
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

ANTONIO BAVA, FEDERICO CICIRATA, GIORGIO M.
INNOCENTI, MARIA MARICCHIOLO

**Caratteristiche funzionali dei neuroni del nucleo
talamico ventralis lateralis (VL), reattivi alla
stimolazione del nucleo omonimo contralaterale**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 51 (1971), n.6, p. 569–576.*
Accademia Nazionale dei Lincei

http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1971_8_51_6_569_0

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Fisiologia. — *Caratteristiche funzionali dei neuroni del nucleo talamico ventralis lateralis (VL), reattivi alla stimolazione del nucleo omonimo contralaterale* (*). Nota di ANTONIO BAVA, FEDERICO CICIPRATA, GIORGIO M. INNOCENTI e MARIA MARICCHIOLO, presentata (**) dal Socio G. C. PUPILLI.

SUMMARY. — Carrying on the analysis of the transcommissural linkages previously ascertained (by means of mass recording techniques) between the thalamic nuclei *ventrales laterales* (VL), chloralose-anaesthetized (80 mg/kg i.p.) cats with acute lesions of somatomotor cortex were used to study the transcommissural reactivity of single VL units, isolated with extracellular tungsten microelectrodes and characterized by their responses to dentate nucleus stimulation and, when present, also by their responses to the stimulation of n. entopeduncularis and of peripheral receptive fields. Out of a sample of 144 VL units, 38 (26 p. 100 approximately) were seen to be transynaptically excited by transcommissural impulses originated by contralateral VL stimulation, 20 (about 14 p. 100) were inhibited, and 5 more exhibited complex responses, characterized by early activation followed by prolonged inhibition. The units excited by contralateral VL were distributed throughout the whole nucleus with no topographical segregation, whereas the inhibited group was mainly found in the rostro-median portions. The dentate responses elicited in this group were different (as to latency and discharge patterns) from those of the VL-excited units. No differences were observed, on the other hand, between the dentate responses of the latter and those of the units insensitive to contralateral VL stimulation.

In precedenti Note [1, 2] sono stati comunicati i risultati sperimentali relativi ad una serie di ricerche eseguite nel Gatto con metodiche elettrofisiologiche ed intese ad indagare la possibilità di connessioni reciproche tra i nuclei talamici *ventrales laterales* (VL) dei due lati. Come è noto dalla letteratura, il nucleo VL rappresenta la stazione di *relais* diencefalica della via che dal n. dentato, attraverso il talamo, arriva alla corteccia motrice (cfr. dati e letteratura in [3,4]); ad esso per altro giungono proiezioni anche dagli altri due nuclei cerebellari (interposito e fastigiale [5-7; cfr. 3]), dal *globus pallidus* [8-12], dai nuclei talamici reticolare ed intralaminari [12-16; cfr. 17] e dalla periferia somatica [18, 19]. Questo convergere di afferenze imprime al VL le caratteristiche di nucleo di integrazione.

Con gli esperimenti citati dianzi [1,2], mediante registrazioni macrolettrodiche avevamo dimostrato che di fatto tra i nuclei VL del talamo esiste la possibilità di una interazione reciproca, per il tramite di vie intradiencefaliche oligo- e polisynaptiche (valori di latenza compresi tra 5 e 20 msec) le quali si impegnano direttamente nella massa intermedia, senza utilizzare altri circuiti commissurali intralaminari od extralaminari [20, 21] che la stimolazione

(*) Lavoro eseguito, nell'Istituto di Fisiologia umana della Università di Catania, grazie ad un sussidio del Ministero della Pubblica Istruzione.

