
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

RUGGERO CORAZZA, VINCENZO TRADARDI, CARLO
UMILTÀ

**Distribuzione temporale della scarica tonica unitaria
delle vie visive centrali nel Gatto mediopontino
pretrigeminalo durante stimolazione luminosa
continua, diffusa e mantenuta**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 52 (1972), n.4, p. 544–550.*
Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1972_8_52_4_544_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1972_8_52_4_544_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. — *Distribuzione temporale della scarica tonica unitaria delle vie visive centrali nel Gatto mediopontino pretrigeminal durante stimolazione luminosa continua, diffusa e mantenuta* (*). Nota di RUGGERO CORAZZA, VINCENZO TRADARDI e CARLO UMILTÀ (**), presentata (***) dal Socio G. C. PUPILLI.

SUMMARY. — In midpontine pretrigeminal Cats single fiber activity from the afferent (geniculo-cortical) and efferent (cortico-fugal) visual cortical tracts was studied in terms of interval distribution of successive spikes under steady, diffuse light stimulations. It was found that both the proportions of fibers which significantly modify their temporal patterns of discharge and the proportions of illumination *trials* which bring about significant changes in the neuronal interval distributions are very similar in both the visual pathways. However, even a difference in reactivity has been shown between the two neuronal populations, namely an earlier tendency to saturate under steady illumination for cortico-fugal activity. Present results are examined and discussed in relation to previous data collected in analogous experiments performed on cats under barbiturate anesthesia.

Nel Gatto in narcosi barbiturica la distribuzione temporale degli impulsi unitari nella scarica tonica delle vie visive centrali (fascio genicolo-corticale e fascio corticifugo ⁽¹⁾) è maggiormente suscettibile di variazione all'illuminamento mantenuto con luce continua e diffusa nelle fibre appartenenti alla radiazione genicolo-corticale (GC) che negli elementi della via corticifuga (CF) [3]. I risultati di una ricerca svolta su tale tipo di preparato sperimentale hanno dimostrato, infatti, che su una popolazione di 39 unità isolate nel fascio GC, 30 (79,92 % del totale) variavano in modo statisticamente significativo ($p < 0,05$) la distribuzione temporale degli impulsi unitari durante almeno uno dei cinque livelli di intensità luminosa saggiati, mentre sulle 35 fibre raccolte nella via CF, soltanto in 15 (42,86 %) si osservarono modificazioni significative.

Un comportamento del tutto simile si manifestò anche quando l'analisi comparativa venne effettuata sul numero complessivo di prove di stimolazione luminosa, anzi che sul numero di fibre isolate. In questa analisi, su un totale di 126 prove di stimolazione a cinque differenti livelli di intensità luminosa (0,6-6-20-60-200 lux) effettuate sugli elementi GC si osservarono 54 variazioni statisticamente significative (42,86 % del totale), mentre su

(*) Lavoro eseguito, col sussidio del CNR, nell'Istituto di Fisiologia Umana dell'Università di Parma.

(**) Ricercatore proveniente dall'Istituto di Psicologia, Facoltà di Medicina e Chirurgia dell'Università di Bologna.

(***) Nella seduta dell'8 aprile 1972.

(1) L'effettiva separazione, nel Gatto, del fascio genicolo-corticale da quello corticifugo è stata accertata con sicurezza tanto anatomicamente [1], quanto funzionalmente [2].

121 analoghi illuminamenti eseguiti sulle fibre CF soltanto 20 (16,53 %) risultarono efficaci.

In entrambe le comparazioni le differenze riscontrate furono significative (rispettivamente $p < 0,01$ e $p < 0,001$).

