

## La candela

Come forse ho già avuto occasione di dire, sono abbonato da lunga pezza (dal 1962) a *Scientific American*. In tutti questi anni la rivista è molto cambiata, e sono cambiato anch'io... Il risultato è che mentre una volta leggevo ogni numero da cima a fondo, ora certi numeri neppure li guardo, e altri li sfoglio appena; leggo un articolo solo se per qualche motivo attira la mia attenzione. Nell'ultimo numero (aprile 2009) questa "fortuna" è capitata per due articoli: uno di cosmologia, del quale non voglio parlarvi, e l'altro intitolato *The Evolution of Primate Color Vision* [1]. Questo sarà il mio tema di oggi.

Ho anche controllato se l'articolo apparisse su *Le Scienze*, ma il risultato è negativo, almeno fino al numero di aprile. C'è solo, nel sito internet, la notizia di un esperimento descritto nell'articolo. Può darsi che la traduzione appaia in un numero futuro, ma non posso contarci, e quindi cercherò di raccontare quello che ho letto senza supporre nessuna conoscenza indipendente da parte di voi lettori, se non quelle sottostanti di biologia (in cui siete certo più ferrati di me).

In realtà al tema della visione dei colori ho già dedicato ben tre puntate di questa rubrica, in anni ormai lontani: 1996, 1997, 1998. Ma ora c'è qualcosa di completamente nuovo, che riguarda assai poco la fisica e molto invece la biologia; è quindi con una buona dose di faccia tosta che mi azzardo a scriverne. Come al solito, se mi scapperà qualche strafalcione (cosa quasi certa) mi farà piacere ricevere commenti e correzioni.

Aggiungo ancora che ho cercato di documentarmi un po' meglio: infatti da un po' di tempo gli articoli di *Scientific American* sono piuttosto brevi e sommari, mentre rimandano chi volesse approfondire a siti internet o ad articoli su riviste specialistiche. In questo caso mi sono avvalso dell'aiuto di mia figlia Mara, che è biologa e lavora al Dip. di Neuroscienze dell'Università di Ancona (è la mamma di Sofia: ricordate?). Mi ha fatto avere copia degli articoli indicati [2], [3], [4], [5]; li ho letti, e non si può certo dire che abbia capito tutto... Questo per più ragioni che da un lato sono ovvie, ma dall'altro meriterebbero invece delle riflessioni a parte, che però mi porterebbero un po' fuori strada. Quindi me ne astengo, salvo per un punto.

È certo ovvio che un fisico debba avere difficoltà a capire degli articoli specialistici di materia biologica (e come vedrete, anche piuttosto interdisciplinari, pur restando sempre all'interno di quella che genericamente possiamo chiamare "biologia"). Meno ovvia è una particolare difficoltà che ho incontrato, derivante non dalla mia ignoranza in materia di concetti base, di strumenti, di tecniche sperimentali, ma da un modo di ragionare diverso da quello che mi è consueto, e che in certi punti mi riesce ostico; anche per la naturale concisione di un articolo su *Science* o su *Neuron*, ma non solo per questo. Non so spiegarmi meglio

senza allungare il discorso, fare esempi, ecc.; quindi vi prego di accontentarvi di questo accenno non troppo perspicuo. . .

Esaurite le cautele e le riserve, andiamo a incominciare.

\* \* \*

Tralasciando per brevità le forme di sensibilità cromatica presenti in altri phyla, già se ci si restringe ai vertebrati la varietà è grande. La maggior parte dei mammiferi hanno tre fotopigmenti, uno (la rodopsina) nei bastoncelli e due nei coni; c'è però qualche specie che ne ha soltanto due, e la cosa notevole per il nostro discorso è che diverse specie appartengono ai primati, sottordine Strepsirrhyni (quello di cui fanno parte i lemuri). Leggo però che all'altro estremo ci sono i polli (*Gallus gallus*) che hanno ben *sei* fotopigmenti: la solita rodopsina nei bastoncelli, quattro pigmenti diversi in altrettanti tipi di coni, e un sesto nella ghiandola pineale. Non mi pronuncio sulla funzione di quest'ultimo, che certamente non può servire nel senso proprio, visto che quell'organo non riceve più direttamente stimoli luminosi; ma quanto ai quattro coni l'ovvia domanda è: che mondo a colori vedrà una gallina? Ci tornerò più avanti, ma non per le galline. . .