(**) Nella seduta dell'11 dicembre 1971.

del VL di un lato avrebbe in via indiretta potuto mobilitare, come per esempio quelli includenti il *centrum medianum* (cfr. dati e altra letteratura in [1]). Si era inoltre notato che l'attivazione degli elementi neuronici di un VL, provocata dalla stimolazione contralaterale, determina l'insorgere di fenomeni di interferenza con impulsi originati dalla stimolazione di strutture cerebellari e cutanee. Gli effetti sono in prevalenza di facilitazione sulle risposte evocate nel VL per stimolazione cerebellare (n. dentato), e di inibizione sulle risposte fornite dallo stesso nucleo per stimolazione di afferenze somatiche periferiche, superficiali e profonde.

Le presenti ricerche sono state eseguite a fine di approfondire l'analisi del legame transcommissurale VL-VL, accertando con tecnica microelettrodica extracellulare la quantità relativa dei neuroni del n. *ventralis lateralis* soggetti all'influenza contralaterale e le caratteristiche della loro reattività a stimoli centrali e periferici.

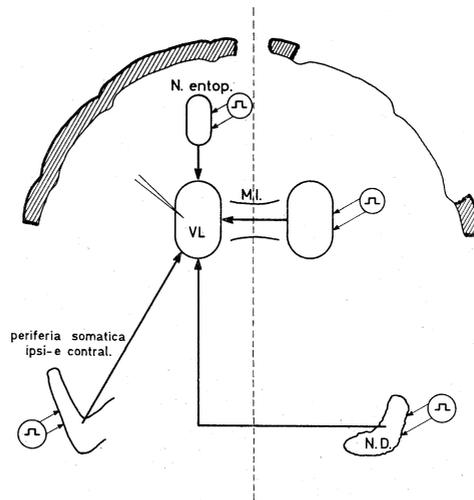


Fig. 1. - Schema del procedimento di stimolazione e di derivazione unitaria messo in atto nel corso degli esperimenti descritti nel testo.

I neuroni del nucleo *ventralis lateralis* (VL) di un lato venivano saggiati con la stimolazione elettrica del nucleo dentato contralaterale (N.D.), del nucleo entopeduncolare ipsilaterale (N. entop.) e della periferia somatica ipsi- e contralaterale. Le unità così identificate venivano inoltre saggiate attivando vie transcommissurali intradiencefaliche (M.I.: massa intermedia del talamo), originate nel nucleo VL contralaterale. Gatti cloralosati ed acutamente decorticati in sede ipsilaterale al nucleo VL stimolato.

Gli esperimenti sono stati eseguiti in gatti anestetizzati con cloralosio (80 mg/kg i.p.), curarizzati ed artificialmente ventilati, ricorrendo essenzialmente alle stesse apparecchiature e ponendosi nelle condizioni tecniche generali descritte in precedenza [22]; in tutti i preparati veniva eseguita preliminarmente, dallo stesso lato del nucleo talamico sede di stimolazione, la distruzione delle aree corticocerebrali motrice e somatiche I e II che, come è noto [23], sono dotate di proiezioni bilaterali al nucleo *ventralis lateralis*. Lo schema sperimentale messo in atto è rappresentato nella fig. 1. Le derivazioni del-

l'attività unitaria venivano eseguite mediante microelettrodi extracellulari di tungsteno (3-10 μ alla punta) orientati secondo le coordinate stereotassiche di Jasper e Ajmone-Marsan [24] tra i piani A 9,5 e A 11,5. Come risulta dalla fig. 1, elettrodi di stimolazione erano predisposti, oltre che nel nucleo VL contralaterale (piani stereotassici A 10,0-A 11,0), anche nei nuclei dentato ed entopeduncolare rispettivamente contra- ed ipsilaterale al VL sede di derivazione, nonché alla periferia somatica, sia per identificare funzionalmente le unità isolate nel nucleo anzidetto, sia per saggiare in esso le possibilità di interazione e di convergenza. Le stimolazioni centrali erano stereotassiche e venivano eseguite mediante elettrodi concentrici (0,5-0,8 mm di diametro esterno; *shocks* della durata di 0,2-0,5 msec e del voltaggio di 6-11 V, singoli o ripetitivi 1-100/sec; sono stati talora usati anche brevi treni di 3-4 impulsi, di 0,1-0,2 msec e 5-10 V, succedentisi con la frequenza di 320/sec); l'attivazione della periferia somatica era effettuata con aghi-elettrodi infissi profondamente nella cute e nei piani muscolari delle estremità ovvero del tronco (distanza interpolare 5-8 mm; *shocks* di 0,5 msec e di 5-15 V, singoli o ripetitivi 1-10/sec). In un certo numero di casi, l'attività (spontanea ovvero evocata) delle unità del VL veniva registrata su AMPEX e successivamente analizzata mediante analizzatore multicanale (Intertechnique DIDAC 4000).

