

Nel chiasma ottico gli assoni delle emiretine mediali vanno ad incrociarsi, mentre quelle laterali procedono ipsilateralmente, formando così un chiasma tra i due nervi ottici; il risultato che ne deriva sono due nuovi segmenti di assoni chiamati tratti ottici.

Siccome il campo visivo sinistro viene rappresentato sulla retina laterale dell'occhio destro e mediale dell'occhio sinistro (in rosso nella figura 1.1), il chiasma ottico porta ad avere una rappresentazione del campo visivo sinistro nel tratto ottico di destra e viceversa per il campo visivo destro, come viene mostrato nella figura 1.1.

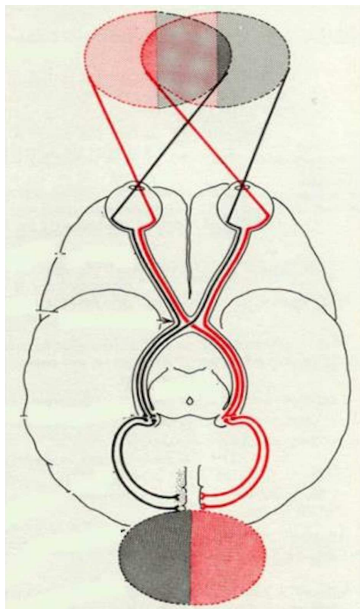


Figura 1.1. Il chiasma ottico

1.1.2 Il campo visivo

Il campo visivo rappresenta l'area di campo visibile da un individuo mantenendo lo sguardo fisso su un punto, parte di esso è visibile da entrambi gli occhi, ciò permette la visione binoculare (o stereopsi) e la percezione di profondità.

In un individuo sano il campo visivo si estende per circa 130° in verticale e 200° gradi in orizzontale, esso viene separato in quattro quadranti, due superiori (laterale e mediale) e due inferiori (laterale e mediale), definiti da due rette perpendicolari.

Le prime misure quantitative del campo visivo furono ottenute da Albrecht Von Graefe nel 1856 (Johnson et al. 2011).

1.1.3 La corteccia visiva

La visione è un fenomeno che riguarda tanto l'occhio quanto il cervello. Il compito dell'occhio è di percepire schemi di luce riflessa, mentre quello del cervello è di elaborare questi schemi, principalmente attraverso la corteccia visiva (Hubel e Wiesel, 1979).

La corteccia visiva primaria (V1), anche nota come corteccia striata, è la corteccia visiva filogeneticamente più antica, è situata nel lobo occipitale del cervello, sopra la nuca, essa si suddivide in sei strati, permette di distinguere i diversi colori ed è specializzata nel riconoscere la forma e la posizione degli oggetti statici nel campo visivo.

È presente un'area V1 per ciascun emisfero cerebrale e ciascuna riceve informazioni dal nucleo genicolato laterale (NGL) ipsilaterale, che riceve a sua volta le informazioni dalla retina.

Il segnale visivo ricevuto in V1 segue due vie principali verso le cortecce secondarie e associative, queste due vie sono chiamate via dorsale e via ventrale (Mishkin et al. 1983).

La via dorsale, anche nota come "via del dove" (figura 1.2), è adibita alla percezione del movimento, alla rappresentazione spaziale degli oggetti e alla coordinazione tra occhi e braccia.

Il percorso della via dorsale parte da V1, attraversa l'area dorsomediale di V2, prosegue per il lobo medio temporale (MT) all'area V5, e infine converge nel lobo parietale.

La via ventrale, chiamata anche “via del cosa” (figura 1.2), è adibita al riconoscimento di forme e alla rappresentazione di oggetti. Il percorso della via ventrale parte da V1, attraversa l'area ventromediale di V2, e infine raggiunge l'area visiva V4, che comunica con la corteccia temporale inferiore.

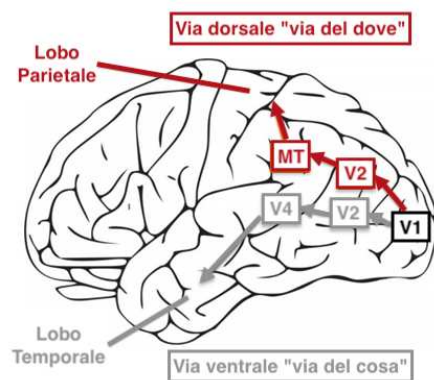


Figura 1.2. Rappresentazione delle due vie visive

La corteccia visiva secondaria (V2), fa parte dell'area associativa visiva, riceve afferenze da V1 e ha efferenze in V1, V3, V4 e V5.

Ciò che caratterizza i neuroni di V2, oltre alla capacità di rispondere a stimoli semplici, come V1, è la capacità di rispondere a caratteristiche più complesse, come l'orientamento dei contorni illusori (Frieden e Weiss, 1997) e la disparità binoculare (Chen et al. 2008).

La corteccia visiva terziaria (V3) ha funzioni ancora discusse nella comunità scientifica, si ipotizza che la sua funzione sia quella di elaborare il segnale proveniente da V1 verso le aree associative della corteccia visiva.

La sua porzione dorsale riceve afferenze da V1 e V2, e viene considerata parte della “via del dove”.

L'area V3 ventrale viene considerata parte della "via del cosa", riceve afferenze da V1 e invia efferenze alla corteccia temporale inferiore (Gegenfurtner et al. 1997).

L'area V4 della corteccia visiva non è ancora stata studiata negli umani, alcuni studi recenti sui macachi evidenziano come il suo ruolo possa essere di tipo integrativo per quanto riguarda il riconoscimento e la percezione di stimoli (Anitha et al. 2020).

Altre ricerche evidenziano come l'area V4 sia in stretto rapporto con le aree V1 e V2 nel processo di riconoscimento dei colori, che vengono codificati attraverso meccanismi di opposizione cromatica grazie a strutture denominate blob (Liu et al. 2020).

L'area V5 o MT (medio temporale) della corteccia visiva è essenziale per elaborare informazioni relative al movimento, come velocità e direzione di uno stimolo. Queste conclusioni sono state tratte grazie a studi sui primati, nei quali hanno osservato la presenza di neuroni selettivi per la direzione all'interno di V5 (Born e Bradley, 2005).

V5 riceve afferenze da V1, V2, V3, dal nucleo genicolato laterale e dal pulvinar (posto nella parte posteriore del talamo), e ha efferenze nelle aree associative del lobo temporale (tra cui V4), nel lobo frontale e nel lobo parietale.

