



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea Triennale in Ottica e Optometria

TESI DI LAUREA

La lateralizzazione visiva nell’uomo e negli altri vertebrati

Relatore: Prof.ssa Stefania Bortoluzzi

Laureanda: Chehaimi Sarah

Correlatore: Prof. Anto Rossetti

1043992

Anno Accademico 2014/2015

Indice

Introduzione	1
1. Breve introduzione di anatomia generale	2
1.1 Apparato visivo umano	2
1.2 Evoluzione e anatomia dell'occhio animale	8
1.2.1 Cenni sull'evoluzione dell'occhio	8
1.2.2 Apparato visivo dei vertebrati	14
2. La lateralizzazione	20
2.1 Definizione	20
2.2 Ipotesi sulle origini della lateralizzazione	22
2.3 Gli emisferi cerebrali	25
3. La lateralizzazione visiva	28
3.1 Origini	28
3.2 Le funzionalità visive dei due emisferi	33
3.3 Esempi di lateralizzazione visiva a livello del singolo individuo	34
3.4 Considerazioni sulla lateralizzazione visiva in relazione all'ambiente e al ruolo sociale	42
3.4.1 Lateralizzazione visiva e ambiente	43
3.4.2 La lateralizzazione visiva a livello di popolazione	49
3.5 La lateralizzazione visiva: occhi laterali e occhi frontali	54
3.6 La lateralizzazione visiva nell'uomo	60

3.6.1	Preferenze nelle direzioni di sguardo	60
3.6.2	Preferenze nella relazione tra campo visivo e mano	62
3.6.3	Preferenze tra i campi visivi	65
3.6.4	L'occhio dominante	67
3.7	Vantaggi e svantaggi della lateralizzazione visiva e fattori che possono influenzarla	73
3.7.1	Vantaggi e svantaggi	73
3.7.2	Fattori d'influenza	74
	Conclusioni	79
	Bibliografia	80

Introduzione

Nella quotidiana attività di optometristi spesso ci si limita all'aspetto pratico, dimenticandosi forse a volte che, al di là di una prescrizione di occhiali o lenti a contatto o di un deficit di apprendimento o attentivo, vi sia la visione. La visione è una continua sequenza di “guardo, vedo, osservo, capisco, ragiono, ricordo, memorizzo, muovo”, un summit di vista, attenzione, movimento e pensiero. Non sono gli occhi gli organi della visione, ma il cervello. In questo studio, ci si appresta, dunque, a mostrare come la visione sia più complicata e affascinante di quanto sembri, considerando le sue innumerevoli sfaccettature e il suo valore e peso a livello evolutivo. In particolare, l'analisi si concentrerà sulla lateralizzazione visiva, un punto di vista insolito, in quanto, non si osserverà la visione da un punto di vista prettamente pratico, ma si considererà la visione in relazione all'elaborazione cerebrale. Generalmente, si potrebbe pensare che la lateralizzazione non coinvolga per nulla l'uomo e che, al massimo, si possa riscontrare in quegli animali dotati di occhi posti lateralmente. La realtà è molto diversa e ne sono conferma numerosi studi svolti negli ultimi anni. Partendo da un'introduzione anatomica umana e animale, dell'origine del sistema visivo, ci si addenterà nello studio della lateralizzazione dapprima in generale e poi focalizzata ampiamente su quella visiva, passando a rassegna vari vertebrati a livello individuale, sociale, in relazione all'ambiente, con occhi laterali e frontali, fino ad arrivare all'uomo, concludendo poi con una disamina dei vantaggi e degli svantaggi della lateralizzazione e dei fattori che la influenzano.

1. Breve introduzione di anatomia generale

1.1 Apparato visivo umano

Il nostro sistema visivo (Figura 1) è costituito da due occhi, organi che hanno il compito di raccogliere l'energia luminosa e, attraverso la retina, trasformarla in un impulso elettrico, dalle vie ottiche (nervo ottico, chiasma ottico, corpo genicolato laterale e radiazioni ottiche) che trasmettono quest'impulso sino al centro di elaborazione (anche se in parte questo avviene già negli stadi precedenti) che è la corteccia visiva primaria.

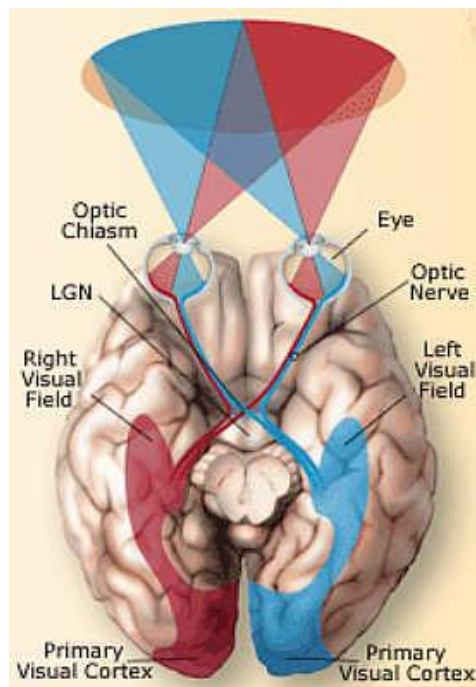


Figura 1. Anatomia macroscopica del sistema visivo.

(<http://www.fisica.unige.it/~tuccio/SSIS/visione.html>)

I due occhi sono in stretta collaborazione e perfetta sincronia l'uno con l'altro, nell'osservazione o nell'inseguimento di un oggetto, con una precisione dell'ordine dei minuti d'arco, altresì vedremmo doppio (Hubel, 1989).

Il bulbo oculare è posto nell'orbita oculare, sostenuto da sei muscoli extraoculari (retto interno, retto esterno, obliquo superiore, obliquo inferiore, retto superiore,

retto inferiore) e parzialmente coperto dalle palpebre, con funzione protettiva e pulente (Hubel, 1989; Bucci, 1993). Il bulbo è costituito da una parte opaca, chiamata sclera, che blocca il passaggio di luce, e da una parte perfettamente trasparente anteriore di forma ellittica, che è la cornea. Quest'ultima, da cui entrano i raggi luminosi, ha circa i due terzi del potere rifrattivo necessario per la messa a fuoco (Hubel, 1989; Bucci, 1993). L'altro terzo è designato al cristallino, un organello che si trova internamente al bulbo, a metà strada tra la camera posteriore e la camera vitrea, che ha come compito principale quello di regolare la messa a fuoco alle varie distanze (Hubel, 1989). L'iride è un diaframma forato che separa la camera anteriore e posteriore e regola la quantità di luce in entrata dilatandosi e contraendosi con un comando riflesso. La retina è quella membrana situata posteriormente e internamente al bulbo e dove vanno a fuoco i raggi. Essa è una parte del cervello, rimasta segregata da esso, molto precocemente nel corso dello sviluppo, che ha mantenuto tuttavia connessioni con il cervello propriamente detto attraverso un fascio di fibre: il nervo ottico (Hubel., 1989). È costituita da sei strati (Figura 2), il cui più interno contiene i fotorecettori (coni e bastoncelli), cellule deputate alla trasformazione dell'energia luminosa in segnali nervosi (Bucci, 1993).

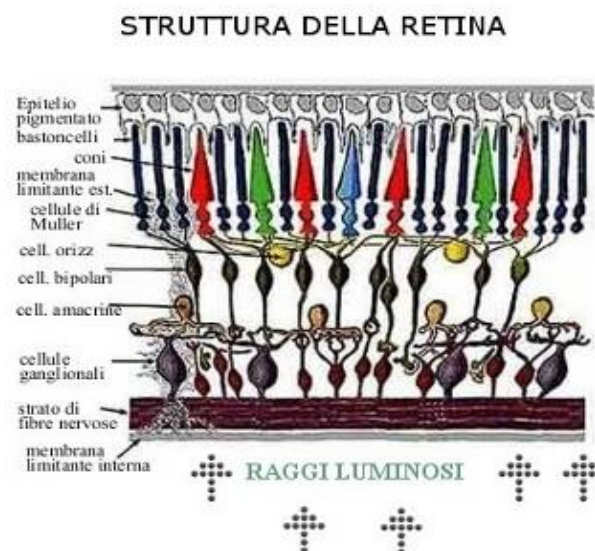


Figura 2. La struttura della retina. (<http://www.iapb.it/news2.php?id=158>)

Prima di stimolare i fotorecettori, la luce deve attraversare gli strati superiori della retina (tranne a livello della fovea, dove i coni sono a diretto contatto con la luce). Nello strato intermedio, si trovano le cellule bipolari, collegate ai fotorecettori, in maniera parallela, dalle cellule orizzontali; nello strato esterno ci sono le cellule gangliari, analogamente collegate alle bipolari attraverso le cellule amacrine, e che confluiscono a livello del disco ottico, verso la parte nasale, formando il nervo ottico. Le cellule gangliari si distinguono in “centro on” e “centro off” in base al tipo di risposta al raggio luminoso da parte del corrispettivo campo recettivo (Figura 3). Le differenze di luminanza tra il centro e la periferia di questi campi recettivi è alla base della nostra percezione del contrasto.

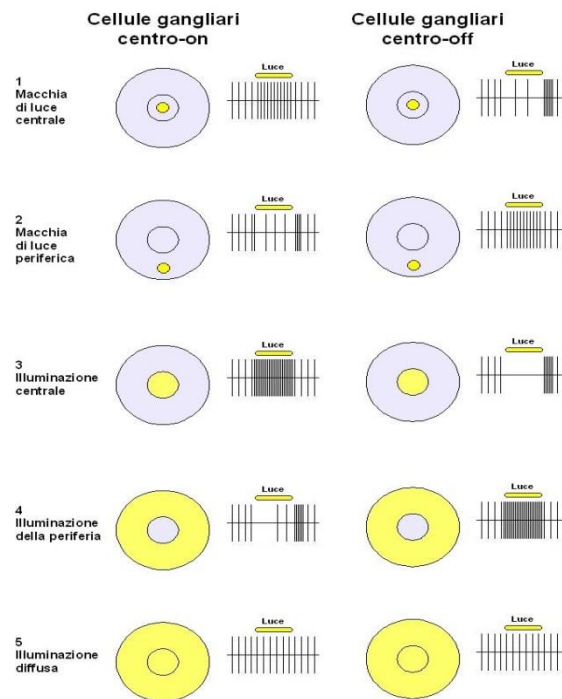


Figura 3. Risposta ad uno stesso stimolo luminoso da parte di “cellule on” e “cellule off”, in potenziali d’azione, a seconda del punto del campo recettivo investito. (https://it.wikipedia.org/wiki/Apparato_visivo)

I nervi ottici di entrambi gli occhi decorrono internamente fino a incontrarsi a livello del chiasma ottico dove circa metà delle fibre s’incrociano per dirigersi verso la parte controlaterale rispetto all’occhio di provenienza. Alcune fibre proiettano

su aree di risposta specifiche per il controllo dei movimenti oculari e la localizzazione degli oggetti (collicolo superiore) e il riflesso alla luce, mentre la gran parte si dirige verso i corpi genicolati laterali. Le fibre provenienti dalle emiretine sinistre andranno a sinistra, quelle provenienti da destra a destra (Hubel, 1989; Bucci, 1993). La struttura del corpo genicolato laterale è speculare a quella retinica, anch'esso è costituito da sei strati, nei quali si alternano informazioni derivanti dai due occhi: dal dorsale al ventrale è sinistro, destro, sinistro, destro, destro, sinistro (Hubel, 1989). A causa della diversa dimensione delle loro cellule e in base alla provenienza delle afferenze, se da cellule P (Parvae) o M (Magnae), questi gruppi di strati sono stati denominati, rispettivamente, parvocellulare e magnocellulare. Questi daranno poi origine a due sistemi, il primo legato all'analisi dei dettagli e dei colori e il secondo legato al movimento delle immagini (Budetta, 2009). Le fibre in uscita dai sei strati si uniscono a formare le radiazioni ottiche che si dirigeranno verso la corteccia primaria V1, in particolare verso lo strato 4 (Budetta, 2009). I campi recettivi del corpo genicolato laterale hanno un'organizzazione centro-periferia "on/off" e si distinguono per posizione del campo visivo e specifiche risposte al colore (Hubel, 1989; Budetta, 2009).

Nella corteccia visiva, l'organizzazione è costituita da diversi stadi. Il primo stadio è costituito da cellule i cui campi ricettivi sono di forma circolare, cioè una linea o un contorno producono la stessa risposta indipendentemente dal loro orientamento. Quello successivo è dato da cellule semplici, il cui campo ricettivo è formato da zone eccitatorie e inibitorie separate da una linea retta o da due linee parallele. Sembrerebbe che una cellula semplice riceva input eccitatorio diretto da numerose cellule dello stadio precedente, i cui campi ricettivi sono distribuiti lungo una linea del campo visivo. In questo modo si percepirebbe l'orientamento. Nell'ultimo stadio, vi sono le cellule complesse che ricevono input da numerose cellule semplici i cui campi ricettivi hanno tutti lo stesso orientamento, ma sono distribuiti e sovrapposti in modo da coprire completamente il campo ricettivo di una cellula complessa: se lo stimolo viene spostato all'interno del campo si attiva una raffica di impulsi, ovvero queste cellule riconoscono il movimento,

indipendentemente dalla parte del campo stimolata, purché sia opportunamente orientato nel campo ricettivo.

La corteccia striata (o area 17) proietta in modo ordinato alla corteccia visiva secondaria V2, detta area 18. Quest'ultima, a sua volta, proietta in altre tre regioni occipitali, TM (temporale media), V3 e V4, le quali a loro volta proiettano ad altre aree del cervello, collegate tra loro, che proiettano a strutture più interne, quali il collicolo superiore e diverse suddivisioni del talamo.

Le fibre che arrivano dal corpo genicolato laterale entrano nella sostanza bianca, la gran parte si dirige verso lo strato 4C: le afferenze magnocellulari (i due strati ventrali) finiscono nella metà superiore 4C α , quelle parvocellulari (i quattro strati dorsali) nella metà inferiore 4C β . Da qui, poi, proiettano rispettivamente al 4B e agli strati 2 e 3 (Figura 4).

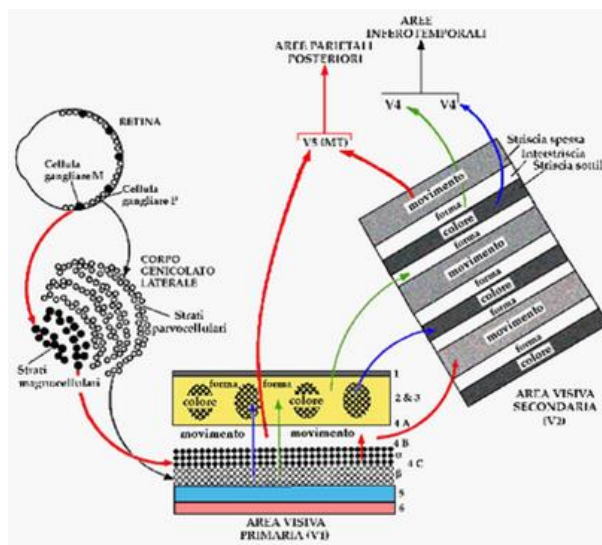


Figura 4. Rappresentazione schematica della distribuzione dei canali parvocellulari e magnocellulari dal corpo genicolato laterale alla V1 e poi verso le aree infero-temporali e parietali posteriori rispettivamente. (<http://sv.units.it/ppb/visione/blocco7.html>)

La maggior parte delle cellule piramidali negli strati 2, 3, 4B, 5 e 6 invia assoni fuori dalla corteccia, ma rami secondari detti “collaterali” degli stessi assoni, formano delle connessioni locali distribuendo l’informazione in tutta la corteccia (Hubel, 1989). Gli strati 2, 3 e 4B proiettano ad altre regioni corticali (il 4 al

claustrum; Budetta, 2009), mentre gli strati profondi a strutture sottocorticali: il 5 al collicolo superiore (mesencefalo), al ponte e al pulvinar e il 6 al corpo genicolato laterale (Huble, 1989). Si ritiene che il pulvinar e il claustrum siano importanti per l'attenzione visiva (Budetta, 2009).

La corteccia visiva non è la sede della percezione in cui gli oggetti vengono visti nella loro globalità. Infatti, un tumore o una ferita, in una parte della V1, portano alla cecità una piccola area visiva ben precisa (agnosie visive; Huble, 1989). Ciò dimostra come le cellule comunichino tra loro all'interno di distretti. L'organizzazione funzionale della corteccia visiva primaria si basa su due sistemi di connessione che s'intersecano: uno verticale, formato da colonne che occupano tutti gli strati corticali, ed un sistema disposto orizzontalmente che connette tra loro le colonne funzionali con le stesse proprietà di risposta. Lo strato 4C è diviso in sezioni monopolizzate da uno dei due occhi, ma questa separazione netta monoculare dell'informazione va via via perdendosi passando agli strati superiori e sottostanti: vi è una graduale sovrapposizione delle zone dell'occhio sinistro e quelle dell'occhio destro, fino ad arrivare a cellule influenzate da entrambi gli occhi. È quindi a questo livello corticale che ha inizio l'analisi binoculare degli stimoli visivi (Huble, 1989). La corteccia visiva primaria, dunque, ha almeno tre funzioni principali: delineare l'orientamento e in secondo luogo il movimento, separare le informazioni riguardanti il colore da quelle del movimento e della forma, combinare le afferenze dei due occhi necessarie per la percezione della profondità. In quest'ultimo compito, il corpo calloso ha sicuramente un ruolo determinante (Huble, 1989), in quanto connette le cellule in modo che i loro campi recettivi possano attraversare la linea mediana, cementando funzionalmente le due metà del "mondo" visivo (Huble, 1989). Queste cellule risultano particolarmente presenti nell'area 18 e sembrano reagire, in modo marcato, a stimoli provenienti da entrambi gli occhi, specifiche per punti corrispondenti e non corrispondenti. L'area superiore TM sembrerebbe essere adibita alla stereopsia e anche all'analisi del movimento (Huble, 1989).

Anche l'analisi del colore avviene dapprima a livello del corpo genicolato laterale

e poi della corteccia (Blob), in particolare in V4 (Huble, 1989).

Riassumendo, come accennato precedentemente, si distinguono due sistemi: il “parvocellulare” (via ventrale), caratterizzato dall’interBlob, che convoglia le informazioni relative alle forme, e dai Blob che si occupano del colore, che termina in corrispondenza della corteccia temporale inferiore, e il “magnocellulare” (via dorsale), che si dedica alla localizzazione degli oggetti nello spazio, all’analisi del movimento e delle relazioni spaziali tra gli oggetti, necessaria per spostarsi nel mondo esterno, che si conclude nella corteccia parietale posteriore (Figura 5, Budetta, 2009).

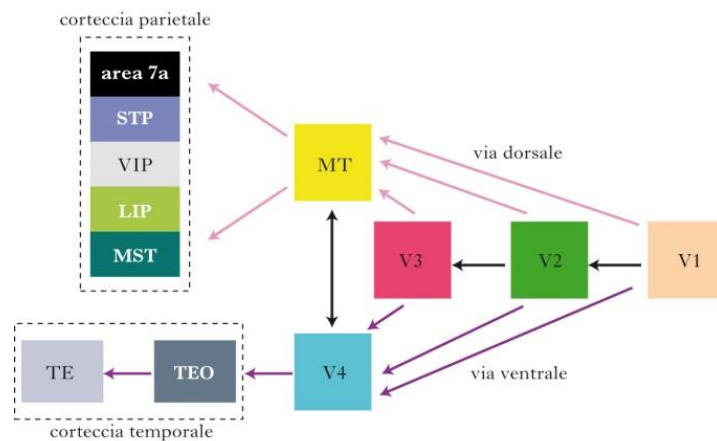


Figura 5. Rappresentazione schematica delle vie di trasmissione del segnale visivo dalla V1 ad altre aree del cervello, che costituiscono la via dorsale e la via ventrale.

(http://www.treccani.it/enciclopedia/visione_%28Dizionario-di-Medicina%29/)

1.2 Evoluzione e anatomia dell’occhio animale

1.2.1 Cenni sull’evoluzione dell’occhio

La reazione alla luce è presente in tutti gli esseri viventi, da quelli unicellulari (Barsanti et al., 2012) alle forme più evolute, ma la strada che ha portato alla formazione dell’occhio come lo intendiamo oggi è stata molto lunga (Land&Nilson, 2002). Le prime forme di vita erano incapaci di vedere. Sebbene

la vita esista da molti miliardi di anni, gli animali si sono sviluppati abbastanza per fare uso della visione solamente tra i 570-500 milioni di anni fa, nella prima era del Cambriano (Fernald, 2006) anche se alcune recenti scoperte avrebbero dimostrato l'esistenza di animali muniti di occhi già nel Precambriano (*Lobopodia*, Gehring, 2012). Per quanto riguarda i vertebrati, i primi cordati a possedere degli occhi sono apparsi circa 25 milioni di anni dopo l'“esplosione cambriana”, che ha visto la diversificazione di molte specie animali. Al tempo, il conodont ordoviciano aveva la miglior visione tra tutti gli animali (Land&Nilson, 2002). 30 milioni di anni dopo, apparve il primo pesce e la linea dei cordati divenne una componente dominante nelle comunità ecologiche.

Degli oltre 30 phyla animali esistenti, solo un terzo è dotato di occhi veri e propri, un altro terzo possiede piccoli organi sensibili alla luce e il restante non ha alcun tipo di specializzazione per la rilevazione della luce (Land&Nilson, 2002; Fernald, 2006). L'abilità di rilevare un'immagine, indipendentemente da quanto sia grezza, comparando la quantità di luce proveniente da direzioni differenti, è chiamata “visione spaziale”. L'occhio è, dunque, un organo per la visione spaziale e l'evoluzione dell'occhio è l'evoluzione della visione spaziale. In principio, il sistema visivo consisteva in due cellule schermate cosicché non prendessero luce da esattamente la stessa direzione, fintanto che vi fosse un sistema nervoso in grado di paragonare i due responsi delle cellule. Una maggiore ricercatezza sarebbe stata ottenuta aumentando il numero di cellule sensibili, aventi ognuna un suo angolo di sensibilità. Nella realtà, non vi sono occhi con solo due recettori, ma ne esistono comunque molti aventi un numero minore o uguale a dieci (molti invertebrati, ma non sempre essi sono in grado di comparare simultaneamente le intensità delle varie direzioni). I fotorecettori direzionali sono una guida per la fototassi e per fornire informazioni riguardo all'orientamento del corpo. Un fotorecettore unidirezionale è sufficiente per altri compiti quale la conoscenza del tempo diurno e notturno nelle profondità del mare (Land&Nilson, 2002). I fossili evidenziano che, durante la prima era Cambriana, un grande numero di animali guidati visivamente si è evoluto in poco tempo acquistando una buona visione

spaziale (primi predatori a essere guidati dalla visione) e mobilità. Una tale invenzione portava a uno sconvolgimento nell'ecosistema e ha spinto molte specie a evolvere strategie protettive quali armature corporee e conchiglie, nascondendosi in tane profonde o sviluppando loro stessi una buona visione e mobilità. Quindi, dai fotorecettori direzionali mascherati da uno scuro pigmento, la visione spaziale si può essere evoluta attraverso: tanti recettori che si sono aggiunti a sfruttare lo stesso pigmento di mascheramento (occhio semplice o a camera singola) oppure la moltiplicazione dell'organo visivo nella sua interezza (occhio composto). Per spiegare la varietà di occhi tutt'ora esistenti, bisogna tenere a mente che l'informazione visiva è utile solo se l'animale è in grado di adattare il suo comportamento in funzione di essa (Land&Nilson, 2002). Per ogni specie vi è un limite di quanta informazione spaziale può essere usata dato dal costo implicato nella realizzazione e nel mantenimento degli occhi. Fino a poco tempo fa, si riteneva assodato che gli occhi fossero comparsi più volte in linee evolutive parallele. Tuttavia, scoperte recenti hanno messo in dubbio le teorie precedenti, basate soprattutto su studi di anatomia comparata. La scoperta di un gene di controllo sullo sviluppo dell'occhio in tutti i phyla bilateria, Pax6, e del coinvolgimento dei geni Six1 e Six2, che codificano fattori di trascrizione altamente conservati dello sviluppo dell'occhio, fanno fortemente pensare ad un'origine monofiletica (Gehring, 2005; Gehring, 2012; Nilsson, 2013; Gehring&Ikeo, 1999). Poiché i fattori di trascrizione possono controllare l'espressione di qualsiasi gene bersaglio, purché contengano gli opportuni elementi regolatori del gene, la conservazione dello sviluppo genetico dell'occhio da parte del Pax6 non è causa di vincoli funzionali ma è conseguenza della sua storia evolutiva (Gehring, 2005). L'occhio prototipo di due fotorecettori mascherati sarebbe stato accidentalmente controllato dal Pax6 e la successiva evoluzione dei vari tipi di occhi si sarebbe verificata basandosi su questo originale programma genetico (Figura 6, Gehring, 2005). Inoltre è interessante il fatto che, tracciando la storia evolutiva, si è trovato un gene (PaxB) omologo a Pax6, nella

cubomedusa *Tripedalia* e “gli stessi” geni Six1 e Six3 negli idrozoi (Gehring, 2005; Gehring, 2012).

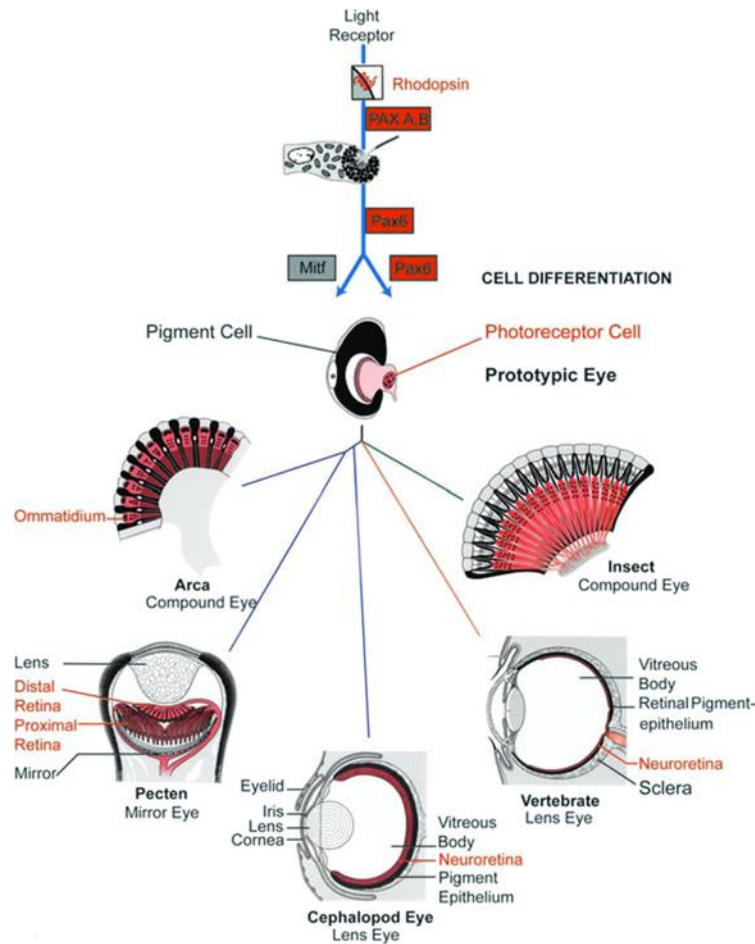


Figura 6. Schema generale dell'evoluzione dell'occhio. Il primo passo sarebbe stato l'evoluzione di una molecola che recepisce la luce che in tutti i metazoi è la rodopsina. Si propone che l'unico fotorecettore unicellulare originario si sia differenziato in una cellula fotorectrice e in una cellula pigmentata, controllata dal Pax6 e dal MITF (fattore di trascrizione microftalmia coinvolto nel controllo dello sviluppo e della funzione dei melanociti; <http://ghr.nlm.nih.gov/gene/MITF>), rispettivamente. Da questo prototipo, si sarebbero evoluti tutti i vari tipi di occhi più complessi. Si propone l'intercalare coinvolgimento di altri geni, come i geni per il cristallino (Gehring& Seimiya, 2010). Partendo da un unico prototipo, i vari tipi di occhi si sarebbero poi sviluppati da una divergente, parallela e convergente evoluzione, generando una magnifica biodiversità. (Gehring, The animal body plan, the prototypic body segment, and eye evolution, 2012)

Il risultato di questa enorme gamma di occhi è dato da fori, lenti, specchi, dispositivi a scansione (Figura 7).

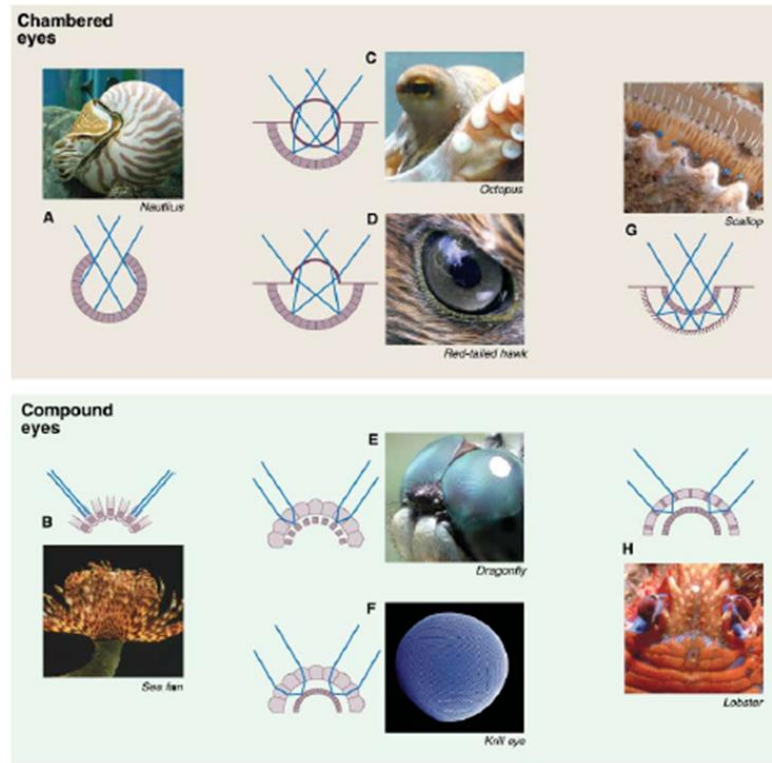


Figura 7. Esempi di occhi tra semplici e composti che usano ombra (A,B), rifrazione (C,D, E, F) o riflessione (G,H): A) occhio a fossa, precursore degli altri occhi ad un'unica camera (C,D,G), si trova nella planaria, in molti anellidi e nei molluschi, tra cui il *Nautilus* (Land&Nilson, 2002); C) occhio acquatico con lente, tipico dei pesci e dei cefalopodi; D) occhio con lente corneale, caratteristico dei vertebrati terrestri, dei ragni e di alcune larve d'insetti (Land&Nilson, 2002); G) occhio a camera con specchio concavo per produrre l'immagine (*Argopecten irradians*); B) occhio composto di base, costituito da recettori nascosti uno dall'altro attraverso un semplice tubo di pigmento, si trova nei molluschi bivalve (Land&Nilson, 2002), precursore dell' E) occhio composto a giustapposizione, tipico degli insetti diurni e dei crostacei; F) occhio composto a sovrapposizione a rifrazione, in cui ogni lente contribuisce alla formazione di un'unica immagine in ogni punto della retina, caratteristico di animali che vivono in ambienti ombreggiati (Land&Nilson, 2002), tra cui falene e *Euphausiacea*; H) occhio a sovrapposizione riflettente, riscontrabile nei gamberi e nelle aragoste. (Fernald, Casting a genetic light on the evolution of eyes, 2006)

Gli occhi dei vertebrati sono pressoché tutti simili, mentre gli invertebrati, in particolare artropodi, molluschi e anellidi, mostrano maggior diversità di forme.