Per ogni esperimento veniva eseguito l'esame istologico del diencefalo, a fine di accertare sia la sede degli elettrodi di stimolazione che quella degli elettrodi di derivazione, effettuando in questo caso esatte ricostruzioni delle penetrazioni microelettrodiche e dei focolai unitari studiati.

Le osservazioni sono state effettuate su di un campione totale di 144 unità sicuramente identificate come appartenenti al VL, ed isolate nel corso delle 15 penetrazioni microelettrodiche eseguite con successo entro i limiti del nucleo talamico. Circa il 70 per 100 di queste unità era spontaneamente attivo, mentre il restante 30 per 100 si mostrava silente in assenza di stimoli deliberati.

I risultati principali verranno riassunti esponendo in distinti paragrafi i dati ottenuti stimolando strutture la cui influenza sul VL era già nota e quelli derivanti dalla stimolazione del nucleo omonimo contralaterale. I primi consentivano la identificazione funzionale delle unità isolate e la loro caratterizzazione.

1) *Caratteristiche delle risposte ottenibili dai neuroni del n. ventralis lateralis per stimolazione dei nn. dentato ed entopeduncolare, nonché della periferia somatica.*

a) *Effetti della stimolazione del n. dentato.* - Gli effetti della stimolazione del n. dentato contralaterale sono stati saggiati su 126 neuroni: con i parametri di stimolazione impiegati, 102 di essi (81 per 100) si sono mostrati attivabili, mentre gli altri (19 per 100) sono risultati non reattivi. Attività spontanea era presente nel 75 per 100 dei neuroni del primo gruppo, e nel 25 per 100 di quelli del secondo. Il più frequente (84,3 per 100 dei casi) tipo di risposte all'attivazione con singolo *shock* era costituito da uno ovvero da pochi *spikes*,

ma in talune unità sono state osservate risposte più complesse, consistenti in scariche prolungate, in attivazione seguita da inibizione, in pura inibizione ⁽¹⁾ dell'attività spontanea. In talune di queste unità la stimolazione dentatale con singoli impulsi non è stata sufficiente a provocare risposte, che sono apparse solo ricorrendo alla stimolazione ripetitiva (5-10/sec). Nella maggior parte delle unità (67 per 100, riscontrate elettivamente nelle porzioni medio-caudali del VL) i valori di latenza delle risposte sono stati assai brevi, compresi tra 1,5 e 5,5 msec; essi sono pertanto compatibili [cfr. 25] con l'ipotesi di un'attivazione monosinaptica o, al massimo, oligosinaptica. Solo il 33 per 100 dei neuroni attivabili (elettivamente distribuito nei piani rostrali del nucleo) ha reagito dopo latenze più lunghe, sempre per altro inferiori a 15 msec. Queste osservazioni, unite al fatto che le unità attivabili dopo breve latenza di solito seguivano fedelmente stimolazioni ripetitive di 10-20 e talvolta 50/sec, sono in perfetto accordo con le strette connessioni che notoriamente esistono tra l'*output* neocerebellare ed il nucleo VL.