Tra i mammiferi, che sono dunque di regola dicromatici, sembra facciano eccezione soltanto i primati, nei quali è invece diffuso il tricromatismo. Ma il tricromatismo dei primati è tutt'altro che semplice, come ora mi accingo a descrivere: presenta infatti diverse varianti a seconda delle famiglie.

Parentesi: qui si apre per me il problema della tassonomia. Non solo perché non ne so praticamente niente, ma anche perché mi sembra di aver capito che non ci sia una classificazione unanimemente condivisa. Perciò azzarderò di riferirmi a quello che credo di aver capito leggendo qua e là, e speriamo bene. . .

Mi sembra dunque che l'ordine dei primati comprenda dei sottordini, degli infraordini e dei "parvordini" (confesso che non avevo mai incontrato questo termine). A noi interessa il sottordine Haplorrhini, sottordine Simiiformes, coi parvordini Catarrhini e Platyrrhini, ossia scimmie del vecchio e del nuovo mondo. Delle catarrine fa parte la famiglia Hominidæ, cui appartiene anche il genere *Homo*. È importante per noi concentrarsi su catarrine e platyrrine, perché il tricromatismo esiste in entrambi i parvordini, ma con basi genetiche differenti.

Ma prima di approfondire il discorso genetico, è bene richiamare la biochimica dei fotorecettori, sempre nei modestissimi limiti delle mie conoscenze.

\* \* \*

Se ho capito bene (ma lo saprete meglio di me) tutti i fotopigmenti sono composti da una apoproteina (*opsina*) e da un cromoforo (*retinal 11-cis*). Questo composto è situato attraverso la membrana della cellula (cono o bastoncello); sette segmenti della catena polipeptidica sono interni alla membrana. Non mi soffermo a parlare del meccanismo con cui l'assorbimento di un fotone si trasforma in un segnale che viaggia sul nervo ottico, anche perché mi sembrerebbe poco

serio che mi mettessi a scopiazzare cose che si trovano anche in internet, ma di cui ho capito poco o niente... Mi pare più interessante accennare al fatto che ogni fotopigmento ha una sua *curva di assorbimento* della luce (dei fotoni); che il segnale viene causato dall'assorbimento di un fotone (o di più d'uno?) ma che la particolare frequenza, lunghezza d'onda, energia dei fotoni non ha importanza, a patto che abbia prodotto l'evento fotochimico iniziale: la fotoisomerizzazione del retinal 11-cis a tutto-trans.

Dunque ciò che caratterizza un fotopigmento è la sua curva di assorbimento, il cui significato è la diversa probabilità che un fotone venga assorbito a seconda della sua lunghezza d'onda.

\* \* \*

Vogliamo aprire una piccola parentesi fisica? Sopra ho parlato di lunghezza d'onda, frequenza, energia ... precisiamo un po'. Nella descrizione classica (non quantistica) la luce consiste di *onde elettromagnetiche*, che possono essere di diverse frequenze ( $\nu$ ) o lunghezze d'onda ( $\lambda$ ): la relazione tra queste due grandezze (nel vuoto) è  $\lambda = c/\nu$  dove  $c$  è la velocità della luce. Nel nostro contesto praticamente nessuno usa la frequenza, mentre è universale l'uso della lunghezza d'onda, ed è qui importante ricordare che il campo di lunghezze d'onda della luce visibile (per l'occhio umano) va da circa 380 a circa 780 nm (1 nm = un milionesimo di metro, un milionesimo di millimetro, un millesimo di micron). Ovviamente una radiazione può non essere *pura o monocromatica*: di regola sarà così, ossia sarà una combinazione di più componenti di diverse frequenze e lunghezze d'onda.