Non tutti gli occhi sono accoppiati e posti sulla testa: ci sono chitoni con occhi distribuiti sulla loro corazza dorsale, tibificidi con occhi sui loro tentacoli, molluschi con occhi sul bordo del loro mantello (Land&Nilson, 2002). Le dimensioni variano: un occhio può essere più piccolo di un decimo di millimetro, come in alcune pulci d'acqua, o grandi anche 300 mm come nel calamaro gigante o negli ittiosauri. Tutta questa varietà dimostra la versatilità della visione e la facilità evolutiva dell'occhio (Land&Nilson, 2002). La gran parte degli espedienti ottici trovati negli animali pluricellulari per formare un'immagine sfruttano l'ombra, tecniche refrattive e riflettori.

La vita è iniziata in acqua, dove si è evoluta per molto tempo, e gli animali terrestri portano con sé i tratti che riflettono l'ascendenza marina. Negli animali terrestri l'interfaccia aria-cornea assume la maggior funzione ottica, ma negli animali acquatici essa non ha alcuna funzione, poiché la cornea è in contatto, da entrambe le parti, con sostanze aventi tra loro circa lo stesso indice di rifrazione. La cornea si era evoluta da un occhio pigmentato a fossa (Figura 8), in modo indipendente in almeno quattro phyla, permettendo agli animali la localizzazione di zone di luce e ombra dell'ambiente, ma, man mano che l'invaginazione della fossa s'ingrandiva, aumentava la risoluzione, a scapito, però, della quantità di luce in entrata (*Nautilus*), richiamando la necessità di formare una lente omogenea (*Helix*, *Littorina*).

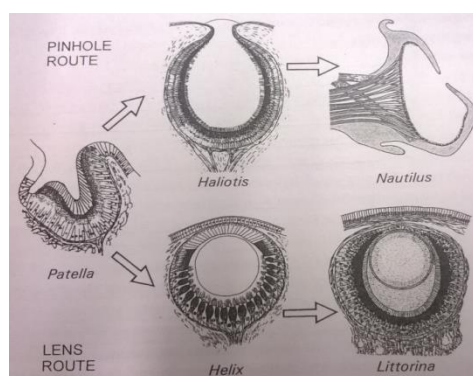


Figura 8. Esempi che dimostrano due possibili linee evolutive dell'occhio nei molluschi: dall'occhio a fossa della Patella, alla piccola cavità del *Nautilus* e all'occhio con lente della *Littorina*. (Land&Nilson, Animal eyes, 2002)

Emersi dall'acqua, dunque, i primi vertebrati proto-anfibi dovettero arrangiare una nuova soluzione: grazie all'interfaccia con un mezzo differente (aria), la cornea assumeva un ruolo nella formazione dell'immagine, ma la sommazione del potere della lente e della cornea li rendeva miopi. Per risolvere questo problema, gran parte dei rettili, degli uccelli e dei mammiferi, hanno optato per un compromesso, in cui la lente è conservata, ma con un minore potere; i mammiferi notturni, però, hanno mantenuto entrambe le strutture ma hanno ridotto l'occhio per adattarsi alla lunghezza focale più corta data dal sistema combinato. La divisione del potere sulle due superfici è ingegnosa in quanto riduce al minimo le aberrazioni. Occhi grandi hanno alta risoluzione e/o alta sensibilità. Gran parte dei vertebrati possiede una lente deformabile che permette di accomodare a varie distanze e una pupilla variabile che permette un bilanciamento tra risoluzione e sensibilità.

1.2.2 Apparato visivo dei vertebrati

Lo schema base di tutti i vertebrati è simile. Il bulbo oculare è rivestito da una struttura fibrosa resistente opaca (sclera), se non nella sua parte anteriore trasparente, maggiormente curva, che è la cornea. Quest'ultima riveste un ruolo fondamentale negli animali terrestri, i quali, per proteggerla, sono dotati di liquido lacrimale e di due palpebre. Alcuni animali, come la rana e alcuni uccelli, possiedono, in aggiunta, la cosiddetta "terza palpebra", altri, come i serpenti, invece, non possiedono palpebre ma un rivestimento di pelle trasparente che è in continuità con la pelle della testa. I vertebrati sono dotati di iride che contraendosi e rilassandosi, varia la quantità di luce in entrata. La dimensione di apertura varia molto tra le varie specie: alcune, come l'uomo, hanno una gestione involontaria, altre, come gli uccelli hanno anche un controllo volontario. Nei pesci teleostei, l'iride è quasi immobile, povera di muscolatura e lenta ad aprirsi e chiudersi ed è attivata dalla luce, piuttosto che dalla via neurale (Land&Nilson, 2002). L'iride, però, ha anche funzione protettiva nei confronti della retina, per esempio, negli animali notturni, per evitare lo sbiancamento di tutto il fotopigmento. Può

assumere diverse forme: quella circolare (uomo) ha il difetto di non potersi chiudere del tutto, mentre la pupilla a fessura (gatto, geco), la cui chiusura è quasi totale, può essere orizzontale (squalo, cavallo, polpo) o verticale (lucertole, serpenti, alcuni mammiferi). Esiste anche la forma circolare dotata di un peduncolo espandibile che si comporta da parasole o da camuffamento (razza, pesci d'acqua poco profonda, irace, balena).

Il cristallino è una lente posta immediatamente dopo la pupilla e prima del corpo vitreo e permette l'accomodazione (indice di rifrazione che varia da 1,42 a 1,69), funzione non presente in tutte le specie. Alcuni hanno occhi per cui essa non è necessaria, in quanto la lente ha una grande profondità di fuoco e i fotorecettori sono lunghi e ammucchiati; mentre altri, specialmente i piccoli mammiferi, hanno una visione talmente povera che tali aggiustamenti non sono necessari. In generale, quindi, l'accomodazione è richiesta per la visione diurna e ad alta risoluzione. I meccanismi di accomodazione variano nei diversi ordini vertebrati: vi sono metodi dinamici dati dalla deformazione (alcuni rettili, uccelli, primati, gatto, lontra) o spostamento del cristallino (rana adulta, serpenti) o dalla modificazione della lunghezza oculare a seconda della distanza (teleostei, lamprede, missiniformi, squali, storione, larve di anfibi) o dalla variazione di potere della cornea (rettili, uccelli, foca) o dalla sua conformazione piatta e/o sfaccettata (pesce volante dell'atlantico e due teleostei, il *Dialomnus fuscus*, *Mnierpes macrocephalus*, pinguino) e i metodi statici o inattivi (pellicano, gabbiano, anatra selvatica) in cui la struttura dell'occhio e della retina può eliminare la necessità di aggiustamenti refrattivi superficiali (asimmetria verticale, muovendo la testa: pesci piatti, razza, pesci quattrocchi, martin pescatore, cavallo).

La retina è un delicato tessuto nervoso, estensione del cervello, che riceve le immagini degli oggetti esterni (Ali&Kline, 1985). La sua origine, e quella del nervo ottico, risale ad una protrusione che si è sviluppata dal prosencefalo, la vescicola ottica primitiva, originatasi dall'ectoderma (Figura 9), da cui si è

sviluppato anche il tubo neurale, ricevente i nervi ottici decussati, che si è evoluto in due strutture: la parte caudale nel “tetto ottico” (collicolo superiore), la parte rostrale nel “talamo dorsale”.

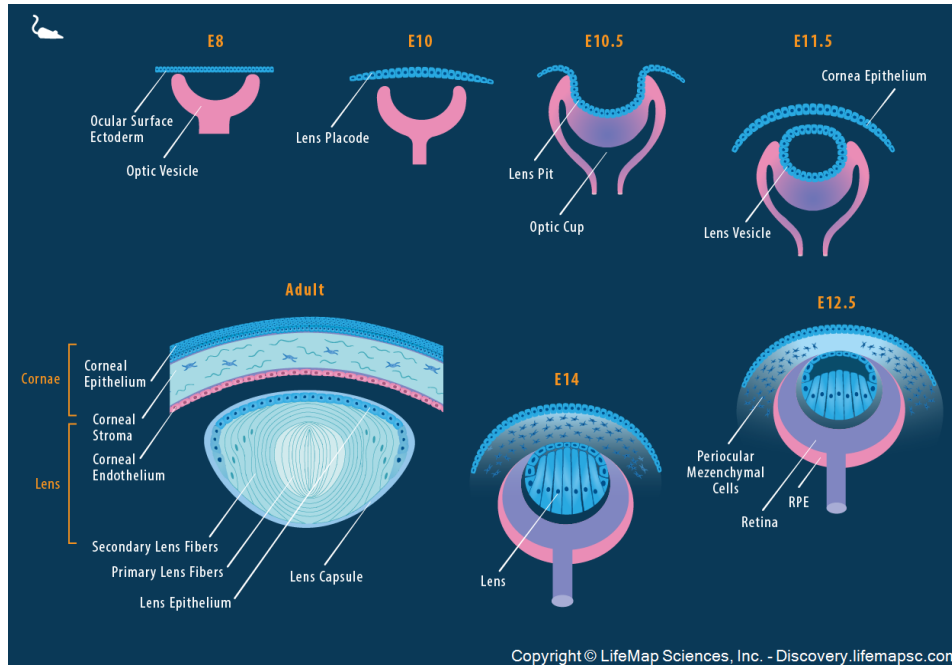


Figura 9. Rappresentazione schematica degli stadi di sviluppo dell’occhio vertebrato: origine della retina e del cristallino. (<http://discovery.lifemapsc.com/library/images/mouse-lens-and-cornea-development>)

La retina consiste di due parti: quella esterna, sottile e pigmentata (la metà posteriore della vescicola ottica primitiva), e quella interna, più spessa e convertita nello strato nervoso (la metà anteriore e più prominente della vescicola oculare). Col tempo, il tetto ottico andò a formare il tetto del mesencefalo, tranne nei vertebrati inferiori in cui persiste. Nei non mammiferi vertebrati, anche i nuclei del talamo si estendono nel tegmento del mesencefalo, esemplificato dal nucleo rotondo (pulvinar) dei rettili, e le fibre del nervo ottico terminano principalmente nel tetto ottico, solo alcune finiscono nel talamo; mentre nei mammiferi, la gran parte delle fibre finisce nel talamo e solo alcune nel collicolo superiore.

Tra i fotorecettori, i coni sono considerati i più vecchi e i più primitivi, in quanto

sono associati alla visione diurna tipica dei progenitori dei vertebrati. I bastoncelli, invece, si pensa siano coni trasmutati di questi progenitori (Ali&Kline, 1985). La fovea è presente nell'uomo, nei primati, nei teleostei (piazata temporalmente), nelle lucertole e, in modo particolarmente sviluppato, negli uccelli (che ne possono possedere anche due, una centrale e una temporale). Non è presente negli anfibi e, tra i rettili, nei coccodrilli, negli alligatori, nella gran parte delle tartarughe; solo due serpenti ne sono dotati, il serpente nasuto asiatico e il serpente ramoscello d'Africa (area temporale). La macchia cieca non è significativa se gli occhi sono frontali, in quanto il campo visivo di un occhio va a riempire la macchia cieca dell'altro occhio; ma negli animali diurni il nervo ottico è molto grande, per via del gran numero di cellule gangliari, e se gli occhi sono laterali, la macchia cieca può essere pericolosa. Per risolvere, la testa del nervo è appiattita o spostata (pesci, uccelli). I due nervi ottici vanno a costituire il chiasma decussando sotto il diencefalo. Questa decussazione (Figura 10) può essere completa (non mammiferi vertebrati), quasi completa (non mammiferi vertebrati e mammiferi inferiori: rana, lucertola, serpente, anatra, topo..) o parziale

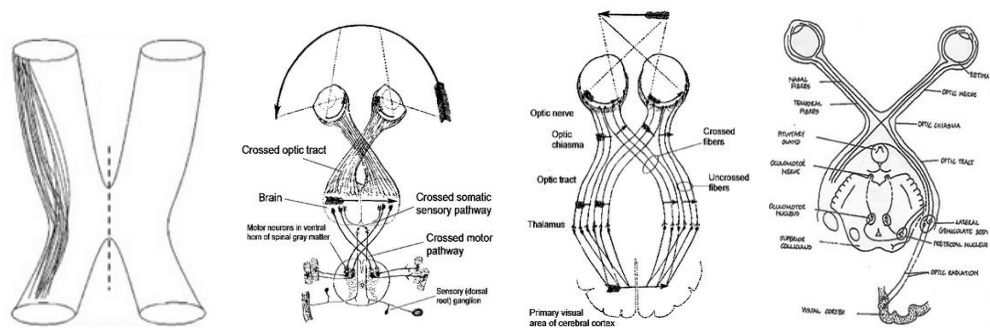


Figura 10. Schematica rappresentazione dei vari tipi di decussazione del nervo ottico: da sinistra, ipotetica mancanza di decussazione (inesistente), decussazione totale (non mammiferi vertebrati), decussazione quasi completa (piccoli mammiferi), decussazione parziale (mammiferi superiori). (<http://webvision.instead-technologies.com/12-3-visual-and-auditory-anomalies-associated-with-albinism/>) (<http://instruct.uwo.ca/anatomy/530/anfound.htm>) (<http://www.oganatomy.org/projanat/neuroanat/11/two.htm>)

(mammiferi superiori, in particolare, nei primati). Si noti che la sovrapposizione

dei campi visivi dei due occhi dipende dalla percentuale di fibre non decussate.

Il tetto ottico (collicolo superiore nei mammiferi) è una struttura laminare che forma la volta del mesencefalo in tutti i vertebrati. È il primo centro visivo di tutti i vertebrati, esclusi i mammiferi, e anche un centro di impulsi esterocettivi non ottici (tattili, statici, acustici, gustativi) nei vertebrati inferiori (anche per il fatto che possiedono piccoli occhi e una povera visione). È costituito da strati di materia bianca e grigia. I mammiferi ne possiedono uno in aggiunta che è associato allo sviluppo della neocorteccia.

L'area pretettale è data da un gruppo di neuroni distribuiti anteriormente e in continuità con lo strato grigio intermedio del tetto ottico. Non è ben identificabile in tutti i vertebrati. Ha diverse connessioni con il tetto ottico, il corpo genicolato laterale, il nucleo rotondo (pulvinar) del talamo, il nucleo di Edinger-Westphal e la formazione tegmentale reticolare del mesencefalo. Nell'uomo contiene i centri per la reattività pupillare, le vergenze e lo sguardo verticale (<http://it.occhio.it/area-pretettale/>).

Il talamo è una larga struttura del diencefalo che riceve fibre provenienti da vari sistemi, incluso quello visivo dei vertebrati inferiori e dei mammiferi. Il nucleo rotondo dei non mammiferi vertebrati è il corrispondente del pulvinar (parte posteriore del talamo ottico, nucleo caudale; <https://it.wikipedia.org/wiki/Talamo>) nei mammiferi.

Il corpo genicolato laterale è una stazione importante per spedire gli impulsi alla corteccia nell'uomo e nei mammiferi, ma anche nei vertebrati inferiori come i pesci. Si divide in una parte ventrale, che riceve dal tetto ottico, dal tegmento del mesencefalo e dal tratto ottico, e una dorsale, che riceve dalle radiazioni ottiche. La parte dorsale proietta alla neocorteccia primordiale degli anfibi e dei rettili e alla corteccia primaria nei mammiferi. Un'altra via è presente nei rettili, negli uccelli e nei mammiferi e coinvolge il nucleo rotondo (pulvinar), che non riceve dal tetto ottico: nei mammiferi inferiori, proietta alla neocorteccia visiva

secondaria non striata, in alcuni queste due vie coincidono. Nei mammiferi superiori, il pulvinar riceve sia fibre dal tetto che dal corpo genicolato.

Il centro visivo telencefalico non è solo da attribuirsi ai mammiferi, infatti esso è stato trovato anche negli squali e altri vertebrati inferiori. D'altra parte, i teleostei, gli anfibi e i rettili affidano questa funzione al tetto ottico. Negli uccelli il più alto centro visivo si ritrova nel telencefalo (Figura 11).

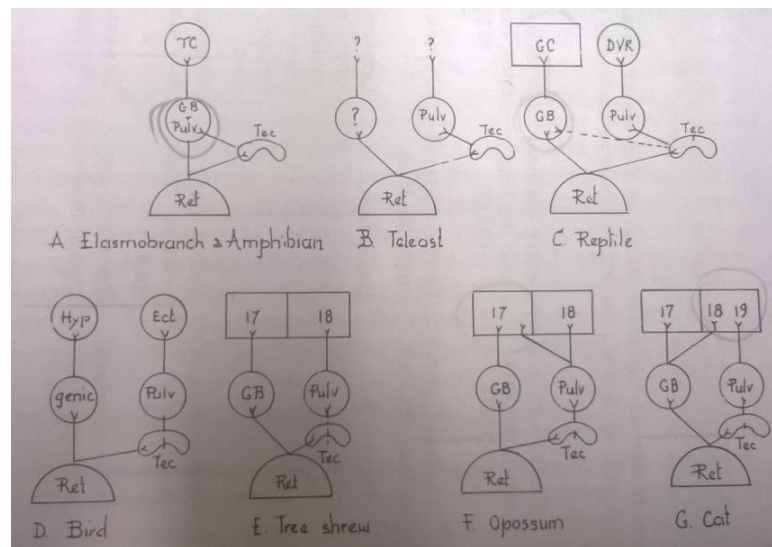


Figura 11. Schematica rappresentazione delle variazioni delle vie visive nei tra i vertebrati. GB è il corpo genicolato laterale, Pulv è il pulvinar, Ret è la retina, Tec è il tetto ottico, TC è il centro encefalico, GC è la corteccia generale, DVR è la cresta ventricolare dorsale (area ipertrofica del telencefalo nei rettili, ampliato, negli uccelli alla regione di Wulst, atta alla visione stereoscopica; <https://it.wikipedia.org/wiki/DVR>); Hyp è l'iperstriatum (centro vocale negli uccelli; https://en.wikipedia.org/wiki/HVC_%28avian_brain_region%29), Ect è l'ectostriato (il maggior componente visivo delle telencefalo negli uccelli; Husband&Shimizu, 1999). (modificato da Ebbesson, 1972)

Negli uccelli, la visione è fondamentale per mantenere l'orientamento in volo: il loro sistema visivo, come per l'uomo, predomina sul sistema vestibolare (<http://livingwithdiplopia.blogspot.it/2014/10/the-vestibular-system-and-vision.html>). Molti animali hanno occhi posti lateralmente, il che permette di avere un'ottima visione panoramica a scapito della visione binoculare. I primati, e non

solo, hanno occhi posti frontalmente permettendo la sovrapposizione dei campi visivi temporali. Questa sovrapposizione è associata al grado di decussazione delle fibre del nervo ottico a livello del chiasma. La visione binoculare provvede alla localizzazione degli oggetti nello spazio in stereopsia. Non si sa se anche la seconda fovea, o addirittura la prima, degli uccelli risulti in una visione binoculare. Sicuramente c'è sovrapposizione, ma non è certo che il tetto ottico possa rielaborare questa informazione come fa la neocorteccia. Molte lucertole muovono ogni occhio in modo indipendente, ma possono convergere simultaneamente; eppure diverse vie neurali sono necessarie per la visione stereoscopica e panoramica.

2. La lateralizzazione

2.1 Definizione

Con il termine lateralizzazione ci si riferisce generalmente alla situazione nella quale le due parti del corpo differiscono in struttura o/e funzione (Bisazza et al., 1998a,b).

Fino ai primi anni Settanta, si pensava che la lateralizzazione del sistema nervoso centrale, con specializzazione emisferica della funzione, fosse unicamente una caratteristica umana, evidenziata da fenomeni quali la manualità, il linguaggio e le abilità cognitive superiori. Oggi, al contrario, si sa che molte specie presentano lateralizzazione e, tra queste, molti vertebrati (Vallortigara et al., 2005; Rogers et al., 2004; Rogers et al., 2002; Bradshaw et al. 1993; Deneberg, 1981; Deneberg et al., 1978; Nottebohm, 1970). Infatti, sebbene nei vertebrati la simmetria bilaterale sia espressa morfologicamente e anatomicamente (Diamond, 1972; Person&Person, 1976), questo non implica che valga anche per l'architettura neuronale e il conseguente modello di comportamento. La lateralizzazione è espressa frequentemente in comportamenti legati alla nutrizione, alle esibizioni

sessuali, all'aggressività e alle risposte di fuga (Rogers et al., 2002; Malashichev et al., 2004).

La lateralizzazione motoria è stata descritta nei pesci pecilidi, negli anfibi e nei rettili. I pesci la manifestano nella fuga, nell'ispezione di nuovi oggetti, nella visualizzazione dei simili e nell'evitamento di un ostacolo (Cantalupo et al., 1995; Bisazza et al., 1997a,b). Ad esempio, la gambusia (*Gambusia holbrooki*) ruota il corpo in modo lateralizzato per sfuggire a un predatore (Bisazza et al., 1997), mentre nello zebrafish (*Danio rerio*) il morso agli oggetti di nuova esplorazione è correlato all'uso dell'occhio destro (Miklosi et al., 1999) e nel pesce siamese (*Betta splendens*) l'aggressività è suscitata dalla visione dell'occhio destro (Bisazza et al., 2003). Tra gli anfibi si ritrovano direzioni preferenziali nell'individuazione della preda e nella cattura, nell'aggressione inter-specie e nel nuoto della larva (Bisazza et al., 2002; Malashichev, 2002; Rogers, 2002b; Malashichev&Wassersug, 2004): i rospi (*Bufo bufo*, *B. marinus*, *B. viridis*) mostrano l'uso dell'arto (Bisazza et al., 1997; Robins et al. 1998) e un comportamento predatorio e di fuga lateralizzati (Vallortigara et al., 1998; Lippolis et al. 2002) e la rana (*Litoria caerulea*) usa la zampa anteriore destra per i movimenti verticali (Robins et al., 2006). Tra i rettili, invece, le femmine di lucertole (*Orusaurus ornatus* e *Sceloporus virgatus*) rispondono con un rifiuto al corteggiamento sul lato sinistro (Hews et al., 2004), la lucertola drago e la lucertola muraiola rispondono ai predatori sul lato destro (Robins et al., 2005; Bonati et al., 2008), un'altra, l'anolide della Carolina maschio, invece, usa il suo occhio sinistro per individuare l'intrusione di altri maschi (Deckel, 1995; Hews&Worthington 2000; Hews et al. 2004; Robins et al. 2005). Numerose evidenze di lateralizzazione motoria sono state riscontrate anche negli uccelli; quelli che usano le zampe per manipolare il cibo e gli oggetti, per esempio (Friedman et al., 1938; Harris, 1989; Rogers, 1980; Rogers et al., 1993; Snider et al., 1996; Snider et al., 1997; Tommasi et al. 1999; Izawa et al., 2005). La lateralizzazione si trova anche negli uccelli canori per l'acquisizione, la produzione e il riconoscimento del canto, o nel pulcino domestico per raschiare il

terreno (Vallortigara et al., 2010), e anche tra i mammiferi, quali i roditori (Waters et al., 1994), i cani (Vallortigara et al., 2010) e i primati (Ward et al., 1993; Westergaad et al., 1996; Hopkins, 1996; Rogers et al., 1996) nella preferenza di uso di un arto.

Le asimmetrie percettive, in particolare, sembrano essere ubiquitarie nel comportamento quotidiano di molte specie di animali con occhi posti lateralmente (es. uccelli), mentre, negli organismi con una profonda sovrapposizione dei campi visivi, sembra essere mantenuta per l'iniziale rilevamento dello stimolo nei campi visivi estremi laterali (es. anuri). Negli esseri umani, generalmente, si manifestano in situazioni innaturali, quali la vista tachistoscopica e l'ascolto dicotico (paragrafo 3.6).

Di per sé, però, sulla lateralizzazione si sa ben poco. Ancora non è chiaro quando essa abbia iniziato a svilupparsi, quanto sia antica, i vantaggi evolutivi che comporterebbe, la lateralizzazione a livello individuale e, ancora, perché la lateralizzazione si possa manifestare anche a livello di popolazione.

2.2 Ipotesi sulle origini della lateralizzazione

Per tentare di tracciare una possibile origine della lateralizzazione gli studiosi hanno provato a considerare le origini evolutive delle varie specie e a confrontare le similitudini tra i vari bias che venivano riscontrati. Per esempio, si ritiene che la lateralizzazione negli uccelli possa essere un esempio di evoluzione convergente, in quanto non ha relazione con i mammiferi, i quali a loro volta non sembrano essere un valido modello per gli esseri umani (sono meno lateralizzati). La linea degli amnioti ha visto la separazione dei sottogruppi di tetrapodi vertebrati superiori (rettili, uccelli, mammiferi) dagli antenati captorinidi (rettili estinti) circa 300 milioni di anni fa. La lateralizzazione negli uccelli e nei mammiferi potrebbe essere sorta indipendentemente nelle due classi. Se due specie con una comune

storia filogenetica esibiscono tratti strutturalmente simili, questi vengono detti omologhi (Campbell et al., 1988); se due specie mancano di una comune storia filogenetica ma posseggono tratti strutturalmente simili, questi vengono definiti omoplasie (Hodos, 1988). Le omoplasie emergono poiché specie imparentate a distanza devono confrontarsi con problemi ambientali simili che permettono un'unica o una limitata serie di possibili soluzioni. Se le asimmetrie cerebrali di uccelli e mammiferi fossero fenomeni omologhi, allora si dovrebbero trovare diffuse tracce di lateralizzazione tra gli attuali vertebrati inferiori, ossia pesci, anfibi, rettili. Eppure, basterebbe scoprire un singolo caso isolato di lateralizzazione a livello di popolazione in una sola specie per iniziare a parlare di omoplasie. Nel 1993, tuttavia, Bauer riferì di asimmetrie neuronali che favorivano il lato sinistro nel controllo della vocalizzazione nella rana; nel 1995, Deckel scoprì un uso preferenziale dell'occhio sinistro nelle lucertole in risposte aggressive e Cantalupo et al. per primo riportò un bias dell'emisfero destro nella risposta di fuga a un predatore in una specie di pesce teleosteo. A queste, seguirono le scoperte sull'uso della zampa in diverse specie di rospi, la lateralizzazione dei suoni di stridulazione pettorale nel pesce gatto (Fine et al., 1996) e del comportamento sessuale nel tritone (Green, 1997). Nel giro pochi anni, la lateralizzazione a livello di popolazione si riscontrò in una dozzina di specie di pesci, sei specie di anfibi e due specie di rettili (Bisazza et al, 1998). Questi dati, insieme alle informazioni sulle asimmetrie strutturali del diencefalo dei vertebrati inferiori, farebbero supporre un'antica origine evolutiva della lateralizzazione cerebrale. Le somiglianze nella direzione della lateralizzazione in diversi compiti possono essere viste come una prova per possibili omologie, ma questo non è tanto importante quanto la diversa specializzazione funzionale dei due lati del cervello. La direzionalità della lateralizzazione può essere influenzata da fattori embriologici e ambientali. Vi sono prove del fatto che la similarità nella direzione è più probabile tra le specie più vicine all'interno dello stesso ordine piuttosto che tra diversi ordini (Figura 12). Questo suggerisce che l'asimmetria cerebrale si sia diffusa tra i vertebrati, ma che la determinazione della precisa

direzione possa variare tra le varie famiglie come probabile risultato di fattori epigenetici che modulano un simile programma genetico di base.

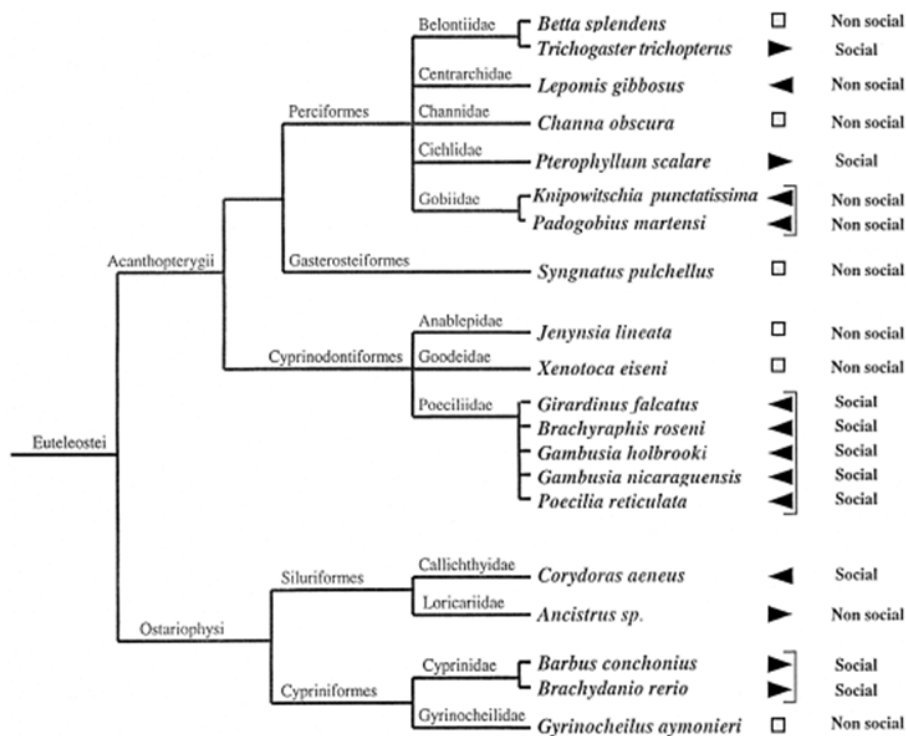


Figura 12. Albero filogenetico di alcuni pesci studiati in laboratorio per la loro asimmetria durante comportamento di fuga. La direzione della lateralizzazione è simile tra specie vicine, come tra le famiglie di *Poeciliidae*, di *Gobidae* e di *Cyprinidae*, ma non tra specie filogeneticamente distanti. Si noti, inoltre, in riferimento al paragrafo 3.4, che tutte le specie sociali mostrano un bias a livello di popolazione, mentre le specie solitarie mostrano frequentemente lateralizzazione a livello individuale (Vallortigara et al., Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization, 1999)

Bisogna considerare anche che fattori motivazionali/emotivi possono influenzare la direzione dell'asimmetria comportamentale e che probabilmente le specie vicine si assomigliano in termini di risposta motivazionale/emozionale (Bisazza et al. 1997a). L'essenza della lateralizzazione, dunque, sta nel fatto che un lato del cervello svolge certi tipi di operazioni computazionali e l'altro lato altre ancora. I fossili riportano che i più primitivi cordati (calcicordati) erano asimmetrici nelle regioni cerebrali (Jeffrey, 1975) e che gli antenati dei cordati giacevano sul lato destro così da ricevere impulsi sensoriali differenti da strutture sul lato destro e

sinistro del corpo (Jeffrey et al., 1978). È chiaro che la lateralizzazione delle funzioni percettive è antica. Probabilmente, lo sviluppo di emisferi cerebrali indipendenti è dato dall'aumento delle dimensioni del cervello assoluto accoppiato però a un basso aumento degli assoni callosi (Striedter, 2006; Aboitiz et al., 2003; Olivares et al., 2000, 2001; Rilling&Insel, 1999). Logicamente, in cervelli più grandi, la comunicazione interemisferica è compromessa da un meno denso fascio callosale e da un'estensione della distanza tra i due emisferi (Olivares et al., 2000, 2001; Ringo et al., 1994). Questi cambiamenti anatomici potrebbero aver ridimensionato la cooperazione tra i due emisferi, promuovendone le asimmetrie (Hopkins&Rilling, 2000; Rilling&Insel, 1999; Gannon et al., 1998; Ringo et al., 1994). Bisogna sottolineare però che questo ragionamento si riferisce in particolare all'area prefrontale e alle aree visive temporo-parietali che eseguono funzioni cognitive spaziali superiori e sono interemisfericamente collegate da fibre, lente nella conduzione, debolmente mielinizzate (Aboitiz, 1992; Aboitiz et al., 1992, 2003; Lamantia and Rakic, 1990; Schuz and Preissl, 1996). L'indipendenza di queste aree contrasta con la corteccia somato-sensoriale primaria e secondaria, il cui corretto funzionamento richiede un'efficiente integrazione emisferica, garantito, per bilanciare la distanza emisferica, dalla presenza di fibre callosali altamente mielinizzate e quindi di veloce conduzione (Aboitiz, 1992; Aboitiz et al., 1992, 2003; Lamantia and Rakic, 1990).