L'area dorsomediale o V6 della corteccia visiva è stata studiata nei primati. Essa contiene una mappatura retinotopica del campo visivo (Pitzalis et al. 2006) e sembra adibita alla percezione dei propri movimenti rispetto all'ambiente circostante (Galletti et al. 2003).

1.1.4 L'emianopsia

Il termine emianopsia fa riferimento ad un deficit visivo, generalmente caratterizzato dalla perdita di metà del campo visivo.

L'emianopsia è causata da traumi o lesioni al sistema visivo e ha sintomi differenti a seconda dell'area che viene danneggiata.

Il nervo ottico è il primo mezzo di trasmissione del segnale visivo, ciò significa che una lesione a questo livello andrebbe a negare per intero il funzionamento di un occhio. Una lesione del nervo ottico destro porta alla perdita totale del campo visivo ipsilaterale ad esso.

Le fibre mediali dei nervi ottici vanno ad incrociarsi nel chiasma ottico, mentre le fibre laterali procedono ipsilateralmente, questo comporta che una lesione sul piano sagittale del chiasma ottico produca emianopsia eteronima bitemporale, ovvero una perdita della vista nella parte temporale di ciascun emicampo visivo.

Dopo il chiasma ottico le fibre nervose si raggruppano in due tratti ottici. Se un tratto ottico viene danneggiato si verifica emianopsia omonima laterale, ovvero una perdita del campo visivo controlaterale ad esso.

Gli assoni del tratto ottico convergono nel nucleo genicolato laterale (NGL) del talamo. Il NGL trasmette il segnale visivo al solco calcarino (nella corteccia occipitale) tramite proiezioni a “ventaglio” che vanno a formare due strutture chiamate radiazioni ottiche. Il giro superiore al solco calcarino riceve il segnale delle emiretine superiori, ovvero la parte inferiore del campo visivo, il giro inferiore al solco calcarino riceve il segnale delle emiretine inferiori, ovvero la parte superiore del campo visivo.

Una lesione ad una radiazione ottica molto raramente danneggia tutte le sue fibre, i casi di lesione in questa area presentano spesso emianopsia omonima soltanto in un quadrante del campo visivo, ovvero cecità al quadrante superiore o inferiore del campo visivo controlaterale alla lesione.

Se una lesione avviene in uno dei due emisferi cerebrali a livello del solco calcarino, colpendo sia il giro superiore che inferiore, si verifica emianopsia omonima controlaterale, ovvero cecità nel campo visivo controlaterale alla lesione.

Una lesione di entrambi gli emisferi cerebrali a livello del solco calcarino è molto rara e può portare a cecità corticale. Nei casi di lesione al solco calcarino si verifica spesso il fenomeno di risparmio maculare, per il quale la zona centrale del campo visivo rimane intatta.

1.2 Movimento

1.2.1 La rappresentazione del movimento

Il cervello umano sfrutta vari indizi per rappresentare il movimento, uno di questi è il movimento biologico, che osserva schemi di movimento per riconoscere un oggetto.

Un metodo tradizionale per isolare il moto biologico da altre fonti di informazione nei contesti sperimentali consiste nel paradigma dei punti-luce in movimento (Gunnar, 1973).

Nel paradigma dei punti-luce in movimento si è notato come dei punti bianchi posizionati su sfondo nero, in assenza di movimento, non vengano raggruppati in alcuno schema, ma quando messi in movimento, possano portare a percepire uno schema, come il movimento di una persona o di un animale.

Questo tipo di schema viene evocato poiché attraverso i punti bianchi vengono rappresentati gli indizi principali dei movimenti di persone o animali, come le articolazioni, la testa, le mani, i piedi o le zampe. Da qui il nome “moto biologico”.

La psicologia della Gestalt ha individuato fenomeni come il destino comune, che porta a raggruppare diversi elementi in un solo schema quando essi si muovono in maniera coerente tra di loro, o la buona continuazione, che si può applicare anche ai compiti di estrapolazione del movimento. Indizi come la buona continuazione permettono di prevedere con più accuratezza i movimenti di un oggetto.

La linea più “naturale”, ovvero che presenta meno deviazioni brusche, viene percepita come un unico elemento e viene predetta come il percorso più probabile per il movimento di un oggetto (Wagemans et al. 2012).

Altri indizi possono essere dati dal parallasse di movimento, che permette di percepire la profondità. Mentre ci muoviamo, gli oggetti più lontani da noi sembrano muoversi nella nostra stessa direzione, mentre quelli più vicini in quella opposta (Rogers e Graham, 1979).

Il flusso ottico permette di integrare diverse informazioni per percepire il movimento degli oggetti rispetto a noi (Diederick, 2021).

Un altro indizio può esserci dato dal tempo di collisione (Tau), che sfrutta la visione binoculare e le dimensioni di un oggetto in avvicinamento nel nostro campo visivo per calcolare la sua distanza e velocità (Schiff e Detwiler, 1979).

Alla base di tutti questi fenomeni vi è una complessa struttura neurale, basata su cellule specializzate, descritte per la prima volta da Hubel e Wiesel (1979) che andremo ad esplorare nella sezione 1.2.3 “Basi neurali”.

1.2.2 Completamento modale e amodale

Un filone di studi della Gestalt si è concentrato sui fenomeni di completamento modale e amodale. Questi fenomeni sono ritenuti molto importanti per la percezione di profondità basata su indizi visivi.

Grazie al fenomeno di completamento amodale, quando osserviamo un elemento da noi conosciuto, ma parzialmente coperto da un oclusore, riusciamo ugualmente a distinguerlo come intero. Un esempio di completamento modale si ha osservando una mano con indosso un anello; seppure l’anello separi in due elementi distinti il dito e la mano, riusciamo ugualmente a percepire le due parti come unite.

Il completamento modale è un fenomeno che viene osservato molto raramente nella quotidianità. Quando una parte di un elemento viene a mancare, si ha una tendenza ad “aggiungerla”, basandosi su costrutti mentali preesistenti, questo porta alla percezione di contorni e figure illusorie. Un esempio di completamento modale è il triangolo di Gaetano Kanizsa (figura 1.3).

Nel triangolo di Kanizsa si può osservare come emerga tramite completamento modale una figura triangolare bianca al centro dell'immagine, apparentemente in primo piano.