b) *Effetti della stimolazione del n. entopeduncolare.* - Gli effetti della stimolazione del n. entopeduncolare ipsilaterale sono stati saggiati su 80 neuroni: 18 (22,5 per 100) si sono mostrati attivabili con i parametri di stimolazione impiegati [cfr. 11, 12]. Attività spontanea era presente nel 50 per 100 dei neuroni reattivi e nel 70 per 100 di quelli non reattivi. Il tipo di risposta unitaria quasi esclusivamente osservato consisteva di treni di *spikes*, per solito brevi, ma che non di rado si presentavano sotto forma di scariche più prolungate. Sono mancati completamente i fenomeni inibitori, e le risposte eccitatorie sono apparse dopo latenze comprese tra 2 e 30 msec (tra 2 e 10 msec nel 50 per 100 circa dei casi). Queste risposte sono state trovate di preferenza nella metà rostrale del nucleo.

c) *Effetti della stimolazione della periferia somatica.* - Per quanto riguarda le caratteristiche di attivazione per stimolazione della periferia somatica, le risposte ottenute dai neuroni del VL confermano i dati esistenti a questo proposito in letteratura [19]. Gli stimoli cutanei hanno provocato risposte in 72 delle 100 unità saggiate. Circa i due terzi delle unità attivabili manifestavano anche attività spontanea; tale attività, per altro, era presente nella stessa proporzione anche nei neuroni non reattivi. Riguardo alle caratteristiche elettrografiche, i tipi di risposta unitaria più frequentemente osservati sono i seguenti: a) un breve *burst* di 3-4 *spikes*; b) un *burst* iniziale seguito da un periodo di inibizione con susseguente attivazione tardiva (attività di tipo ritmico; cfr. [18, 19]); c) una fase iniziale di inibizione, seguita da attivazione tardiva. I valori di latenza dei fenomeni attivatori precoci variavano tra 10 e 34 msec per stimoli applicati al treno anteriore e tra 14 e 36 msec per quelli

(1) Le nostre condizioni sperimentali non permettevano, ovviamente, di distinguere tra fenomeni di inibizione in senso stretto ed eventuali fenomeni disfacilitatori. In questa esposizione useremo sempre il primo termine, ma in senso puramente descrittivo, lasciando impregiudicata l'intima natura del processo.

del treno posteriore, mentre la durata delle fasi di inibizione risultava compresa tra 200 e 500 msec. I campi recettivi periferici sono sempre stati bilaterali e assai ampi; spesso però, le risposte di una stessa unità presentavano notevoli differenze qualitative e quantitative quando si variava anche di poco la sede di applicazione dello stimolo.

2) *Caratteristiche delle unità reattive alla stimolazione del n. VL contralaterale.*

Gli effetti della stimolazione del nucleo omonimo contralaterale sono stati saggiati su tutte le 144 unità del nucleo *ventralis lateralis* che costituiscono il nostro campione: essi sono stati osservati in 63 unità, cioè nel 43,8 per 100 dei casi. In 38 di queste (26,4 per 100) gli effetti sono stati eccitatori (fig. 2), in altre 20 (13,9 per 100) gli effetti sono stati inibitori (Tav. I), mentre 5 unità (3,5 per 100) hanno mostrato risposte complesse con attivazione precoce seguita da una prolungata fase di inibizione. Attività spontanea era presente nel 60 per 100 dei neuroni reattivi e nel 69 per 100 di quelli non reattivi.

a) *Risposte eccitatorie.* — Delle 38 unità che hanno fornito risposte di questo tipo, 28 (19,4 per 100) si sono rivelate attivabili anche con singolo *shock* mentre in 10 (7 per 100) le risposte sono comparse solo ricorrendo alla stimolazione iterativa. Per quanto concerne la distribuzione intranucleare a ciascun piano frontale, le unità attivate, rispetto alle non reattive, sono risultate il 20 per 100 al piano A 10,0; il 48 per 100 al piano 10,5; il 23 per 100 al piano 11,0; il 29 per 100 al piano 11,5: manca quindi una chiara elettività di distribuzione intranucleare.