2.3 Gli emisferi cerebrali

Il quadro generale che emerge dalla ricerca sui vertebrati è che l'emisfero sinistro venga utilizzato preferenzialmente per la categorizzazione degli stimoli e per il controllo di un comportamento stabilito con attenzione focalizzata e l'emisfero destro sia specializzato a rispondere alla novità e a stimoli minacciosi (es. i predatori), per il controllo delle risposte di fuga e per l'espressione di emozioni intense (riassunti in Rogers et al., 2013a; Tabella I). Queste differenze,

probabilmente già presenti nei primi vertebrati (Andrew, 2002a), si sarebbero conservate attraverso l'evoluzione.

Tabella I. Comune modello di lateralizzazione tra i vertebrati, incluso l'uomo. (Rogers, Review: *Asymmetry of brain and behavior in animals: its development, function, and human relevance*, 2014).

Emisfero sinistro	Emisfero destro
<ul style="list-style-type: none"> - Modelli di comportamento di routine/stabiliti in circostanze familiari - Attenzione focalizzata per target e segnali specifici - Risposte sostenute, senza distrazioni - Risponde alle grandi differenze tra gli oggetti/oggetti categorizzati e altri stimoli (es., tra sassolini e grani) - Si occupa di stimoli di riferimento - Svolge processi "top-down", guidati da istruzioni apprese - Processa in modo sequenziale 	<ul style="list-style-type: none"> - Attenzione per stimoli inaspettati/nuovi - Valuta multiple proprietà degli oggetti e i bordi - Nota piccole differenze tra gli stimoli - Si occupa di dettagli globali/geometrici - Svolge processi "bottom-up", guidati dagli stimoli - Esprime emozioni intense (specialmente aggressione e paura) - Individuazione di un predatore e istinto di fuga - Riconoscimento facciale - Cognizione sociale

Nell'uomo, la lateralizzazione si è sviluppata ulteriormente con la specializzazione, nell'emisfero sinistro, nel linguaggio (Bradshaw&Nettleton, 1981) e nella comunicazione (Meunier et al., 2013), ma aspetti quali l'attenzione generale, la risposta agli stimoli inaspettati, il riconoscimento dei volti e l'espressione di emozioni forti, controllate dall'emisfero destro, erano già ben presenti prima dell'uomo (Bradshaw and Nettleton, 1981; Fox et al., 2006; MacNeilage et al., 2009).

Nel pulcino domestico, la lateralizzazione delle funzioni cerebrali è stata particolarmente investigata attraverso una grande varietà di metodi

comportamentali e neurobiologici (Andrew, 1991; Andrew, 1983; Rogers, 1991; Rogers, 1995; Horn, 1990; Rose, 1992) rivelando che le vie di analisi della percezione e d'immagazzinamento delle informazioni dei due emisferi sono differenti. L'emisfero destro è adibito all'analisi spaziale e a rispondere alla novità (Vallortigara et al., 1991, 1994; Rashid et al., 1989; Vallortigara, 1992), mentre l'emisfero sinistro è coinvolto nella selezione di segni che permettono allo stimolo di essere assegnato a delle categorie (Andrew, 1988; Andrew et al., 1982), come quando, per esempio, devono beccare i grani di cibo tra i sassolini. Inoltre, quando i pulcini, appena nati, vengono esposti alla visione di un oggetto relativamente grande (come la gallina) si avvicinano imparandone le caratteristiche e instaurando un legame con esso. Si è visto che la parte intermedia dell'iperstriato ventrale (IMHV), una struttura associativa del prosencefalo, è parte del sistema mnemonico che codifica la rappresentazione di oggetti impressionanti (Horn, 1990). Le parti destra e sinistra hanno differenti ruoli: entrambe concorrono all'accumulo della memoria a breve termine (McCabe, 1991), ma solo il lato sinistro trattiene la memoria a lungo termine. Alla vista di un oggetto impressionante, l'IMHV destro incrementa la sua attività attenuando man mano la risposta ad altri stimoli (diversamente dal sinistro che è attivo per qualsiasi stimolo). Questo potrebbe ricollegarsi alla stima della novità dell'emisfero destro e, possibilmente, quindi, all'individuazione dei dettagli chiave degli stimoli visivi e alla loro classificazione secondo proprietà da parte dell'emisfero sinistro. È interessante notare che, in numerosi aspetti, il modello di lateralizzazione osservato nel pulcino è reminiscente delle caratteristiche della lateralizzazione umana. Andrew, nel 1991, ha fornito un confronto tra tre principali categorie, il comportamento motorio, il comportamento emozionale e i processi cognitivi, dimostrando un parallelismo sufficientemente vicino tra pulcini e umani. Negli umani, l'emisfero destro ha un vantaggio nell'analisi delle relazioni spaziali e nella topografia (De Renzi, 1982) nel riconoscimento di stimoli complessi e non familiari (Bradshaw et al., 1983). I processi attentivi tendono a essere globali, come la memoria che è organizzata in modelli generali (Zaidel, 1987).

Similmente, nel pulcino, l'emisfero destro si occupa di relazioni spaziali e di un'ampia gamma di proprietà di stimoli che suggeriscono un'attenzione globale (Andrew, 1991). Nell'uomo, l'emisfero sinistro è, naturalmente, specializzato nel linguaggio, ma questo, in un certo senso, può ritenersi la manifestazione di una più generale abilità di categorizzare. Esso è adibito al riconoscimento e al rendere familiare ciò che difficilmente è nominabile (es. il nonsense, stimoli visivi complessi) e ciò riflette la sua capacità di categorizzare gli stimoli (Goldberg, 1981). Inoltre, l'emisfero sinistro raggruppa gli stimoli visivi in base alla funzione cui possono servire (Warrington, 1982), rispondendo in maniera pratica a una serie di stimoli (Witelson, 1985). Analogamente, nel pulcino, l'emisfero sinistro seleziona segni che permettono di classificare lo stimolo in base a una singola proprietà, nonostante la grande varietà di caratteristiche negli stimoli (Andrew, 1991). Tratti simili sono stati riscontrati in numerose altre specie di uccelli (Fersen et al., 1990; Gu'ntu'rku'n, 1997; Clayton et al., 1994).

Tutto questo suggerisce che gli aspetti base della lateralizzazione sono comuni sia negli uccelli sia nei mammiferi (Deneberg, 1981). Da un punto di vista filogenetico, ciò indica che la lateralizzazione è emersa presto nell'evoluzione dei vertebrati. Da un punto di vista computazionale, di ottimizzazione delle funzioni cerebrali, potrebbe essere perché la segregazione delle funzioni in due metà rappresenta una soluzione al problema dell'incompatibilità funzionale (Sherry et al., 1987).

3. La lateralizzazione visiva

3.1 Origini

Andrew et al. nel loro articolo "Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization" (2000) hanno provato a tracciare un modello ipotetico sull'origine della lateralizzazione, basandosi sul fatto che la visione, molto spesso,

funge da guida per il controllo motorio. Numerose evidenze a sostegno sono date dall'uomo e dagli altri primati superiori, i quali usano il controllo visivo dei movimenti che dispongono la mano, per adattarla meglio al bersaglio prima che questo venga afferrato (come riassunto in Jeannerod et al., 1995). Nelle scimmie, delle sequenze visuomotorie si definiscono su una mano solo dopo l'apprendimento, quando all'inizio, invece, lo svolgimento del compito può essere eseguito da entrambe le mani, indipendentemente da quale viene usata nell'apprendimento (Hikosaka et al., 1999). Sembra probabile, quindi, che la lateralizzazione visiva giochi un grande ruolo nelle asimmetrie motorie. Se questo vale per le mani, potrebbe valere altrettanto per la bocca. La bocca è un importante effettore nei pesci, in molti tetrapodi e, in generale, in tutti i vertebrati. Negli uccelli, ad esempio, l'informazione visiva è usata non solo per guidare il becco verso il punto di applicazione, ma anche per valutare la corretta apertura dello stesso per acciuffare il bersaglio, obiettivo per cui i primati usano la mano (Zeigler et al., 1994). L'occhio destro (emisfero sinistro) degli uccelli è associato all'attenzione focale su dettagli selezionati che permettono di determinare il responso in base a quelle caratteristiche (che vengono poste in categorie) e per sostenere l'adeguata apertura del becco nell'approccio a una preda che potrebbe sparire o cambiare posizione (detezione e cattura). La lateralizzazione visiva degli uccelli suggerisce un'origine precoce della lateralizzazione, dal momento che mantengono scansioni indipendenti tra occhio destro e sinistro; ma i pesci teleostei (che presentano decussazione totale) rappresentano un dato ancor più interessante in quanto un gruppo tassonomico molto antico rimasto esposto alle pressioni selettive della vita in acqua. Il *Danio rerio* (zebrafish) usa l'occhio destro quando si avvicina per mordere una preda (Miklòsi&Andrew, 1999), ma non mostra bias se non vuole morderla. Inoltre, l'occhio destro è usato alla prima presentazione di un ambiente e degli oggetti (Miklòsi et al, 1998). In questo caso, lo zebrafish non si sta preparando a mordere, piuttosto pone in atto una sorta di inibizione alla fuga per osservare il nuovo scenario. Nei pesci, l'inibizione alla fuga accompagna anche l'avvicinamento per la cattura della preda, dimostrato dalla diretta registrazione delle cellule di Mauthner, che attivano una fuga rapida

subito dopo. Nel pesce rosso, l'inibizione di queste cellule durante l'avvicinamento per prendere la preda è seguito da uno scatto immediato appena afferrata questa (Canfield&Rose 1993). Il parallelismo tra pulcino e zebrafish si conclude con il fatto che quest'ultimo passa all'occhio sinistro nel caso gli si presenti una scena già vista, allo stesso modo del pulcino quando gli si presenta un oggetto impressionante già visto (McKenzie et al., 1998).

Il fatto che l'occhio destro guidi la bocca nell'approccio con la preda, e che il riflesso di fuga sia inibito, indica un possibile modello di comportamento che potrebbe essersi evoluto tra i primi vertebrati: sembrerebbe che il controllo visivo nell'approccio con la preda sia stato il primo passo verso l'evoluzione della lateralizzazione cerebrale. Nel 1969, Webb propose l'idea secondo cui l'origine dei vertebrati sarebbe iniziata con l'adozione di un modello di vita predatorio ereditato dal loro antenato cordato filtratore. Mallat, nel 1985, suggerì che questo passo abbia portato all'evoluzione degli occhi. L'anfiosso larvale (*Branchiostoma*), un filtratore del mare appartenente a un primitivo gruppo di cordati vicini ai vertebrati antichi (*Cephalocordata*), conserva l'asimmetria tipica dell'antenato comune dei cordati, il quale giaceva sul suo lato destro, mentre si muoveva sul substrato, possedeva bocca e branchie sul suo lato sinistro, con i visceri maggiormente sviluppati sulla destra (Jeffrey&Lewis, 1978) ed era dotato di recettori per la luce, in prossimità della bocca. Per nutrirsi, l'anfiosso si lascia affondare con il lato sinistro rivolto verso il basso, in modo che la bocca possa incontrare le particelle di cibo e gli oggetti più grandi (Webb, 1969, 1975), catturati con l'aiuto delle labbra mobili, che, chiudendosi, simultaneamente alle contrazioni della faringe, schiacciano la preda. Il cambiamento più importante è stato un'indurimento della faringe interna che permetteva di comprimere la preda, lasciando aperta la caccia a una più ampia gamma di prede. I primi vertebrati predatori (conodonti) mostrano simili specializzazioni e posseggono un grande paio di occhi (Aldrige et al., 1993). Secondo Mallatt, l'abilità di ingerire la preda ha prodotto una forte pressione per la visione.

Nell'anfiosso l'innervazione della bocca è tutta sul lato sinistro del SNC anteriore e viene stimolato ad ogni incontro con la preda, che a sua volta genera un istinto di fuga. Questo riflesso tattile dovrebbe essere inibito per facilitare la caccia; sembrerebbe che questa sia la fonte di parte, o tutte, le asimmetrie funzionali nei vertebrati. L'anfiosso possiede le cellule di Rodhe, che svolgono lo stesso ruolo delle cellule di Mauthner nei pesci, e di recettori fotici all'interno del SNC. In aggiunta, oltre ad un punto anteriore pigmentato, recentemente omologato con i principali occhi dei vertebrati e l'occhio pineale e parapineale (Lacalli et al., 1994), vi sono ocelli sparsi lungo il dorso (Drach, 1948). È quindi probabile che non sia stato difficile per un semplice occhio evolversi guardando fuori attraverso la bocca (Figura 13).

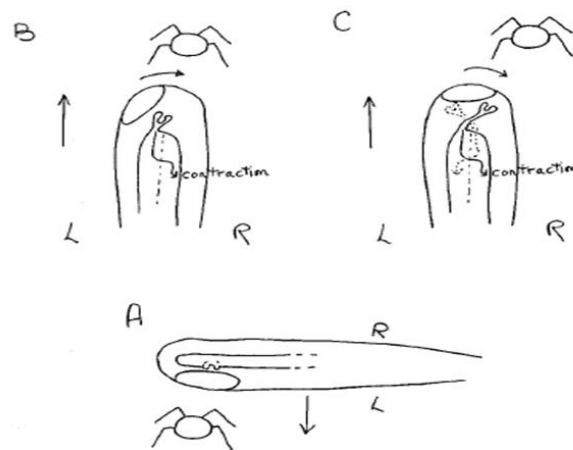


Figura 13. Sequenza che riproduce il primo ipotetico passo nell'evoluzione della visione. A) L'animale, asimmetrico, affonda passivamente verso una preda che potrebbe stimolarlo tattilmente a sufficienza sul lato sinistro dove è posta la bocca e indurre il riflesso di fuga permettendole di sfuggire. Un occhio (probabile evoluzione di un ocello del SNC) si sviluppa verso l'esterno della bocca, inibendo, attraverso la visione, l'istinto di fuga. B) Quando la caccia a nuoto fosse divenuta usuale, la preda avrebbe incontrato la punta del corpo piuttosto che la bocca e l'animale doveva torcersi indietro per afferrarla. Ciò richiedeva che l'occhio si spostasse verso destra e che l'input visivo portasse ad una contrazione della muscolatura destra del corpo. C) In seguito all'evoluzione di un occhio destro legato al SNC sinistro, ci fu lo sviluppo di una simmetria bilaterale secondaria data dall'unione di un occhio sinistro al SNC destro. Questo incrocio è l'equivalente del chiasma ottico e della commisure tegmentale). (Andrew et al., Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization, 2000)

Ciò permetteva l'inibizione della fuga e il controllo dell'ampiezza di apertura della bocca. Ci doveva già essere una forte pressione selettiva a questo stadio per una certa capacità di riconoscere i vari tipi di preda: evitare gli oggetti inadatti e, più tardi, creare un'immagine retinica che permettesse di riconoscerne la distanza. Il passo successivo, si è suggerito, si sarebbe manifestato quando divenne usuale nuotare in avanti invece di lasciarsi affondare passivamente. In questo modo, però, la preda non entrava in bocca ma colpiva la punta della testa, obbligando l'animale a torcersi, quando le si trovava vicino, per farla entrare in bocca. Dei meccanismi motori per girarsi all'indietro dovevano essersi già sviluppati e, successivamente all'inizio del nuoto frontale, doveva essere adattivo rispondere alla stimolazione tattile anteriore su un fianco con un piegamento del corpo che permettesse di sfuggire ad un eventuale pericolo: a questo proposito, gli inter-neuroni visivi sembrano aver avuto un ruolo. Infine, la bocca si è posta sulla parte terminale del corpo (come avviene nella metamorfosi dell'anfiosso esistente) e, come parte della simmetria bilaterale, un secondo occhio sinistro, controparte di quello già esistente, ancorato al SNC destro. Si presume che entrambi gli occhi avessero un sistema motorio associato che permettesse la rotazione su entrambi i lati. L'innervazione della bocca è, dunque, rimasta legata al SNC sinistro, mentre riceveva impulsi visivi da quello che ora era l'occhio destro. Questa disposizione finale può essere paragonata a quella dei vertebrati: le vie ottiche incrociate corrispondono al chiasma ottico; gli inter-neuroni visivi (responsabili della svolta verso la preda) corrispondono al tetto ottico; il deflusso che parte dagli inter-neuroni e arriva ai meccanismi motori, che avviano la svolta, corrispondono alla commisure tegmentale, che ha la stessa funzione nei vertebrati esistenti (negli anfibii Anuri, la commisure ansulata; Ingle, 1981).

Ma perché questa asimmetria si è conservata nel tempo? Anche dopo che la bilateralità si era formata? Devono esserci stati diversi fattori in gioco, oltre alla tendenza alla stabilità dei processi nello sviluppo, che riducessero la necessità di usare la visione per più di uno scopo. Nei pesci e negli uccelli, l'uso persistente di uno o dell'altro occhio nell'approccio sembra un modo per mantenere un

particolare insieme di meccanismi del SNC in gioco. I conodonti hanno muscoli oculari estrinseci (Gabbott et al., 1995). Ogni forma ancestrale che potesse muovere gli occhi, poteva sostenere la visione con l'occhio più adeguato.

3.2 Le funzionalità visive dei due emisferi

Prima di illustrare gli studi sperimentali focalizzati sulle caratteristiche della lateralizzazione nei vertebrati, è bene riepilogare brevemente le funzionalità visive che i due emisferi sembrano possedere in relazione all'ambiente. Come anticipato nel paragrafo 2.3, l'emisfero sinistro, e quindi l'occhio destro, sono interessati a focalizzare l'attenzione (Delis et al., 1986; Doricchi&Incoccia, 1998) su caratteristiche selezionate (dettagli) dell'immagine vista, adatte per meditare e determinare la risposta più appropriata da mettere in atto (Andrew, 1991; Vallortigara&Andrew, 1991), e assegnarle a delle categorie. Questo si manifesta nel controllo, nell'individuazione e nella cattura della preda (predisposizione di movimenti corretti), anche quando scappa o in presenza di elementi distrattori, nel centrare l'obiettivo e, quindi, nel controllo dell'alimentazione e di obiettivi visibili. Nell'uomo, permette di esaminare gli scopi di utilizzo e ordinare gli oggetti in base alla funzione (Warrington, 1982). L'occhio sinistro, e quindi l'emisfero destro, sono utilizzati, in condizione predefinita, per un compito generalmente familiare, nel rilevamento di novità dall'ambiente (Vallortigara&Andrew, 1991; Andrew, 1991), nel monitoraggio dei dintorni, in condizioni normali. Riordina gli oggetti in base alle apparenze (Warrington, 1982), nella loro globalità. Inoltre, si attiva durante la fuga, l'attacco (Casperd&Dunbar, 1996; Jarman, 1972), nei comportamenti sessuali (Rogers, 1991; McKenzie et al., 1998; Deckel, 1995; Vallortigara et al., 1998) e nel riconoscimento dei simili (Bisazza et al., 1999; Sovrano et al., 1999; Deckel, 1995; Robins et al., 1998; Vallortigara et al., 1998). Nell'uomo, questo emisfero è legato alle emozioni intense (Dimond et al., 1976; Gur&Gur, 1977), al riconoscimento delle proprietà puramente percettive degli oggetti (Warrington,

1982) e dei volti (Sergent&Signoret, 1992; anche nelle scimmie, macaco Rhesus, *Macaca mulatta*, Hamilton & Vermeire, 1988; Vermeire et al., 1998) e alla manifestazione dell'aggressività (Graae, 1996).

3.3 Esempi di lateralizzazione visiva a livello del singolo individuo

Nell'esperimento condotto da George et al. (2006), è stata studiata la comunicazione durante il corteggiamento dei diamanti mandarini (uccelli). Per farlo, sono stati monitorati i livelli di alcune attività a carico immediato dei primi geni (IEGs), subito dopo il canto diretto di corteggiamento dei maschi alle femmine. Coerentemente con la lateralizzazione visiva, durante la comunicazione, c'erano alti livelli di *egr-1* e *c-fos* nel lato sinistro del tetto ottico e, poiché negli uccelli la decussazione è quasi completamente totale (meno del 1% delle fibre è ipsilaterale, Weidner et al., 1985), questo suggerisce che l'input visivo dell'occhio destro sia favorito durante il canto. In realtà, l'interpretazione dei risultati è un po' più complessa e dibattuta (Workman&Andrew, 1986; Ten Cate et al., 1989). In questo studio, sono stati presi 15 maschi e mantenuti in isolamento sonoro per un giorno. Il giorno successivo, dopo alcune ore dall'alba, una gabbietta contenente una femmina è stata inserita all'interno, separata da una barriera opaca, che veniva rimossa per 30 secondi ogni 4-10 minuti per 10-14 presentazioni, affinché il maschio vedesse la femmina e fosse stimolato a cantare. Gli uccelli imparano presto la vocalizzazione e la esprimono nella comunicazione in vari contesti sociali da adulti: una "canzone non orientata", cioè non mirata ad un particolare destinatario, e il "canto diretto" rivolto alle femmine per il corteggiamento (Dunn&Zann, 1996a,b; Morris, 1954), durante il quale monitorano attentamente comportamento della femmina (eventualmente anche modificando il suo canto di conseguenza, come nel molotro). Questo canto è composto da delle "note introduttive" e dal "motivo della canzone" di 0,5-1 secondi che viene continuamente ripetuto. Il canto è stato analizzato secondo il numero totale di

motivetti ripetuti in 30 secondi di presentazione, la latenza tra la rimozione della partizione e l'inizio del canto e la percentuale di prove in cui è stato prodotto almeno un motivo, in relazione alla visione con occhio occluso (alternativamente destro e sinistro) e occhi aperti. Dopodiché, i maschi sono stati anestetizzati, a distanza di 1 ora, per controllare i livelli di espressione di IEGs. Mentre il canto di corteggiamento è stato favorito in visione con occhio destro, il normale canto di corteggiamento si è rilevato durante l'uso di entrambi gli occhi. Gli uccelli che vedevano con un occhio solo hanno cantato metà dei motivi e hanno ritardato di circa quattro volte il canto ($p < 0,001$) e la loro probabilità media di cantare era circa metà. Dopo il canto con occhi aperti, sono stati trovati alti valori di egr-1 e c-fos nello strato 6 del tetto ottico sinistro, ma minore negli strati 8 e 11 a cui l'informazione dovrebbe arrivare successivamente, il che presuppone l'intervento di altri fattori dietro all'input sensoriale per attivare le IEGs. L'asimmetria osservata potrebbe essere dovuta alla preferenza dell'occhio destro o ad un'asimmetria anatomica data dal maggior numero di input di modulazione da altre parti del cervello oltre alla retina, come il Wulst visivo (Bagnoli et al., 1980; Leresche et al., 1983), l'archistriatum (Bottjer et al., 2000) e le aree dopaminergiche (Rodman&Carten, 1995). L'aumento del canto, in seguito a visione con occhio destro, sarebbe collegato al ruolo dell'emisfero sinistro nel sostenimento dell'attenzione su uno stimolo (femmina), a cui è prevista una risposta motoria (categorizzazione e scelta della corretta risposta). Anche con occhi aperti, l'emisfero sinistro è maggiormente attivato. La svalutazione del canto da occlusione monoculare, farebbe presupporre, però, che il canto normale sia eseguito adocchiando il target d'interesse alternativamente con i due occhi (Glodberg&Costa, 1981; Rogers, 2000) e, quindi, di utilizzare le specializzazioni complementari di ogni emisfero: il sinistro per mantenere l'attenzione sulla femmina e il destro per analizzare i dettagli e controllare le risposte rapide. Questi risultati evidenziano in modo critico l'effetto della visione sul canto, sia per iniziarlo, alla vista di una femmina, sia per mantenerlo durante il monitoraggio delle sue risposte. In altre specie di uccelli canterini, la risposta della femmina può

cambiare immediatamente il tipo di canzone (West&King, 1988). Come il sistema visivo sia collegato al sistema canoro è poco chiaro: pare vi siano dei collegamenti tra gli strati profondi del tetto ottico e l'HVC (un nucleo di controllo motorio del canto, abbreviazione). Probabilmente, vi sono degli input dopaminergici che agiscono a livello dell'HVC aumentando la motivazione nei maschi.

Csermely et al. (2011) hanno testato le lucertole binocularmente in un labirinto, evidenziando il ruolo dell'occhio sinistro: le lucertole giravano prevalentemente verso sinistra. Bonati et al. (2013) hanno ripetuto uno studio sulle esplorazioni spaziali delle lucertole (*Podarcis muralis*), da cui è emerso che, in condizioni binoculari, l'occhio sinistro è usato preferenzialmente. 44 lucertole sono state lasciate a esplorare un labirinto sconosciuto per 20 minuti in condizioni monoculari. I loro movimenti e le direzioni prese nel percorso sono state registrate. Sono state considerate due tipi di scelte: il T-cross, cioè la scelta binaria di girare a destra o a sinistra, e il L-cross, la scelta di andare dritto o a destra-sinistra. I parametri valutati erano la frequenza e la durata del T-cross sinistro e destro, la frequenza e la durata del L-turn sinistro e destro, la frequenza e la durata del L-turn dritto sulla destra e sulla sinistra e la frequenza e la durata degli stop prima di un T-cross a destra o a sinistra (Figura 14).

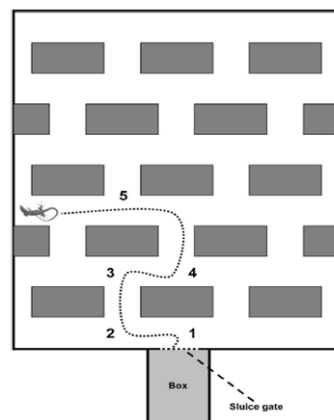


Figura 14. Parametri valutati nell'esperimento: 1) T-cross sinistro, 2) L-turn destro, 3) T-cross destro, 4) L-turn sinistro, 5) L-turn dritto destro. (Bonati et al., Advantages in exploring a new environment with the left eye in lizards, 2013).

Nessuna lucertola ha cercato di tornare indietro, ma tutte hanno iniziato ad esplorare. Sono state trovate differenze tra l'occlusione destra e sinistra solo nel T-cross, probabilmente perché questi costituivano il reale punto di scelta tra destra e sinistra. Una volta entrate nel labirinto, le lucertole hanno svoltato dalla parte dell'occhio aperto, come atteso, ma, successivamente, si sono abituate iniziando a girare indifferentemente a destra e sinistra, senza differenze nella frequenza. La differenza, invece, si è manifestata negli stop tra maschi e femmine: quest'ultime mostravano maggior esitazione e questo potrebbe indicare o un maggior timore oppure una differenza di lateralizzazione tra i sessi. In realtà, questo non sembra possibile in quanto non ci sono state differenze nelle svolte. Probabilmente, la maggior sicurezza dei maschi è legata alla territorialità, maggiormente sentita nei maschi che sono portati a monitorare il territorio e quindi a esplorare nuovi ambienti. La scoperta più interessante sta nel tempo di giro: le lucertole che potevano usare l'occhio sinistro erano nettamente più veloci. Poiché non sono state trovate differenze all'interno dei gruppi ma solo tra i gruppi, sembra che l'uso dell'occhio sia cruciale per prendere delle decisioni: chi usava solo l'occhio destro aveva una peggiore performance, in termini di tempo di decisione, in confronto a chi usava l'occhio sinistro e ciò indipendentemente dalla direzione del giro. Di conseguenza, l'asimmetria in questo caso sembra essere cruciale per la sopravvivenza; l'uso dell'occhio sinistro potrebbe permettere, inoltre, una prontezza maggiore nell'affrontare un pericolo in un ambiente sconosciuto.

Un altro studio, svolto sempre nel 2013 dagli stessi autori, prende in esame la risposta a un predatore da parte della lucertola (*Podarcis muralis*). 46 lucertole sono state bendate a un occhio e fatte entrare una alla volta in un'arena attraverso un tubo in modo che arrivassero sempre in posizione longitudinale all'asse dell'arena. A questo punto, sempre lo stesso sperimentatore simulava l'avvicinamento di un predatore per tre volte: se la lucertola si presentava con l'occhio coperto allo sperimentatore il test era finito, se con l'occhio scoperto, si proseguiva. Sono stati valutati: la latenza nella fuga la prima, la seconda e la terza volta, la frequenza di un comportamento di ripiego a C, la durata di questo per la

prima, la seconda e la terza volta, l'occhio esposto verso il predatore durante la fuga in tutte e tre le volte e l'occhio esposto al predatore quando la lucertola fermava la fuga. Le lucertole con occhio sinistro libero si sono dimostrate più efficienti nel monitorare il predatore, mentre quelle con occhio destro cercavano in ogni modo di esporre l'occhio sinistro coperto assumendo un comportamento di ripiego a C. Le lucertole con occhio sinistro bendato non hanno effettuato il test con successo. Si noti che finché il predatore giunge frontalmente usare un ripiego a C per ristabilire la reazione più pronta può anche essere vantaggioso, ma quando il pericolo si presenta lateralmente può essere particolarmente svantaggioso: le lucertole con l'occhio sinistro chiuso cercavano di ruotare esponendo l'occhio sinistro con un'alta frequenza e velocità, a differenza di quelli con occhio destro coperto per cui la possibilità di usare il sinistro già esisteva ed erano minori il numero di ripieghi a C. Questo risultato dimostra la dominanza dell'emisfero destro nella risposta di fuga da un predatore. Simili risultati sono stati ritrovati anche tra i pesci, i rospi e gli uccelli (Vallortigara&Rogers, 2005; Vallortigara, Rogers, & Bisazza, 1999).

Bisazza et al., (1997) hanno studiato la reazione del pesce gambusia maschio di fronte ad una barriera verticale. Nel primo esperimento, dietro erano state poste quattro femmine. Il pesce veniva inserito in una vasca e, dopo essere lasciato lì 3 minuti per abituarsi, era forzatamente introdotto in un percorso che lo affacciava frontalmente alla barriera. Le variabili in gioco erano la barriera stessa, verticale o a U, e la distanza, 5 cm o 10. Sono stati, quindi, registrati il tempo di deviazione e la direzione, destra o sinistra. La differenza di tempo era significativa: il pesce ci metteva molto meno a deviare in presenza della barriera verticale ($p=0,002$). Lo stesso vale per gli indici di lateralizzazione: vi era una forte polarizzazione sinistra con la barriera verticale ($t=-2,43$, $p<0,05$), mentre non era significativa con la barriera a U ($t=1,01$). La distanza, in relazione alla barriera, non era significativa (Figura 15). Probabilmente, la scomparsa dell'asimmetria con la barriera a U è dovuta al fatto che il pesce aveva perso il contatto visivo con l'obiettivo. Come ulteriore prova, si è testata la gambusia modificando il compito: utilizzando una

barriera opaca, senza un bersaglio visivo specifico, il fine era verificare le svolte spontanee. I risultati sono stati confrontati con un'altra serie di prove con la barriera verticale, come in precedenza. Quest'ultimo riconfermava il bias a sinistra, mentre, sorprendentemente, c'era un bias anche con la barriera opaca, ma con direzione opposta (Figura 16).