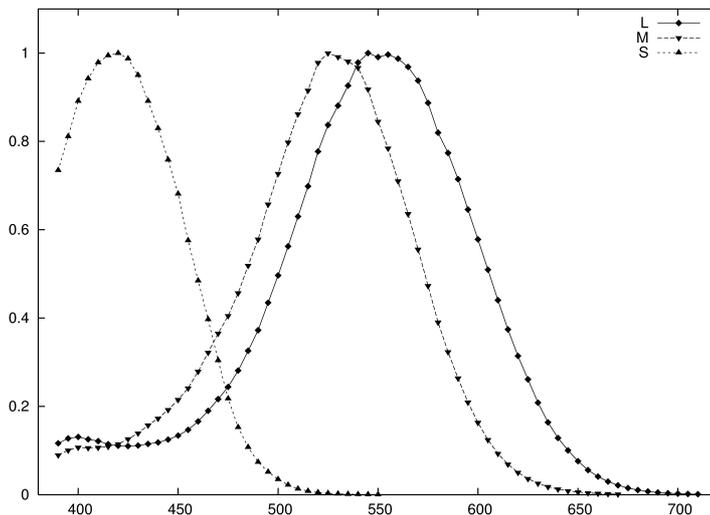
Quando però parliamo di fotoni, siamo nel regno *quantistico*: senza neppure accennare alla delicata questione del rapporto fra le due descrizioni (classica e quantistica) a noi serve ricordare che i fotoni che vengono assorbiti o emessi da atomi o molecole di regola hanno energie piuttosto ben definite (sono dei "quanti" di energia). Tra l'energia  $\varepsilon$  dei fotoni e la frequenza  $\nu$  dell'onda corrispondente nella descrizione classica, sussiste la famosa relazione di Planck (che in realtà andrebbe chiamata "di Einstein"):  $\varepsilon = h\nu$ , dove  $h$  è l'arcifamosa *costante di Planck*. In termini di lunghezza d'onda:  $\varepsilon = hc/\lambda$ . Dunque *energia di un fotone e lunghezza d'onda della radiazione sono inversamente proporzionali*.

Può non essere inutile qualche dato numerico: al centro del campo visibile ( $\lambda = 550$  nm) si ha  $\varepsilon \simeq 2.2$  eV. Sì, lo so: chimici e biologi sono poco familiari con gli eV, per cui traduco in kJ/mol: circa 220.

\* \* \*

A quanto credo di aver capito, tutte le variazioni nella sensibilità cromatica dei diversi fotopigmenti sono dovute a un unico meccanismo: la sostituzione di uno o più aminoacidi nei segmenti transmembranici. In molti casi è stata misurata la variazione nel massimo di sensibilità quando un dato aminoacido viene sostituito da un altro. Un solo esempio: la sostituzione tirosina/istidina in posizione 197 sposta il massimo di 28 nm.

Un primate tricromatico (in particolare *Homo*) ha tre specie di coni, che è tradizionale indicare con le lettere S (per “short”: corto) M (per “medium”: medio) e L (per “long”: lungo) con riferimento alla lunghezza d’onda a cui si trova il massimo della sensibilità. Questi massimi per l’uomo stanno *in media* a 425, 530 e 560 nm. Perché ho scritto “in media”? Perché esistono sensibili differenze individuali dovute a polimorfismo nei geni che codificano le varie apoproteine. (Queste variazioni non sono da confondere con le anomalie comunemente chiamate “daltonismo,” che sono invece dovute di regola all’assenza di una delle tre specie di coni.) Nella figura qui accanto trovate le più recenti misure delle curve di sensibilità medie per i tre tipi di coni umani.



\* \* \*

Passiamo ora agli aspetti genetici. È stato accertato solo venti anni fa che nell’uomo il gene per il pigmento S risiede nel cromosoma 7, mentre i geni per M e L si trovano nel cromosoma X. Questa collocazione era prevista, dal momento che il daltonismo è assai più frequente nei maschi che nelle femmine, e per le modalità della sua trasmissione ereditaria. Ma ora abbiamo la prova diretta, e anche la composizione dei corrispondenti segmenti di DNA.

Ho già detto che le differenze tra le sensibilità spettrali dei fotopigmenti M e L sono piccole; parallelamente è stato dimostrato che mentre il gene per S è notevolmente diverso dagli altri due, questi (per M e per L) differiscono solo per il 2% delle basi; il che dimostra la loro stretta connessione in senso genetico e probabilmente deriva da un’epoca di differenziazione relativamente recente.