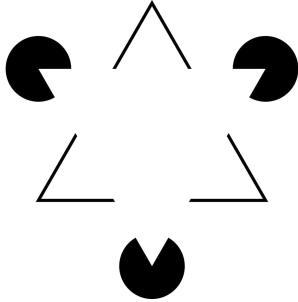


Figura 1.3. Il triangolo di Kanizsa

1.2.3 Basi neurali

La corteccia cerebrale utilizza diverse strutture per analizzare il movimento, una delle più importanti è il giro temporale medio (MT), quest'area è stata per la prima volta studiata nelle scimmie gufo (Steven et al. 1985). Negli umani, l'area equivalente è situata nel solco infero temporale.

Hubel e Wiesel hanno studiato i campi recettivi visivi dalla retina fino a V1, identificando diversi tipi di cellule in base ad essi, hanno chiamato queste cellule ON/OFF, semplici, complesse e ipercomplesse (Hubel, 1968).

Prima di proseguire nel dettaglio è opportuno introdurre il concetto di campo recettivo.

Il campo recettivo, in visione, è l'area sulla retina corrispondente ad un'area del campo visivo a cui un determinato recettore risponde.

I campi recettivi delle cellule gangliari della retina si organizzano in maniera concentrica, con cellule di tipo "ON" al centro e "OFF" in periferia, o viceversa.

Le cellule "ON" si attivano in condizioni di alta luminosità, e vengono inibite dal buio.

Le cellule "OFF" si attivano nel passaggio da luce a buio.

I campi recettivi delle cellule gangliari permettono di modulare la risposta alla luce.

Una cellula gangliare centro “ON” (e periferia “OFF”), si attiverà nel caso in cui si presenti buio in periferia oppure luce in centro, la stessa cellula verrà inibita presentando luce in periferia o buio in centro (viceversa per cellule centro “OFF”).

Nel caso di buio o luce totali i segnali andranno ad annullarsi, senza generare alcuna risposta.

Questo tipo di cellule sono essenziali per l’accentuazione dei bordi, poiché sono sensibili al contrasto di luce tra due punti del campo visivo.

Il nucleo genicolato laterale (NGL) ha campi recettivi molto simili a quelli delle cellule gangliari, che incrementano nuovamente la risposta al contrasto. Esso è composto da sei strati, suddivisi principalmente in magnocellulari (M) e parvocellulari (P) (Atkinson, 1992).

Le cellule gangliari P comunicano con gli strati parvocellulari del NGL.

Esse sono più piccole, selettive per le lunghezze d’onda (colori) e per le alte frequenze spaziali (alta risoluzione).

Le cellule gangliari P hanno risposta tonica (lenta e sostenuta) e codificano i dettagli degli oggetti, esse fanno parte della “via del cosa”.

Le cellule gangliari M comunicano con gli strati magnocellulari del NGL.

Esse sono più grandi, non sono selettive per le lunghezze d’onda (bianco e nero) e sono selettive per le basse frequenze spaziali (bassa risoluzione).

Le cellule gangliari M hanno una risposta fasica (transiente) e codificano per la posizione degli oggetti, esse fanno parte della “via del dove” (Purves et al. 2011).

In seguito, il nucleo genicolato laterale, proietta il segnale allo strato 4c di V1, dove sono presenti le cellule semplici (Hubel, 1995).

I campi recettivi delle cellule semplici sono lineari, le loro aree eccitatorie ed inibitorie (“ON” e “OFF”) non sono concentriche ma adiacenti tra di loro, per questo le cellule semplici vengono attivate da stimoli lineari stazionari (Burr et al. 1989).

Gli studi di David Hubel teorizzano che il campo recettivo di una cellula semplice sia formato da più campi recettivi di cellule gangliari disposte in linea retta (Hubel, 1995).

Le cellule semplici sono selettive per orientazione e posizione degli stimoli, la loro risposta diventa progressivamente più forte nel momento in cui uno stimolo si avvicina al centro e all'orientazione specifica del loro campo percettivo.

Le cellule complesse sono formate da numerose cellule semplici, disposte in linea retta, con campi recettivi sensibili alla stessa direzione (Hubel, 1995).

Anche i campi recettivi delle cellule complesse sono lineari, ma a differenza delle cellule semplici, essi sono sensibili al movimento e non a stimoli statici.

Una cellula complessa funziona sommando diversi potenziali d'azione in serie, essa rilascia un potenziale d'azione ogni volta che un campo recettivo delle cellule semplici che la compongono viene attraversato da uno stimolo. Se la direzione dello stimolo è parallela al suo campo recettivo, questi potenziali d'azione andranno a scaricare uno dopo l'altro, sommandosi, e generando un potenziale d'azione abbastanza forte da attivare la cellula complessa (Hubel, 1995).

Le cellule complesse non presentano aree inibitorie, ciò significa che uno stimolo di grandi dimensioni è in grado di attivare molteplici cellule complesse adiacenti selettive per la sua direzione di movimento, che andranno a sommare le loro scariche, generando un potenziale d'azione molto più forte.

Quelle che vengono definite da Hubel e Wiesel come cellule ipercomplesse (Hubel e Wiesel, 1965) sono state rivisitate in studi seguenti e suddivise in due gruppi chiamati cellule "end-stopped" semplici e complesse (Gilbert, 1977).

Le cellule ipercomplesse, come le cellule complesse, hanno un campo recettivo lineare e sono sensibili al movimento, con selettività per orientazione e direzione.

Ciò che distingue le cellule ipercomplesse è la presenza di una zona inibitoria nella periferia del loro campo recettivo. Quando uno stimolo in movimento supera una determinata dimensione andrà ad attivare le zone “OFF” del campo recettivo, che andranno ad inibire la scarica della cellula, rendendola sempre meno forte.

Le cellule “end-stopped” semplici sono cellule con zone inibitorie soltanto da un lato del campo recettivo, questo tipo di cellula risponde a stimoli in movimento al di sotto di una determinata dimensione, oltre la quale verranno attivate anche le zone inibitorie del campo recettivo (Gilbert, 1977).

Le cellule “end-stopped” complesse hanno zone inibitorie su due lati del campo recettivo, questo tipo di cellula risponde a stimoli in movimento di una specifica dimensione, sia al di sopra che al di sotto della quale vengono attivate anche le zone inibitorie del campo recettivo (Gilbert, 1977).

1.2.4 L’extrapolazione del movimento

Durante il corso degli anni sono state avanzate diverse teorie e ipotesi rispetto al meccanismo dell’extrapolazione del movimento, di seguito andremo a descriverne alcune.

Una delle ipotesi avanzate si basa sul fenomeno del Tau (time to contact), descritto per la prima volta da David N. Lee (1976), e suppone l’utilizzo del Tau per extrapolare il movimento di uno stimolo, basandosi sulla sua velocità e sul tempo trascorso sotto l’occlusore.