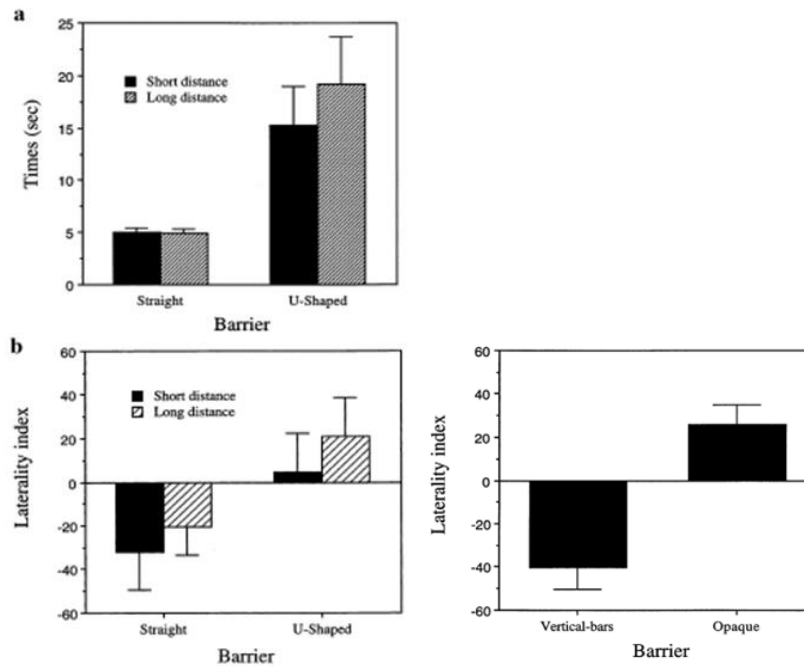


Figura 15. Indici di tempo e lateralità in dieci prove consecutive di deviazione in funzione della distanza e del tipo di barriera. (Bisazza et al., Detour test reveal task- and stimulus-specific behavioural lateralization in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*), 1997a).

Figura 16. Indici di lateralità nella gambusia con la barriera verticale (e il gruppo di femmine come target) e con la barriera opaca. (Bisazza et al., Detour test reveal task- and stimulus-specific behavioural lateralization in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*), 1997a).

Ciò farebbe pensare che la rotazione a sinistra alla vista delle femmine non può essere una tendenza motoria spontanea. Se esistesse un'asimmetria motoria allora dovrebbe essere verso destra. Nel terzo esperimento, quindi, la gambusia è stata testata con diversi tipi di bersagli per verificare se il bias verso sinistra fosse legato a uno stimolo sessuale o se potesse essere esteso ad altri importanti stimoli. I pesci, testati con un predatore fantoccio, manifestavano un bias sinistro ($t=-2,24$,

$p < 0,05$), simile a quello in presenza di femmine ($t = -3,87$, $p < 0,05$), mentre non c'era significatività in presenza di altri maschi o quando l'ambiente era visibilmente vuoto. I risultati mostrano che la gambusia tende a svoltare a sinistra quando attratto visivamente da stimoli rilevanti, quali le femmine e i predatori. Sembrerebbe che la svolta verso sinistra sia dovuta al fatto che la gambusia ha la tendenza a mantenere una fissazione monoculare con l'occhio destro. Non è chiaro se dietro vi sia anche un'asimmetria motoria, ma, probabilmente, è proprio l'uso dell'occhio destro per stimoli importanti che tende a far girare il pesce a destra in presenza della barriera opaca. A conferma di questa lateralizzazione visiva (e, quindi, non motoria), vi è un'ulteriore test (Bisazza et al., 1997): preferenze nella rotazione sono state studiate in vasche circolari con al centro dei predatori e in loro assenza. Nel primo caso, la gambusia ruotava in senso orario per mantenere la fissazione sull'occhio destro, mentre, nel secondo caso, non sono apparse tendenze significative.

Anche il pulcino, di fronte a una barriera verticale, dietro al quale si trova un oggetto d'imprinting (palla rossa con cui è cresciuto fin dalla schiusa, Figura 17), tende a ruotare verso il lato sinistro, osservando con l'occhio destro (Vallortigara et al., 1999).

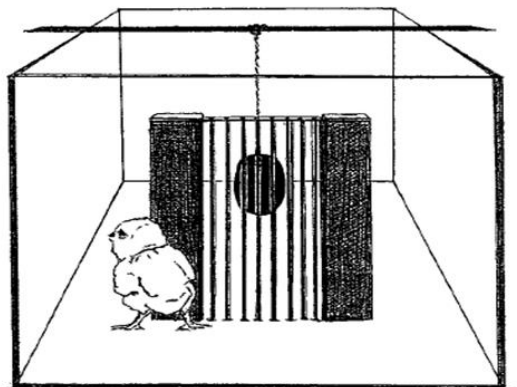


Figura 17. Rappresentazione schematica dell'apparato del test a cui il pulcino era stato sottoposto: per raggiungere la palla, deve fare una deviazione o a destra o a sinistra. (modificato da Vallortigara et al., Detour behavior, imprinting and visual lateralization in the domestic chick, 1999)

Lo spostamento nell'uso dell'occhio dipende dalla stima della novità dell'oggetto non familiare e, interessante, il giudizio sembra differire tra maschi e femmine. Il cambiamento nel test era dato dal colore della palla: da rossa (familiare), a giallo-rossa (leggera novità), al giallo (novità) e blu (grande novità). Nelle femmine, il passaggio all'occhio sinistro si accompagnava con il grado di novità, mentre nei maschi si è verificato solo nella novità moderata per poi ritornare all'occhio destro con lo stimolo blu. Una possibile spiegazione è data dal fatto che esso costituisce una fonte di paura per i pulcini maschi e, quindi, il ritorno all'occhio destro è un modo per ignorare il grande cambiamento (Andrew&Bennan, 1985; Clifton&Andrew, 1983). Questi risultati dimostrano che, comunque, l'emisfero non stimolato direttamente può comunque accedere a esperienze e tracce di memoria dell'altro emisfero, a volte prendendo anche possesso del comportamento manifesto. L'animale può mettere la stimolazione sensoriale al controllo dell'emisfero più appropriato localizzando alla sua destra o sinistra del campo visivo. La lateralizzazione cerebrale influisce sui compiti visuomotori, di conseguenza, i movimenti della testa e del corpo sono associati al tipo di emisfero che deve essere coinvolto: testa a destra, occhio sinistro, emisfero destro per determinare la posizione spaziale dell'oggetto e testa a sinistra, occhio destro, emisfero sinistro per visualizzarne i dettagli specifici (Vallortigara et al., 1996). Dharmaretnam and Andrew (1994), per primi, escogitarono un modo per studiare la lateralizzazione visiva del pulcino: lo posero con la testa all'interno di un buco e registrarono la sua fissazione. La gallina veniva vista con l'occhio destro, mentre la novità di un oggetto innocuo, come un piccolo flash di luce, con l'occhio sinistro. McKenzie et al. (1998) hanno confermato lo stesso per una gallina adulta.

Preferenze nell'uso dell'occhio sono state usate per spiegare anche le tendenze di circuitazione del delfino (Ridgway, 1986): ci sarebbe un bias di rotazione in senso antiorario (Caldwell&Caldwell&Siebenaler, 1965; Ridgway, 1972, 1986; non confermato da Marino&Stowie, 1997) che porrebbe l'occhio destro nella posizione di accedere ad importanti informazioni visive. Inoltre, Blois-Heulin et

al. (2012), hanno riscontrato che i delfini preferiscono una visione monoculare spontaneamente, piuttosto di quella binoculare (anche Delfour, 2006). Questo è dovuto alla posizione laterale degli occhi che restringe il campo visivo. L'occhio sinistro era scelto per guardare oggetti familiari già ben manipolati in precedenza, l'occhio destro, invece, per osservare oggetti per la prima volta, preferenza scomparsa successivamente. Non c'è bias nell'osservare oggetti familiari mai manipolati. Questa differenza potrebbe essere legata al tipo di analisi dei dettagli effettuata dal delfino al primo incontro con un oggetto sconosciuto che gli permette di immaginare in tre dimensioni le varie parti dell'oggetto: analisi tipica dell'emisfero sinistro (Kosslyn et al., 1989; Robertson et al., 1991; Robertson et al., 1988). Al contrario, l'analisi visiva di oggetti familiari rimane globale e quindi legata all'emisfero destro (già in precedenza confermata da Kilian et al., 2000; Delfour, 2006; Kilian et al., 2005; von Fersen et al., 2000). Gli oggetti di conoscenza intermedia non erano guidati in particolare da alcun emisfero. Tuttavia, una volta che l'oggetto sconosciuto veniva rivisto un'altra volta, esso rientrava in questa categoria (già visto da Laeng et al., 1999). Ciò dimostra anche una rapida capacità di memorizzazione da parte dei delfini e la manipolazione sembrerebbe determinare un ruolo importante per rappresentare un oggetto, conosciuto solo visivamente, nella sua globalità mentalmente, che gli permetterebbe poi di categorizzarlo, come l'ecolocazione, strettamente legata alla visione (Herman et al., 1998; Harley et al., 1996; Pack et al., 1995, 2002). Poiché i delfini sono specie migranti, è fondamentale che categorizzino oggetti nuovi rispetto a quelli familiari, affinché vi sia un rapido adattamento all'ambiente.

3.4 Considerazioni sulla lateralizzazione visiva in relazione all'ambiente e al ruolo sociale

Mentre in precedenza la lateralizzazione visiva è stata considerata puramente nella sua versione più elementare, cioè a livello del singolo in relazione a un compito o

a una situazione, senza ulteriori considerazioni, in questa sezione si analizzerà in modo più ampio, dapprima considerando la risposta dell'individuo all'interno di un determinato ambiente e, successivamente, la relazione di quest'individuo con altri simili e, quindi, la distribuzione della lateralizzazione visiva in animali cosiddetti solitari e sociali.

3.4.1 Lateralizzazione visiva e ambiente

Per quanto riguarda l'ambiente, è possibile distinguere situazioni in cui questo può essere in qualche modo suddiviso in “due domini visivi” (Lustig et al., 2012) e altri in cui, date le caratteristiche “isotrope”, non è possibile farlo. Animali che vivono vicino alla superficie, terra o acqua, identificano questo spazio come un primo mondo dedicato alla ricerca del cibo e alle relazioni sociali con gli altri simili; l'altro, invece, è quello che si trova sopra la loro testa ed è dato dal mondo dei predatori aerei. Questa situazione è comune tra gli uccelli e gli anfibi; anche il granchio violinista (*Uca vomeris*) distingue i movimenti all'orizzonte, quelli dei simili, con quelli sopra l'orizzonte, uccelli predatori (Zeil&Hemmi, 2006). Una tale divisione del mondo potrebbe aver costituito una forza evolutiva verso la lateralità, dove ogni occhio era specializzato per un dato dominio. Diversamente, animali che vivono in un ambiente di denso fogliame, in cui non ci sono riferimenti particolari e la probabilità di essere attaccati da un predatore è uguale in tutte le direzioni e distanze, la lateralità sembrerebbe essere dannosa. Si propone, qui, il confronto tra due animali esemplari: il pulcino e il camaleonte.

Il pulcino è un animale che vive sulla terra ferma, generalmente in ambienti aperti e spaziosi. La sua vita si divide tra quella a livello della sua altezza e quella in alto. Ecco che, l'uso dei due occhi per monitorare, rispettivamente e contemporaneamente, le due singole zone può essere una buona soluzione. Rogers et al. (2004) hanno messo a confronto pulcini, lateralizzati e non (paragrafo 3.7), nel duplice compito di beccare i grani e monitorare l'arrivo di eventuali predatori

contemporaneamente. I pulcini lateralizzati hanno dimostrato una miglior performance rispetto ai non lateralizzati nella gestione dei due compiti. Si sa che l'apprendimento di discriminare i grani dai sassolini è un compito della regione di Wulst nell'emisfero sinistro (Deng&Rogers, 1997,2002), mentre il controllo di nuovi stimoli, tra cui i predatori, dell'emisfero destro (Evans et al., 1993; Rogers, 2000; Rogers&Andrew, 2002). L'apparato del test consisteva in un vano centrale in cui erano disposti dei grani di cibo sparsi in mezzo a dei sassolini (le beccate di osservazione sono state segnate per un totale di 60) e due scomparti, uno per lato, costituiti da specchi angolati a 45° che permettessero di monitorare il comportamento del pulcino con delle telecamere poste sopra la testa. Il fantoccio predatore meccanico veniva fatto passare da sopra. L'apprendimento nel compito grano-sassolino si è dimostrato con una diminuzione del numero di beccate nel corso della prova e nei pulcini lateralizzati, quando allo stesso tempo veniva presentato il predatore, l'apprendimento era significativo. Mentre per i pulcini non lateralizzati, la capacità di distinguere i grani dai sassolini si deteriorava man mano che la prova andava avanti. Questo deterioramento non avveniva quando il predatore era assente. Anche ripetendo l'esperienza, prima senza predatore per allenarli e poi con, il risultato era lo stesso. Inoltre, i pulcini lateralizzati sono stati in grado di localizzare appena appariva, in media, per il 79% delle presentazioni, ruotando la testa per osservare con l'occhio sinistro per il 72% delle volte, diversamente dai non lateralizzati che ci sono riusciti solo al 63%, senza mostrare alcuna preferenza nell'uso dell'occhio e tantomeno l'atto di guardare in su. In conclusione, i pulcini lateralizzati erano molto più vigili, ma anche nella scelta dei grani; infatti, sebbene meno attenti all'arrivo di un predatore, la performance dei pulcini non lateralizzati era influenzata dalla presenza del predatore molto di più rispetto agli altri pulcini. Questa interferenza dimostra il vantaggio di avere un cervello lateralizzato, ma bisogna considerare che, anche se poche, le commissure sono necessarie comunque per mantenere ogni emisfero informato sull'altro. Avere uno "split-brain" negli umani permette di svolgere due compiti allo stesso tempo, ma per molti aspetti non è un vantaggio (Luck et al., 1989). Questi risultati

possono avere rilevanza anche nell'ambiente naturale (già Franklin&Lima, 2002 e Rogers&Andrew, 2002 l'hanno dimostrato) e, considerando la varietà di stimoli e di attenzione a cui un animale è sottoposto nell'ambiente naturale, avere un cervello lateralizzato aumenterebbe la sopravvivenza.

Il camaleonte è una lucertola arborea con occhi altamente indipendenti e ampi movimenti oculari. In risposta ad una minaccia, un camaleonte su un trespolo verticale effettua continui aggiustamenti del corpo in modo da tenersene lontano e scannerizza, a tratti monocolarmente e binocularmente, il pericolo e l'ambiente circostante, valutando la distanza con l'accomodazione monoculare (Harkness, 1977). Lustig et al., (2012) hanno condotto uno studio in cui hanno analizzato i movimenti oculari del camaleonte (*Chamaeleo chameleon*) durante la risposta di evitamento per lateralizzazione, che è asimmetrica a livello funzionale e comportamentale. Il camaleonte era esposto a una minaccia che si avvicinava in senso orario o antiorario e che poteva essere vista o monocolarmente o binocularmente. I parametri considerati erano la durata nel guardare la minaccia, la direzione e la frequenza nel cambio di occhio. Da considerarsi le particolarità di questo animale, non così comuni: occhi notevolmente indipendenti, un alto grado di decussazione del nervo ottico e una possibile lateralizzazione visiva in un habitat ricco di stimoli da ogni direzione. Se un predatore si trova sullo stesso ramo ma dal lato opposto, esso rimane immobile (Heatwole, 1968; Cuadrado et al., 2001), se, invece, si trova ad un altro angolo, il camaleonte appiattisce il suo torso lateralmente e ruota verso il lato del ramo opposto al predatore, in modo da minimizzare l'esposizione. Una volta individuata la minaccia, se questa si muove, il camaleonte si aggiusta a sua volta di conseguenza. Se il ramo è stretto, la minaccia è rintracciabile binocularmente, se largo, monocolarmente. Una volta posizionato sul trespolo, la minaccia (alias lo sperimentatore) gli si poneva di fronte a 1,2 m. Girando il trampolo, il camaleonte aggiustava sempre la sua posizione: la piena risposta a una rotazione è stata chiamata "stato stazionario", la piena sequenza di risposta "corsa" e tre corse successive "prova". La sfera visiva è stata suddivisa in tre parti: NV=non visibile, PV=visione periferica, FV=visione

frontale. L'occhio che si avvicinava allo stimolo era detto "occhio guida", l'altro, che guardava altrove, "occhio seguace" (Figura 18).

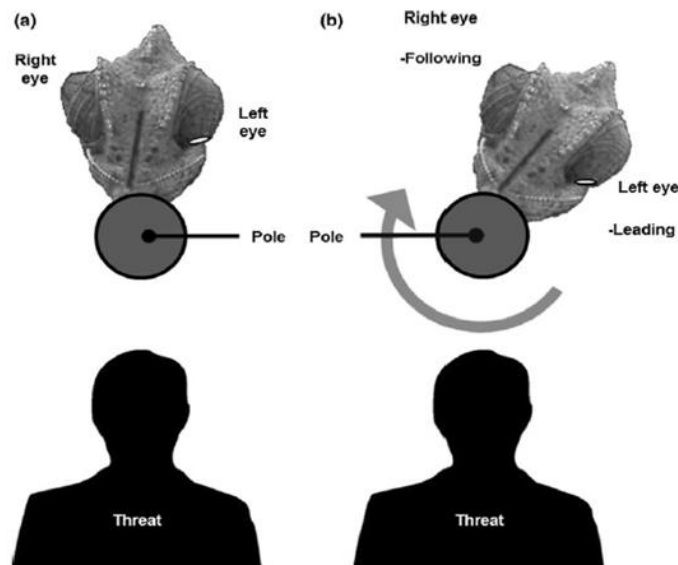


Figura 18. Aggiustamenti del camaleonte al muoversi della minaccia: A) il camaleonte le è posto frontalmente e gli occhi sono equidistanti da essa (stato iniziale), B) durante o immediatamente dopo la rotazione del trespolo, un occhio prende il ruolo di guida e si allinea verso la minaccia, mentre l'altro guarda altrove. Quando la direzione di rotazione è invertita, anche i ruoli degli occhi si invertono. (Lustig et al., Threat perception in the chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*) evidence for lateralized eye use, 2012)

Raccogliendo e confrontando i numerosi dati, si è dedotto che una differenza funzionale tra i due occhi esisteva in base alla direzione di approccio del predatore, il livello di ostruzione visiva (monoculare/binoculare) e la posizione relativa dell'occhio nel vedere lo stimolo (guida/seguace). Quando la minaccia passava da una lato all'altro, anche gli occhi si spostavano di conseguenza. In condizioni monoculari, lo spostamento dell'occhio guida destro (avvicinamento a destra) era simile a quello dell'occhio guida sinistro (avvicinamento a sinistra). Un simile passaggio si riscontrava, in condizioni binoculari, per l'occhio seguace, quando la visione della minaccia era possibile. Sotto condizioni binoculari, la durata in FV dell'occhio guida in un avvicinamento destro differiva da quello di sinistra (Figura 19). Significativa, seppur debole, una differenza tra i due occhi esisteva: l'occhio sinistro tendeva a rimanere più focalizzato sul predatore in

condizioni binoculari, rispetto all'occhio destro che, invece, si interessava di più ad altre condizioni.

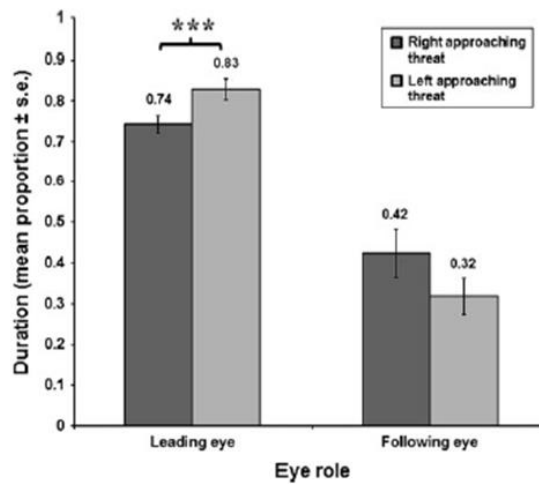


Figura 19. La durata dell'occhio guida e dell'occhio seguace rispetto alla direzione di avvicinamento in condizioni binoculari. (Lustig et al., Threat perception in the chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*) evidence for lateralized eye use, 2012)

Simili differenze sulla funzione dell'occhio potrebbero ricordare quelle ritrovate in altri vertebrati, quali i pesci, gli anuri, i rettili, gli uccelli, ma bisogna considerare che mentre in quest'ultimi esempi gli stimoli presentati erano diversi e coinvolgevano il rispettivo emisfero addetto a quel compito (lateralizzazione classica es. minaccia, cibo, simili), qui, le differenze erano ottenute da un identico stimolo presentato ai due occhi, di cui variavano solo gli attributi spazio-temporali. Inoltre, nei primi esempi la risposta era data da tutto il corpo, mentre nel camaleonte la risposta visuo-motoria è più fine e percepibile dagli ampi movimenti degli occhi. Ecco che, in questo caso, si può parlare di “ruolo dell'occhio” e non tanto di “compito”. Nei rettili sono state ritrovate carenze commissure (Shaklin, 1930; Goldby&Gamble, 1957): Shaklin (1930) ha ritrovato otto commissure, nel camaleonte, e tre decussazioni, incluso il chiasma ottico (tre di queste commissure, anteriore, posteriore e tettale, sono state ritrovate anche negli uccelli: Pearson, 1972). Le commissure interemisferiche potrebbero essere d'utilità nel spiegare il ruolo assunto dagli occhi. In assenza di queste commissure l'effetto specchio osservato in visione monoculare e binoculare non sarebbe

possibile; una spiegazione alternativa, dunque, è data dalla relativa dominanza emisferica. In condizioni monoculari, l'emisfero controlaterale istruisce l'occhio eccitato (rispettivamente destro o sinistro) a performare in un dato modo; in condizioni binoculari, l'occhio guida fornisce maggiore eccitazione sull'emisfero controlaterale, che poi dirige l'occhio sulla minaccia. Se in tutti i camaleonti l'emisfero destro è dominante allora ci si aspetta che: in visione monoculare, venga eccitato l'emisfero controlaterale, che sia dominante o meno (Figura 20 a,b), procurando così l'effetto visuo-motorio a specchio; in visione binoculare, se l'immagine incombente finisce sull'occhio sinistro, attiva l'emisfero destro, dominante, mentre l'immagine sfuggente finisce nell'occhio destro, che ecciterà

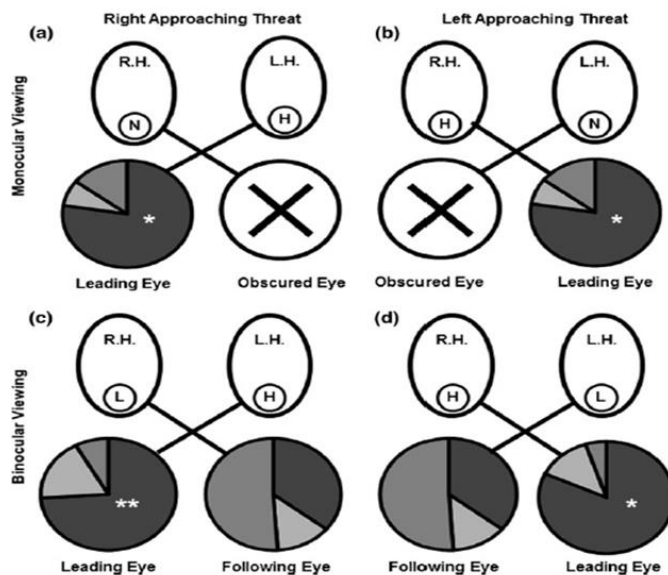


Figura 20. Modello visuo-motorio dell'occhio nel camaleonte. Nei cerchi sono indicate le durate nella FV (grigio scuro), nella PV (grigio chiaro) e nel NV (grigio medio). Gli ovali rappresentano gli emisferi secondo il livello di eccitazione: H alto, L basso, N assente. I ruoli degli occhi cambiano con il movimento della minaccia, sia in condizioni monoculari che binoculari. Nelle condizioni a,b,d le durate non differiscono, mentre in c la durata è significativamente bassa. (Lustig et al., Threat perception in the chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*) evidence for lateralized eye use, 2012)

in maniera più lieve il rispettivo emisfero sinistro (ricordando la condizione monoculare in cui l'emisfero destro è poco influenzato dal sinistro; Figura 20 b vs

d), se l'immagine incombente è catturata dall'occhio destro (Figura 20 c), l'emisfero sinistro verrà particolarmente eccitato passandogli il ruolo di occhio guida, mentre l'occhio sinistro, che avrà trasmesso un basso segnale all'emisfero destro, diverrà l'occhio seguace. Quest'ultimo caso potrebbe assomigliare alla situazione monoculare (Figura 20 a), ma, in realtà, non è così poiché l'emisfero destro influenza il sinistro, comportando durate più brevi, rispetto a quelle monoculari, nell'occhio destro. La lateralizzazione dell'occhio ottenuta da questi risultati è sorprendente, in quanto la probabilità di incontrare un predatore è uguale da tutte le parti e un'asimmetria nel sistema sensoriale potrebbe essere un difetto (Rogers, 2000; Lippolis et al., 2002). Questa riflessione lascia aperta la questione di quale sia il vero aspetto funzionale della lateralizzazione ritrovata in questo studio.

3.4.2 La lateralizzazione visiva a livello di popolazione

È interessante notare che molte specie di animali posseggono la stessa direzione di lateralizzazione, ma con quale criterio questo avvenga è in fase di studio. Si è notato che specie che devono interagire tra di loro hanno sviluppato una lateralizzazione a livello di popolazione (Ghirlanda&Vallortigara, 2004), il che suggerirebbe una relazione tra la lateralizzazione e il comportamento sociale. Di per sé, l'efficienza del cervello individuale non richiede l'allineamento di lateralizzazione con la popolazione (Vallortigara, 2006). Robins et al. (1998) hanno visto che i rospi mostrano un bias di popolazione nel colpire i simili quando visti alla loro sinistra ed ignorarli se sono sulla destra. Curiosamente, gli stessi risultati sono stati ottenuti in una varietà di altre specie, filogeneticamente molto disparate (Vallortigara, 2006): negli uccelli (pulcino domestico, Rogers et al., 2000), nelle lucertole (Deckel, 1995), nei babbuni Gelada (Casperd&Dunbar, 1996), nei cavalli (Rogers, 2002; Rogers et al., 2013a). Un altro compito lateralizzato a livello di popolazione è la risposta di fuga da un predatore: i rospi saltano via se questo si presenta a sinistra (Lippoli et al., 2002) e anche uccelli e

mammiferi (Vallortigara & Rogers, 2005a for a review). I pulcini hanno mostrato di usare l'occhio destro per codificare il colore e l'occhio sinistro per la posizione (Vallortigara et al., 1996; Vallortigara et al., 2004); il cavaliere d'Italia becca i predatori in modo preciso quando si trovano nel campo destro e utilizza l'occhio sinistro durante il corteggiamento e l'accoppiamento (Ventolini et al., 2005); come il pulcino, anche il cavaliere nero, il diamante mandarino, il piccione e la quaglia discriminano meglio i grani di cibo usando l'occhio destro (Andrew, 1991, 2002; Andrew et al., 1982; Rogers, 1991; Gu`ntu`rku`n, 1997, 2002; Alonso, 1998; Valenti et al., 2003). Molti animali, quindi, sembrano usare un'asimmetria visiva quotidianamente, eppure questo sembrerebbe costituire uno svantaggio se si verificasse a livello di popolazione: un predatore, ad esempio, potrebbe imparare benissimo attraverso l'esperienza che la preda scappa sempre dalla stessa parte, sarebbe prevedibile. Il vantaggio, semmai, esisterebbe a livello individuale, in cui ognuno possiede la propria lateralizzazione. Sicuramente, quindi, deve esistere un vantaggio a livello di popolazione che supera lo svantaggio di essere lateralizzati a livello di popolazione. Nel comportamento di tutti i giorni, in animali con occhi laterali, per esempio, la coordinazione del singolo con quello degli altri è importante. I banchi di pesci ne sono un modello: la miglior direzione per sfuggire a un predatore dipende dalla direzione presa dalla maggior parte degli individui nel banco, se un occhio dicesse l'opposto non ci sarebbe più una coesione di gruppo. È come dire che l'integrità di un individuo dipende dalla sua capacità di conformarsi al resto del gruppo. Un caso analogo è stato rilevato nei pulcini (Rogers & Workman, 1989): i gruppi lateralizzati costituivano gerarchie più stabili rispetto ai non lateralizzati. Questo ragionamento conduce all'idea che la lateralizzazione a livello di popolazione sia tipica delle specie "sociali" piuttosto che di quelle "solitarie". Ma non è così facile poter fare questa distinzione, in quanto il grado di socialità delle specie varia in un ampio intervallo. I vertebrati superiori sembrerebbero essere tutti classificabili come animali sociali, anche se, in realtà, non se ne può parlare con certezza; tra i pesci, invece, è possibile distinguere i solitari, i molto sociali, che sono lateralizzati a

livello di popolazione, e i poco sociali, di cui il 40% è lateralizzato a livello di popolazione e il 60% a livello individuale (Figura 12; Bisazza et al., 1999). Un fenomeno simile è stato riscontrato anche tra le api, in un ambito diverso: in quelle che vivono in aggregazione è stata trovata una predilezione per l'antenna destra, nel compito di associare uno specifico odore con una ricompensa di cibo, pari a circa il 100%, mentre quelle solitarie non la mostravano affatto (Anfora et al., 2010). Lo stesso si può dire per gli scimpanzé nella pesca delle termiti (Lonsdorf&Hopkins, 2005), i quali mostrano anche delle sottopopolazioni regionali nella preferenza della mano. Inoltre, molti di quegli animali considerati solitari hanno antenati sociali e, quindi, potrebbero aver mantenuto la lateralizzazione a livello di popolazione. Un ragionamento affine può essere condotto anche considerando l'ontogenesi: tra gli anuri, ad esempio, i girini sono sociali e manifestano una lateralizzazione a livello di popolazione, mentre gli adulti sono solitari, ma mantengono la lateralizzazione dall'età giovanile (Vallortigara, 2006). Si propongono qui dei test eseguiti sui pesci, esemplari del modello di lateralizzazione a livello di popolazione e delle sue possibili strategie. Il comportamento anti-predatorio è stato confrontato tra le specie sociali e non. Si è visto che creare un banco (school, per definizione, è un'aggregazione caratterizzata dal movimento nella stessa direzione, dalla stessa velocità e dal mantenimento della stessa distanza tra i componenti, Pitcher, 1983; Figura 21), per un pesce, è un semplice principio egoistico di sopravvivenza (teoria dei giochi, Dawkins, 1976).