Osservando comparativamente gli effetti della stimolazione del n. dentato nelle unità attivate ed in quelle non reattive alla stimolazione del VL contralaterale, non sono state rilevate significative differenze né riguardo alle caratteristiche di scarica né riguardo ai valori di latenza, che sono risultati in entrambi i casi assai simili (valori medi: 5,21 msec per le unità attivate e 4,97 msec per quelle non reattive); rispetto alla reattività dentatale, quindi, questa popolazione costituisce un gruppo omogeneo. Alle stesse conclusioni si giunge esaminando la reattività dei due campioni alla stimolazione del n. entopeduncolare e della periferia somatica.

L'aspetto elettrografico delle risposte unitarie ottenute per stimolazione transcommissurale risulta diverso rispetto a quello osservabile nelle stesse unità a seguito della stimolazione dei nuclei dentato ed entopeduncolare e della periferia somatica. Infatti, nella grande maggioranza dei casi, detto aspetto consisteva di un breve treno di *spikes*, mentre solo di rado erano presenti risposte con un solo *spike* o risposte con scariche prolungate, ovvero con attività in *bursts* sincronizzati, di tipo ritmico.

Per le unità attivate, i valori di latenza risultano distribuiti secondo uno spettro piuttosto ampio (fig. 2), compreso tra 1,5 e 32 msec (valore medio: 11,2 msec) ma tendenzialmente bimodale, con picchi maggiori intorno a 5 e 20 msec. Anche se sono presenti attivazioni transinaptiche con latenze piuttosto lunghe, una parte considerevole dei neuroni (62 per 100), mai

osservati nelle porzioni più rostrali del VL, si è mostrato attivabile con latenze comprese fino a 10 msec. Questi valori risultano inferiori a quelli osservabili nello stesso VL stimolando altre strutture intratalamiche [cfr. 12, 16, 26]; è da notare che, come anche suggeriscono recenti osservazioni riguardo al piccolo calibro e alla bassa velocità di conduzione di assoni che hanno relazione col VL [12, 25, 27], una buona parte di queste unità deve verosimil-

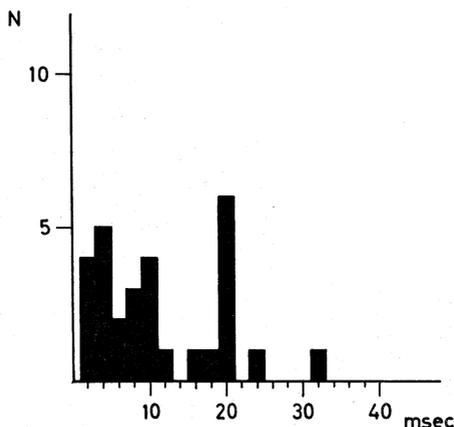


Fig. 2. - Distribuzione istografica dei valori di latenza delle risposte eccitatorie ottenute da 29 unità del n. VL, per stimolazione del nucleo omonimo contralaterale. Gatti cloralosati ed acutamente decorticati. Per ulteriori commenti, vedasi nel testo.

mente ritenersi attivata in via monosinaptica o disinaptica. Tale possibilità riceve sostegno dal fatto che nel VL abbiamo spesso riscontrato unità le quali, per stimolazione iterativa del nucleo contralaterale, hanno seguito frequenze fino a 10/sec, anche se i valori massimi abituali oscillavano tra 2 e 5 stimoli per secondo.

b) *Risposte inibitorie.* - Gli effetti inibitori venivano dimostrati con la tecnica del doppio stimolo, constatando la scomparsa o la riduzione della risposta unitaria alla stimolazione del n. dentato, della periferia somatica, del n. entopeduncolare quando dette stimolazioni venivano precedute da quella condizionante del n. VL contralaterale (breve treni di 3-4 impulsi alla frequenza di 320/sec; 0,1-0,2 msec; 5-10 V). Quando era presente attività spontanea, l'inibizione poteva anche essere apprezzata direttamente.