L'interpretazione di questi risultati parve trovare fondamento su una proprietà funzionale che contraddistingue l'attività tonica dei neuroni genicolo-corticali anche in assenza di stimolazione luminosa, vale a dire nella maggiore suscettibilità di questi elementi alla «guida» afferente specifica rispetto ai neuroni corticifughi [4, 5]. Tale proprietà funzionale può risaltare particolarmente nel preparato in narcosi barbiturica nel quale, durante l'adattamento all'oscurità, è facilmente osservabile una attività retinica di «basso» livello e ritmicamente modulata [6] che si ritrova anche nei neuroni del N. genicolato laterale ma non negli elementi della corteccia visiva [4, 5]. Giacché tale tipo di attività pulsatoria si dissolve durante l'illuminamento [6] per dare luogo ad una scarica temporalmente dispersa, la preponderanza significativa degli effetti esercitati dalla stimolazione con luce diffusa e continua sulla distribuzione temporale degli impulsi nella scarica GC poteva dipendere dalla scomparsa di tali ritmi pulsatori e rappresentare così un evento prevalentemente limitato ad una particolare condizione funzionale presente specialmente nel preparato in narcosi barbiturica. In effetti è da far presente che una fra le condizioni che contribuivano in modo preponderante a determinare la significatività statistica delle variazioni riscontrate nella scarica tonica GC fu proprio la diminuzione, statisticamente significativa ($p < 0,001$), del numero di intervalli fra *spikes* successivi che si raggruppavano nella classe corrispondente allo spettro di frequenza dei ritmi pulsatori retinici [3].

Tenendo presenti le indicazioni emerse da questa ricerca precedente, abbiamo voluto studiare il comportamento della distribuzione temporale degli eventi unitari nella scarica tonica GC e CF durante l'illuminamento in condizioni nelle quali il livello dell'attività gangliare retinica al buio fosse «elevato» e in assenza dei ritmi pulsatori retinici e genicolo-corticali. Tali condizioni si manifestano assai frequentemente nel preparato medio-pontino pretrigeminali [6, 7]. Tuttavia, a fine di conseguire la sicurezza assoluta, è stato controllato di continuo l'*output* gangliare retinico durante il corso delle osservazioni sperimentali. I risultati riferiti in questa Nota riguardano, pertanto, esclusivamente campioni di attività unitaria i quali, durante l'adattamento all'oscurità precedente le stimolazioni luminose, non furono in relazione coi ritmi sincronizzati della retina.

Gli esperimenti sono stati eseguiti su venti Gatti. In narcosi eterica si procedeva alla transsezione del tronco dell'encefalo, alla apertura della teca cranica e alla asportazione della dura madre. A questo punto si sospendeva l'anestesia generale e, dopo accurata anestesia locale xilocainica ripetuta più volte durante le osservazioni sperimentali, gli animali venivano curarizzati e ventilati artificialmente. L'attività unitaria di singole fibre GC e CF è stata derivata con micropipette capillari di vetro riempite con soluzione di NaCl 3-4 M (resistenza variabile tra 10 e 30 M Ω), le quali venivano

affondate con guida stereotassica ed orientate secondo le coordinate di Jasper e Ajmone-Marsan [8] tra i piani A 1 e A 3 a 9 mm dalla linea mediana, previa rimozione localizzata della pia madre. La superficie corticale esposta veniva protetta da una capsula di plexiglas riempita di olio di vasellina mantenuto alla temperatura di circa 37° C. Con tale procedimento, e con l'apertura della cisterna posteriore, si è ottenuto anche l'effetto di ridurre al minimo le pulsazioni cerebrali. I segnali elettrici, dopo conveniente amplificazione, venivano registrati sia su film, sia su nastro magnetico per le analisi successive. Oltre all'attività unitaria venivano derivati l'EEG della corteccia visiva (elettrodi di superficie impolarizzabili) e il livello di attività dell'*output* gangliare retinico (elettrodo bipolare inserito nel chiasma ottico ed elaborazione dei segnali mediante voltmetro RMS e circuito di integrazione). Tanto l'EEG della corteccia visiva, quanto l'attività chiasmatica erano registrati sia su nastro magnetico, sia su un poligrafo a penne scriventi.

Per la stimolazione fotica (luce bianca diffusa, mantenuta costante per ogni grado di intensità prescelto durante ogni singola prova) sono stati utilizzati due *glow tubes* (Sylvania R 1166) i cui fasci luminosi venivano concentrati su un'area che ricopriva completamente le pupille precedentemente dilatate con atropina. Mediante l'interposizione di filtri opportuni l'intensità dello stimolo luminoso poteva variare di due unità logaritmiche: da 2 a 200 lux misurati alla cornea, con valori intermedi di 6, 20 e 60 lux. Ogni illuminamento ha avuto sempre una durata non inferiore a 3 min e, a ogni modo, le registrazioni non avevano inizio se non quando il livello dell'*output* retinico (attività elettrica integrata del chiasma ottico) si era stabilizzato su valori costanti. Per ogni unità isolata veniva effettuato un adattamento all'oscurità di almeno 15 min prima di procedere alla serie di registrazioni e almeno 6 min di intervallo intercorrevano tra due stimolazioni successive.