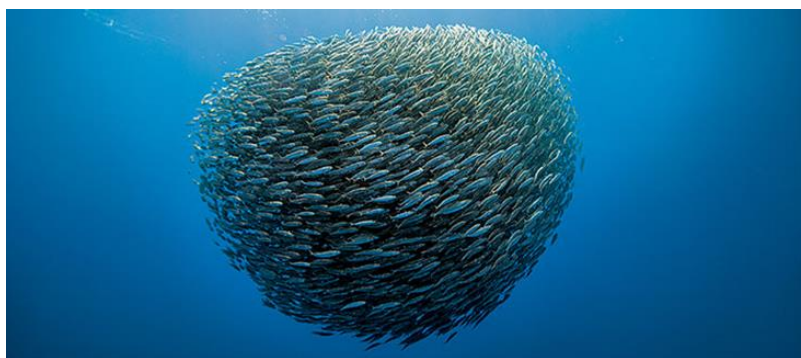


Figura 21. Un banco di pesci (school). (<http://www.mezzo-pieno.it/mezzo-curioso/lunione-fa-la-forza-aggregazione-o-banco-di-pesci.html>)

L'aggregazione è una caratteristica peculiare delle specie acquatiche (Motta&Wilga, 2001; Shaw, 1978; Wassersug et al.,1981) e potrebbe essere apparsa presto nell'evoluzione dei vertebrati. Si è dimostrato che l'abilità di nuotare con altri individui in modo coordinato ha un grande impatto sull'integrità dell'individuo, in quanto permette di ridurre i costi energetici della locomozione, fornisce una maggiore protezione dai predatori, una maggior efficienza nella ricerca di cibo e altri possibili vantaggi (Pitcher et al. 1982a; Pitcher&Parrish 1993; Krause et al. 2000). È stato visto, anche, che le specie che vivono in zone ad alta predazione sono fortemente lateralizzate, diversamente da quelle di zone a bassa predazione (Brown, 2004). I due gruppi erano stati posti di fronte a tre situazioni: scena vuota, un oggetto nuovo e un predatore. I pesci che hanno vissuto sia l'alta sia la bassa predazione differivano nel loro uso di occhio preferenziale per vedere gli oggetti dietro la partizione, il che documenta un caso di variazione della popolazione a livello comportamentale e dimostra come la pressione predatoria possa influenzare lo sviluppo della lateralizzazione. I pesci provenienti da zone di alta predazione hanno mostrato risposte significative, con occhio destro usato per individuare il predatore, occhio sinistro per visualizzare un oggetto nuovo e nessuna preferenza per la scena vuota, mentre quelli di bassa predazione mostravano un'insolita predilezione dell'occhio destro per la scena vuota e indifferenza per le altre due. Questi risultati suggeriscono che la variazione della pressione predatoria abbia un ruolo chiave nell'evoluzione della lateralizzazione nei pesci: nelle specie gregarie, gli individui devono essere in grado di monitorare contemporaneamente predatori e compagni, cosa che è improbabile si sviluppi in pesci che non hanno avuto molti contatti con i predatori. In un altro esperimento, si è analizzato il comportamento dei pesci quando si trovavano ad affrontare il tipico "dilemma del prigioniero": un esempio di cooperazione tra individui non imparentati. È normale, in un gruppo di pesci, che due individui si allontanino per ispezionare un potenziale predatore (Magurran&Pitcher, 1987; Magurran&Segers, 1990): il rischio di essere predati è uguale se i due pesci si avvicinano simultaneamente ma non se uno dei due

rimane un po' più indietro. Già Milinsky (1987) aveva notato che lo spinarello si avvicina solo se lo specchio che simula il compagno è parallelo e non inclinato, il che lo farebbe supporre lontano e non cooperante; Bisazza et al. (1999) hanno testato la posizione dello specchio sulla gambusia, verificando che l'ispezione è più probabile che avvenga quando l'immagine è presente sul lato sinistro. Lo stesso è successo quando è stato usato uno stimolo videoregistrato in cui le sequenze dei predatori erano mescolate a quelle dei loro simili. Un importante studio è stato condotto da Bisazza&Dadda nel 2005, i quali hanno confrontato le performance tra banchi di pesci con alta e bassa lateralizzazione. Usando come test la deviazione, sono stati selezionati due gruppi lateralizzati a sinistra (LL), due a destra (LR) e uno che possedeva eguali preferenze (LN). Nella prima parte dell'esperimento, banchi costituiti da pesci non imparentati sono stati posti in un ambiente sconosciuto e ne sono stati monitorati la distanza inter-individuale e il grado di allineamento, nella seconda parte la posizione assunta in un banco misto dai vari pesci a seconda della loro lateralizzazione. Non sono state riscontrate differenze tra le due linee di lateralizzazione (LL e LR) e, per questo motivo, sono stati compattati per le considerazioni successive. I pesci LL-LR dimostravano una considerevole coesione rispetto ai pesci non lateralizzati (LN). Spesso, si isolava una coppia di pesci, una guida e un seguace: quest'ultimo osservava il compagno con un occhio (in LR il sinistro, in LL il destro, in LN nessuna preferenza) e l'ambiente con l'altro. Un piccolo gruppo randomizzato è stato valutato: esso mostrava meno efficienza di un gruppo totalmente lateralizzato e la sua performance si avvicinava a quella di un gruppo LN. Si è notato che la parte centrale nei banchi era occupata da pesci lateralizzati piuttosto che non; sono stati registrati 130 casi in cui un pesce perdeva il gruppo e nel 56,9% dei casi si trattava di un pesce LN. Si deduce, quindi, che i pesci lateralizzati dimostrano maggior coesione e allineamento con i compagni in un ambiente nuovo. La posizione stessa, però, all'interno di questo gruppo è importante: il centro apporta maggior protezione dai predatori e più fluidità nei movimenti (Krause et al., 1998b; Bumann et al., 1997; van der Lingen, 1995; Svendsen et al., 2003). Il fatto

che gli individui lateralizzati rispondano a tutte queste caratteristiche fa pensare che questa condizione comporti loro dei vantaggi, non a caso erano gli individui LN a perdersi di più dal gruppo. D'altra parte, l'esperimento mostra anche che non è il tipo di direzionalità a fare la differenza (i risultati di LR sono uguali a LL) e questo conduce all'ipotesi che vi sia un vantaggio di base a livello computazionale. In un piccolo gruppo, i pesci sembrano cercare simili con lo stesso bias; non si sa se questo si possa estendere anche a gruppi più grandi, anche perché sono state dimostrate popolazioni con diverso grado di lateralizzazione (De Santi et al., 2001; Brown, 2004). Sicuramente, il maggior beneficio viene tratto da cooperazione tra individui aventi la stessa direzionalità.

3.5 La lateralizzazione visiva: occhi laterali e occhi frontali

Nei casi fin ora considerati, gli occhi sono posti lateralmente. Ognuno di essi è adibito a un determinato compito o situazione, il che è, almeno teoricamente, nonostante la sembianza contro intuitiva della lateralizzazione (svantaggio di un lato rispetto all'altro), pressoché accettabile (due fissazioni contemporanee). Di fatto, la visione sostenuta da uccelli e pesci (Figura 22) è comunemente monoculare: la scelta dell'occhio determina l'analisi visiva che deve essere effettuata.

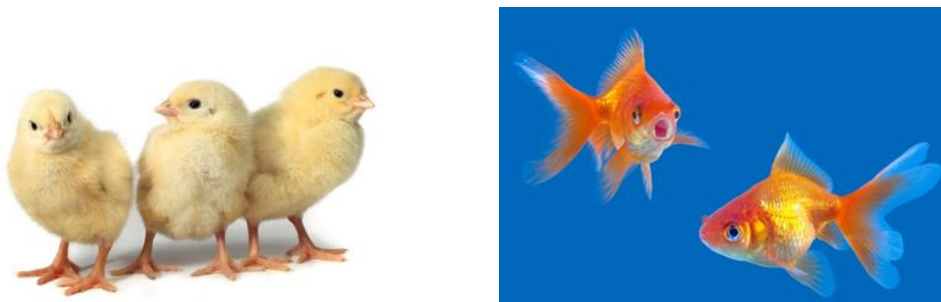


Figura 22. In evidenza gli occhi laterali del pulcino (uccelli) e del pesce rosso (pesci).
(<http://www.terretruria.it/comunicazioni/50>)
(http://www.petsparadise.it/ultime_notizie/lincredibile-memoria-dei-pesci-rossi/)

Apparentemente, infatti, uccelli e pesci sono in grado di azionare l'emisfero più appropriato alla condizione, fissando con l'occhio controlaterale. Inoltre, non bisogna dimenticare che, in questi animali, la decussazione del nervo ottico è totale/quasi totale, quindi le informazioni di ogni occhio giungono (prevalentemente) nell'emisfero controlaterale. Per quanto concerne gli animali con occhi frontali, si sarebbe portati a pensare che essi non manifestino un simile fenomeno proprio per il fatto che gli occhi lavorano insieme e formano due campi ampiamente sovrapponibili. Eppure, vi è la possibilità che anche in questi animali la lateralizzazione visiva esista.

Vallortigara et al. (1998) hanno ottenuto un'impressionante dimostrazione attraverso lo studio del comportamento di caccia di tre specie di rospi (il rospo smeraldino europeo *Bufo viridis*, il rospo comune europeo *Bufo bufo*, il rospo delle canne sud americano, *Bufo marinus*, introdotto in Australia). Una preda è stata attaccata e appesa ad un filo che si muoveva meccanicamente in modo orizzontale, entrando dapprima nel campo destro o nel campo sinistro a seconda del punto di partenza. Quando la preda si muoveva in senso orario (da sinistra), quasi tutti i colpi della lingua si dirigevano nel campo binoculare destro; quando in senso antiorario (da destra) si verificava una più simmetrica distribuzione dei colpi tra il campo binoculare destro e sinistro (Figura 23).

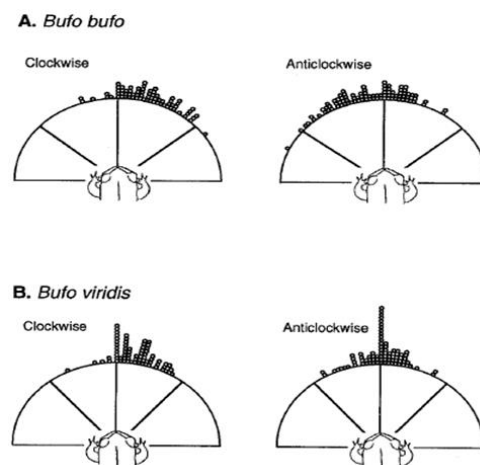


Figura 23. Risposi della lingua al movimento della preda. (modificato da Vallortigara et al., Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads, 1998)

Così, sembra necessaria la stimolazione del campo destro per poter evocare la risposta: anche quando la preda partiva da sinistra, il colpo era sferrato solo quando questa arrivava a destra. È come se l'emisfero destro fosse affetto da una sorta di eminegligenza visiva. Anche i colpi di lingua verso i simili durante la caccia sono stati studiati. Essi hanno mostrato un bias a livello di popolazione nel colpire i simili quando occupavano il campo di sinistra (Figura 24, Robins et al, 1998) e ignorarli in quello di destra.

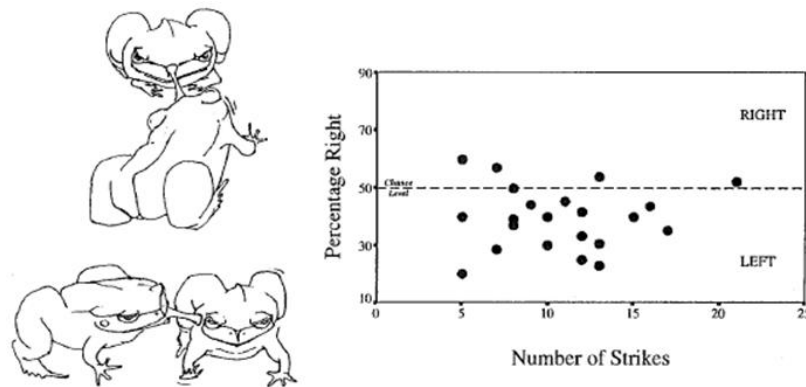


Figura 24. La distribuzione dei colpi rivolti ai simili nel capo destro del rospo *B.marinus*; significativamente i colpi erano più a sinistra che a destra. (modificato da Vallortigara et al., Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads, 1998)

Questi risultati ricordano in modo impressionante quelli ritrovati nei vertebrati superiori (pulcini, piccioni, polli, lucertole).

Anche i babbuini hanno dimostrato la loro aggressività verso i simili sul lato sinistro. Casperd&Dunbar (1996) hanno testato le preferenze di campo visivo nei babbuini *Gelada* maschi (Figura 25) durante il comportamento agonistico e nel comportamento dopo la lotta, analizzando filmati e fotografie da uno scatto/s e controllando la posizione delle ferite facciali inferte. Le preferenze di campo visivo sono state determinate osservando da quale parte della linea mediana il volto del soggetto era orientato rispetto all'avversario: se quest'ultimo si trovava alla sinistra del soggetto, il campo usato era il sinistro, come mostrato dalla propensione della testa.



Figura 25. Babbuino Gelada in atteggiamento minaccioso. Si possono notare gli occhi frontali. (<http://phys.org/news/2013-02-secret-rendezvous-geladas-conceal-monkeying.html>)

Sebbene non fosse possibile misurare anche il grado di spostamento dalla fovea, l'obiettivo principale era quello di determinare quale parte del campo era maggiormente stimolata e, di conseguenza, quale emisfero cerebrale (se l'avversario non è centrale rispetto al campo, ovviamente uno dei due campi monoculari riceverà più informazioni). Per evitare che ci fosse una deformazione del bias, le coppie combattenti erano costituite da individui sempre differenti, tranne in 2 casi (su 48 scontri). Quando possibile è stato anche valutato il grado di emotività coinvolto in combattimento, scambio di minacce e semplice avvicinamento senza aggressione. Questo perché molti studi hanno dimostrato che informazioni emotive e percettive influenzano l'uso del campo visivo nelle scimmie antropomorfe (Manning et al., 1994; Hopkins&Bard, 1993; Ifune et al, 1983). Dai risultati si evince che, durante la lotta, il campo visivo di sinistra è preferenziale e anche durante le minacce. Diversamente da quanto atteso, invece, non vi era alcun bias nelle ferite facciali, forse perché la velocità della lotta è tale da non permettere di assumere in tempo una determinata posizione o, alternativamente, solo gli animali svantaggiati vengono colpiti. Inoltre, dopo il conflitto solo il soggetto manteneva un posizione a sinistra, forse perché il rivale non aveva più intenzione di attaccare allontanandosi, al contrario del soggetto che affermava ancora la sua posizione di combattimento controllando l'avversario. Un'altra cosa che si è notata è che, sebbene il campo sinistro fosse il più frequente, non era usato equamente: primeggiava nelle situazioni di alta e bassa

emozione, ma non in quelle intermedie. Una possibile spiegazione è che, in questo caso, era meno prevedibile l'intenzione dell'avversario in quanto non manifestamente segnalata; in alcuni casi, potrebbe addirittura trattarsi solo di un approccio amichevole o di monitoraggio dell'avversario. In conclusione, le preferenze del campo visivo osservate sembrano indicare una dominanza dell'emisfero destro nel trattamento delle informazioni emotive, anche se non si escludono altre correlazioni possibili, quali l'elaborazione dei segnali uditivi, delle informazioni visuo-spaziali, il controllo lateralizzato dell'espressione facciale e la segnalazione asimmetrica del viso. Sempre nel 1996, comunque, Drews esaminando le carcasse del babuino selvatico (*Papio cynocephalus*) ha ritrovato un maggior numero di ferite sulla parte destra della testa, in corrispondenza con la preferenza sinistra ritrovata in questo studio. Questo è simile al ritrovamento fatto in precedenza da Jarman (1972) sugli impala: sebbene queste cicatrici dipendano anche dal momento in cui si sono formate e anche dalla variabile posizione dell'individuo nel combattimento o dall'eventuale lateralizzazione del singolo, confrontando specie così profondamente divergenti è evocativa una preferenza di risposta aggressiva ai simili sulla sinistra (Rogers, 2000).

Una propensione nell'uso dell'occhio è stata evidenziata anche nei primati. Rogers et al. (1994) hanno misurato la preferenza oculare nel galago dalle piccole orecchie (*Otolemur garnettii*, Figura 26) usando due condizioni di prova: in una dovevano guardare attraverso una griglia e nell'altra attraverso un piccolo foro. Nel test della griglia, oltre la quale era stato posto dapprima il tester e, in seconda istanza, del cibo, tutti gli individui (4 femmine e 2 cuccioli) avevano preferito l'uso dell'occhio sinistro, mostrando una preferenza a livello di gruppo, e questa non era correlata alla manualità per prendere il cibo. Di fronte ai loro cuccioli, tenuti in mano dal tester, questa preferenza era cambiata o, comunque, era debole o inesistente a sinistra. In presenza di stimoli nuovi (una scimmia giocattolo, il tester che indossa una maschera, un serpente di gomma), invece, vi era un

significativo spostamento sull'occhio destro in due soggetti, in cui vi era un'evidente stato di eccitazione o paura.



Figura 26. *Otolemur garnettii*: visibili i suoi due occhi frontali e grandi, tipici di un animale notturno. (<http://www.arkive.org/small-eared-greater-galago/otolemur-garnettii/>)

Hook-Castigan&Rogers (1995) hanno misurato preferenze motorie e sensoriali nelle marmotte comuni (*Callithrix jacchus*). L'indice sensoriale era dato dalla preferenza nell'uso dell'occhio. Le correlazioni sorte nei test motori hanno fatto supporre che un emisfero controlli l'alimentazione e l'uso lateralizzato della bocca e l'altro emisfero si occupi del raggiungimento visuo-spaziale, senza un bias nei compiti motori. Nel test per la preferenza dell'occhio, 7 soggetti su 8 preferivano l'uso dell'occhio destro, suggerendo un'emisferica specializzazione per questa funzione.

Ovviamente, a causa della completa decussazione del nervo ottico, le proiezioni visive di pesci e uccelli si dirigono essenzialmente nell'emisfero controlaterale; ma va notato che anche nei mammiferi con occhi piazzati frontalmente ci sono differenze negli input di un occhio ad ognuno dei due emisferi. Infatti, sebbene ogni occhio mandi informazioni sia all'emisfero destro che all'emisfero sinistro, le fibre della metà mediale della retina, che s'incrociano verso il controlaterale, sono più spesse rispetto a quelle laterali che raggiungono l'ipsilaterale (Bishop et al., 1953). Le fibre che s'incrociano, dunque, trasmettono il segnale molto più velocemente e possono dominare sulle fibre che non si intersecano (Proudfoot,

1983; Walls, 1953). Coerentemente con questa teoria sono state dimostrate preferenze nella visione negli umani (Adam et al., 1992) e nei primati non umani.

3.6 La lateralizzazione visiva nell'uomo

Nell'uomo, le asimmetrie percettive si manifestano solo sotto determinate e innaturali condizioni, come la breve presentazione di stimoli (vista tachistoscopica) o in presenza di più input in competizione (ascolto dicotico).

3.6.1 Preferenze nelle direzioni di sguardo

L'uomo, obbligato a un uso coniugato degli occhi e ad una visione binoculare, ovviamente, non manifesta una spiccata lateralizzazione visiva, eppure sembra esista un meccanismo simile a quello osservato negli uccelli nel coinvolgimento dei due emisferi per compiti visivi differenti (vedi Dharmaretnam&Andrew, 1994). La dominanza di un emisfero piuttosto che dell'altro in compiti verbali o spaziali è rivelata dai movimenti degli occhi a destra o a sinistra, rispettivamente, a condizione che non vi siano fattori esterni che influenzino lo sguardo (Gur&Gur, 1977); inoltre, muovendo la fissazione a sinistra si attiva l'analisi delle strategie nell'emisfero destro, fissando a destra, quelle dell'emisfero sinistro (Gross et al., 1978). Sin dal 1890 è stato osservato che la stimolazione elettrica di alcuni siti di un emisfero poteva produrre la deviazione degli occhi verso la parte opposta. La direzione dei movimenti coniugati laterali dell'occhio, quindi, potrebbe fornire indicazioni per capire il tipo di processamento dell'informazione emisferica intrapresa da un individuo. Trevarthen (1972) aveva discusso quest'argomento suggerendo che gli animali con simmetria bilaterale avevano dovuto evolvere un sistema d'integrazione senso-motoria che avrebbe generato il riflesso di orientazione verso la fonte di stimolazione. In quelli con decussazione totale, questo movimento era verso il lato controlaterale. Anche nell'uomo, che

possiede processi lateralizzati, il riflesso di orientazione verso lo spazio controlaterale ha la tendenza di accompagnare l'attività. A conferma di questo, sono stati condotti alcuni esperimenti. Di solito, quando un soggetto deve affrontare un interrogatore interrompe il contatto visivo o a destra o a sinistra (Teitelbaum, 1954). Day (1964) osservò che questa direzione era presso che costante per un dato individuo. Duke (1968) chiamò questi soggetti rispettivamente "right-movers" e "left-movers". In diversi studi, Day (1964, 1967a,b, 1968) rivelò delle differenze nella direzione in merito ad esperienze di ansia, stile di linguaggio, stile cognitivo e a variabili della personalità. Bakan&Shotland (1969) scoprirono che i right-movers performavano meglio dei left-movers in compiti specifici che richiedevano attenzione visiva. D'altra parte, i left-movers riportavano immagini visuali più chiare ed erano più fluenti verbalmente. Inoltre, mostravano un'attività EEG alpha di riposo, si specializzavano più frequentemente in ambiti umanitari e sociali all'università e, al test scolastico attitudinario (SAT), erano migliori nella sezione verbale. Diversamente, i right-movers avevano una minor attività EEG alpha, eccellevano di più nelle scienze e al SAT avevano un punteggio più alto in matematica (Bakan, 1969, 1971; Bakan&Svorad, 1969). In un'altra tipologia di esperimento, Bakan (1971) aveva confermato che in base al genere del problema gli occhi si muovevano dalla parte opposta all'emisfero maggiormente innescato, ma questo sembrava in contraddizione con gli studi di Kinsbourne (1972) e Kocel et al. (1972) che avevano sottoposto dei soggetti a delle domande poste dallo sperimentatore posizionato dietro di loro: si è concluso che la direzione di sguardo in risposta alle domande era determinato sia dal tipo di problema proposto sia dalla tendenza caratteristica di ogni individuo di "usare" un certo emisfero. Un altro studio interessante è stato svolto da Gur et al. (1975), i quali analizzarono la relazione tra il movimento degli occhi e la scelta del posto in un'aula in cui i laureandi preferivano sedersi. A tutti veniva posto un questionario in cui era presentato un diagramma dell'aula e specificato che questa era illuminata artificialmente, che era possibile vedere bene da qualsiasi punto e che la porta era

sulla parte posteriore centrale; dopodiché era chiesto di segnare il posto in cui si sarebbero seduti, pensando a quello scelto nell'ultimo periodo. Inoltre, venne domandato loro se avevano preferenze per temi leggeri, come l'arte, o più impegnativi, come la matematica e la fisica; se questa era presente bisognava segnarela sopra il posto. Successivamente, gli studenti (74 soggetti) sono stati classificati in left-movers (21 soggetti, 70% giri a sinistra) e right-movers (23

soggetti, 70% giri a destra), o bidirezionali con il test classico. I primi preferivano sedersi sul lato destro più frequentemente rispetto ai right-movers e, viceversa, i secondi preferivano sedersi sul lato sinistro più frequentemente dei left-movers. Inoltre, tra quelli che avevano indicato un tema impegnativo (28 soggetti), la gran parte (22 soggetti) ha dichiarato di preferire il lato sinistro. A questo proposito, non c'erano differenze tra right-movers and left-movers, ma dei 6 che avevano indicato la risposta opposta, 5 erano mancini. Questi risultati suggeriscono che le preferenze destra-sinistra nella scelta del posto in classe potrebbe essere influenzato dal bias dell'attivazione emisferica come misurato dal movimento coniugato laterale degli occhi.

3.6.2 Preferenze nella relazione tra campo visivo e mano

Nel tempo, le asimmetrie di controllo motorio sono sempre state confinate alla scelta dell'arto da usare per un certo compito, separandole dalla lateralizzazione percettiva, ma, come sottolineato all'inizio del paragrafo 3.1, la lateralizzazione visiva sembra svolgere un grande ruolo nelle asimmetrie motorie. Si presentano, in seguito, alcuni studi sulla preferenza dei campi visivi per la presa manuale nell'uomo.

Per afferrare un oggetto, il cervello deve analizzare l'input visivo per stimare i dettagli dell'oggetto rilevanti per la presa: forma, taglia, il centro di massa, l'aspetto della superficie (Blake, 1992; Voldouris, 2012). Quando afferriamo con una mano, l'emisfero che guida questi movimenti è prevalentemente quello controlaterale (Davare et al., 2007; Rice et al., 2007), ma ci si chiede se vi sia una

preferenza analoga anche per i campi visivi ai primi stadi dell'analisi visiva per calcolare la presa. Per quanto riguarda la presa bimanuale di un singolo oggetto, Le&Neimer (2013a,b) hanno rilevato che vi è una preferenza nel campo visivo sinistro e Le et al. (2014) hanno verificato che è l'emisfero destro ad averne il controllo senso-motorio. Riguardo, invece, alla presa monomanuale, Shimuelof&Zohary (2006) avevano dimostrato che l'attività del cervello variava come funzione del campo visivo nell'emisfero destro, ma non nel sinistro: il compito richiesto qui era più che altro di osservazione della presa, ma, indirettamente, evidenziava la presenza di un bias. Le&Neimer (2014) hanno provato a ricondurre l'esperimento per la presa con una sola mano: non era chiaro, infatti, se l'analisi visiva dell'oggetto si rifacesse di più su input provenienti dal campo controlaterale piuttosto che ipsilaterale, rispetto alla mano usata, da un campo visivo dominante, indipendente dalla mano che afferra, o se equamente da entrambi i campi. È stato chiesto, dunque, ad alcune persone destre di fissare un oggetto a destra o a sinistra e poi afferrarlo prima con una mano e poi con l'altra (Figura 27).

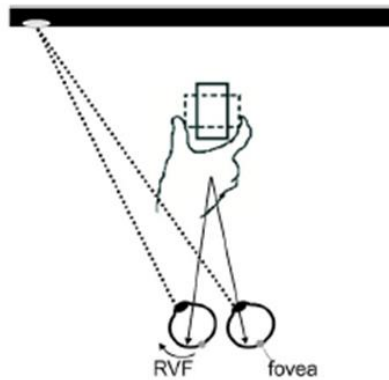


Figura 27. Ai partecipanti era chiesto di fissare l'oggetto sia sulla destra sia sulla sinistra: nel primo caso veniva coinvolto il campo visivo sinistro, nel secondo il campo visivo destro. L'oggetto era presentato orizzontalmente o verticalmente e doveva essere afferrato con il pollice e l'indice che dovevano posizionarsi rispettivamente sul lato sinistro e destro dell'oggetto. (Le&Niemeier, A right hemisphere dominance for bimanual grasps, 2013a)

I partecipanti tenevano la testa ferma su una mentoniera, gli occhi erano coperti da occhiali opachi (che al via diventavano trasparenti) e la mano era in una posizione

di partenza in cui indice e pollice erano adiacenti. L'oggetto veniva posizionato nel buio dallo sperimentatore su un piedistallo: l'orientazione era orizzontale o verticale in maniera casuale, determinata da un calcolatore. Per partire con il test, appariva un punto rosso di fissazione sullo schermo oltre l'oggetto, su cui i soggetti dovevano rivolgere lo sguardo: una volta che le luci erano accese, quello era il punto di fissazione dell'oggetto. Dopodiché i partecipanti muovevano la mano (la destra nel primo esperimento, la sinistra nel secondo). Solo le prese di precisione con pollice e indice erano permesse ed era richiesto di muoversi il più velocemente possibile senza sacrificare l'accuratezza. Dopo 2500 ms, tutto ritornava buio e gli occhiali ritornavano opachi. Si noti che fissando l'oggetto sulla sinistra si coinvolge l'emisfero destro (RVF), fissandolo a destra l'emisfero sinistro (LVF). Ovviamente, più la distanza tra indice e pollice (MGA) si avvicina alla larghezza dell'oggetto, maggiore è la precisione in quel dato campo visivo. In conclusione, per la presa con mano destra, gli oggetti nel campo visuale destro (fissazione a sinistra), erano afferrati con miglior abilità di quando si trovavano nel campo visuale di sinistra (fissazione a destra). Oppositamente, per la presa con la mano sinistra, gli oggetti nel campo visuale sinistro, erano afferrati con miglior abilità di quando si trovavano nel campo visuale destro. Ciò suggerisce che l'emisfero controlaterale risponde della domanda senso-motoria. Inoltre, la presa con la mano destra differiva da quella sinistra in diversi aspetti: MGA era più largo nella sinistra e il percorso della mano era più piatto rispetto al destro. Inoltre, si distinguevano per la forza degli effetti nel campo visivo: la presa sinistra differiva molto tra campo destro e sinistro, ma non per la presa destra in cui era molto meno pronunciato. Gli autori suggeriscono che le cause di queste differenze possono essere due: da una parte, il fatto che, nella presa destra, questo non si sia verificato forse è perché questa mano è privilegiata nell'accoppiamento visuo-motorio o perché è più capace nelle forme propriocettive, dall'altra parte, ipotesi più plausibile, l'emisfero sinistro è più versatile nell'analisi visiva degli oggetti in entrambi i campi visivi, forse per permettere una miglior flessibilità di azione alla mano dominante destra attraverso tutto il campo visivo. Questi studi,

oltre all'aver fatto luce sui processi visivi legati al controllo motorio della presa, hanno anche un significato clinico in quanto potrebbero essere utili nel rifinire programmi di riabilitazione per i pazienti con deficit motori dopo danni corticali, conseguenti all'ictus (Metrot et al., 2012).

3.6.3 Preferenze tra i campi visivi

Un altro studio incentrato sui campi visivi, è quello di Garcea et al. (2012), che parte dal dato assodato che il primo stadio corticale dell'elaborazione visiva processa le informazioni dal campo controlaterale (Engel et al., 1997; Felleman&Van Essen, 1991). Questo studio ha evidenziato molti bias nell'elaborazione visiva di diversi stimoli che apparivano in determinate parti del campo visivo controlaterale all'emisfero che rappresenta quel dominio: ad esempio, il campo visivo destro (RVF) ha un vantaggio nel riconoscimento di parole stampate (Bub&Lewine, 1988; Finkbeiner et al., 2006; Hunter&Brybaert, 2008) e anche nella manipolazione degli oggetti nella gran parte degli individui (Johnson&Frey, 2004; Kroliczak&Frey, 2009). Il primo obiettivo del loro esperimento, era quello di dimostrare che la sovra-rappresentazione della conoscenza dello strumento nell'emisfero sinistro porta a un vantaggio del RVF nel processo visivo degli strumenti. In secondo luogo, sapevano che il lavoro di filtrazione delle informazioni visive si divide tra la via dorsale e la via ventrale. La prima va dalla corteccia visiva primaria V1 alla corteccia dorsale occipitale e alla corteccia posteriore parietale, mentre la seconda dalla V1 alle regioni temporo-occipitali ventrali laterali, terminando nella corteccia temporale anteriore (Goodale&Milner, 1992; Goodale et al., 1991; Ungerleider&Mishkin, 1982; Goodale et al., 2005; Ungerleider, 1995). La via dorsale estrae informazioni visuo-motorie e spaziali rilevanti per l'azione, la via ventrale ricava l'identità di un oggetto al di là delle variazioni nella taglia, nell'orientamento, nella luminanza e nella distanza. Gli studi in fMRI (immagine di risonanza magnetica funzionale) mostrano che la conoscenza degli strumenti è fortemente lateralizzata nella via

dorsale. Inoltre, le decisioni riguardo ai movimenti motori associati all'uso di oggetti sono prese nelle regioni sia dorsali che ventrali sinistre (Kellenbach et al., 2003; Boronat et al., 2005) e i giudizi riguardo alla funzione dell'oggetto sono espressi nel lobo temporale sinistro (Canessa et al., 2008; Anzelotti et al., 2011). Verma&Brysbaert (2011) hanno riportato che, stimolando con sovra-rappresentazione di utensili le regioni dorsali sinistre, i partecipanti erano 17 ms più veloci nel riconoscimento degli strumenti quando quelli già conosciuti erano presentati al RVF, ma non nella categorizzazione di oggetti e non oggetti. Handy et al. (2003) hanno mostrato che il RVF, unito con il basso campo visivo, alla vista degli utensili, rifletteva un'estrazione di informazioni visuo-motorie che implicitamente portava ad un bias dell'attenzione verso quella posizione: gli effetti del RVF erano mediati dalle regioni parietali e pre-motorie sinistre che processavano azioni correlate alle proprietà dello strumento. In conclusione, parrebbe che l'analisi visiva degli strumenti sia nettamente migliore nel RVF. Garcea et al. chiesero, dunque, ai partecipanti al loro studio di categorizzare immagini di strumenti e di animali presentate centralmente che erano immediatamente precedute da immagini priming lateralizzate. Nel primo esperimento, le immagini priming erano presentate a sinistra e a destra del target, nel secondo esperimento, al fine di caratterizzare meglio il bias, le immagini priming sono state posizionate circolarmente in 8 punti intorno al target (Figura 28). La presentazione era brevissima per evitare di ridurre al minimo l'influenza sull'identificazione dell'oggetto. In entrambi gli esperimenti si è rilevato un significativo vantaggio del RVF negli effetti di priming per gli strumenti, ma non per gli animali. Degli esperimenti di controllo hanno mostrato che i partecipanti sceglievano a caso l'identificazione dell'immagini di priming lateralizzate in un esperimento di corrispondenza figura-parola e che il RVF non ha un vantaggio nella velocità di elaborazione per le immagini di utensili. Da questi risultati, si è concluso che la sovra-rappresentazione della conoscenza dello strumento all'emisfero sinistro influenza il riconoscimento visuale dell'oggetto e che vi sia

una via di interazione tra la regione dorsale e ventrale durante la categorizzazione dell'oggetto.