Come dicevo sopra, la genetica del tricromatismo è del tutto diversa fra catarrine e platirrine. Nelle prime infatti si presenta una duplicazione del gene per l’opsina nel cromosoma X, e i due geni divergono poi in alcune basi. Ma attenzione: il “poi” che ho scritto non implica necessariamente una successione temporale. Infatti è ancora in discussione se la duplicazione abbia preceduto la divergenza, o se invece un iniziale dimorfismo abbia dato luogo per “crossing-over” alla presenza di due geni diversi sullo stesso cromosoma. Sta di fatto comunque che i due geni sono presenti in tutti i coni di tipo M o L, ma solo uno

dei due viene espresso (in modo casuale) dando così luogo a un mosaico retinico di coni M e coni L.

Nelle platirrine le cose sono più semplici: abbiamo un vero e proprio polimorfismo, che tipicamente presenta tre alleli per i geni M/L, col risultato di una grande varietà di fenotipi: tre diversi per i maschi (emizigoti) e per le femmine omozigote, che danno luogo a tre diverse forme di dicromatismo; poi tre diversi fenotipi nelle femmine eterozigote, con corrispondenti tre forme di tricromatismo. E sarebbe ancora semplice se la cosa finisse qui... Sembra infatti che il genere *Callicebus* abbia la bellezza di 5 alleli, e lascio a voi il calcolo del numero di fenotipi!

Ma la situazione — solo per quello che è sperimentalmente noto — è ben più complicata, e non posso dilungarmi troppo a descrivere la varietà di cui ho avuto notizia. Un solo esempio: esiste un genere (*Aotus*) che non è polimorfo per i geni M/L, e per di più il gene per il fotopigmento S ha subito mutazioni così pesanti che in realtà non riesce a esprimere nessun fotopigmento. Di conseguenza *Aotus* è rigorosamente monocromatico. Forse non casualmente, questo sembra essere l'unico antropeide strettamente notturno.

Qui mi viene spontaneo aprire una piccola parentesi dedicata ai sostenitori del “disegno intelligente.” Già come l'ho sommariamente descritta (e ancor più in base a ciò che ho letto ma non ho potuto riportare per non farla troppo lunga) la situazione della visione del colore nei primati appare sommamente complessa e disordinata: ci sono alcune tendenze prevalenti, ma una quantità di differenze ed eccezioni, sia nel senso di una maggiore complessità sia in senso opposto, e indipendentemente dall'appartenenza all'uno o all'altro taxon. Dicromatismo e tricromatismo si distribuiscono in modo irregolare, con innumerevoli varianti, nelle quali appare impossibile trovare traccia di qualcosa di “costruito.” A me riesce francamente difficile immaginare che tutto ciò possa spiegarsi come risultato del lavoro di un “progettista intelligente,” mentre è del tutto naturale vederlo come effetto di un “gioco di dadi” (per ricordare la famosa battuta di Einstein).

\* \* \*

L'esistenza e la conservazione del tricromatismo nei primati (e solo nei primati tra i mammiferi) sembrano essere associate a un suo valore positivo dal punto di vista della “fitness”: dove possiamo trovarlo? La risposta sembra essere che tra i mammiferi appunto i primati sono i principali consumatori di frutti tropicali, i quali a maturazione assumono colorazioni giallo/arancio, difficili da distinguere nel fogliame da parte di un dicromatico, mentre spiccano vivacemente per chi abbia una visione tricromatica. (Non a caso, anche tra gli uccelli, in cui abbondano i frugivori, il tricromatismo è diffuso.) Anticipo però che è stata avanzata un'ipotesi alternativa per spiegare l'unicità del tricromatismo dei primati tra i mammiferi, che si basa non già sul meccanismo dell'evoluzione, ma su una differenza anatomica a livello retinico che distingue i primati dagli altri

mammiferi. Mi riprometto di riprendere e discutere questa spiegazione un po' più avanti.