Le analisi furono eseguite utilizzando esclusivamente quegli elementi che presentavano i caratteri dell'attività unitaria di tipo assonico (cfr. [9-12]). Queste unità erano identificate come unità visive controllando le risposte « transienti » a lampi di luce diffusa della durata di 500 msec per ognuna delle cinque intensità luminose. La classificazione di ogni fibra come appartenente al fascio GC e CF è stata effettuata stimolando elettricamente il chiasma ottico (impulsi rettangolari di 0,2 msec di durata e di 5-7 V di intensità) e registrando contemporaneamente la risposta unitaria e il potenziale evocato nella corteccia visiva. Sul fondamento della comune interpretazione del potenziale evocato corticale visivo [13, 14], le unità isolate venivano considerate elementi GC quando la risposta unitaria avveniva in corrispondenza della prima e della seconda onda del potenziale evocato [13], mentre le risposte unitarie in rapporto con le componenti più tardive erano attribuite a fibre decorrenti nel fascio corticifugo.

L'accertamento sulla appartenenza delle unità isolate all'uno o all'altro fascio di fibre è stato infine completato mediante il controllo istologico (metodo di Weil) delle sedi di registrazione e successiva ricostruzione della traccia dei microelettrodi [15]. Il perfetto accordo fra i dati funzionali e i rilievi istologici

ha costituito il requisito essenziale per la definitiva classificazione degli elementi da sottoporre alle analisi.

Le distribuzioni degli impulsi unitari nella scarica tonica sono state studiate come istogrammi di intervallo fra *spikes* successivi calcolati su periodi di registrazione continua della durata di 30 sec ciascuno. Gli intervalli *inter spikes* sono stati raggruppati in 30 classi di intervallo di 5 msec ognuna fino a 150 msec e in un'unica classe da 150 msec a 1 sec. Per questo scopo si è utilizzato il C.A.T. 400 (T.M.C.) collegato con un *Mnemotron Type Punch Control Unit* che registrava il numero di intervalli che cadevano in ogni singola classe su un *IBM computer typewriter*.

L'analisi statistica dei risultati ottenuti è stata compiuta paragonando, per ogni unità isolata, gli istogrammi di intervallo calcolati durante ciascun illuminamento con quelli computati durante l'adattamento all'oscurità immediatamente precedente la stimolazione luminosa. Per la valutazione delle differenze delle distribuzioni degli intervalli nel loro insieme è stato impiegato il test di Kolmogorov-Smirnov [16], mentre con il test del χ^2 [16, 17] sono state paragonate le frequenze degli intervalli entro le singole classi di intervallo. Per ambedue i tipi di analisi il livello di significatività è stato di $P = 0,05$.

La popolazione neuronica che riguarda le presenti ricerche comprende 85 fibre, di cui 51 furono raccolte nel fascio GC e 34 nella radiazione CF. In 51 di esse (pari al 60 %) la distribuzione degli eventi unitari nella scarica tonica è risultata modificata in modo statisticamente significativo durante gli illuminamenti con luce diffusa. Se si considerano poi le proporzioni di unità « responsive »⁽²⁾ all'interno dei due gruppi di fibre, si è osservato che sulle 51 unità raccolte nel fascio GC, 33, pari al 64,70 %, hanno modificato significativamente il loro *pattern* di scarica, mentre sulle 34 fibre CF, le unità che hanno soddisfatto il criterio di risposta efficace furono 18, pari, quindi, al 52,94 %. Da questi dati appare pertanto come la ripartizione delle unità significativamente reattive allo stimolo luminoso diffuso e continuo, almeno per quanto concerne la distribuzione temporale degli impulsi, sia assai simile nelle due popolazioni di fibre. L'analisi statistica (test del χ^2) ha confermato compiutamente questa affinità, mostrando come si sia assai lontani dal conseguire il criterio di significatività nel confronto fra i comportamenti dei due gruppi di unità ($p > 0,40$).