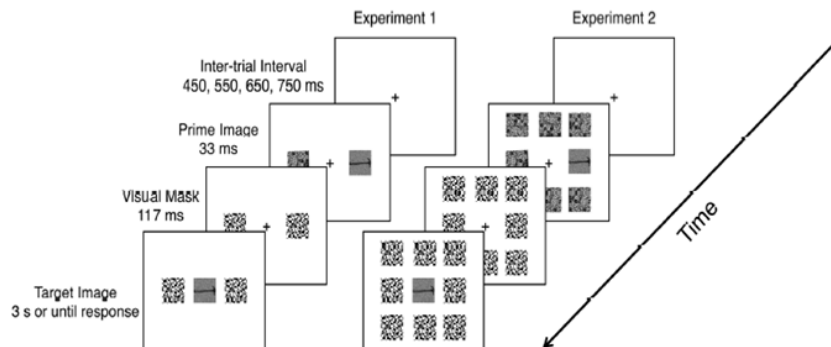


Figura 28. Rappresentazione schematica delle prove nei due esperimenti. Nel primo riquadro, i partecipanti dovevano categorizzare il target come “strumento” o “animale” con l’indice o il medio destro. La prova iniziava con un segnale flash: l’immagine di priming veniva presentata a destra o a sinistra del centro di fissazione nel primo esperimento, in una delle 8 posizioni nel secondo esperimento. Nelle altre posizioni, non occupate dall’immagine priming, vi erano delle immagini offuscate. Delle immagini di mascheramento erano presentate nella stessa locazione delle altre due. La sparizione della maschera era seguita dall’apparizione del target che rimaneva visibile per i 3 secondi disponibili per la risposta. Nel follow up, la situazione era come nel primo esperimento: l’unica differenza stava nella presenza di un punto interrogativo che seguiva il target, questo era il momento in cui i partecipanti potevano rispondere. (Gercea et al., A right visual field advantage for visual processing of manipulable object, 2012)

3.6.4 L’occhio dominante

Comunemente, si sente parlare di “occhio dominante”, ossia, come si ha una mano o un piede dominante, si possiede pure un occhio dominante. La rappresentazione (e spiegazione) a livello cerebrale di questa dominanza sembrerebbe essere data dall’attivazione di un’area più grande a livello della corteccia (studio in fMRI) da parte dell’occhio definito appunto dominante, provata da Rombouts et al. nel 1996. Prima di allora, infatti, esistevano solo delle

supposizioni riguardo a delle asimmetrie nei canali di trasmissione monoculari (Porac&Coren, 1982), come la rapidità nel processamento delle informazioni (Minucci&Connors, 1964) o le differenze nei substrati neurali (Wade, 1976; Mikaelian&Philips, 1978; Porac&Coren, 1977), oppure teorie sul fatto che fosse un comportamento coerente mantenuto da abitudini esterne al sistema motorio e, quindi, soggetto a cambiamenti in funzione delle esigenze legate a una determinata situazione (Barbeito, 1979; Ono&Barbeito, 1982; Warren&Clark, 1938).

Oggi si sa che le immagini catturate da quest'occhio appaiono più grandi (Porac&Coren, 1976), sono più chiare e con i colori più saturi (Pascal, 1926; Porac&Coren, 1981; Coren&Porac, 1979), le post-immagini tendono a sbiadire molto più lentamente (Wade, 1975) e la posizione assunta è in allineamento con il punto di fissazione.

Eppure a quale livello un occhio possa essere definito dominante viene oggi giorno ancora studiato. Infatti, la “dominanza” di un occhio si può manifestare sotto varie forme: le più considerate sono quella motoria, quella sensoriale e quella visuale. La prima si riferisce alla preferenza nell'allineamento di uno dei due occhi rispetto a un punto di fissazione (test del cartoncino forato e mira a distanza), la seconda si riferisce alla maggior capacità percettiva tra i due occhi (test con occhiali rosso-verde e giudizio sul colore assunto da un cerchio bianco) e l'ultima si ricollega all'occhio che vede meglio (test con ottotipo).

Non è detto che tutte queste preferenze debbano coincidere sullo stesso occhio. Alcuni autori sostengono che la dominanza dell'occhio possa essere una caratteristica transitoria dipendente dalle condizioni visive (Johansson et al., 2015) e che vi sono diversi gradi di dominanza (Valle-Inclàn et al., 2008). Sotto presentazione dicotica, Shneur&Hochsien (2006) hanno visto che l'occhio dominante (ottenuto con il cartoncino forato) era anche quello che performava meglio in termini di identificazione dell'oggetto (e quindi nell'elaborazione percettiva che nasce da differenti salienze dell'oggetto: si veda Shneur&Hochsien,

2005). Porac&Coren (1979) avevano ottenuto un risultato simile (occhio dominante misurato con il test di Miles e il Point test, dominanza sensoriale con test dicotico), ma avevano anche visto che la capacità di identificazione in condizioni monoculari (un occhio occluso) era uguale tra i due occhi.

Handa et al. (2005) hanno misurato la sommazione binoculare per la sensibilità al contrasto se un defocus era indotto nell'occhio dominante o non (cartoncino forato per quello motorio, rivalità binoculare per quello sensoriale): la sommazione del contrasto era mantenuta solo se il defocus era indotto nell'occhio non dominante e, in chi possedeva un occhio con forte dominanza (occhio in cui, l'esclusiva visione del non dominante, 100% di contrasto, attraversava la visione con diminuzione di contrasto tra il 40% e il 20% del dominante), la differenza di sensibilità al contrasto tra il defocus indotto nell'occhio dominante e non dominante era significativa. La sommazione binoculare inizia a collassare oltre +1,5 D (Pardhan et al., 1990). Ciò suggerisce che il grado della dominanza debba essere considerato quando si stimano gli effetti della dominanza oculare (Johnsson et al., 2015). Questi dati sono importanti per la monovisione (particolare applicazione di lenti a contatto per la presbiopia) per cui valutare l'occhio dominante è essenziale se si vuole mantenere una visione per lontano e vicino. Normalmente, all'occhio dominante si attribuisce la visione per lontano (guida in sicurezza, Sanchez et al., 1988; compiti locomotori guidati visivamente, Schor et al., 1987), all'occhio non dominante la visione per vicino. In questo modo, è possibile sopportare la differenza di correzione tra i due occhi: l'occhio non dominante, infatti, accetta molto di più una lente più positiva e, quindi, la visione binoculare può essere mantenuta, fino ad un massimo di +2,5 D, oltre la quale ritorna monoculare. D'altra parte, ulteriori studi sarebbero utili per verificare la relazione tra la monovisione e la forza della dominanza, in quanto, alcune ricerche avrebbero mostrato che una dominanza forte è sfavorevole a questo tipo di applicazione (Handa et al., 2004) e che la monovisione può portare a una perdita della sommazione binoculare (Jain et al., 1996; Loshin et al., 1982). Nitta et al. (2007) hanno misurato il grado di dominanza sensoriale dell'occhio

con il metodo di rivalità binoculare. La performance binoculare è stata poi confrontata aggiungendo delle lenti a contatto all'occhio dominante (corretto per lontano) e non, con una differenza di 2,5 D, durante la lettura (monovisione): nei soggetti che avevano un occhio con marcata dominanza sensoriale (classificati con test di rivalità binoculare), la sommazione binoculare decresceva alle basse frequenze spaziali, sia per l'acuità visiva, sia per il contrasto, d'altra parte, la stereoaacutezza non ne è stata influenzata. Questi risultati dimostrano che una forte dominanza può interferire con le funzioni visive binoculari della monovisione.

In alcuni studi senza rivalità di stimoli (Li et al., 2010; Yang et al., 2010), il 38-39% dei soggetti, classificati come dominanti oculari forti (dato dal risultato della performance in un test dicotico rispetto ad una soglia di riferimento ottenuta attraverso calcoli statistici), ha rilevato una correlazione tra la dominanza sensoriale (4 punti di Worth, test di disparità di fissazione a distanza, test di Bagolini modificato) e la dominanza motoria (cartoncino forato, test di Porta, test di convergenza al punto prossimo) scarsa; tuttavia, nel primo studio (Li et al., 2010) si è trovata maggior coerenza nel gruppo con forte dominanza.

Purves&White (1994) avevano studiato la dominanza chiedendo ai partecipanti di osservare un target attraverso uno schermo fenestrato posizionato a 2 metri di distanza (diversamente dal cartoncino forato). In questo caso, metà dei soggetti sono stati classificati come moderatamente dominanti o ambiculare, basandosi su quanto spesso un occhio prendeva la fissazione (risultati opposti al cartoncino forato; Ehrenstein et al., 2005; Li et al., 2010; Rice et al., 2008; Zeri et al., 2011). Da una parte sembrerebbe, dunque, che di fronte al compito che richieda la scelta della vista tra i due occhi, alcuni soggetti usino preferenzialmente sempre lo stesso occhio, dall'altra un numero significativo di soggetti sembra usare indifferentemente entrambi gli occhi.

Kommerel et al. (2003) hanno comparato la dominanza motoria (monoptoscopio di Parson) con la prevalenza oculare (Test di Freiburg e Haase), allineamento stereoscopico percepito dal soggetto per target vicini e lontani, immaginati

all'interno dell'area di Panum: nel 75% dei soggetti, coincidevano in lateralità. È stato suggerito che la prevalenza oculare sia il risultato di una parziale soppressione di un occhio, con lo scopo di aiutare a ignorare le coppie di immagini della stereo-disparità presso il limite dell'area di Panum, coerentemente con il fatto che la frequenza della prevalenza oculare era maggiore nel test di Haase, dove c'è una stereo-disparità più larga, rispetto al test di Freiburg. Inoltre, essa non sarebbe indice di un problema clinico: Kromeier et al. (2002a) avevano osservato che persone con prevalenza oculare potevano avere una stereo-acuità davvero alta, facendo supporre che la soppressione parziale possa essere inibita alla richiesta di una fine discriminazione di profondità (Kommerel et al., 2003). Kromeier et al. (2006) hanno concluso che si tratta di un'innocua caratteristica della normale visione binoculare, in quanto la presenza della prevalenza oculare non impedisce di interpretare piccole soglie di stereo-disparità, piuttosto essa si limita al giudizio di direzioni visuali relative tra oggetti presentati a diversi piani di profondità (così, la discriminazione stereoscopica e la valutazione di direzioni visive in uno spazio tridimensionale si basano su due meccanismi indipendenti), ed è variabile ai vari livelli di stereo-disparità, suggerendo che il cervello non si preoccupa di risolvere i differenti input che arrivano ai due occhi (durante l'evoluzione il vantaggio di sopravvivenza sarebbe stato basso), ma accetta semplicemente che il punto di vista tra i due occhi è variabile e che la precisione di direzioni relative decresce con l'aumento della stereo-disparità. Nei rari casi in cui un allineamento tra oggetti vicini e lontani è necessario si ricorre alla chiusura di un occhio, per esempio quando si punta con un fucile.

Un altro fatto interessante è stato ritrovato nell'esperimento di Khan&Crowford (2001), i quali avevano riportato che la dominanza oculare non è fissa, ma si sposta da un occhio all'altro ai cambiamenti orizzontali della posizione dell'occhio. Essi hanno usato un compito visuo-motorio (Figura 29) per dimostrare che l'occhio sinistro tende a dominare quando l'osservatore guarda a sinistra e l'occhio destro tende a dominare quando guarda a destra. I meccanismi che potevano aver avviato questa dominanza erano i segnali extra-retinici

associati alla posizione orizzontale dell'occhio e la differenza di grandezza dell'immagine dell'oggetto relativamente alla distanza dalla testa (Backus et al., 1999; Ogle, 1938).



Figura 29. Il compito dell'esperimento di Khan&Crowford (2001): gli osservatori dovevano fissare un obiettivo in uno degli azimut (da -50° a $+50^{\circ}$) e poi tirare un anello dal bersaglio verso loro stessi in modo che l'obiettivo rimanesse centrato nell'anello: se lo tiravano verso l'occhio destro, questo era il dominante, se, viceversa, verso l'occhio sinistro, era questo il dominante. (Banks et al., Relative image size, not eye position, determines eye dominance switches, 2003)

Essi non avevano determinato la risposta, ma optavano per stime interne date dalla posizione dell'occhio. Banks et al. (2003) hanno ripreso quest'esperimento usando, però, un puro compito percettivo (stimoli dicotici). In questo caso, le due variabili sono state valutate indipendentemente: la posizione dell'occhio non mostrava un effetto consistente e, di conseguenza, la relativa grandezza dell'immagine sembrava essere l'unico determinante del passaggio di dominanza tra un occhio e l'altro. Per questo motivo, è meno probabile che il fenomeno si verifichi con visione naturale a lunghe distanze. Carey&Hutchinson (2013) hanno ripreso sempre lo stesso studio cercando di valutare se vi fosse una relazione tra la forza dell'occhio dominante (test di Miles, test di Porta) e la forza della dominanza manuale (WHQ, Steenhuis&Bryden, 1989): contrariamente a quanto si aspettavano, non sono le dominanze ad essere correlate, ma l'occhio e la mano ipsilaterale. Pointer (2007) ha sfatato il mito per cui la lateralizzazione delle funzioni senso-motorie è uniforme in un dato individuo: è un errore assumere che la preferenza manuale combaci con la dominanza motoria oculare e con l'occhio con miglior acuità (Pointer, 2001). Anche perché, si era già visto che la

dominanza motoria (Point test, test di Miles) è mantenuta anche sotto grandi effetti di sfocamento (Coren&Porac, 1977).

Esistono, inoltre, dati che farebbero supporre possibili componenti genetiche determinanti la dominanza dell'occhio, intesa come occhio scelto per guardare attraverso un telescopio o un buco della serratura (Merrel, 1957; Zoccolotti, 1978; Brackenridge, 1982; Litinskij, 1929; Reiss&Reiss, 1997).

3.7 Vantaggi e svantaggi della lateralizzazione visiva e i fattori che possono influenzarla

3.7.1 Vantaggi e svantaggi

Giunti a questo punto, viene spontaneo domandarsi come mai gli emisferi cerebrali si siano specializzati così diversamente e quali siano gli effettivi vantaggi.

Una possibile spiegazione di questa asimmetria potrebbe essere che i vantaggi associati a questa specializzazione possano controbilanciare gli svantaggi. Uno dei vantaggi della lateralizzazione è la possibilità di aumentare le capacità neuronali: specializzando un emisfero per alcune, l'altro può svolgere altre funzioni (Denenberg, 1981), evitando inutili duplicazioni e risparmiando tessuto neuronale. Un altro beneficio è che la lateralizzazione è un modo conveniente per impedire che due impulsi completamente incompatibili si trovino in contrasto nell'elaborazione, in animali con occhi disposti lateralmente, e che riduca il dilemma di quale sia la risposta a quello stimolo (Andrew, 1991; Cantalupo et al., 1995; Vallortigara, 2000; Lustig et al., 2012). Inoltre, in questo modo, è possibile che si avviino più processi simultanei di elaborazione in parallelo da parte dei due emisferi. Ad esempio, si è visto che il pulcino lateralizzato era in grado di reagire positivamente a due compiti, uno addetto all'emisfero destro (monitoraggio del predatore) e uno al sinistro (nutrizione) (Rogers, Zucca, & Vallortigara, 2004). Questo potrebbe spiegare la lateralizzazione a livello individuale, ma perché un

organismo dovrebbe correre il rischio di non reagire a un predatore quando gli si presenta a destra? Come accennato nel paragrafo 3.4, probabilmente l'interazione con altri individui è la causa di questa asimmetria. Vallortigara (2006) ha descritto questo allineamento decisivo tra individui asimmetrici come una "strategia stabile evolutivamente (ESS)" riprendendo un concetto introdotto nella biologia evolutiva da Maynard-Smith, 1982. Tra il beneficio (unione di gruppo) e il costo (fuga prevedibile), è possibile trovare una posizione di equilibrio se la selezione naturale ristabilisce una proporzione tra gli individui con bias destra e sinistra: ciò significa che un piccolo aumento di individui lateralizzati a sinistra faciliterà la fuga di quelli lateralizzati a destra e viceversa. È questa frequenza-dipendenza (equa nei piccoli gruppi e diseguale nei grandi gruppi) a rendere la lateralizzazione una buona soluzione evolutiva (Ghirlanda&Vallortigara, 2004). Questa teoria argomenta su fattori genetici correlati alle asimmetrie destra e sinistra e alla direzionalità (Barth et al., 2005; Concha et al., 2000; Halpern et al., 2003; Sovrano&Andrew, 2005), la cui esistenza sarebbe esplicabile attraverso la necessità di creare equilibri stabili in popolazioni che necessitano una coordinazione di fronte a costi e benefici e per il fatto che l'asimmetria del cervello si svelerebbe nel comportamento manifesto come bias destro e sinistro. È probabile che i primi cordati fossero solitari e avessero sviluppato un'asimmetria cerebrale per migliorarne l'efficienza e poiché il cervello era lateralizzato, questo si manifestava a livello comportamentale. Quando questi animali hanno iniziato a interagire tra loro, la lateralizzazione a livello individuale poteva essere sfavorevole per il coordinamento con gli altri individui e, quindi, pressioni selettive hanno favorito l'allineamento della lateralizzazione a livello di popolazione.

3.7.2 Fattori d'influenza

I fattori che influenzano la lateralizzazione sono numerosi e chiarire i processi molecolari o cellulari coinvolti, come dimostrano le ricerche recenti,

permetterebbe di far luce sulle atipicità della lateralizzazione riscontrata nell'autismo (Herbert et al., 2005), nella balbuzie (Sato et al., 2011), nella dislessia (Heim&Keil, 2004) e nella schizofrenia (Mitchell&Crow, 2005), che sono state anche associate a danni della comunicazione interemisferica tramite il corpo calloso (Anderson et al., 2011; Florio et al., 2008; Henderson et al., 2007; Lewis et al., 2013). Lo studio di modelli animali è importante per capire i processi genetici della lateralità anche nell'uomo.

La lateralizzazione varia con l'età, in particolare, man mano che ci si avvicina all'età adulta (Giedd et al., 1996; Toga&Thompson, 2003). Infatti, la completa mielizzazione del corpo calloso si verifica intorno ai 10 anni e a volte anche fino a metà adolescenza, quando si raggiunge una comunicazione emisferica matura (Gbedd et al., 1999; Luders et al., 2010; Sarnat, 2008). Per esempio, la stabilizzazione dell'emicampo sinistro (emisfero destro) con la relativa capacità di riconoscimento dei volti avviene intorno ai 10 anni (Chiang et al., 2000; Reynolds&Jeeves, 1978). Tuttavia, alcuni cambiamenti non dipendono solo da questa maturazione, ma anche da spostamenti di controllo comportamentali da un emisfero all'altro. Nei pulcini, ad esempio, questo avviene nello sviluppo immediato dopo la schiusa, che coincidono con marcati cambiamenti nel comportamento (Rogers, 1995): tra i giorni 2 e 4 prevale l'emisfero sinistro, poi, fino ai giorni 10 e 11, il pulcino sembra entrare in una sorta di adolescenza in cui si perfeziona l'emisfero destro, dopo di che ricomincia a riprevalere l'emisfero sinistro. Questi risultati, quindi, ci indicano quale emisfero è attivo ad una certa età. Un fatto analogo, si verifica nei neonati di 3 mesi studiati attraverso la fMRI (immagine di risonanza magnetica funzionale): l'emisfero sinistro è dominante nei primi anni di vita, necessario per rispondere ai suoni (Dehaene-Lambertz et al., 2006); prima, c'è un'asimmetria nell'attività destra e sinistra in merito all'ascolto di sillabe (destro) e ai cambiamenti di fonemi (regione frontale sinistra) (Mahmoudzadeh et al., 2013), il che mostra uno sviluppo precoce della lateralizzazione linguistica. Nell'uomo, l'adolescenza è caratterizzata da cambiamenti nelle strutture neuronali, di connettività e da cambiamenti emotivi

(tra cui ostilità, aggressione), di reattività, di rischio, legati in particolare alla maturazione della corteccia prefrontale destra (Brenhouse&Andersen, 2011; Arnett, 1992; Steinberg, 2008; Casey et al., 2008; Giannotti et al., 2009). Ciò non significa che un emisfero prevalga sull'altro in assoluto: Nielsen et al. (2013) hanno rivelato che le persone usano entrambe le parti del cervello per eseguire lo stesso compito anche se ci sono pregiudizi di attività destra o sinistra a seconda della regione del cervello e del compito.

Un altro fattore d'influenza è l'esposizione alla luce dell'embrione. Questo è evidente nel pulcino: esso, per natura (codificato dai geni), si trova posizionato in modo che l'occhio sinistro è occluso dal resto del corpo e, quindi, solo l'occhio destro viene stimolato dalla luce (la situazione opposta è molto rara) che passa attraverso il guscio e le membrane (Rogers, 1990, 1997). Questo conduce allo sviluppo asimmetrico delle vie visive che proiettano al prosencefalo. I pulcini incubati alla luce negli ultimi giorni prima della schiusa erano in grado di usare il loro emisfero sinistro per distinguere i grani dai sassolini e l'emisfero destro per rispondere ai predatori, attaccare altri pulcini e copulare. I pulcini incubati al buio non erano in grado di fare questo e i pulcini manipolati, in modo che esponessero il loro occhio destro alla luce, manifestavano la stessa asimmetria al contrario (Rogers, 1990, 2008). La luce agisce anche sulla capacità di discriminare gli oggetti a seconda che questi si trovino alla loro destra o sinistra (Chiandetti&Vallortigara, 2009). Un effetto simile si è ritrovato nel piccione (emisfero sinistro per categorizzare stimoli e una minor velocità visuo-motoria nell'emisfero destro, Skiba et al., 2002), con la differenza che nel piccione viene coinvolta la via visiva del tetto, mentre, nel pulcino, la via del talamo. Inoltre, la luce agisce anche a livello delle cellule: nel mesencefalo del piccione, ad esempio, vi sono più cellule Gabaergiche nell'emisfero sinistro e più cellule paralbumine-immunoreattive nel destro (Manns&Güntürkün, 2003). Anche sulle uova di zebrafish la luce lateralizza (Budaev&Andrew, 2009a,b). Rao et al., nel 2013, hanno visto che questo vale anche nei mammiferi: lo sviluppo della retina, nel topo, dipende dalla stimolazione luminosa nelle fasi successive dello sviluppo

embrionale, che permette di regolare il numero di neuroni della retina e la vascolarizzazione. Ciò grazie alla melanopsina, contenuta nelle cellule gangliari, che capta la luce che attraversa l'utero. Del Giudice (2011) ha visto che questo vale anche per il feto umano: le vie ottiche sono stimulate, in particolare, intorno alle 30-32 settimane di gestazione, a volte anche a 26 settimane (Fulford et al., 2003; Kiuchi et al., 2000). Dal momento che il feto assume una posizione lateralizzata nell'utero (circa 2/3 sono nella posizione occipito sinistra; Matsuo et al., 2007; Figura 30), in questi stadi si sviluppa, è possibile che la stimolazione luminosa sia asimmetrica e che, quindi, porti ad altrettante asimmetrie nella struttura delle vie visive e della funzione. Riunificando i risultati di Nava et al. (2013) e Ocklenburg et al. (2010), si può affermare anche che l'esperienza visiva, almeno dopo la nascita, ha un effetto sulla lateralità di rotazione della testa.



Figura 30. Le varie posizioni occipite che il feto può assumere: anteriore, posteriore, destra o sinistra. (<http://www.marcopaonessa.it/presentazione-ottimale-del-bambino.html>)

È possibile che anche gli ormoni sessuali abbiano un ruolo sulla lateralizzazione. La difficoltà sta nel separare la potenziale influenza di un ormone sessuale dalle influenze di esperienze che si differenziano a seconda del sesso di un individuo (Rogers, 2001). Negli animali, si è notata una più forte lateralizzazione nei maschi piuttosto che nelle femmine, sebbene lateralizzati nella stessa direzione

(Pfannkuche et al., 2009). Per esempio, lo zebrafish si guarda allo specchio con l'occhio sinistro, ma questa preferenza è molto più marcata nei maschi (Ariyomo&Watt, 2013). Un altro caso è quello del pulcino, in cui il maschio ha un'asimmetria più spiccata nella via visiva del talamo (Rajenda&Rogers, 1993) e nel test dei sassolini sul piano (Mench&Andrew, 1986). Questo può essere dovuto alla combinazione dei livelli di ormoni sessuali e dell'esposizione alla luce negli ultimi giorni d'incubazione: embrioni esposti ad alti livelli di testosterone o estrogeni, durante questi ultimi giorni, non sviluppano l'asimmetria della via visiva.

Riassumendo, la lateralizzazione è legata all'interazione tra ambiente e geni, tra esperienza e ambiente, e alla durata della vita e ai suoi stadi.

Conclusioni

La visione è fondamentale per la sopravvivenza e nella relazione con l'ambiente e gli altri individui. Sebbene l'origine della visione sia piuttosto "recente", le pressioni evolutive l'hanno selezionata come uno dei sensi più importanti. La lateralizzazione visiva, come si è visto, è molto diffusa tra i vertebrati, manifestandosi come una soluzione adattativa per l'elaborazione delle informazioni, in particolare tra gli organismi con occhi laterali, ma non solo. Gli studi condotti mostrano come la lateralizzazione in generale sia caratteristica di moltissimi animali, anche invertebrati. Per quanto riguarda l'uomo, si può constatare che anch'esso è lateralizzato visivamente: al di là dei dati sull'occhio dominante, poco conosciuto sotto il termine di lateralizzazione e protagonista delle visite optometriche, vi sono preferenze anche nella direzione di sguardo, nei campi visivi e nella relazione campo visivo-mano. Da un punto di vista pratico, è interessante notare quanto la distinzione tra le varie dominanze oculari siano state prese in considerazione dai vari studiosi: nel mestiere di optometrista questo è fondamentale per un approccio professionale nella prescrizione di lenti oftalmiche, lenti progressive e nel riconoscimento di problemi visivi nella valutazione di deficit dell'apprendimento. Interessante può essere l'uso del tachistoscopio per imparare a focalizzare l'attenzione.

Bibliografia

Aboitiz, F., Scheibel, A.B., Fisher, R.S., Zaidel, E., 1992. Fiber composition of the human corpus callosum. *Brain Res.* 598, 143–153

Aboitiz, F., 1992. Brain connections: interhemispheric fiber systems and anatomical brain asymmetries in humans. *Biol. Res.* 25, 51–61

Aboitiz, F., Lopez, J., Montiel, J., 2003. Long distance communication in the human brain: timing constraints for inter-hemispheric synchrony and the origin of brain lateralization. *Biol. Res.* 36, 89–99

Adam, G. Y., Szilagyi, N., & Lang, E. (1992). The effect of monocular viewing on hemispheric functions. *International Journal of Psychology*, 27, 401

Aldridge, R. J., Briggs, D. E. G., Clarkson, E. N. K., & Clark, N. D. L. (1993). The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 340, 405–421.

Ali MA, Klyne MA, *Vision in vertebrates*, New York : Plenum Press, 1985

Alonso, Y. (1998). Lateralization of visual guided behavior during feeding in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Behavioral Processes*, 43, 257–263

Anderson JS, Druzgal TS, Froehlich A, DuBray MB, Lange N, Alexander AL, Abidskov T, Nielsen JA, Catiello AN, Cooperrider JR, Bigler ED, Lainhart JE. 2011. Decreased interhemispheric functional connectivity in autism. *Cereb Cortex* 21:1134–1146

Andrew RJ, Mench J, Rainey C, Right–left asymmetry of response to visual stimuli in the domestic chick, in: D.J. Ingle, M.A. Goodale, R.J. Mansfield Eds., *Analysis of Visual Behaviour*, MIT Press, Cambridge MA, 1982, pp. 225–236.

Andrew RJ, Lateralization of emotional and cognitive function in higher vertebrates, with special reference to the domestic chick, in: Ewert J-P, Capranica RR, Ingle Eds DJ, *Advances in Vertebrate Neuroethology*, Plenum, New York, 1983, pp. 477–505.