Yakimov e colleghi (1987) hanno proposto un modello lineare per l’extrapolazione del movimento, che è risultato efficace nel predire la prestazione dei partecipanti in compiti di extrapolazione del movimento semplici, dove uno stimolo si sposta verso un punto di arrivo statico.

Flavell e colleghi (2018) hanno proposto un nuovo modello lineare applicabile a compiti di extrapolazione del movimento in cui sia lo stimolo che il punto di arrivo sono in movimento.

Un’altra ipotesi avanzata da Makin e Poliakoff (2011) afferma che l’extrapolazione del movimento avvenga attraverso un tracciamento della posizione di uno stimolo e un suo progressivo aggiornamento grazie allo spostamento dell’attenzione visuospatiale.

Secondo questa ipotesi lo spostamento dell'attenzione e la pianificazione del movimento condividono le stesse basi neurali, ciò significa che la pianificazione di un movimento, in una determinata zona del campo visivo, sarà in grado di spostare l'attenzione verso quel punto, anche nel caso in cui questo movimento non venga effettuato (Eimer et al. 2007).

Altri studi tra cui quelli di Grzywacz e colleghi (1995) propongono la teoria di coerenza temporale come fenomeno importante nei compiti di estrapolazione del movimento. Questi studi hanno utilizzato tempi di occlusione brevi (sotto i 600 millisecondi) per dimostrare come detettori per il movimento adiacenti possano tracciare in maniera automatica la traiettoria di uno stimolo coperto da un occlusore. I recettori del movimento attivati dallo spostamento dello stimolo vanno a facilitare l'attivazione di altri recettori ad essi adiacenti anche nel caso in cui il loro campo visivo cada nella zona occlusa dello stimolo.

L'imagery, nel contesto della visione, è un fenomeno simil-esperienziale per il quale un individuo è in grado di rappresentare mentalmente un oggetto all'interno del suo campo visivo. Alcune teorie vedono il fenomeno di "imagery" come possibile strategia di elaborazione dello stimolo nei compiti di estrapolazione del movimento. Gildea e colleghi (1995) hanno sfruttato il fenomeno di abituação visiva in compiti di estrapolazione del movimento. I loro risultati hanno portato a supporre un possibile coinvolgimento dei recettori per il movimento durante la fase di occlusione del compito di estrapolazione del movimento.

Studi successivi di Battaglini e colleghi (2015) suppongono che il fenomeno di adattamento al movimento fosse causato da attività di recettori del movimento di basso livello.

Uno studio di approfondimento seguente (Battaglini e Casco, 2016) ha fatto notare un'importante distinzione tra l'elaborazione di un movimento reale ed uno elicitato in un compito di estrapolazione del movimento (il quale veniva prodotto soltanto da un effetto di compensazione dovuto ad adattamento).

Queste teorie non hanno l'obiettivo di descrivere per intero il meccanismo sottostante al fenomeno di estrapolazione del movimento, poiché si tratta di un meccanismo molto complesso e con tutt'ora molte incognite. Queste teorie sono però utili per comprendere poco a poco il funzionamento del sistema visivo e crearne modelli applicabili, tramite i quali si possono effettuare nuove scoperte e avanzare critiche.

Capitolo 2: La procedura

2.1 Partecipanti

Per questo studio è stata richiesta la partecipazione di 20 soggetti normovedenti (8 uomini, 12 donne, con età media di 23,73 anni e deviazione standard = 6,86) e 8 soggetti affetti da emianopsia (tabella 2.1) causata da danni alla corteccia occipitale (5 uomini, 3 donne, con età media di 39,5 anni e deviazione standard = 17,80). Ogni partecipante è stato invitato a firmare un consenso informato per consentire la raccolta dei dati.

Partecipante	Tipo di trauma	Emisfero leso	Sesso	Età	Insorgenza e interventi
P.E.	Ictus ischemico temporo-polare paraippocampale ed occipito-mediale	Sinistro	F	37	03/2023
Z.P.	Cortectomia per malformazione arterovenosa (MAV)	Destro	M	63	1976 1978
M.A.	triplice emorragia talamo-capsulare craniotomia temporale	Destro	F	29	02/2021 03/2021 07/2021
P.C.	trauma cranico	Sinistro	F	28	01/2015
B.P.	tumore glioneuronale craniotomia parieto-occipitale	Sinistro	M	36	10/2013
B.E.	emorragia cerebrale rottura MAV arteria cerebrale	Destro	M	21	04/2020
M.A.	astrocitoma pilocitico nel lobo temporale	Sinistro	M	31	2004 2007 2011
V.G.	ischemia cerebrale	Destro	M	71	04/2023

Tabella 2.1. Informazioni sui partecipanti affetti da emianopsia

2.2 Strumenti

È stato utilizzato un computer assemblato con i seguenti componenti: scheda madre Asus ROG STRIX Z690-A Gaming WIFI D4 ATX LGA 1700, processore Intel Core i7-13700k, scheda video MSI GeForce RTX 3060 Ventus 2 X 12GB, RAM Corsair Vengeance LPX DDR4-3600 CL18 (2 x 16 GB), sistema operativo Microsoft Windows 10 Pro 64-bit.

È stato utilizzato un monitor EIZO FlexScan EV2451 con uno schermo IPS da 23,8 pollici, una risoluzione 1920x1080 pixel, un refresh rate di 60Hz e un tempo di risposta medio di 5ms.

L'eye tracker utilizzato per verificare che lo sguardo del partecipante rimanesse sulla croce di fissazione è il Tobii pro spectrum, con frequenza di campionamento di 600Hz, un'accuratezza di 0,03 gradi e una precisione di 0,03 gradi RMS.

2.3 Stimoli

Lo stimolo all'interno del compito è rappresentato da un cerchio di colore bianco della dimensione di 1 grado di angolo visivo (mantenendo una distanza dallo schermo di circa 57 centimetri) e viene presentato su uno schermo di colore grigio (codice esadecimale #7F7F7F) con una croce di fissazione bianca al suo centro.

Lo stimolo compare su un lato dello schermo (destra o sinistra, a seconda dell'emicampo visivo misurato) in una di 3 principali coordinate, scelta casualmente ad ogni prova. Chiameremo "punto di partenza" la posizione da cui parte lo stimolo.

Andando ad immaginare un semicerchio con il centro posto sulla croce di fissazione, e con un raggio di 8 gradi di angolo visivo, le 3 coordinate in cui è stato collocato il punto di partenza sono 45°, 90° e 135° (figura 2.1).