Come già abbiamo detto, gli effetti inibitori della stimolazione del n. VL contralaterale sono stati sagggiati sullo stesso campione di 144 unità studiato per gli effetti eccitatori. L'inibizione è stata riscontrata in 20 di queste unità (13,9 per 100), isolate in netta maggioranza nelle regioni nucleari rostro-mediane. Infatti, rispetto alle unità non reattive, quelle inibite sono solo il 9 e l'8 per 100 delle popolazioni isolate rispettivamente ai piani A 10,0 e 10,5, mentre ai piani A 11,0 e 11,5 esse costituiscono il 34 e 30 per 100.

Nei neuroni inibiti dal VL contralaterale, le scariche originate dalla stimolazione del nucleo dentato hanno mostrato caratteristiche elettrografiche

diverse da quelle osservabili, per la stimolazione dello stesso nucleo, nei neuroni attivati. In particolare, le risposte dentatali dei neuroni inibiti dal VL erano spesso costituite da un numero maggiore di *spikes*, e mostravano valori di latenza in genere più lunghi (6,14 msec in media, da confrontare col valore di 5,21 msec calcolato per i neuroni attivati). Viceversa, nessuna differenza è stata osservata nelle risposte evocate dalla stimolazione del n. entopeduncolare e della periferia somatica.

La durata dell'effetto inibitorio sulle risposte evocate dalla stimolazione del n. dentato e del n. entopeduncolare è risultata di 250 msec circa, con valori massimi di inibizione di solito compresi tra 30 e 100 msec; alquanto più lunga è stata la durata della inibizione sulle risposte evocate dalla stimolazione cutanea (fino a 350 msec, con massimi di inibizione egualmente compresi tra 30 e 100 msec); in entrambi i casi, l'intervallo minimo di interazione si è aggirato intorno a 5-7 msec. La durata dell'inibizione della scarica spontanea si è mantenuta nei limiti testé descritti, pur presentando una più marcata variabilità, in relazione con la frequenza basale.

L'effetto inibitorio esercitato dalla stimolazione del VL contralaterale sulla scarica evocata in un neurone spontaneamente attivo dalla stimolazione del n. dentato è esemplificato dalla Tav. I, che mostra i risultati dell'analisi statistica degli intervalli tra *spikes* adiacenti, eseguita durante l'attività spontanea (A) e durante la stimolazione del n. dentato (0,5/sec), effettuata da sola (B) ovvero associata (VL precede di 30 msec) con la stimolazione transcommissurale (C). Si nota che durante l'attività spontanea gli intervalli *interspike* più frequenti si raccolgono intorno a valori di 30 e 90 msec, e che la stimolazione a bassa cadenza del n. dentato (B) modifica profondamente questo *pattern* di scarica. Si nota infatti un'attivazione precoce, documentata dall'aumento di incidenza degli intervalli *interspike* brevi; all'attivazione fa seguito un periodo di inibizione (della durata di circa 150 msec) documentato dall'aumento degli intervalli più lunghi; compare infine un progressivo ritorno alla frequenza di scarica basale [cfr. 25]. Quando la stimolazione del n. dentato è condizionata da quella del n. VL contralaterale (C), si osserva la scomparsa degli intervalli brevi per inibizione della risposta precoce dentatale, mentre la distribuzione degli altri intervalli rimane inalterata. Questa « dissociazione » concorda con l'ipotesi secondo la quale nel VL esisterebbero interneuroni inibitori attivati non da circuiti ricorrenti, ma dalla stessa via afferente cerebellare [cfr. 25].