Andrew, R. J., & Brennan, A. (1985). The lateralization of fear behaviour in the male domestic chick: A developmental study. *Animal Behaviour*, 31, 1166–1176

Andrew RJ, The development of visual lateralization in the domestic chick, *Behav. Brain Res.* 29 1988. 201–209

- Andrew RJ, The nature of behavioural lateralization in the chick, in: Andrew RJ Ed., Neural and Behavioural Plasticity. The Use of the Chick as a Model, Oxford Univ. Press, Oxford, 1991, pp. 536–554
- Andrew RJ, Tommasi L, Ford N, Motor control by vision and the evolution of cerebral lateralization, 2000
- Andrew RJ. 2002a. The earliest origins and subsequent evolution of lateralisation. In: Rogers LJ, Andrew RJ, editors. Comparative vertebrate lateralisation. Cambridge: Cambridge University Press. pp 70–93.
- Anfora G, Frasnelli E, Maccagnani B, Rogers LJ, Vallortigara G. 2010. Behavioural and electrophysiological lateralisation in a social (*Apis mellifera*) but not a non-social (*Osmia cornuta*) species of bee. *Behav Brain Res* 206:236–239
- Annett, M. (1985). Left, right, and brain: The right shift theory . Hill sdale N J : Lawrence Erlbaum Associates Inc.
- Anzellotti S, Mahon BZ, Schwarzbach J, Caramazza A. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2011; 23:2059–2067. [PubMed: 20815733]
- Ariyomo TO, Watt PJ. 2013. Aggression and sex differences in lateralization in the zebrafish. *Anim Behav* 86: 617–622
- Arnett J. 1992. Reckless behavior in adolescence: A developmental perspective. *Dev Rev* 12:339–373
- Backus, B. T., Banks, M. S., van Ee, R., & Crowell, J. A. (1999). Horizontal and vertical disparity, eye position, and stereoscopic slant perception. *Vision Research*, 39, 1143–117
- Bagnoli P, Grassi F, Magni S. 1980. A direct connection between visual wulst and tectum opticum in the pigeon (*Columba livia*) demonstrated by horseradish peroxidase. *Arch Ital Biol* 118:72–88
- Bakan P, Hypnotizability, laterality of eye movement and functional brain asymmetry. *Perceptual and Motor Skills*, 1969, 28, 927-932
- Bakan P, Shotland J, Lateral eye movement, reading speed, and visual attention. *Psychonomic Science*, 1969, 16, 93-94
- Bakan P, Svorad D, resting EEG alpha and asymmetry of reflective lateral eye movements. *Nature*, 1969, 223, 975-976
- Bakan P, The eyes have it. *Psychology Today*, 1971, 4, 64-69

- Banks M.S., Ghose T., Hillis J.M., (2003) Relative image size, not eye position, determines eye dominance switches, *Vision Research* 44 (2004) 229–234
- Barbeito, R. Ocular dominance: An explanation based on sighting behaviors. Unpublished doctoral dissertation, York University, 1979
- Barsanti L., Evangelista V., Passarelli V., Frassanito A.M., Gualtieri P., Fundamental questions and concepts about photoreception and the case of *Euglena gracilis*, Cite this: *Integr. Biol.*, 2012, 4, 22–36
- Barth, K. A., Miklosi, A., Watkins, J., Bianco, I. H., Wilson, S.W., & Andrew, R. J. (2005). Fsi zebrafish show concordant reversal of laterality of viscera, neuroanatomy and a subset of behavioral responses. *Current Biology*, 15, 844–850.
- Bauer RH, Lateralization of neural control for vocalization by the frog *Rana pipiens.*, *Psychobiology* 21 1993. 243–248.
- Bishop, P. O., Jeremy, D., & Lance, J. W. (1953). The optic nerve: Properties of a central tract. *Journal of Physiology*, 121, 415–432
- Bisazza A, Vallortigara G (1997) Rotational swimming preferences in mosquitofish: Evidence for brain lateralization? *Physiol Behav* 62: 1405–1407
- Bisazza A, Pignatti R, Vallortigara G (1997a) Detour tests reveal task-and stimulus-specific behavioural lateralization in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Behav Brain Res* 89:237–242
- Bisazza A, Pignatti R, Vallortigara G (1997b) Laterality in detour behaviour: interspecific variation in poeciliid fish. *Anim Behav* 54:1273–1281
- Bisazza A, Cantalupo C, Robins A, Rogers LJ, Vallortigara G (1997) Pawedness and motor asymmetries in toads. *Laterality* 2: 49–64.
- Bisazza A, Rogers LJ, Vallortigara G (1998a) The origins of cerebral asymmetry: a review of evidence of behavioural and brain lateralization in fishes, reptiles and amphibians. *NeurosciBiobehav Rev* 22:411–426
- Bisazza A, Facchin L, Pignatti R, Vallortigara G (1998b) Lateralization of detour behaviour in poeciliid fish: the effect of species, gender and sexual motivation. *Behav Brain Res* 91:157–164
- Bisazza, A., De Santi, A., & Vallortigara, G. (1999). Laterality and cooperation: Mosquito fish move closer to a predator when the companion is on their left side. *Animal Behaviour*, 57, 1145–1149

- Bisazza, A., Cantalupo, C., Capocchiano, M., & Vallortigara, G. (2000). Population lateralization and social behavior: A study with sixteen species of fish. *Laterality*, 5, 269–284
- Bisazza A, de Santi A, Bonso S, Sovrano VA (2002) Frogs and toads in front of a mirror: lateralisation of response to social stimuli in tadpoles of five anuran species. *Behav Brain Res* 134:417–424
- Bisazza A, de Santi A (2003) Lateralization of aggression in fish. *Behav Brain Res* 141: 131–136
- Bisazza A., Dadda M., Enhanced schooling performance in lateralized fishes, 2005
- Blake, A. (1992). Computational modelling of hand-eye coordination. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 337, 351–360. doi:10.1098/rstb.1992.0113
- Blois-Heulin C, Crèvel M, Boye M, Lemasson A, Visual laterality in dolphins: importance of the familiarity of stimuli, *BMC Neuroscience* 2012, 13:9
- Bonati B, Csermely D, Romani R (2008) Lateralization in the predatory behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behav Processes* 79: 171–174
- Bonati B., Csermely D., Sovrano V.A., Looking at a predator with the left or right eye: asymmetry of response in lizards, *Laterality*, 2013 Vol. 18, No. 3, 329339, <http://dx.doi.org/10.1080/1357650X.2012.673623>
- Bonati B., Csermely D., Sovrano V.A., Advantages in exploring a new environment with the left eye in lizard, *Behavioural Processes* 97 (2013) 80–83
- Boronat CB, Buxbaum LJ, Coslett HB, Tang K, Saffran EM, Kimberg DY, et al. Distinctions between manipulation and function knowledge of objects: evidence from functional magnetic resonance imaging. *Cognitive Brain Research*. 2005; 23:361–373. [PubMed: 15820643]
- Bottjer SW, Brady JD, Cribbs B. 2000. Connections of a motor cortical region in zebra finches: relation to pathways for vocal learning. *J Comp Neurol* 420:244–260
- Brackenridge, C.J. (1982). The contribution of genetic factors to ocular dominance. *Behavior Genetics*, 12, 319–325
- Bradshaw JL, Nettleton NC. 1981. The nature of hemispheric specialization in man. *Behav Brain Sci* 4:51–63
- Bradshaw JL, N.C. Nettleton, *Human Cerebral Asymmetry*, Prentice-Hall, New York, 1983

- Bradshaw JL, Rogers LJ, The Evolution of Lateral Asymmetries, Language, Tool Use, and Intellect, Academic Press, San Diego, 1993
- Brenhouse HC, Andersen SL. 2011. Developmental trajectories during adolescence in males and females: A cross-species understanding of underlying brain changes. *Neurosci Biobehav Rev* 35:1687–1703
- Brown, C., Gardner, C., & Braithwaite, V. A. (2004). Population variation in lateralized eye use in the poeciliid *Brachyrhaphis episcopus*. *Proceedings of the Royal Society of London B* First Cite DOI 10.1098/rsbl.2004.0222
- Bub DN, Lewine J. Different modes of word recognition in the left and right visual fields. *Brain and Language*. 1988; 33:161–188. [PubMed: 3342318]
- Bucci M.G., *Oftalmologia*, Società Editrice Universo, 1993
- Budaev S, Andrew RJ. 2009a. Patterns of early embryonic light exposure determine behavioural asymmetries in zebrafish: A habenular hypothesis. *Behav Brain Res* 200:91–94.
- Budaev S, Andrew RJ. 2009b. Shyness and behavioural asymmetries in larval zebrafish (*Brachydanio rerio*) incubated in the dark. *Behavior* 146:1037– 1052
- Budetta G.C., *La visione: ipotesi e recenti scoperte*, neuroscienze.net, rivista di neuroscienze, psicologia e scienze cognitive, 2009
- Bumann, D., Krause, J. & Rubenstein, D. 1997 Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in front. *Behaviour* 134, 1063–1076.
- Caldwell, M. C., Caldwell, D. K. & Siebenaler, J. B. (1965) Observations on captive and wild Atlantic bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Northeastern Gulf of Mexico. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 91, 1–10.
- Campbell CBG, Homology, in: L.N. Irwin, Ed., *Comparative Neuroscience and Neurobiology: Readings from the Encyclopedia of Neuroscience*, Birkhäuser, Boston, 1988, pp. 44–45
- Canfield, J. G., & Rose, G. J. (1993). Activation of Mauthner cells during prey capture. *Journal of Comparative Physiology A*, 172, 611–618
- Canessa N, Borgo F, Cappa SF, Perani D, Falini A, Buccino G, et al. The different neural correlates of action and functional knowledge in semantic memory: an fMRI study. *Cerebral Cortex*. 2008; 18:740–751. [PubMed: 17621607]

- Cantalupo C, Bisazza A, Vallortigara G (1995) Lateralization of predator-evasion response in a teleost fish (*Girardinus falcatus*). *Neuropsychologia* 33:1637–1646
- Carey, D.P., Hutchinson, C.V. (2013). Looking at eye dominance from a different angle: Is sighting strength related to hand and foot preference? *Cortex*, 49, 2542-2552.
- Casey BJ, Getz S, Galvan A. 2008. The adolescent brain. *Dev Rev* 28:62–77.
- Casperd, J. M., & Dunbar, R. I. M. (1996). Asymmetries in the visual processing of emotional cues during agonistic interactions in gelada baboons. *Behavioral Processes*, 37, 57–65
- Chiandetti C, Vallortigara G. 2009. Effects of embryonic light stimulation on the ability to discriminate left from right in the domestic chick. *Behav Brain Res* 198:204–246
- Chiang CH, Ballantyne AO, Trauner DA. 2000. Development of perceptual asymmetry for free viewing of chimeric stimuli. *Brain Cogn* 44:415–424.
- Clayton NS, Krebs JR, Memory for spatial and object-specific cues in food storing and non-storing birds, *J. Comp. Physiol., A* 174 1994. 371–379.
- Clifton, P. G., & Andrew, R. J. (1983). The role of stimulus size and colour in the elicitation of testosterone-facilitated aggressive and sexual responses in the domestic chick. *Animal Behaviour*, 31, 878–886
- Collins, R. L. (1985). On the inheritance of direction and degree of asymmetry. In S. D. Glick (Ed.), *Cerebral lateralization in nonhuman species* (pp. 41–71). New York: Academic Press
- Concha, M. L., Burdine, R. D., Russell, C., Schier, A. F., & Wilson, S. W. (2000). A nodal signaling pathway regulates
- Coren, S. and Porac, C. (1977) Effects of simulated refractive asymmetries on eye dominance. *Bull. Psychonomic Soc.* 9, 269–271
- Coren, S., & Porac, C. Eye signature: Phenomenal differences as a function of sighting dominance. Paper presented at the meeting of the Psychonomic Society, Phoenix, Arizona, November 1979
- Coren, S., & Porac, C. (1980). Family patterns in four dimensions of lateral preference. *Behavior Genetics*, 10, 333±3 48
- Csermely, D., Bonati, B., López, P., Martín, J., 2011. Is the *Podarcis muralis* lizard left-eye lateralized when exploring a new environment? *Laterality* 16, 240–255.

- Cuadrado M, Martin J, Lopez P (2001) Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biol J Linn Soc* 72:547–554
- Davare, M., Andres, M., Clerget, E., Thonnard, J.-L., and Olivier, E. (2007). Temporal dissociation between hands haping and grip force scaling in the anterior intraparietal area. *J. Neurosci.* 27, 3974–3980. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0426-07.2007
- Day M.E., An eye-movement phenomenon related to attention, thought and anxiety. *Perceptual and Motor skills*, 1964, 19, 443-446
- Day M.E., An eye-movement indicator of type and level of anxiety. Some clinical observations. *Journal of Clinical Psychology*, 1967 (a), 23, 433-441
- Day M.E., An eye-movement indicator of individual differences in the physiological organization of attentional processes and anxiety. *The Journal of Psychology*, 1967 (b), 66, 51-62
- Day M.E., Attention, anxiety and psychotherapy. *Psychotherapy, Research and Practice*, 1968, 5, 146-149
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford, UK: Oxford University Press
- Deckel AW (1995) Laterality of aggressive responses in *Anolis*. *J Exp Zool* 272:194–200
- Dehaene-Lambertz G, Hertz-Pannier L, Dubois J. 2006. Nature and nurture in language acquisition: Anatomical and functional brain-imaging studies in infants. *TINS* 29:367–381
- Delfour F, Marten K: Lateralized visual behavior in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) performing audio-visual tasks: The right visual field advantage. *Behavioural Processes* 2006, 71:41-50
- Del Giudice M. 2011. Alone in the dark? Modeling the conditions for visual experience in human fetuses. *Dev Psychobiol* 53:214–219
- Delis, D. C., Robertson, L. C., & Efron, R. E. (1986). Hemispheric specialisation of memory for visual hierarchical stimuli. *Neuropsychologia*, 24, 205–214
- Denenberg VH, Garbanati J, Sherman GF, Yutzey DA, Kaplan R, Infantile stimulation induces brain lateralization in rats, *Science* 201 1978. 1150–1152
- Denenberg VH, Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience, *Behav. Brain Sci.* 4 1981. 1–49

- Deng, C. & Rogers, L. J. 1997 Differential contributions of the two visual pathways to functional lateralization in chicks. *Behav. Brain Res.* 87, 173–182.
- Deng, C. & Rogers, L. J. 2002 Prehatching visual experience and lateralization of the visual Wulst. *Behav. Brain Res.* 134, 375–385
- De Renzi E, *Disorders of Space Exploration and Cognition*, Wiley, New York, 1982
- De Santi, A., Sovrano, V. A., Bisazza, A. & Vallortigara, G. 2001 Mosquitofish display differential left- and right-eye use during mirror-image scrutiny and predator-inspection responses. *Anim. Behav.* 61, 305–310.
- Dharmaretnam M, Andrew R.J., Age- and stimulus-specific use of right and left eyes by the domestic chick, *Anim. Behav.* 48 (1994) 1395–1406.
- Dimond SJ (1972) *The double brain*. Edinburgh: Churchill Livingstone Press
- Dimond, S. J., Farrington, L., & Johnson, P. (1976). Differing emotional response from right and left hemispheres. *Nature*, 261, 690–692.
- Doricchi, F., & Incoccia, C. (1998). Seeing only the right half of the forest but cutting down all the trees? *Nature*, 394, 75–78.
- Drach, P. (1948). Embranchment des Ce´phalocorde´s. In P. P. Grasse´ (Ed.), *Traite´ de Zoologie* (Vol. XI, pp. 931–1037). Paris: Masson et Cie
- Drews, C. (1996). Context and patterns of injuries in free-ranging male baboons (*Papio cynocephalus*). *Behaviour*, 133, 443–474.
- Duke JD, (1968). Lateral eye movement behavior. *Journal of General Psychology*, 78, 189-195
- Dunn AM, Zann RA. 1996a. Undirected song in wild zebra finch flocks: contexts and effects of mate removal. *Ethology* 102:529–539.
- Dunn AM, Zann RA. 1996b. Undirected song encourages the breeding female zebra finch to remain in the nest. *Ethology* 102:540–548
- Ebbesson S.O.E., A proposal for a common nomenclature for some optic nuclei in vertebrates and the evidence for a common origin of two such cell group, *Brain Behav Evol* 1972;6:75–91
- Ehrenstein, W. H., Arnold-Schulz-Gahmen, B. E., & Jaschinski, W. (2005). Eye preference within the context of binocular functions. *Graefes Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology*, 243(9), 926–932, doi:10.1007/s00417-005-1128-7.

- Engel SA, Glover GH, Wandell BA. Retinotopic organization in human visual cortex and spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*. 1997; 7:181–192. [PubMed: 9087826]
- Evans, C. S., Evan, L. & Marler, P. 1993 On the meaning of alarm calls: functional references in an avian vocal system. *Anim. Behav.* 46, 23–28
- Felleman DJ, Van Essen DC. Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cerebral Cortex*. 1991; 1:1–47. [PubMed: 1822724]
- Fernald R.D., Casting a genetic light on the evolution of eyes, Review, 29 SEPTEMBER 2006 VOL 313 SCIENCE www.sciencemag.org
- von Fersen L, Schall U, Güntürkün O: Visual lateralization of pattern discrimination in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behavioural Brain Research* 2000, 107:177-181
- Fersen L, von Güntürkün O., Visual memory lateralization in pigeons, *Neuropsychologia* 28 1990. 1–7.
- Fine ML, McElroy D, Rafi J, King CB, Loesser KE, Newton S, Lateralization of pectoral stridulation sound production in the channel catfish, *Physiol. Behav.* 60 1996. 753–757
- Finkbeiner M, Almeida J, Caramazza A. Letter identification processes in reading: Distractor interference reveals a left-lateralized, domain-specific mechanism. *Cognitive Neuropsychology*. 2006; 23:1083–1103. [PubMed: 21049369]
- Florio V, Marzi CA, Girelli A, Savazi S. 2008. Enhanced redundancy gain in schizophrenics: a correlate of callosal dysfunction? *Neuropsychologia* 46:2808–2815
- Fox MD, Corbetta M, Snyder AZ, Vincent JL, Raichle ME. 2006. Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *PNAS* 103:10046–10051
- Franklin, W. E. & Lima, S. L. 2001 Laterality in avian vigilance: do sparrows have a favourite eye? *Anim. Behav.* 62, 879–885
- Friedman H., M. Davis, Left-handedness in parrots, *Auk* 80 1938. 478–480
- Fulford J, Vadeyar SH, Dodampahala SH, Moore RJ, Young P, Baker PN, James DK, Goland PA. 2003. Fetal brain activity in response to a visual stimulus. *Hum Brain Mapp* 20:239–245.
- Gabbott, S. E., Aldridge, R. J., & Theron, J. N. (1995). A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa. *Nature*, 374, 800–803.

- Gannon, P.J., Holloway, R.L., Broadfield, D.C., Braun, A.R., 1998. Asymmetry of chimpanzee planum temporale: Human like pattern of Wernicke's brain language area homolog. *Science* 279, 220–222.
- Gbedd JN, Blumenthal J, Jeffries NO, Rajapakse JC, Vaituzis AC, Lui H, Berry YC, Tobin M, Nelson J, Castellanos FX. 1999. Development of the human corpus callosum during childhood and adolescence: A longitudinal MRI study. *Prog Neuro-Psychopharm Bio Psychiatry* 23:571–588
- Gehring W.J., Ikeo K., Pax 6: mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* 15, 371 (1999).
- Gehring W.J., New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors, *Journal of Heredity* 2005:96(3):171–184
- Gehring, W. J., and Seimiya, M. 2010. Eye evolution and the origin of Darwin's eye prototype. *Ital. J. Zool.* 77: 124–136.
- Gehring W.J., The animal body plan, the prototypic body segment, and eye evolution, *EVOLUTION & DEVELOPMENT* 14:1, 34–46 (2012)
- George I, Hara E, Hessler NA, Behavioural and neural lateralization of vision in courtship singing of the zebra finch, *J Neurobiol.* 2006 Sep 1;66(10):1164-73. 2006
- Gercea F.E. Almeida J., Mahon B.Z., A right visual field advantage for visual processing of manipulable object, *Cogn Affect Behav Neurosci.* 2012 December ; 12(4): 813–825. doi:10.3758/s13415-012-0106-x.
- Ghirlanda S, Vallortigara G. 2004. The evolution of brain lateralization: A game theoretical analysis of population structure. *Proc R Soc B* 271:853–857
- Gianotti LRR, Knoch D, Faber PL, Lehmann D, Pascual- Marqui RD, Diezi C, Schoch C, Eisenegger C, Fehr E. 2009. Tonic activity level in right prefrontal cortex predicts individuals' risk taking. *Psychol Sci* 20:33–38
- Giedd JN, Snell JW, Lange N, Rajapakse JC, Casey BJ, Kozuch PL, Vaituzuz AC, Vauss YC, Hamburger SD, Kaysen D, Rapoport JL. 1996. Quantitative magnetic resonance imaging of human brain development: Ages 4–18. *Cerebral Cortex* 6:551–560
- Goldberg E, Costa LD, Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems, *Brain and Language* 14 1981. 144–173
- Goldby F, Gamble HJ (1957) The reptilian cerebral hemispheres. *Biol Rev* 32:383–420

- Goodale MA, Milner AD, Jakobson LS, Carey DP. A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*. 1991; 349:154–156. [PubMed: 1986306]
- Goodale MA, Milner AD. Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*. 1992; 15:20–25. [PubMed: 1374953]
- Goodale MA, Kroliczak G, Westwood DA. Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Progress in Brain Research*. 2005; 149:269–283. [PubMed: 16226590]
- Graae, F., Tenke, C., Bruder, G., Rotheram, M. J., Piacentini, J., Castroblanco, D., Leite, P., & Towey, J. (1996). Abnormality of EEG alpha asymmetry in female adolescent suicide attempters. *Biological Psychiatry*, 40, 706–713
- Green AJ, Asymmetrical turning during spermatophore transfer in the male smooth newt, *Anim. Behav.* 54 1997. 343–348
- Gregory R.L., *Occhio e cervello, La psicologia del vedere*, 1998
- Gross, Y., Franko, R., & Lewin, I. (1978). Effects of voluntary eye movements on hemispheric activity and choice of cognitive mode. *Neuropsychologia*, 17, 653–657
- Gu'ntu'rku'n O., Avian visual lateralization: a review, *NeuroReport* 8 1997. 3–11
- Gu'ntu'rku'n, O. (2002). Hemispheric asymmetry in the visual system of birds. In K. Hugdahl & R. J. Davidson (Eds.), *Brain asymmetry* (2nd edition, pp. 3–36). Cambridge, MA: MIT Press
- Gur R.E, Gur R.C, Harris LJ, Cerebral activation, as measured by subject's lateral eye movements, is influenced by experimenter location, *Neuropsychologia*, 1975, 13, 35-44
- Gur, R. E., & Gur, R. C. (1977). Correlates of conjugate eye movements in man. In S. D. Harnad, L. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, & G. Krauthamer (Eds.), *Lateralisation in the nervous system* (pp. 261–281). New York: Academic Press
- Halpern, M. E., Liang, J. O., & Gamse, J. T. (2003). Leaning to the left: Laterality in the zebrafish forebrain. *Trends in Neurosciences*, 26, 308–313.
- Hamilton, C. R., & Vermeire, B. A. (1988). Complementary hemispheric specialisation in monkeys. *Science*, 242, 1691–1694.
- Handa T, Mukuno K, Uozato H, et al. Ocular dominance and patient satisfaction after monovision induced by intraocular lens implantation. *J Cataract Refract Surg* 2004; 30:769–774

- Handa, T., Shimizu, K., Mukuno, K., Kawamorita, T., & Uozato, H. (2005). Effects of ocular dominance on binocular summation after monocular reading adds. *Journal of Cataract and Refractive Surgery*, 31(8), 1588–1592, doi:10.1016/j.jcrs.2005.01.015
- Handy TD, Grafton ST, Shroff NM, Ketay S, Gazzaniga MS. Graspable objects grab attention when the potential for action is recognized. *Nature Neuroscience*. 2003; 6:421–427.
- Harkness L (1977) Chameleons use accommodation cues to judge distance. *Nature* 267:346–349
- Harley HE, Roitblat HL, Nachtigall PE: Object representation in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): integration of visual and echoic information. *Animal Behavior Processes* 1996, 22(2):164-174
- Harris LJ, Footedness in parrots: three centuries of research, theory, and mere surmise, *Can. J. Psychol.* 43 1989. 369–396.
- Harris, J. A., Guglielmotti, V., & Bentivoglio, M. (1996). Diencephalic asymmetries. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 4, 637–643
- Heatwole H (1968) Relationship of escape behavior and camouflage in anoline lizards. *Copeia* 1968:109–113
- Heim S, Keil A. 2004. Large-scale neural correlates of developmental dyslexia. *Eur Child Adolesc Psychiatry*. 13:125–140
- Henderson L, Barca L, Ellis AW. 2007. Interhemispheric cooperation and non-cooperation during word recognition: evidence for callosal transfer dysfunction in dyslexic adults. *Brain Lang* 103:276–291
- Herbert MR, Ziegler DA, Deutsch CK, O'Brien LM, Kennedy DN, Filippek PA, Bakardjiev AI, Hodgson J, Takeoka M, Makris N, Caviness VS Jr. 2005. Brain asymmetries in autism and developmental language disorder: A nested whole-brain analysis. *Brain* 128: 213–226
- Herman LM, Pack AA, Hoffmann-Kuhnt M: Seeing through sound: dolphins perceive the spatial structure of objects through echolocation. *Journal of Comparative Psychology* 1998, 112:292-305
- Hews DK, Worthington RA (2000) Fighting from the right side of the brain: left visual field preference during aggression in freeranging male tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Brain Behav Evol* 58:356–361
- Hews DK, Castellano M, Hara E (2004) Aggression in females is also lateralized: Left-eye bias during aggressive courtship rejection in lizards. *Anim Behav* 68: 1201–1207

- Hikosaka, O., Nakahara, H., Rand, M. K., Sakai, K., Lu, X., Nakamura, K., Miyachi, S., & Doya, K. (1999). Parallel neural networks for learning sequential procedures. *Trends in Neuroscience*, 22, 464–471
- Hodos W, Homoplasy, in: L.N. Irwin Ed., *Comparative Neuroscience and Neurobiology: Readings from the Encyclopedia of Neuroscience*, Birkhäuser, Boston, 1988, p. 47.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1995). Hand, mouth and eye preferences in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 64, 180–191.
- Hopkins, W.D. and Bard, K.A., 1993. Hemispheric specialization in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): evidence for a relation with gender and arousal. *Develop. Psychobiol.*, 26: 219-235.
- Hopkins WD, Chimpanzee handedness revisited: 55 years since Finch 1941., *Psychon. Bull. Rev.* 3 1996. 449–457
- Hopkins WD, Rilling, J.K., 2000. A comparative MRI study of the relationship between neuroanatomical asymmetry and interhemispheric connectivity in primates: implication for the evolution of functional asymmetries. *Behav. Neurosci.* 114, 739–748
- Horn G, Neural basis of recognition memory investigated through an analysis of imprinting, *Philos. Trans. R. Soc. London B* 329 1990. 133–142
- Hubble D.H., *Occhio, cervello e visione*, Bologna : Zanichelli, 1989
- Hunter ZR, Brysbaert M. Visual half-field experiments are a good measure of cerebral language dominance if used properly: evidence from fMRI. *Neuropsychologia*. 2008; 46:316–325. [PubMed: 17716695]
- Husband S.A., Shimizu T., Efferent projections of the ectostriatum in the pigeon (*Columba livia*), *J Comp Neurol.* 1999 Apr 12;406(3):329-45
- Ifune, C.K., Vermeire, B.A. and Hamilton, C.R., 1984. Hemispheric differences in split-brain monkeys viewing and responding to videotape recordings. *Behav. Neural Biol.*, 41: 231-235.
- Ingle, D. J. (1981). Brain mechanisms of visual localisation by frogs and toads. In J.-P. Ewert, R. R. Capranica, & D. J. Ingle (Eds.), *Advances in vertebrate neuroethology* (pp. 177–226). London: Plenum
- Izawa EI, Kusayama T, Watanabe S (2005) Foot-use laterality in the Japanese jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). *Behav Process* 69:357–362

- Jain S, Arora I, Azar DT. Success of monovision in presbyopes: review of literature and potential applications to refractive surgery. *Surv Ophthalmol* 1996; 40:491–499
- Jarman, P. J. (1972). The development of the dermal shield in impala. *Journal of Zoology*, 166, 349–356
- Jeannerod, M., Arbib, M. A., Rizzolatti, G., & Sakata, H. (1995). Grasping objects: The cortical mechanisms of visuomotor transformations. *Trends in Neuroscience*, 18, 314–320
- Jeffries RPS, Fossil evidence concerning the origin of chordates, *Symp. Zool. Soc. London* 36 1975. 253–318.
- Jeffries RPS, Lewis DN, The English Silurian fossil *Placocystites forbesianus* and the ancestry of vertebrates, *Philos. Trans. R.Soc. London B* 282 1978. 205–323
- Johansson J., Seimyr G.O., Pansell T, Eye dominance in binocular conditions, *Journal of Vision* (2015) 15(9):21, 1–17
- Johnson-Frey SH, The neural bases of complex tool use in humans., *Trends Cogn Sci.* 2004 Feb;8(2):71-8.
- Kellenbach ML, Brett M, Patterson K. Actions speak louder than functions: the importance of manipulability and action in tool representation. *Journal of Cognitive Neuroscience.* 2003; 15:20– 46. [PubMed: 12590840]
- Khan, A. Z., & Crawford, J. D. (2001). Ocular dominance reverses as a function of horizontal gaze angle. *Vision Research*, 41, 1743–1748.
- Kilian A, Von Fersen L, Güntürkün O: Lateralization of visuospatial processing in bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behavioural Brain Research* 2000, 116:211-215
- Kilian A, Von Fersen L, Güntürkün O: Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin. *Behavioural Processes* 2005, 68:179-184
- Kinsbourne M, Eye and head turning indicates cerebral lateralization. *Science*, 1972, 176, 539-541
- Kiuchi M, Nagata N, Ikeno S, Terakawa N. 2000. The relationship between the response to external light stimulation and behavioral states in the human fetus: How it differs from vibroacoustic stimulation. *Early Human Dev* 58:153–165
- Kocel K, Galin D, Ornstein R, Merrin E, Lateral eye movement and cognitive mode. *Psychonomic Science*, 1972, 27, 223-224

- Kommerell, G., Schmitt, C., Kromeier, M., & Bach, M. (2003). Ocular prevalence versus ocular dominance. *Vision Research*, 43(12), 1397–1403
- Kosslyn S, Koenig O, Barrett A, Cave CB, Tang J, Gabrieli JDE: Evidence of two types of spatial representations: hemispheric specialization for categorial and coordinate relations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 1989, 15:723-735
- Krause, J., Ruxton, G. D. & Rubenstein, D. I. 1998b Is there always an influence of shoal size on predator hunting success? *J. Fish Biol.* 52, 494–501
- Krause, J., Butlin, R. K., Peuhkuri, N. & Pritchard, V. L. 2000 The social organization of fish shoals: a test of the predictive power of laboratory experiments for the field. *Biol. Rev.* 75, 477–501.
- Lacalli, T. C., Holland, N. D., & West, J. E. (1994). Landmarks in the anterior central nervous system of amphioxus larvae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 344, 165–185
- Kroliczak G, Frey SH. A common network in the left cerebral hemisphere represents planning of tool use pantomimes and familiar intransitive gestures at the hand-independent level. *Cerebral Cortex*. 2009; 19:2396–2410. [PubMed: 19181695]
- Kromeier, M., Schmitt, C., Bach, M., & Kommerell, B. (2002a). Bessern Prismen nach Hans-Joachim Haase die Stereosehschärfe? *Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde*, 219, 422–428
- Kromeier M., Heinrich S.P., Bach M., Krommeller G, Ocular prevalence and stereoacuity, *Ophthalm. Physiol. Opt.* 2006 26: 50–56
- Lacalli, T. C., Holland, N. D., & West, J. E. (1994). Landmarks in the anterior central nervous system of amphioxus larvae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 344, 165–185.
- Laeng B, Shah J, Kosslyn S: Identifying objects unconventional and comforted poses: contributions of hemispheric-specific mechanisms. *Cognition* 1999, 70:53-85.
- Lamantia, A.S., Rakic, P., 1990. Cytological and quantitative characteristics of four cerebral commissures in the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.* 291, 520–537.
- Land M., Nilson D.E., *Animal eyes*, Oxford University Press, 2002
- Le,A. ,and Niemeier,M. (2013a). A right hemisphere dominance for Bimanual grasps. *Exp.BrainRes.* 224, 263–273.doi:10.1007/s00221-012-3309-z

- Le,A., and Niemeier,M. (2013b). Left visual field preference for a bimanual grasping task with an ecologically valid object sizes. *Exp.BrainRes.* 230, 187–196.doi: 10.1007/s00221-013-3643-9
- Le,A., Vesia,M., Yan,X., Niemeier,M., and Crawford,J.D. (2014). The right anterior intra parietal sulcus is critical for bimanual grasping :aTMSstudy. *Cereb. Cortex* 24, 2591–2603.doi:10.1093/cercor/bht115
- Leresche N, Hardy O, Jassik-Gerschenfeld D. 1983. Receptive field properties of single cells in the pigeon’s optic tectum during cooling the visual wulst. *Brain Res* 267: 225–236
- Lewis JD, Theilmann RJ, Fonov V, Bellec P, Lincoln A, Evans AC, Townsend J. 2013. Callosal fibre length and interhemispheric connectivity in adults with autism: Brain overgrowth and underconnectivity. *Hum Brain Mapp* 34:1685–1695
- Li, J., Lam, C. S., Yu, M., Hess, R. F., Chan, L. Y., Maehara, G., & Thompson, B. (2010). Quantifying sensory eye dominance in the normal visual system: a new technique and insights into variation across traditional tests. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 51(12), 6875–6881. [PubMed] [Article]
- van der Lingen, C. D. 1995 Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129, 41–54.
- Lippolis G, Bisazza A, Rogers LJ, Vallortigara G (2002) Lateralisation of predator avoidance responses in three species of toads. *Laterality* 7(2): 163–183
- Litinskij, G.A. (1929). Functional asymmetry of the eyes. *Russkij oftal’mologij Zurnal*, 9, 450±466 .
- Lonsdorf, E. V., & Hopkins, W. D. (2005). Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102, 12634–12638.
- Loshin DS, Loshin MS, Comer G. Binocular summation with monovision contact lens correction for presbyopia. *Int Contact Lens Clin* 1982; 9:161–165
- Luck, S. J., Hillyard, S. A., Mangun, G. R. & Gazzaniga, M. S. 1989 Independent attentional systems mediate visual search in splitbrain patients. *Nature* 342, 543–545.
- Luders E, Thompson PM, Toga AW. 2010. The Development of the corpus callosum in the healthy human brain. *J Neurosci* 30:10985–10990

- Lustig A, Keter-Katz H, Katzir G, Threat perception in the Chameleon (*Chameleo chameleon*): evidence for lateralized eye use, *Anim Cogn*. 2012 Jul;15(4):609-21 doi: 10.1007/s10071-012-0489-7. Epub 2012 Mar 30
- Lustig A, Keter-Katz H, Katzir G, Visually guided avoidance in the Chameleon (*Chameleo chameleon*): response patterns and lateralization, *PLoS One*. 2012; 7(6):e37875. doi: 10.1371/journal.pone.0037875. Epub 2012 Jun 7 2012
- MacNeilage PF, Rogers LJ, Vallortigara G. 2009. Origins of the left and right brain. *Sci Am* 301:60–67
- Magurran, A. E., & Pitcher, T. J. (1987). Provenance, shoal size and the sociobiology of predator-avoidance behavior in minnow shoals. *Proceedings Royal Society London B*, 229, 439–465
- Magurran, A. E., & Seghers, B. H. (1990). Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 40, 443–452.
- Mahmoudzadeh M, Dehaene-Lambertz G, Fournier M, Kongolo G, Goudjil S, Dubois J, Grebe R, Wallois F. 2013. Syllabic discrimination in premature human infants prior to complete formation of cortical layers. *PNAS* 110:4846–4851
- Malashichev YB (2002) Asymmetries in amphibians: a review of morphology and behaviour. *Laterality* 7:197–217
- Malashichev YB, Wassersug RJ (2004) Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays* 26:512–522
- Malashichev YB (2006) One-sided limb preference is linked to alternating-limb locomotion in anuran amphibians. *J Comp Psychol* 120: 401
- McManus, I.C., & MacSwiney-Taylor, C.G.N. (1979). Hand-clasping and arm-folding: A review and a genetic model. *Annals of Human Biology*, 6, 527–558
- McManus, I.C. (1985). Handedness, language dominance and aphasia: A genetic model. *Psychological Medicine, Supplement*, 8, 1–40
- Mallatt, J. (1985). Reconstructing the life cycle and the feeding of ancestral vertebrates. In R. E. Foreman, A. Gorbman, J. M. Dodd, & R. Olsson (Eds.), *The evolutionary biology of primitive fishes* (pp. 59–68). New York: Plenum.
- Manning, J.T., Chamberlain, A.T. and Heaton, R., 1994. Left-side cradling: similarities and differences between apes and humans. *J. Human Evol.*, 26: 77-83.