Lo stimolo si muove con direzione costante e velocità costante di 5 gradi di angolo visivo al secondo verso una di 9 coordinate nel lato opposto dello schermo.

La posizione finale dello stimolo, che chiameremo “punto di arrivo”, viene scelta casualmente ad ogni prova tra 9 coordinate, anch'esse poste a 45°, 90° e 135° di tre semicerchi di raggio 4, 8 e 16 gradi di angolo visivo dalla croce di fissazione (figura 2.2).

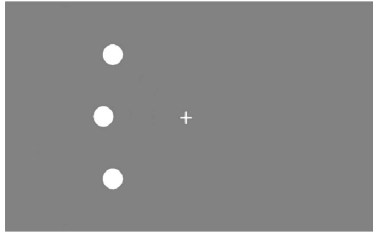


Figura 2.1. Punti di partenza dello stimolo (prova occhio destro)

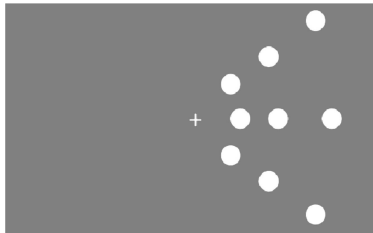


Figura 2.2. Punti di arrivo dello stimolo (prova occhio destro)

2.4 Metodo

I partecipanti sono stati accolti singolarmente all'interno del laboratorio per svolgere il compito di estrapolazione del movimento, gli è stato spiegato lo scopo della ricerca e gli è stato fatto firmare un consenso informato per consentire la raccolta dei dati.

In seguito sono stati fatti sedere su una sedia regolabile in altezza e gli si è fatto rivolgere lo sguardo verso lo schermo di un computer.

Prima di poter cominciare l'esperimento l'eye-tracker doveva essere calibrato.

Per poter calibrare l'eye-tracker gli occhi del partecipante dovevano essere posizionati ad una distanza di 57 centimetri dal centro dello schermo.

La distanza degli occhi dallo schermo era indicata nella parte superiore dello schermo ed è stata misurata attraverso l'utilizzo dell'eye-tracker.

Per aiutare il posizionamento del volto, gli occhi del partecipante sono stati rappresentati sullo schermo in maniera stilizzata all'interno di un cerchio giallo (emoticon), il cui bordo andava fatto combaciare con il contorno blu di un cerchio posizionato al centro dello schermo.

Dopo aver posizionato lo sguardo nella posizione e distanza corretta, la testa dei partecipanti è stata mantenuta ferma grazie al supporto di una mentoniera oftalmica e si è proseguito con la calibrazione dell'eye-tracker.

La calibrazione consisteva nel seguire una croce di fissazione con lo sguardo, essa compariva al centro dello schermo e si spostava verso i 4 angoli in senso orario, per poi ritornare al centro dopo aver raggiunto l'ultimo angolo.

A seguito della calibrazione compariva sullo schermo il livello di accuratezza dell'eye-tracker. Se la percentuale di dati persa era sotto il 5%, si sarebbe potuto procedere con l'esperimento, altrimenti si sarebbe effettuata una nuova calibrazione.

Tipicamente si otteneva un risultato dello 0%, ovvero un tracciamento perfetto dello sguardo del partecipante.

Il compito consisteva in due blocchi da 72 prove (uno per emicampo visivo) della durata di circa 10 minuti l'uno.

Prima di ognuno dei due blocchi l'eye-tracker è stato calibrato e sono state fornite sullo schermo le istruzioni per svolgere il compito, seguite da 5 prove "sonda" per verificare che il paziente avesse compreso correttamente l'esperimento (la preparazione dell'attrezzatura e il posizionamento del partecipante richiedevano circa 5 minuti per blocco).

I partecipanti normovedenti hanno svolto il compito per entrambi gli emicampi visivi, con una pausa di circa 10 minuti tra un blocco e l'altro.

I partecipanti emianoptici hanno svolto il compito soltanto per l'emicampo visivo danneggiato.

Durante il compito lo sguardo doveva rimanere fisso verso una croce di fissazione posizionata al centro dello schermo, con una tolleranza di 1 grado di angolo visivo. Ogni prova iniziava dopo aver mantenuto lo sguardo sulla croce di fissazione per almeno 500 millisecondi. In caso lo sguardo venisse distolto dalla croce di fissazione, la prova corrente sarebbe ricominciata.

Ad ogni prova lo stimolo compariva in uno dei tre punti di partenza citati nella sezione 2.3 "Stimoli", sul lato dello schermo controlaterale all'emicampo visivo da misurare.

Dopo la sua comparsa lo stimolo si muoveva a velocità costante e in linea retta verso il lato opposto dello schermo, in uno dei 9 punti di arrivo descritti nella sezione 2.3 “Stimoli”. Il punto di partenza e il punto di arrivo dello stimolo venivano selezionati casualmente ad ogni prova tra i vari disponibili.

Per i partecipanti normovedenti lo stimolo veniva coperto da una maschera una volta superata la metà dello schermo, andando a simulare uno scotoma.

Per i partecipanti emianoptici lo stimolo andava a finire nell’emicampo cieco e quindi non era più visibile.

Una volta che lo stimolo raggiungeva la sua posizione finale (punto di arrivo), la croce di fissazione diventava verde, a seguito di questo, il compito del partecipante era quello di indicare (premendo sullo schermo con il tasto sinistro del mouse) il punto di arrivo dello stimolo in maniera più accurata possibile.

Dopo aver premuto il tasto sinistro del mouse la croce di fissazione tornava bianca, facendo capire al partecipante che la prova successiva sarebbe potuta iniziare dopo aver osservato nuovamente la croce di fissazione per almeno 500 millisecondi (figura 2.3).