Viceversa, si può avanzare (è stata avanzata) una congettura più audace: forse il tricromatismo dei primati e la colorazione dei frutti sono un caso di coevoluzione, simile a quello tra insetti e fiori colorati delle angiosperme?

A sostegno della tesi che il tricromatismo sia collegato alle abitudini frugivore di molti primati, starebbe un altro dato statistico, relativo alla frequenza delle anomalie dicromatiche (daltonismo) nell'uomo in confronto ad altre specie. La frequenza, misurata su campioni statisticamente significativi, nel maschio di *H. sapiens* sta attorno al 2-3%, mentre nel maschio del macaco è di solo  $2 \cdot 10^{-5}$ . Una differenza così forte potrebbe indicare che nell'uomo si sia da tempo ridotto il vantaggio selettivo del tricromatismo, col mutare delle abitudini alimentari e forse con la vita sociale. Va però detto che una tale interpretazione non è concordemente condivisa.

\* \* \*

In tutto quanto ho detto finora, sono rimasti in ombra (è il caso di dirlo) i bastoncelli. Ovvio, direte voi: tutti sanno che i bastoncelli servono per la visione notturna (*scotopica*) e non sono funzionali, in quanto saturati, in piena luce (visione *fotopica*). Ma in realtà le cose non sono così semplici (c'è forse qualcosa di semplice in tutto questo argomento?). Infatti esiste una regione in cui sono attivi entrambi i tipi di recettori: va da circa  $0.01 \text{ cd/m}^2$  a circa  $3 \text{ cd/m}^2$ , ed è quella che si chiama visione crepuscolare o *mesopica*. Le unità che ho indicato si riferiscono alla *luminanza* di una sorgente estesa; per dare un riferimento, la visione crepuscolare va da un po' sotto il minimo per una lettura confortevole, alla luminanza di un foglio bianco alla luce della Luna.

La cosa interessante è che nella visione mesopica abbiamo in funzione non tre, bensì *quattro* diversi recettori (ricordiamo che la curva di sensibilità della rodopsina è intermedia tra quelle delle opsine S e M); ne segue che in queste condizioni la nostra visione è *quadricromatica*, come quella delle galline. Non so se siano stati fatti studi particolari circa la percezione dei colori in visione mesopica, ma a me è venuta in mente una congettura fantasiosa e certamente azzardata: la butto lì più per variare il discorso, che non perché intenda prenderla sul serio, ed è questa. Non sarà la particolare visione quadricromatica in condizioni crepuscolari che tante volte ci fa vedere così belli i tramonti?

Ma restando nel tema quadricromatico, c'è un'altra osservazione che è stata fatta: grazie al gioco combinato del polimorfismo e della duplicazione, alcune femmine di *H. sapiens* presentano *quattro* tipi di coni, e quindi dovrebbero essere quadricromatiche anche in visione fotopica. Sembra però che la ricerca sperimentale non abbia dato prove conclusive su un effettivo quadricromatismo femminile. Quando ho parlato di questo con Mara, ha osservato come sia ben noto che le donne sono più sensibili degli uomini alle sfumature di colore. La mia

risposta è stata che potrebbe dipendere da una certa dose di quadricromatismo, ma potrebbe anche essere un retaggio culturale. Che ne pensate?

\* \* \*

Il discorso che vado facendo sarebbe gravemente manchevole se non accennassi al modo come si passa dai recettori (coni o bastoncelli) alle fibre del nervo ottico, per mezzo delle quali i segnali visivi raggiungono il sistema nervoso centrale. Questo non accade direttamente, perché nella retina ha già luogo una prima elaborazione del segnale, tramite l'azione di più strati di cellule: bipolari, amacrine, orizzontali, gangliari. Solo queste ultime possiedono degli assoni su cui viaggiano i potenziali di azione; la connessione all'interno della retina è invece diretta, mediante rilascio di un neurotrasmettitore (glutammato) alle sinapsi.