- Manns M, Günürkün O. 2003. Light experience induces differential asymmetry pattern of GABA- and parvalbumin-positive cells in the pigeon's visual midbrain. *J Chem Neuroanat* 25:249–259
- Marino L., Stowie J., Lateralized behavior in a captive beluga whale (*Delphinapterus leucas*), Department of Biology, Emory University, Atlanta, GA 30322, USA, *Aquatic Mammals* 1997, 23.2, 101-103
- Matsuo K, Shimoya K, Ushioda N, Kimura T. 2007. Maternal positioning and fetal positioning in utero. *J Obstet Gynaecol Res* 33:279–282
- Maynard-Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games*. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- McCabe BJ, Hemispheric asymmetry of learning-induced changes, in: R.J. Andrew Ed., *Neural and Behavioural Plasticity: The Use of the Domestic Chick as a Model*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1991, pp. 262–276
- McKenzie, R., Andrew, R. J., & Jones, R. B. (1998). Lateralisation in chicks and hens: New evidence for control of response by the right eye system. *Neuropsychologia*, 36, 51–58
- Mench J, Andrew RJ. 1986. Lateralisation of a food search task in the domestic chick. *Behav Neural Biol* 46:107–114
- Merrell , D.J. (1957). Dominance of eye and hand. *Human Biology*, 29, 314±328
- Metrot, J., Mottet, D., Hauret, I., vanDokkum, L., Bonnin-Koang, H.-Y., Torre, K., et al. (2012). Changes in bimanual coordination during the first 6 weeks after moderate hemiparetic stroke. *Neurorehabil. Neural Repair* 27, 251–259. doi: 10.1177/1545968312461072
- Meunier H, Fagard J, Maugard A, Briseno M, Fizet J, Canteloup C, Defolie C, Vauclair J. 2013. Patterns of hemispheric specialization for a communicative gesture in different primate species. *Dev Psychobiol* 55:662–671
- Mikaelian, H. H., & Philips, M. Orientation-specific effects. Paper presented at the meeting of the Psychonomic Society, San Antonio, Texas, November 1978
- Miklósi, A., Andrew, R. J., & Savage, H. (1998). Behavioral lateralisation of the tetrapod type in the Zebrafish (*Brachydanio rerio*), as revealed by viewing patterns. *Physiology and Behaviour*, 63, 127–135
- Miklosi A, Andrew RJ (1999) Right eye use associated with decision to bite in zebrafish. *Behav Brain Res* 105: 199–205

- Milinski, M. (1987). TIT FOR TAT in sticklebacks and the evolution of cooperation. *Nature*, 325, 433–435
- Minucci, P. K., & Conners, M. M. (1964). Reaction time under three viewing conditions: binocular, dominant eye, and nondominant eye. *Journal of Experimental Psychology*, 67, 268–275.
- Mitchell RL, Crow TJ. 2005. Right hemisphere language functions and schizophrenia: The forgotten hemisphere? *Brain* 128:963–978
- Morgan, M . (1991). The asymmetrical genetic determination of laterality: Flat fish, frogs and human handedness. *Ciba Foundation Symposium*, 162, 234±250.
- Morris D. 1954. The reproductive behavior of the zebra finch with special reference to pseudofemale behavior and displacement activities. *Behavior* 7:1–31.
- Motta, P. J. & Wilga, C. D. 2001 Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. *Environ. Biol. Fishes* 60, 131–156
- Nava E, Güntürün O, Röder B. 2013. Experience dependent emergence of functional asymmetries. *Laterality* 18:407–415
- Nielsen JA, Zielinski BA, Ferguson MA, Lainhart JE, Andersen JS. 2013. An evaluation of the left-brain vs. right-brain hypothesis with resting state functional connectivity magnetic resonance imaging. *PLoS One* 8:e71275
- Nilsson D-E., Pelger S., A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve, *Biological Sciences*, Vol. 256, No. 1345 (Apr.22, 1994), 53-58
- Nilsson D-E., Eye evolution and its functional basis, *Visual Neuroscience* (2013), 30, 5–20.
- Nitta, M., Shimizu, K., & Niida, T. (2007). The influence of ocular dominance on monovision—the influence of strength of ocular dominance on visual functions. *Nihon Ganka Gakkai Zasshi*, 111(6), 441–446
- Nottebohm F, Ontogeny of bird song, *Science* 167 1970. 950–956.
- Ocklenburg S, Bürger C, Westermann C, Schneider D, Biedermann H, G€unt€urk€un O. 2010. Visual experience affects handedness. *Behav Brain Res* 207:447– 451
- Ogle, K. N. (1938). Induced size effect. I. A new phenomenon in binocular space-perception associated with the relative sizes of the images in the two eyes. *APA Archives of Ophthalmology*, 20, 604– 623

- Oleksiak A, Postma A, van der Ham I JM, Klink PC, van Wezel RGA, A review of lateralization of spatial functioning in non human primates, *Brain Res Rev.* 2011 Jun 24; 67 (1-2):56-72. doi: 10.1016/j.brainresrev.2010.11.002. Epub 2010 Nov 6. 2010
- Olivares, R., Michalland, S., Aboitiz, F., 2000. Cross-species and intraspecies morphometric analysis of the corpus callosum. *Brain Behav. Evol.* 55, 37–43
- Olivares, R., Montiel, J., Aboitiz, F., 2001. Species differences and similarities in the fine structure of the mammalian corpus callosum. *Brain Behav. Evol.* 57, 98–105
- Ono, H., & Barbeito, R. The cyclopean eye vs. the sighting-dominant eye as the center of visual direction. *Perception of Psychophysics*, 1981,31,201-210
- Pack AA, Herman LM: Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *Journal of the Acoustical Society of America* 1995, 98:722-733
- Pack AA, Herman LM, Hoffmann-Khunt M, Branstetter BK: The object behind the echo: dolphins (*Tursiops truncatus*) perceive object shape globally through echolocation. *Behavioural Processes* 2002, 58:1-26.
- Padoa E, *Manuale di anatomia comparata dei vertebrati*, Feltrinelli editore, 1991
- Pardhan S, Gilchrist J. The effect of monocular defocus on binocular contrast sensitivity. *Ophthalmic Physiol Opt* 1990; 10:33–36
- Pascal, J. I. The chromatic test for the dominant eye. *American Journal of Ophthalmology*, 1926,9,357-358.
- Pearson R (1972) *The avian brain*. Academic Press, London
- Pearson R, Pearson L (1976) *The vertebrate brain*. London: Academic Press.513–528
- Pfannkuche KA, Bouma A, Groothuis TGG. 2009. Does testosterone affect lateralization of brain and behaviour? A meta-analysis in humans and other animal species. *Philos Trans R Soc* 364:929–942
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E. & Winfield, I. J. 1982a Fish in larger shoals find food faster. *Behav. Ecol Sociobiol.* 10, 149–151
- Pitcher, T. J. 1983 Heuristic definitions of schooling behaviour. *Anim. Behav.* 31, 611–613

- Pitcher, T. J. & Parrish, J. K. 1993 Functions of shoaling behaviour in teleosts. In Behaviour of teleost fishes (ed. T. J. Pitcher), pp. 363–439. London: Chapman & Hall
- Pointer, J. S. (2001) Sighting dominance, handedness, and visual acuity preference: three mutually exclusive modalities?. *Ophthalm. Physiol. Opt.* 21, 117–126
- Pointer J.S., The absence of lateral congruency between sighting dominance and the eye with better visual acuity, *Ophthalm. Physiol. Opt.* 2007 27: 106–110
- Porac C. e Coren S., Size accentuation in the dominant eye, *Nature*, vol. 260, n. 5551, pp. 527-8, 1976
- Porac, C., & Coren, S. The assessment of motor control in sighting dominance using an illusion decrement procedure. *Perception & Psychophysics*, 1977, 11, 341-346
- Porac, C., & Coren, S. (1979). Monocular asymmetries in recognition after an eye movement: Sighting dominance and dextrality. *Perception & Psychophysics*, 25(1), 55–59
- Porac, C.&Coren, S. Lateral preferences and human behavior. New York: Springer-Verlag. 1981
- Porac C. e Coren S., The relationship between sighting dominance and the fading of a stabilized retinal image, *Percept Psychophys*, vol. 32, n. 6, pp. 571-5, Dicembre 1982
- Proudfoot, R. E. (1983). Hemiretinal differences in face recognition: Accuracy versus reaction time. *Brain and Cognition*, 2, 25–31
- Purves, D., & White, L. E. (1994). Monocular preferences in binocular viewing. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 91(18), 8339–8342
- Rajendra S, Rogers LJ. 1993. Asymmetry is present in the thalamofugal projections of female chicks. *Exp Brain Res* 92:542–544
- Rao S, Chun C, Fan J, Kofron M, Yang MB, Hegde RS, Ferrara N, Copenhagen DR, Lang RA. 2013. A direct and melanopsin-dependent fetal light response regulates mouse eye development. *Nature* 494:243– 247
- Rashid N, Andrew RJ, Right hemisphere advantages for topographical orientation in the domestic chick, *Neuropsychologia* 27 1989. 937–948
- Reiss, M. (1994). Leg-crossing: Incidence and inheritance. *Neuropsychologia* , 32, 747±750
- Reiss, M. (1996). Zur Lateralität bei Zwill in gen.*Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 81, 141±1 55

- Reiss&Reiss, Ocular dominance: some family data, *LATERALITY*, 1997, 2 (1), 7±1 5
- Reynolds DMcQ, Jeeves MA. 1978. A developmental study of hemisphere specialization for recognition of faces in normal subjects. *Cortex* 14:511– 520
- Rice,N.J., Tunik,E., Cross,E.S., and Grafton,S.T. (2007). On line grasp control is mediated by the contralateral hemisphere. *BrainRes.* 1175, 76–84.doi: 10.1016/j.brainres.2007.08.009
- Rice, M. L., Leske, D. A., Smestad, C. E., & Holmes, J. M. (2008). Results of ocular dominance testing depend on assessment method. *Journal of AAPOS*, 12(4), 365–369, doi:10.1016/j.jaapos.2008.01.017.
- Ridgway, S. H. (1972) *Mammals of the sea: biology and medicine*. Thomas: Springfield, IL.
- Ridgway S.H., Physiological observations on dolphin brains, in: R.J. Schusterman, J.A. Thomas, F.G. Wood (Eds.), *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*, Hillsdale, N.J., Lawrence Erlbaum Associates, 1986, pp. 31–60
- Rilling, J.K., Insel, T.R., 1999. Differential expansion of neural projection systems in primate brain evolution. *NeuroReport* 10, 1453–1459
- Ringo, J.L., Doty, R.W., Demeter, S., Simard, P.Y., 1994. Time is of the essence: a conjecture that hemispheric specialization arises from interhemispheric conduction delay. *Cereb. Cortex* 4, 331–343
- Risch, N., & Pringle , G. (1985). Segregation analysis of human preference. *Behavior Genetics*, 15, 385±4 00
- Robertson LC, Lamb MR, Knight RT: Effects of lesions of temporal-Parietal junction on perceptual and attentional processing in humans. *The Journal of Neuroscience* 1988, 8:3757-3769.
- Robertson LC, Lamb MR: Neuropsychological contribution to theories of part/Whole organization. *Cognitive Psychology* 1991, 299-330
- Robins A, Lippolis G, Bisazza A, Vallortigara G, Rogers LJ (1998) Lateralized agonistic responses and hindlimb use in toads. *Anim Behav* 56: 875–881
- Robins A, Chen P, Beazley LD, Dunlop SA (2005) Lateralized predatory responses in the ornate dragon lizard (*Ctenophorus ornatus*). *Neuroreport* 16: 849.
- Robins A, Rogers LJ (2006) Lateralized visual and motor responses in the green tree frog, *Litoria caerulea*. *Anim Behav* 72: 843–852

- Rodman HR, Karten HJ. 1995. Laminar distribution and sources of catecholaminergic input to the optic tectum of the pigeon. *J Comp Neurol* 359:424–442.
- Rogers LJ, Lateralisation in the avian brain, *Bird Behav.* 2 1980.1–12
- Rogers, L. J. & Workman, L. 1989 Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 23, 187–198
- Rogers LJ. 1990. Light input and the reversal of functional lateralization in the chicken brain. *Behav Brain Res* 38:211–221
- Rogers LJ, Development of lateralization, in: R.J. Andrew Ed., *Neural and Behavioural Plasticity: The Use of the Domestic Chick as a Model*, Oxford Univ. Press, Oxford, 1991 pp. 507–535
- Rogers LJ, Workman L, Footedness in birds, *Anim. Behav.* 45 1993. 409–411
- Rogers, L. J., Ward, J. P., & Stafford, D. (1994). Eye dominance in the small-eared bushbaby, *Otolemur garnettii*. *Neuropsychologia*, 32, 257–264
- Rogers LJ, *The Development of Brain and Behaviour in the Chicken*, CAB International, Wallingford, 1995
- Rogers LJ, Kaplan G, Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orangutans *Pongo pygmaeus pygmaeus*., *Anim. Behav.* 51 1996. 13–25
- Rogers LJ. 1997. Early experiential effects on laterality: Research on chicks has relevance to other species. *Lateralit* L.J. Rogers, *Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages*, *Brain Lang.* 2000 Jun 15;73(2):236-53.
- Rogers LJ. 2000. Evolution of hemispheric specialization: advantages and disadvantages. *Brain Lang* 73:236–253.
- Rogers LJ. 2001. *Sexing the Brain*. New York: Columbia University Press
- Rogers LJ, Andrew RJ (2002) *Comparative vertebrate lateralization*. New York: Cambridge University Press. 94–125.
- Rogers LJ. 2002. Advantages and disadvantages of lateralization. In: Rogers LJ, Andrew RJ, editors. *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge University Press: Cambridge. pp 126–153.

- Rogers LJ (2002b) Lateralised brain function in anurans: comparison to lateralisation in other vertebrates. *Laterality* 7:219–239
- Rogers LJ, Zucca P, Vallortigara G (2004) Advantages of having a lateralized brain. *Proc R Soc Lond B* 271: S420
- Rogers LJ. 2008. Development and function of lateralization in the avian brain. *Brain Res Bull* 76:235– 244
- Rogers LJ, Vallortigara G, Andrew RJ. 2013a. *Divided brains: The biology and behaviour of brain asymmetries*. Cambridge: Cambridge University Press
- Rogers LJ, Review: Asymmetry of brain and behavior in animals: its development, function, and human relevance, *Genesis*. 2014 Jun;52(6):555-71. doi: 10.1002/dvg.22741. Epub 2014 Jan 22y 2:199–219
- Rombouts A., Barkhof F., Sprenger M., Valk J. e Scheltens P., The functional basis of ocular dominance: functional MRI findings, *Neuroscience Letters*, n. 221, pp. 1-4, 1996
- Rose SPR, *The Making of Memory. From Molecules to Mind*, Bantam Books, London, 1992
- Sanchez FJ. Monovision: which eye for near? *Contact Lens Forum* June 1988; 13:57
- Sarnat HB 2008. Embryology and malformations of the forebrain commissures. In: Sarnat HB, Cutatolo P, editors. *Malformations of the nervous system: Handbook of clinical neurology*. Amsterdam: Elsevier. pp 67–87
- Sato Y, Mori K, Koizumi T, Minagawa-Kawai Y, Tanak A, Ozawa E, Wakaba Y, Mazuka R. 2011. Functional lateralization of speech processing in adults and children who stutter. *Front Psychol* 2:1–10.
- Schor C, Landsman L, Erickson P. Ocular dominance and the interocular suppression of blur in monovision. *Am J Optom Physiol Opt* 1987; 64:723–730
- Schuz, A., Preissl, H., 1996. Basic connectivity of the cerebral cortex and some considerations on the corpus callosum. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 20, 567–570
- Sergent, J., & Signoret, J-L. (1992). Functional and anatomical decomposition of face processing: Evidence from prosopagnosia and PET study of normal subjects. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 335, 55–62
- Shanklin WM (1930) The central nervous system of *Chameleon vulgaris*. *Acta Zool* 11:425–490

- Shaw, E. 1978 Schooling fishes. *Am. Sci.* 66, 166–175
- Sherry DF, Schachter DL, The evolution of multiple memory systems, *Psychol. Rev.* 94 1987. 439–454.
- Shmuelof, L., and Zohary, E. (2006). A mirror representation of others' actions in the human anterior parietal cortex. *J. Neurosci.* 26, 9736–9742. doi:10.1523/JNEUROSCI.1836-06.2006
- Shneur, E., & Hochstein, S., effect of eye dominance in visual perception, *International Congress Series* 1282 (2005) 719–723
- Shneur, E., & Hochstein, S. (2006). Eye dominance effects in feature search. *Vision Research*, 46(25), 4258–4269, doi:10.1016/j.visres.2006.08.006
- Skiba M, Diekamp B, G€unt€urk€un O. 2002. Embryonic light stimulation induces different asymmetries in visuoperceptual and visuomotor pathways of pigeons. *Behav Brain Res* 134:149–156
- Snyder PJ, Harris LJ, Ceravolo N, Bonner JA, Are Psittacines an appropriate animal model of handedness in humans?, *Brain Cognit.* 32 1996. 208–211
- Snyder PJ, Harris LJ, Lexicon size and its relation to foot preference in the African Grey parrot *Psittacus erithacus.*, *Neuropsychologia* 35 1997. 919–926.
- Sovrano, V. A., Rainoldi, C., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (1999). Roots of brain specialisations: Preferential left-eye use during mirror-image inspection in six species of teleost fish. *Behavioral Brain Research*, in press
- Sovrano, V. A., & Andrew, R. J. (2005). Eye use during viewing a reflection: Behavioral lateralization in zebrafish larvae. *Behavioral Brain Research*, 167, 226–231
- Steenhuis RE and Bryden MP. Different dimensions of hand skill that relate to skilled and unskilled activities. *Cortex*, 25(2): 289e304, 1989
- Steinberg L. 2008. A social neuroscience perspective on adolescent risk-taking. *Dev Rev* 28:78–106
- Striedter, G.F., 2006. *Précis of Principles of Brain Evolution.* *Behav. Brain Sci.* 29, 1–36
- Svendsen, J. C. S., Kov, J. S., Bildsoe, M. & Teffensen, J. F. S. 2003 Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *J. Fish Biol.* 62, 834–846

- Ten Cate C, Baauw A, Ballintijn M, Majoor B, Van der Horst I. 1989. Lateralization of orientation in sexually active zebra finches: eye use asymmetry or locomotor bias? *Anim Behav* 39:992–994
- Teitelbaum H.A., Spontaneous rhythmic ocular movement. Their possible relationship to mental activity. *Neurology*, 1954, 350-354
- Toga AW, Thompson PM. 2003. Mapping brain asymmetry. *Nat Rev Neurosci* 4:37–48
- Tommasi L, Vallortigara G, Footedness in binocular and monocular chicks, *Laterality* 4 1999. 89–95.
- Trevarthen C, Brain bisymmetry and the role of the corpus callosum in behavior and conscious experience. In J.Cernacek&F.Podivinsky (Eds.), *Cerebral interemispheric relations*. Bratislava: Publishing House of the Slovak Academy of Science, 1972
- Ungerleider, LG.; Mishkin, M. Two cortical visual systems. In: Ingle, DJ.; Goodale, MA.; Mansfield, RJW., editors. *Analysis of Visual Behavior*. Cambridge, MA: MIT Press; 1982. p. 549-86.
- Ungerleider LG. Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. *Science*. 1995; 270:769–775. [PubMed: 7481764]
- Valenti, A., Sovrano, V. A., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2003). Visual lateralization in quails. *Laterality*, 8, 67–78
- Valle-Incl'an, F., Blanco, M. J., Soto, D., & Leir'os, L. (2008). A new method to assess eye dominance. *Psicològica*, 29, 55–64.
- Vallortigara G, Andrew RJ, Lateralization of response to change in a model partner by chicks, *Anim. Behav.* 41 1991. 187–194.
- G. Vallortigara, Right hemisphere advantage for social recognition in the chick, *Neuropsychologia* 30 1992. 761–768.
- Vallortigara G, Andrew RJ, Differential involvement of right and left hemisphere in individual recognition in the domestic chick, *Behav. Process.* 33 1994. 41–58.
- Vallortigara G, Regolin L, Detour behaviour in the domestic chick: Cognition and lateralization. Abstracts of the 'Avian Brain and Behaviour Meeting', 25–28 August 1996, Tihany, Hungary, 1996, Hungarian Academy of Sciences, Budapest
- Vallortigara G, Regolin L, Bortolomiol G, Tommasi L, Lateral asymmetries due to preferences in eye use during visual discrimination learning in chicks, *Behav. Brain Res.* 74 (1996) 135–143

- Vallortigara G, Rogers LJ, Bisazza A, Lippolis G, Robins A (1998) Complementary right and left hemifield use for predatory and agonistic behaviour in toads. *Neuroreport* 9: 3341
- Vallortigara, G., Regolin, L., & Pagni, P. (1999). Detour behavior, imprinting, and visual lateralization in the domestic chick. *Cognitive Brain Research*, 7, 307–320.
- Vallortigara, G., Rogers, J. L., & Bisazza, A. (1999). Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralisation. *Brain Research Reviews*, 30, 164175
- Vallortigara, G. (2000). Comparative neuropsychology of the dual brain: A stroll through left and right animals' perceptual worlds. *Brain and Language*, 73, 189–219
- Vallortigara, G., Pagni, P., & Sovrano, V. A. (2004). Separate geometric and non-geometric modules for spatial reorientation: Evidence from a lopsided animal brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 390–400.
- Vallortigara G, Rogers LJ (2005) Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behav Brain Sci* 28: 575–589
- Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2005a). Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization, (Target article). *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 575–589
- Vallortigara G., The evolutionary psychology of left and right: cost and benefits of lateralization, Wiley Periodicals, Inc. *Dev Psychobiol* 48: 418–427, 2006
- Vallortigara G, Chiandetti C, Sorvano V (2010) Brain asymmetry (animal). *WIREs Cogn Sci* 2:146–157
- Ventolini, N., Ferrero, E., Sponza, S., Della Chiesa, A., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2005). Laterality in the wild: preferential hemifield use during predatory and sexual behavior in the Black winged stilt (*Himantopus himantopus*). *Animal Behavior*, 69, 1077–1084
- Verma A, Brysbaert M. A right visual field advantage for tool-recognition in the visual half-field paradigm. *Neuropsychologia*. 2011; 49:2342–2348. [PubMed: 21527265]
- Vermeire, B. A., Hamilton, C. R., & Erdmann, A. L. (1998). Right-hemispheric superiority in split-brain monkeys for learning and remembering facial discriminations. *Behavioral Neuroscience*, 112, 1048–1061
- Voudouris, D., Smeets, J. B. J., and Brenner, E. (2012). Do humans prefer to see their grasping points? *J. Mot. Behav.* 44, 295–304. doi:10.1080/00222895.2012. 703975

- Wade, N. J. Fragmentation of monocular afterimages in individuals with and without normal binocular vision. *Perception & Psychophysics*, 1975, 18, 328-330
- Wade, N. J. On interocular transfer of the movement aftereffect in individuals with and without normal binocular vision. *Perception*, 1976, 5, 113-118
- Walls, G. L. (1953). The lateral geniculate nucleus and visual physiology. University of California Publications in Psychology, 9, 1-100.
- Ward JP, Milliken GW, Stafford DK, Patterns of lateralized behavior in prosimians, in: J.P. Ward, W.D. Hopkins, Eds., *Primate Laterality: Current Behavioral Evidence of Primate Asymmetries*, Springer-Verlag, New York, 1993, pp. 43-74.
- Warren, N., & Clark, B. A consideration of the use of the term ocular dominance. *Psychological Bulletin*, 1938, 35. 298-304
- Warrington EK, Neuropsychological studies of object recognition, *Philos. Trans. R. Soc. London B* 298 1982. 15-53
- Wassersug, R. J., Lum, A. M. & Potel, M. J. 1981 An analysis of school structure for tadpoles (Anura, Amphibia). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9, 15-22
- Waters NS, Denenberg VH, Analysis of two measures of paw preference in a large population of inbred mice, *Behav. Brain Res.* 63 1994. 195-204
- Webb, J. E. (1969). On the feeding and behaviour of the larva of *Branchiostoma lanceolatus*. *Marine Biology*, 3, 58-72.
- Webb, J. E. (1975). The distribution of amphioxus. *Symposium of the Zoological Society of London*, 36, 179-217
- Weidner C, Reperant J, Miceli D, Haby M, Rio JP. 1985. An anatomical study of ipsilateral retinal projections in the quail using autoradiographic, horseradish peroxidase, fluorescence and degeneration technique. *Brain Res* 340:99-108
- West MJ, King AP. 1988. Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. *Nature* 334: 244-246
- Westergaard GC, Suomi SJ, Hand preference for stone artefact production and tool-use by monkeys: possible implications for the evolution of right-handedness in hominids, *J. Human Evol.* 30 1996. 291-298.

Witelson S.F, On hemispheric specialization and cerebral plasticity from birth, in: C.T. Best Ed., Hemispheric Function and Collaboration in the Child, Academic Press, New York, 1985, pp. 33–85

Workman L, Andrew RJ. 1986. Asymmetries of eye use in birds. *Anim Behav* 34:1582–1584

Yang, E., Blake, R., & McDonald, J. E., 2nd. (2010). A new interocular suppression technique for measuring sensory eye dominance. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 51(1), 588–593, doi:10.1167/iovs.08-3076. [PubMed] [Article]

Yaman S, von Fersen L, Dehnhardt G, Güntürkün O: Visual lateralization in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): evidence for a population asymmetry? *Behavioural Brain Research* 2003, 142:109-114

Zaidel DW, Hemispheric asymmetry in memory for pictorial semantics in normal subjects, *Neuropsychologia* 25 1987. 487–495

Zeigler, H. P., Bermejo, R., & Bout, R. (1994). Ingestive behaviour and the sensorimotor control of the jaw. In M. N. O. Davies, & P. R. Green (Eds.), *Perception and motor control in birds* (pp. 182–200). Berlin: Springer-Verlag

Zeil J, Hemmi JM (2006) The visual ecology of fiddler crabs. *J Comp Physiol A* 192:1–25

Zeri, F., De Luca, M., Spinelli, D., & Zoccolotti, P. (2011). Ocular dominance stability and reading skill: A controversial relationship. *Optometry and Vision Science*, 88(11), 1353–1362, doi:10.1097/OPX.0b013e318229635a

Zoccolotti, P. (1978). Inheritance of ocular dominance. *Behavior Genetics*, 8, 377 ±379

Sitografia

<http://www.fisica.unige.it/~tuccio/SSIS/visione.html>

<http://www.iapb.it/news2.php?id=158>

https://it.wikipedia.org/wiki/Apparato_visivo

<http://sv.units.it/ppb/visione/blocco7.html>

http://www.treccani.it/enciclopedia/visione_%28Dizionario-di-Medicina%29/

<http://ghr.nlm.nih.gov/gene/MITF>

<http://discovery.lifemapsc.com/library/images/mouse-lens-and-cornea-development>

<http://instruct.uwo.ca/anatomy/530/anfound.htm>

<http://webvision.instead-technologies.com/12-3-visual-and-auditory-anomalies-associated-with-albinism/>

<http://www.oganatomy.org/projanat/neuroanat/11/two.htm>

<http://it.occhio.it/area-pretettale/>

<https://it.wikipedia.org/wiki/Talamo>

<https://it.wikipedia.org/wiki/DVR>

https://en.wikipedia.org/wiki/HVC_%28avian_brain_region%29

<http://livingwithdiplopia.blogspot.it/2014/10/the-vestibular-system-and-vision.html>

<http://www.mezzo-pieno.it/mezzo-curioso/lunione-fa-la-forza-aggregazione-o-banco-di-pesci.html>

<http://www.terretruria.it/comunicazioni/50>

http://www.petsparadise.it/ultime_notizie/lincredibile-memoria-dei-pesci-rossi/

<http://phys.org/news/2013-02-secret-rendezvous-geladas-conceal-monkeying.html>

<http://www.arkive.org/small-eared-greater-galago/otolemur-garnettii/>

<http://www.marcopaonessa.it/presentazione-ottimale-del-bambino.html>

www.gcorticelli.it/learning/luce10/semplificati_e_composti.html

Questo lavoro lo dedico a me stessa e alla mia famiglia: a mia mamma e a mio fratello, che mi hanno sopportata e sostenuta in ogni momento, e al mio baba, che se fosse qui, spero sarebbe fiero di me.