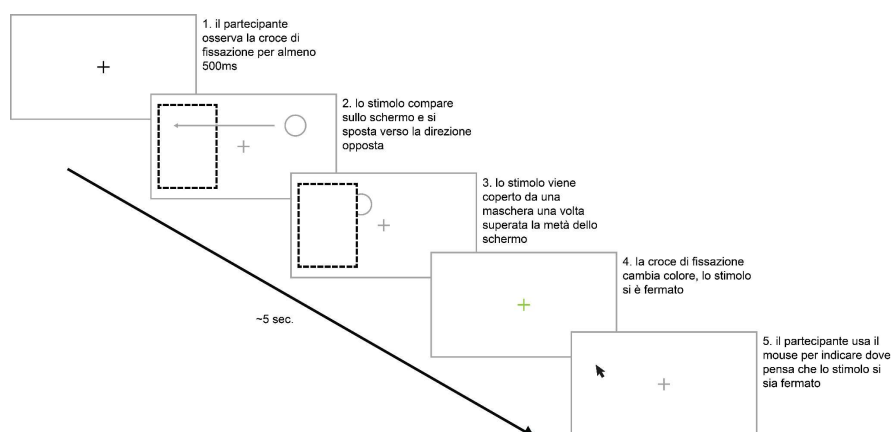


Figura 2.3. Svolgimento di una singola prova (occhio sinistro)

Una volta concluso un blocco di 72 prove, un messaggio bianco appariva sullo schermo per indicarne il termine. A questo punto per i soggetti normovedenti sarebbe cominciata la pausa prima di proseguire con il secondo blocco, mentre per i soggetti emianoptici sarebbe terminato l'esperimento.

L'esperimento è stato approvato dal comitato etico del Dipartimento di Psicologia Generale dell'Università di Padova (protocollo n° 4998).

Capitolo 3: Ipotesi e risultati

3.1 Ipotesi sperimentale

Recenti studi si sono concentrati sulla capacità plastica del cervello adulto di modificarsi a seguito di traumi nella corteccia visiva, notando una sovrarappresentazione del campo visivo nel meridiano verticale dell'area ipsilaterale a quella danneggiata (Danielle et al. 2013).

Questi studi ci portano a pensare che potrebbero esserci differenze di prestazione tra individui normovedenti ed emianoptici nei compiti di estrapolazione del movimento.

Il nostro obiettivo per questa ricerca è verificare se siano davvero presenti delle differenze.

3.2 Analisi dei dati e risultati

È stata eseguita un'analisi della varianza a misure ripetute (ANOVA) sulla variabile dipendente Delta (ovvero la distanza in gradi di angolo visivo tra il punto di arrivo dello stimolo e il punto selezionato dal partecipante) con Distanza (4°, 8° e 16° di angolo visivo) come fattore entro i soggetti e Gruppo (normovedenti vs. emianoptici) come fattore tra i soggetti (grafico 3.1).

Il fattore principale Gruppo non è risultato significativo ($F(1,26)=1.256$; $p = 0.273$; $\eta^2p = 0.046$).

Il fattore principale Distanza è risultato significativo ($F(1,187,30,868)=138,72$; $p < 0.001$; $\eta^2p = 0.842$).

L'interazione Distanza x Gruppo non è risultata significativa ($F(1,187,30,868)=2,451$; $p = 0.123$; $\eta^2p = 0.086$).

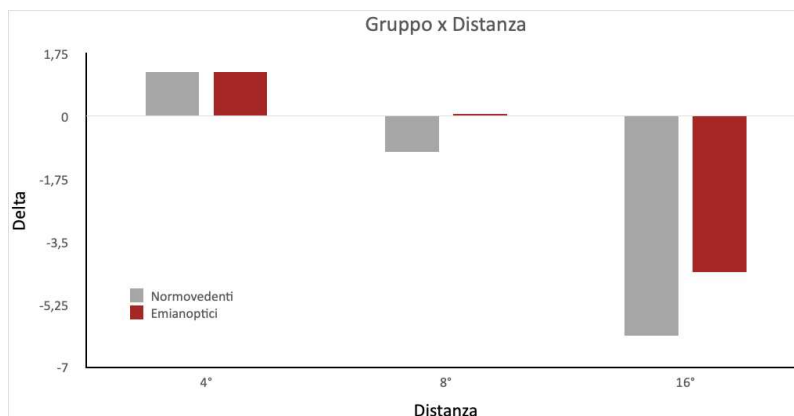


Grafico 3.1. Delta medio nei due gruppi ad ogni Distanza

Capitolo 4: Discussione

4.1 Limiti della ricerca

Il primo elemento che va preso in considerazione come limite della ricerca è il numero ridotto dei partecipanti emianoptici.

Tipi diversi di emianopsia potrebbero avere effetti diversi sulla prestazione di un partecipante poiché la posizione e le dimensioni dello scotoma variano molto. I risultati non possono essere estesi all'intera popolazione emianoptica, ma un numero più elevato di partecipanti andrebbe a diminuire il peso di un singolo (e del suo caso specifico di emianopsia) sulla media dei risultati.

Un altro possibile limite da prendere in considerazione è la differenza di età media tra partecipanti normovedenti ed emianoptici. Nonostante la difficoltà nel reperire partecipanti emianoptici, si dovrebbe puntare ad ottenere un campione più ampio e rappresentativo della popolazione in toto, riducendo il peso dell'età come variabile nei risultati.

Per quanto riguarda i partecipanti emianoptici, bisogna tenere in considerazione anche l'età di insorgenza del disturbo. Il cervello nel corso del suo sviluppo attraversa diverse "fasi critiche", dopo le quali certe strutture non possono essere alterate di molto dalle sue capacità plastiche. Potrebbero esserci differenze tra pazienti emianoptici fin dall'infanzia e con insorgenza tardiva che andrebbero esplorate prima di poter generalizzare i risultati.

Un ulteriore limite della ricerca è dato dalle specifiche del programma utilizzato. Durante l'esecuzione dell'esperimento, più partecipanti hanno riportato come il programma facesse ricominciare più volte le prove nonostante il loro sguardo fosse rimasto sulla croce di fissazione. Si presume che questo fosse causato dalla bassa tolleranza della croce di fissazione, impostata a 1 grado di angolo visivo nel programma. Ciò portava i partecipanti a doversi concentrare molto sul mantenere lo sguardo stabile sulla croce, distogliendo l'attenzione dal compito in sé. Per lo svolgimento di ricerche future sarebbe auspicabile aumentare la tolleranza della croce di fissazione, da 1 a 2 o 3 gradi di angolo visivo.

Inoltre i partecipanti hanno riportato affaticamento visivo, possibilmente dovuto anch'esso alla bassa tolleranza del programma, poiché dover ripetere le prove risultava in un aumento della durata dell'esperimento. Per esperimenti futuri si consiglia di fare attenzione a questa eventualità e di aumentare la durata della pausa tra i due blocchi di prove da 10 a 15 minuti.