La connessione primaria è dai recettori alle cellule bipolari e da queste alle gangliari, ed è la sola che posso considerare qui, per le solite ragioni già dette e che non sto a ripetere. Debbo solo precisare che di parte di ciò che dirò non sono affatto sicuro, perché ho l'impressione che diverse fonti che ho consultato non siano del tutto concordi tra loro (oppure sono io che non ho capito ...). Direi che esistono due tipi di cellule gangliari: la piccole e le grandi, che mi sembra siano invece indicate nella letteratura inglese con gli attributi "midget" (minuscolo) e "small" (piccolo). Le piccole ricevono segnali (attraverso una cellula bipolare) da uno o da pochi coni, mentre le grandi li ricevono da numerosi coni, specialmente nella parte periferica della retina.

All'elaborazione dei segnali cromatici concorrono due meccanismi, il primo dei quali è ritenuto comune a tutti i mammiferi (euteri?), mentre il secondo sarebbe peculiare dei primati. Nel primo sistema singoli recettori S (blu) sono connessi a cellule bipolari dedicate; queste a loro volta inviano segnali a cellule gangliari grandi, che ricevono anche segnali da altre cellule bipolari connesse a coni M/L. I due tipi di segnali (da S e da M/L) agiscono in modo antagonistico, così che la risposta della cellula gangliare è funzione della *differenza* tra S e M+L: si genera quindi una "opposizione giallo-blu," dove il giallo riassume la somma delle risposte al verde e al rosso. È chiaro che questo sistema consente solo una visione bicromatica, in quanto non fa distinzione tra verde e rosso (coni M e coni L).

Il secondo meccanismo — esclusivo dei primati, come ho già detto — mette invece in contrapposizione, in una cellula gangliare piccola, il segnale di un cono M e quello di un cono L (sempre attraverso cellule bipolari) fornendo quindi una risposta che dipende dalla differenza  $M - L$ . In questo modo diviene possibile una genuina visione tricromatica, perché lo spazio dei colori acquista una seconda dimensione.

Va detto che tra discriminazione spaziale e cromatica esiste una specie di "concorrenza" che ha due cause:

- L'esistenza di coni con diverse sensibilità spettrali rende ambigua la discriminazione tra colore e illuminazione: se il sistema nervoso centrale riceve

l'informazione che in due punti vicini della retina due recettori hanno fornito una risposta diversa, non si può sapere se la differenza sia dovuta al particolare colore comune di quei due punti, che però eccita diversamente i due coni, oppure se ci sia una differenza di colore o d'illuminazione, che andrebbe comunque tradotta in una distinzione di tipo spaziale.

- Il sistema ottico dell'occhio non è perfetto, ma in particolare è affetto da *aberrazione cromatica*. Ne segue che se per es. l'occhio viene accomodato per mettere a fuoco sulla retina gli oggetti di colore rosso, quelli verdi (e ancor peggio i blu) riusciranno sfocati. Quindi separare bene i colori non è compatibile con una buona risoluzione spaziale.

La soluzione per entrambi i problemi è un compromesso:

- Solo i coni M e L sono rappresentati fittamente nella fovea, mentre gli S sono più radi e non in corrispondenza biunivoca con le cellule gangliari. Questo riduce il disturbo dell'aberrazione cromatica.
- La differenza di risposta dei coni M e L è tenuta piccola, appunto per ridurre ancora l'effetto dell'aberrazione cromatica, e anche per ridurre il rischio che si presenti il primo problema: una netta differenza di risposta sarà prevalentemente dovuta a differenza d'illuminazione.

\* \* \*

Tanto per cambiare, è aperta la discussione su come tutto questo si sia evoluto. C'è chi ritiene che *prima* sia apparsa la divergenza tra coni M e coni L, e *poi* si siano evolute le connessioni neurali per utilizzare l'accresciuta discriminazione cromatica. Ma c'è anche chi propone che il secondo meccanismo, ossia la connessione antagonistica di coni singoli a una stessa cellula gangliare, abbia preceduto la differenziazione dei due tipi dei coni, e sia invece sorta come modo per accrescere l'acuità visiva: dunque per ottenere una migliore discriminazione spaziale, e non già una cromatica.