In analogia coi criteri seguiti nello studio delle unità GC e CF raccolte nel preparato in narcosi barbiturica [3], l'analisi comparativa non si è limitata all'esame delle proporzioni di unità « responsive », ma è stata estesa anche al numero di prove di stimolazione luminosa « positive » o « efficaci », intendendo per prova di stimolazione « positiva » o « efficace » un illuminamento che ha causato la modificazione significativa del *pattern* della scarica tonica unitaria, prescindendo dal grado di intensità dello stimolo fotico.

(2) Le unità sono state definite « responsive » quando hanno presentato almeno una variazione statisticamente significativa della distribuzione della scarica nell'ambito di una serie completa di prove di stimolazione luminosa.

Sul totale di 169 prove di illuminamento effettuate sulla intera popolazione neuronica di 85 unità, 70, pari al 41,42 %, risultarono « positive ». Se si considerano poi in particolare le proporzioni di illuminamenti « efficaci » all'interno dei due gruppi di fibre, si sono riscontrate 46 stimolazioni luminose « positive » su 95 prove complessivamente effettuate sugli elementi GC (48,42 %), mentre sul totale di 74 illuminamenti eseguiti sulle unità CF, quelli « efficaci » furono 24, pari al 32,43 %. Anche l'esame delle stimolazioni luminose « efficaci » ha quindi dimostrato l'esistenza di una certa affinità quantitativa nelle variazioni percentuali dei *patterns* di scarica delle fibre appartenenti alle due vie visive centrali. I risultati dell'analisi statistica hanno confermato l'affinità, anche se essa è apparsa di grado assai minore rispetto a quella scaturita dal confronto delle proporzioni delle unità « responsive » ($0,05 < P < 0,10$).

I dati esposti in questa Nota consentono quindi di confermare la validità dell'interpretazione prospettata a proposito delle discordanze riscontrate nel Gatto in narcosi barbiturica fra le due popolazioni neuroniche GC e CF. E invero il differente grado di reattività allo stimolo luminoso continuo e mantenuto delle due classi di unità appare principalmente causato dalla scomparsa dei ritmi pulsatori d'origine retinica caratteristici dell'animale in narcosi con Nembutal e presenti esclusivamente nei neuroni genicolocorticali durante gli adattamenti all'oscurità, come documentano, per quanto in via indiretta, i risultati delle analisi comparative sopra riferiti.

È da far presente, tuttavia, che in un esame comparativo sulle caratteristiche reattive di popolazioni neuroniche raccolte in un preparato non anestetizzato, come è, appunto, il Gatto mediopontino pretrigeminali, e in un animale sottoposto a narcosi, non può essere esclusa l'eventuale azione esercitata dalla sostanza utilizzata per l'anestesia (il Nembutal, nel nostro caso) sugli elementi nervosi. E, in effetti, è ben nota l'azione depressiva del Nembutal sull'attività neuronica e, almeno per quanto concerne le stazioni visive centrali, sembra accertato che tale azione si svolga più efficacemente a livello corticale [18].

Ricordiamo, infine, che, se nell'aspetto quantitativo generale le distribuzioni delle scariche toniche unitarie sembrano variare, nel preparato non narcotizzato, in modo sensibilmente affine nelle due classi di unità esaminate, qualora vengano analizzati partitamente gli effetti esercitati da ciascun livello di intensità luminosa, si può manifestare anche un comportamento discordante.

Come si rileva dalla Tabella I, l'efficacia dello stimolo fotico nel provocare un nuovo assetto temporale dei *patterns* dell'attività tonica aumenta con l'aumentare dell'intensità luminosa. Tuttavia, tale incremento risulta compiutamente progressivo soltanto per il gruppo di unità GC, ottenendosi il massimo grado di efficacia al livello massimo di intensità luminosa saggiata, vale a dire a 200 lux. Per contro, nel gruppo di fibre CF, la massima efficacia viene conseguita con l'illuminamento a 60 lux e l'ulteriore incremento di intensità (200 lux) non è in grado di modificare la proporzione di prove « positive ».