4.2 Approfondimenti futuri

Studi sul sistema visivo hanno mostrato come una parte del segnale visivo (circa un 10%) arrivi alla corteccia extrastriata senza passare per V1, percorrendo vie alternative come la via retino-collicolare (Ajina e Bridge, 2018). Siccome la percezione cosciente di uno stimolo viene elaborata in V1, questo tipo di segnale non produce una visione cosciente, e talvolta porta all'emergere di fenomeni come il blindsight (Cowey, 2010).

Il blindsight è un fenomeno che si verifica quando persone con danni alla corteccia visiva primaria sono in grado di identificare e discriminare stimoli visivi nel loro campo visivo cieco, senza averli percepiti consciamente.

In degli studi su un paziente con emianopsia causata da danni alla corteccia visiva primaria è stato rilevato il fenomeno di blindsight, definendolo come agnosopsia (Zeki e Ffytche, 1998). Il fenomeno di blindsight è stato studiato anche nei primati. Andando a rimuovere in parte o totalmente la corteccia visiva primaria delle scimmie, si sono ottenuti fenomeni analoghi a quello del blindsight negli umani (Cowey, 2010).

Alcuni studi evidenziano come le vie visive alternative possano essere implicate in processi come l'imagery, il sogno e le allucinazioni (Harth et al. 1985).

Rifacendosi agli studi di Gildea e colleghi (1995), che vedevano il fenomeno di imagery come una possibile strategia di elaborazione di uno stimolo occluso, noto delle somiglianze tra il funzionamento delle vie visive alternative del tronco encefalico (via retino-collicolare) e la strategia di elaborazione tramite imagery dello stimolo occluso.

Un altro fenomeno mediato in parte dal tronco encefalico è quello dell'inseguimento visivo. L'inseguimento visivo è un tipo di movimento oculare che permette di seguire in maniera fluida il movimento di uno stimolo.

I segnali visivi provenienti dalla retina vengono inviati al collicolo superiore (via retino-collicolare), che proietta a sua volta verso altre strutture del tronco encefalico, tra cui il cervelletto, che gioca un ruolo importante nel compito di inseguimento visivo (Goffart et al. 2019).

Rifacendosi agli studi di Makin e Poliakoff (2011), si nota una similitudine tra la strategia di tracciamento dello stimolo occluso e la funzione del tronco encefalico e cervelletto.

Detto ciò, poiché dalla nostra analisi dei dati la differenza di prestazione tra partecipanti normovedenti ed emianoptici non risulta rilevante, mi viene da ipotizzare che il processo alla base dell'estrapolazione del movimento avvenga attraverso le vie visive alternative retino-collicolari. Questa ipotesi andrebbe verificata in studi futuri, che vadano a misurare il livello di attivazione di questa via visiva alternativa durante il compito di estrapolazione del movimento.

4.3 Conclusioni

I risultati di questa ricerca hanno evidenziato aspetti importanti riguardo al fenomeno di estrapolazione del movimento nei partecipanti emianoptici.

È stato analizzato il Delta medio dei partecipanti normovedenti ed è stato messo a confronto con i partecipanti emianoptici, i risultati dell'analisi dei dati non sono risultati significativi, indicando che potrebbe non esserci alcuna differenza effettiva di prestazione tra i due gruppi.

In seguito si è analizzato il Delta medio sia per i partecipanti normovedenti che emianoptici a seconda dei diversi punti di arrivo dello stimolo (4° , 8° , 16°), in questo caso i risultati sono significativi, indicando che la distanza percorsa dallo stimolo nella sua fase di occlusione possa avere un'influenza sui risultati di entrambi i gruppi, con una sovrastima per le distanze brevi, una stima accurata per le distanze intermedie e una sovrastima per le distanze più lunghe.

L'insieme di questi dati suggerisce che la difficoltà del compito sia simile per entrambi i gruppi.

L'estrapolazione del movimento è un fenomeno complesso, questa ricerca ha portato alla luce quanto poco ancora conosciamo del sistema visivo, ponendo le basi per ricerche future.

Seppure il dover rifiutare l'ipotesi sperimentale possa sembrare un fatto negativo, così non è. In ambito scientifico le disconferme delle ipotesi e le critiche delle teorie hanno un fine costruttivo e permettono ai ricercatori di esplorare opzioni alternative rispetto alle aspettative, dando così un contributo essenziale alla ricerca.

Bibliografia

- Ajina, S., & Bridge, H. (2018).** "Blindsight and Unconscious Vision: What They Teach Us About the Human Visual System." *The Neuroscientist*, 24(6), 525-541.
- Anitha Pasupathy, Dina V. Popovkina, Taekjun Kim (2020). Visual Functions of Primate Area V4. *Annual Review of Vision Science*, (6), 363-385.
<https://doi.org/10.1146/annurev-vision-030320-041306>
- Atkinson, J. (1992).** Early visual development: Differential functioning of parvocellular and magnocellular pathways. *Eye* 6, 129–135. <https://doi.org/10.1038/eye.1992.28>
- Battaglini, L., Campana, G., Camilleri, R., & Casco, C. (2015).** Probing the involvement of the earliest levels of cortical processing in motion extrapolation with rapid forms of visual motion priming and adaptation. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 77(2), 603–612.
<http://doi.org/10.3758/s13414-014-0795-z>
- Battaglini, L., & Casco, C. (2016).** Contribution of visuospatial and motion-tracking to invisible motion. *Frontiers in Psychology*, 7, 1–10 <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01369>.
- Born RT, Bradley DC (2005).** "Structure and function of visual area MT". *Annual Review of Neuroscience*. 28: 157–189. doi:10.1146/annurev.neuro.26.041002.131052
- Burr, D. C., Morrone, M. C., & Spinelli, D. (1989).** Evidence for edge and bar detectors in human vision. *Vision Research*, 29(4), 419–431. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(89\)90006-0](https://doi.org/10.1016/0042-6989(89)90006-0)
- Chang, C. J., & Jazayeri, M. (2018).** Integration of speed and time for estimating time to contact. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(12), E2879–E2887. <https://doi.org/10.1073/pnas.1713316115>
- Chen, G., Lu, H. D., & Roe, A. W. (2008).** A map for horizontal disparity in monkey V2. *Neuron*, 58(3), 442-450. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.02.032>
- Cowey, A. (2010).** The blindsight saga. *Experimental Brain Research*, 200(1), 3-24.
<https://doi.org/10.1007/s00221-009-1914-2>

Danielle C. Reitsma, Jedidiah Mathis, John L. Ulmer, Wade Mueller, Mary J. Maciejewski and Edgar A. DeYoe (2013). Atypical Retinotopic Organization of Visual Cortex in Patients with Central Brain Damage: Congenital and Adult Onset, *Journal of Neuroscience*, 33 (32) 13010-13024; <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0240-13.2013>