Ma esiste una domanda ancora più ovvia e fondamentale: perché solo i primati, tra i mammiferi, hanno una visione tricromatica? Almeno due soluzioni sono state proposte:

- In primo luogo, potrebbe darsi che mammiferi non primati con visione tricromatica esistano, ma non siano ancora stati scoperti. Dopo tutto, le specie su cui sono state fatte le prove non sono molte. . .
- Seconda possibilità: se non esiste il sistema di cellule bipolari e gangliari che sono in corrispondenza con un solo o pochi coni, anche l'esistenza di coni M e L può risultare inutile, perché i differenti segnali finiscono confusi ai livelli superiori di elaborazione, già nella retina. E di conseguenza un'accidentale mutazione tricromatica non verrà conservata, dato che non fornisce alcun vantaggio adattativo.

A questo punto entra in gioco l'ingegneria genetica, che è stata usata per produrre animali (topi) artificialmente tricromatici, e studiarli sia con tecniche

elettroretinografiche, sia con prove di comportamento (behavioral tests). Più esattamente sono stati prodotti dei topi “knock-in,” nei quali al cromosoma X è stato aggiunto il gene per la L-opsina umana. Le misure ERG hanno mostrato che il gene veniva espresso, e che le retine avevano realmente l’atteso mosaico di coni M e coni L: in questo senso quei topi avevano occhi tricromatici, al livello dei recettori. Non avevano però le connessioni specializzate che esistono nei primati, e che ho descritto sopra; ci si poteva quindi chiedere se sarebbero risultati capaci di visione tricromatica a livello comportamentale. I test hanno dato esito positivo, anche se non in modo uniforme e con qualche difficoltà: sembra dunque che la struttura retinica a “piccole cellule” non sia indispensabile per mostrare tricromatismo nel senso della capacità di riconoscere stimoli visivi di diverso colore.

È quasi superfluo osservare che questi recenti risultati hanno posto nuovi interrogativi, ai quali non accenno per brevità; sta di fatto che il campo è ancora oggetto d’intensa ricerca.

\* \* \*

Arrivato alla fine di questa fatica, posso immaginare che chi ha avuto il coraggio di leggermi fin qui abbia in mente una domanda: “ma che gli è saltato in testa d’impegnarsi in un argomento così complesso, e che esula così largamente dalle sue competenze?” Già: che mi è saltato in testa? Non saprei rispondere in modo soddisfacente, se non che la sfida mi piaceva. Spero solo che sia stata almeno parzialmente superata. . .

Potrei anche aggiungere che ho sempre trovato affascinante il tema della percezione del colore, e sarei anche portato a porre una domanda: come si può spiegare che argomenti come questo siano totalmente assenti dall’insegnamento secondario? In tutta franchezza, se invece di propinare per es. delle trattazioni di biochimica di cui i ragazzi *non possono capire niente*, si spendesse un po’ di tempo sulla fisiologia degli organi di senso e in particolare sulla visione e sul colore, i risultati non potrebbero non essere migliori: infatti l’argomento è più direttamente comprensibile (cade sotto i sensi, in un senso non metaforico), è anche sperimentabile, ed ha quindi probabilità di suscitare maggiore interesse.

A chi volesse approfondire l’argomento, e soprattutto prendere conoscenza dei numerosi punti che ho dovuto abbreviare o tagliare, consiglio tra gli articoli che ho letto quello che mi è sembrato il più completo e chiaro: la rassegna di Jacobs [5].

[1] G. H. Jacobs, J. Nathans: “The Evolution of Primate Color Vision”; *Scientific American* **300** (2009), n. 4, 40.

[2] J. Nathans: “The Evolution and Physiology of Human Color Vision”: Insights from Molecular Genetic Studies of Visual Pigments”; *Neuron* **24** (1999), 299.

- [3] P.M. Smallwood et al.: “Genetically Engineered Mice with an Additional Class of Cone Photoreceptors: Implications for the Evolution of Color Vision”; *Proc. Nat. Acad. Sci.* **100** (2003), 11706.
- [4] G.H. Jacobs, G.A. Williams, H. Cahill and J. Nathans: “Emergence of Novel Color Vision in Mice Engineered to Express a Human Cone Pigment” *Science*; **315** (2007), 1723.
- [5] G.H. Jacobs: “Primate Color Vision: A Comparative Perspective”; *Visual Neuroscience*, **25** (2008), 619.