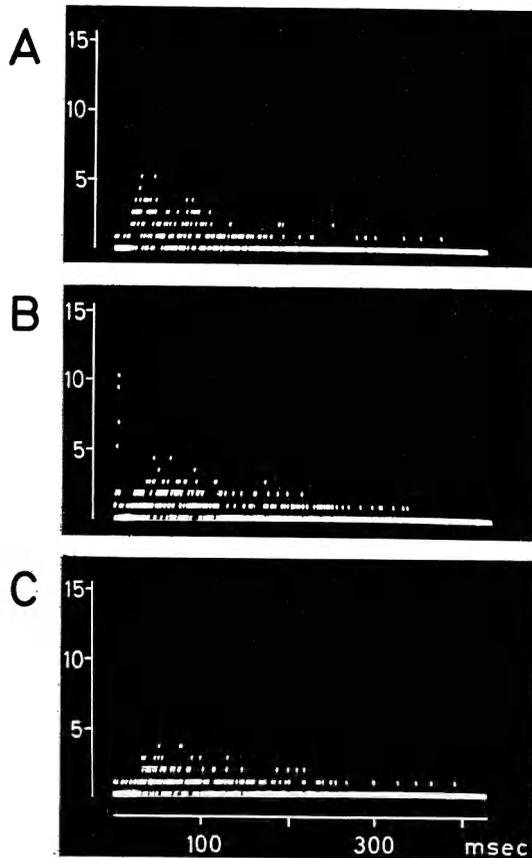
c) *Risposte complesse.* - Una modesta aliquota delle unità saggiate con la stimolazione transcommissurale (5 neuroni; 3,5 per 100) ha presentato *patterns* di scarica più complessi, che hanno l'aspetto delle tipiche risposte che compaiono nei neuroni del VL per stimolazione di nuclei talamici intralaminari [cfr. 16, 17, 26]. Gli effetti da noi osservati sono infatti costituiti da una attivazione precoce (latenza di 7-20 msec), seguita da una prolungata fase di inibizione di durata variabile da 100 a 200 msec (accertata col metodo della doppia stimolazione). Pur nella sua esiguità, il nostro campione dimostra che risposte di questo tipo possono essere osservate anche attivando strutture

talamiche specifiche: i circuiti che partecipano al trasferimento delle informazioni transcommissurali tra i due nuclei *ventrales laterales* sono evidentemente molto complessi.

Lo studio dell'argomento che ci siamo proposti non è esaurito dai risultati sopra riferiti. Altri esperimenti dovranno esser fatti, rivolti in particolare ad indagare sia il significato funzionale dei neuroni di VL soggetti ad influenza contralaterale, sia l'aspetto quantitativo ed il significato dei fenomeni di convergenza che, come si è fatto rilevare all'inizio, rappresentano una delle caratteristiche peculiari della popolazione neuronica di questo nucleo talamico.