Diederick C. Niehorster (2021). Optic Flow: A History, *Iperception*, 12(6)
<https://doi.org/10.1177/20416695211055766>

Eimer, M., Van Velzen, J., Gherri, E., & Press, C. (2007). ERP correlates of shared control mechanisms involved in saccade preparation and in covert attention. *Brain Research*, 1135, 154–166. <https://doi.org/10.1016/J.BRAINRES.2006.12.007>

Flavell, J. C., Barrett, B. T., Buckley, J. G., Harris, J. M., Scally, A. J., Beebe, N. B., Cruickshank, A. G., & Bennet, S. J. (2018). Temporal estimation in prediction motion tasks is biased by a moving destination. *Journal of Vision*, 18(2), 5. <https://doi.org/10.1167/18.2.5>

Frieden, C., & Weiss, P. (1997). The neurobiology of vision and the visual system. *Journal of Neuroscience Research*, 48(1), 112–121. DOI: 10.1006/nimg.1996.0012

Galletti C, Kutz DF, Gamberini M, Breveglieri R, Fattori P (November 2003). "Role of the medial parieto-occipital cortex in the control of reaching and grasping movements". *Experimental Brain Research*. 153 (2): 158–170. doi:10.1007/s00221-003-1589-z

Gegenfurtner, K. R., Kiper, D. C., & Levitt, J. B. (1997). Functional properties of neurons in macaque area V3. *Journal of Neurophysiology*, 77(4), 1906-1923.
<https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.4.1906>

Gilbert, C.D. (1977). Laminar differences in receptive field properties of cells in cat primary visual cortex. *Journal of Physiology*, 268, 391-421.

Gilden, D., Blake, R., & Hurst, G. (1995). Neural adaptation of imaginary visual motion. *Cognitive Psychology*, 28(1), 1–16. <https://doi.org/10.1006/cogp.1995.1001>.

Goffart, A. J., Burreilly, A. M., & Pelisson, E. (2019). The role of the superior colliculus and the cerebellum in the control of visually guided eye movements. *Progress in Brain Research*, 249, 167-186. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2019.03.010>

- Grzywacz, N. M., Watamaniuk, S. N. J., & McKeef, S. P. (1995).** Temporal coherence theory for the detection and measurement of visual motion. *Vision Research*, 35(22), 3183–3203. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00102-6](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00102-6)
- Gunnar Johansson (1973).** Visual Perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & psychophysics*, 14, 201-211. <https://doi.org/10.3758/BF03212378>
- Harth, E., & Unnikrishnan, K. P. (1985).** Brainstem control of sensory information: A mechanism for perception. *International Journal of Psychophysiology*, 3(2), 101-119. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(85\)90031-5](https://doi.org/10.1016/0167-8760(85)90031-5)
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1965).** Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 28(2), 230-289.
- Hubel DH, Wiesel TN. (1968).** Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol*. 195(1):215-43. doi: 10.1113/jphysiol.1968.sp008455. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/4966457/>
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1979).** Brain Mechanisms of Vision. *Scientific American*, 241(3), 150–163. <http://www.jstor.org/stable/24965293>
- Hubel, D. H. (1995).** *Eye, Brain and Vision* (2nd ed.). New York: Henry Holt & Company. <http://hubel.med.harvard.edu/book/b1.htm>
- Johnson, Chris & Wall, Michael & Thompson, Herbert. (2011).** A History of Perimetry and Visual Field Testing. *Optometry and vision science : official publication of the American Academy of Optometry*. 88(1), E8-15. https://www.researchgate.net/publication/49658593_A_History_of_Perimetry_and_Visual_Field_Testing
- Lee, D. N. (1976).** A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. *Journal of Human Movement Studies*, 3, 87-93.
- Liu et al., (2020).** Hierarchical Representation for Chromatic Processing across Macaque V1, V2, and V4, *Neuron* 108, 538–550. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.07.037>
- Makin, A. D. J., & Poliakoff, E. (2011).** Do common systems control eye movements and motion extrapolation? *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 64(7), 1327– 1343. <https://doi.org/10.1080/17470218.2010.548562>

Mishkin, M., Ungerleider, L. G., & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, 6(10), 414–417.
[https://doi.org/10.1016/0166-2236\(83\)90190-X](https://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90190-X)

Pitzalis S, Galletti C, Huang RS, Patria F, Committeri G, Galati G, et al. (July 2006). "Wide-field retinotopy defines human cortical visual area v6". *The Journal of Neuroscience*. 26 (30): 7962–7973. doi:10.1523/jneurosci.0178-06.2006

Purves, Dale; Augustine, George; Fitzpatrick, David; Hall, William; Lamantia, Anthony-Samuel; White, Leonard (2011). *Neuroscience* (5. ed.). Sunderland, Mass.: Sinauer.

Rogers, B., & Graham, M. (1979). Motion Parallax as an Independent Cue for Depth Perception. *Perception*, 8(2), 125-134. <https://doi.org/10.1068/p080125>

S Zeki, D H Ffytche (1998). The Riddoch syndrome: insights into the neurobiology of conscious vision., *Brain*, Volume 121, Issue 1, Jan 1998, Pages 25–45,
<https://doi.org/10.1093/brain/121.1.25>

Schiff, W., & Detwiler, M. L. (1979). Information used in judging impending collision. *Perception*, 8(6), 647–658. <https://doi.org/10.1068/p080647>

Steven E. Petersen, James F. Baker, John M. Allman. (1985). Direction-specific adaptation in area MT of the owl monkey, *Brain Research*, Volume 346, issue 1, 146-150,
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(85\)91105-9](https://doi.org/10.1016/0006-8993(85)91105-9)

Thibos, L., Lenner, K., & Thibos, C. (2024). Carl Bergmann (1814-1865) and the discovery of the anatomical site in the retina where vision is initiated. *Journal of the history of the neurosciences*, 33(2), 180–203. <https://doi.org/10.1080/0964704X.2023.2286991>

Wagemans, J., Elder, J. H., Kubovy, M., Palmer, S. E., Peterson, M. A., Singh, M., & von der Heydt, R. (2012). A century of Gestalt psychology in visual perception: I. Perceptual grouping and figure-ground organization. *Psychological bulletin*, 138(6), 1172–1217.
<https://doi.org/10.1037/a0029333>

Yakimoff, N., Bocheva, N., & Mitrani, L. (1987). A linear model for the response time in motion prediction. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 47(1), 55–62.