BIBLIOGRAFIA

- [1] A. BAVA, F. CICIRATA, T. MANZONI e M. MARICCHIOLO, « Rend. Accad. Naz. Lincei », Cl. Sci. fis., mat. nat., serie VIII, 48, 705 (1970).
- [2] A. BAVA, F. CICIRATA, T. MANZONI e M. MARICCHIOLO, « Rend. Accad. Naz. Lincei », Cl. Sci. fis., mat. nat., serie VIII, 50, 607 (1971).
- [3] D. COHEN, W. W. CHAMBERS e J. M. SPRAGUE, « J. comp. Neurol. », 109, 233 (1958).
- [4] H. CONDÉ e P. ANGAUT, « Brain Research », 20, 107 (1970).
- [5] P. ANGAUT e D. BOWSER, « Brain Research », 24, 49 (1970).
- [6] P. ANGAUT, « Brain Research », 24, 377 (1970).
- [7] P. ANGAUT, G. GUILBAUD e M. C. REYMOND, « J. comp. Neurol. », 134, 9 (1968).
- [8] T. N. JOHNSON e C. D. CLEMENTE, « J. comp. Neurol. », 113, 83 (1959).
- [9] W. J. H. NAUTA e W. R. MEHLER, « Brain Research », 1, 3 (1966).
- [10] T. DESIRAJU e D. P. PURPURA, « Brain Research », 15, 544 (1969).
- [11] J. F. DORMONT e C. OHYE, « Exp. Brain Res. », 12, 254 (1971).
- [12] H. SAKATA, T. ISHIJIMA e Y. TOYODA, « Jap. J. Physiol. », 16, 42 (1966).
- [13] M. E. SCHEIBEL e A. B. SCHEIBEL, « Brain Research », 1, 43 (1966).
- [14] M. E. SCHEIBEL e A. B. SCHEIBEL, « Brain Research », 6, 60 (1967).
- [15] B. COHEN, E. M. HOUSEPIAN e D. P. PURPURA, « Exptl. Neurol. », 6, 492 (1962).
- [16] D. P. PURPURA e B. COHEN, « J. Neurophysiol. », 25, 621 (1962).
- [17] D. P. PURPURA, T. L. FRIGYESI, J. G. MCMURTRY e T. SCARFF, *Synaptic mechanisms in thalamic regulation of cerebello-cortical projection activity*. In D.P. PURPURA e M. D. YAHR, « The Thalamus », pp. 153-172, Columbia University, New York (1966).
- [18] J. MASSION, P. ANGAUT e D. ALBE-FESSARD, « Electroenceph. clin. Neurophysiol. », 19, 433 (1965).
- [19] J. MASSION, P. ANGAUT e D. ALBE-FESSARD, « Electroenceph. clin. Neurophysiol. », 19, 452 (1965).
- [20] L. T. RUTLEDGE e T. T. KENNEDY, « Exptl. Neurol. », 4, 470 (1961).
- [21] M. E. SCHEIBEL e A. B. SCHEIBEL, *Patterns of organization in specific and nonspecific thalamic fields*. In D. P. PURPURA e M. D. YAHR, « The Thalamus », pp. 13-46, Columbia University, New York (1966).
- [22] A. BAVA, E. FADIGA e T. MANZONI, « Arch. Sci. biol. », 50, 101 (1966).
- [23] J. F. DORMONT e J. MASSION, « Exp. Brain Res. », 10, 205 (1970).
- [24] H. H. JASPER e C. AJMONE-MARSAN, *A stereotaxic atlas of the diencephalon of the Cat*. Ottawa, The National Research Council of Canada (1960).
- [25] M. UNO, M. YOSHIDA e I. HIROTA, « Exp. Brain Res. », 10, 121 (1970).
- [26] D. P. PURPURA, T. SCARFF e J. G. MCMURTRY, « J. Neurophysiol. », 28, 487 (1965).
- [27] I. GROFOVÁ, « J. comp. Neurol. », 138, 195 (1970).



Curve di frequenza degli intervalli tra *spikes* adiacenti, ottenute da un neurone del nucleo VL inibito dalla stimolazione del nucleo omonimo contralaterale. Gatto clorosato ed acutamente decorticato.

A, attività spontanea. B, stimolazione del nucleo dentato contralaterale (singoli *shocks* di 0,2 msec e 5 V a 0,5/sec). C, stimolazione come in B, eseguita 30 msec dopo l'attivazione elettrica del nucleo VL contralaterale (treni di 3 impulsi di 0,1 msec e 10 V a 320/sec). Si noti in B come la stimolazione del nucleo dentato provochi la comparsa di intervalli *interspike* assai brevi e l'aumento di quelli con valori superiori a 100 msec e, in C, la scomparsa degli intervalli *interspike* brevi a seguito della stimolazione condizionante del nucleo VL contralaterale. Gli istogrammi sia di A che di B e C si riferiscono a misurazioni effettuate su 300 intervalli. In ordinata il numero di intervalli, in ascisse il tempo in msec. Per ulteriori commenti, vedasi nel testo.