TABELLA I.

Ripartizione percentuale delle prove di illuminamento mantenuto a cinque livelli di intensità di luce diffusa e continua.

LUX	GC (N = 95)			CF (N = 74)		
	N	S%	NS%	N	S%	NS%
2	8	0,00	100,00	10	10,00	90,00
6	12	16,67	83,33	8	25,00	75,00
20	10	40,00	60,00	13	7,70	92,30
60	39	53,85	46,15	21	47,62	52,38
200	26	73,08	26,92	22	45,46	54,54

GC: unità genicolo-corticali; CF: unità corticifughe; N: numero delle prove; Lux: grado di intensità degli illuminamenti; S%: percentuale delle prove con variazione statisticamente significativa ($P < 0,05$) della distribuzione temporale degli impulsi nella scarica tonica; NS %: percentuale delle prove senza variazione statisticamente significativa.

Nelle unità CF si assiste, quindi, ad una più precoce tendenza alla saturazione dei processi funzionali che attuano la riorganizzazione temporale dei *patterns* di scarica. Analoga tendenza è stata osservata, sempre nei neuroni CF, studiando il comportamento del livello di intensità della scarica tonica durante gli illuminamenti con luce diffusa e continua [19, 20]. Si tratterebbe, quindi, di un fenomeno che influenza in pari misura due parametri caratteristici dell'attività tonica, la frequenza e la distribuzione temporale degli impulsi nella scarica; fenomeno che è stato attribuito agli effetti preponderanti esercitati dalle afferenze aspecifiche sui neuroni corticali rispetto a quelli del N. genicolato laterale [19].

BIBLIOGRAFIA

- [1] K. MECHELSE, « J. Hirnforsch. », 5, 408 (1962).
- [2] A. ARDUINI e G. RIZZOLATTI, « Boll. Soc. ital. Biol. sper. », 40, 885 (1964).
- [3] R. CORAZZA, M. ENDO, V. TRADARDI e C. UMILTÀ, « Boll. Soc. ital. Biol. sper. », 42, 249 (1966).
- [4] R. CORAZZA, M. ENDO, V. TRADARDI e C. UMILTÀ, « Boll. Soc. ital. Biol. sper. », 41, 1452 (1965).
- [5] R. CORAZZA, M. ENDO, V. TRADARDI e C. UMILTÀ, « Arch. ital. Biol. », 106, 270 (1968).
- [6] A. ARDUINI e L. R. PINNEO, « Arch. ital. Biol. », 100, 425 (1962).
- [7] A. ARDUINI e L. R. PINNEO, « Arch. ital. Biol. », 101, 493 (1963).
- [8] H. H. JASPER e C. AJMONE-MARSAN, *A stereotaxic atlas of the diencephalon of the Cat*. The National Research Council of Canada, Ottawa (1954).

- [9] I. TASAKI, E. H. POLLEY e F. ORREGO, « J. Neurophysiol. », *17*, 454 (1954).
- [10] D. H. HUBEL, « J. Physiol., London », *150*, 91 (1960).
- [11] P. O. BISHOP, W. BURKE e R. DAVIS, « J. Physiol., London », *162*, 409 (1962).
- [12] G. BAUMGARTNER, J. L. BROWN e H. SCHULTZ, « J. Neurophysiol. », *28*, 1 (1965).
- [13] L. I. MALIS e L. KRUGER, « J. Neurophysiol. », *19*, 172 (1956).
- [14] L. WIDEN e C. AJMONE-MARSAN, « Arch. ital. Biol. », *98*, 248, (1960).
- [15] G. F. POGGIO e V. B. MOUNTCASTLE, « J. Neurophysiol. », *26*, 775 (1963).
- [16] J. P. GUILFORD, *Fundamental Statistics in Psychology and Education*. McGraw-Hill, New York (1965).
- [17] A. L. EDWARDS, *Statistical analysis*. Holt, Rinehart a. Winston, New York (1964).
- [18] R. CORAZZA, M. ENDO, V. TRADARDI e C. UMILTÀ, « Boll. Soc. ital. Biol. sper. », *41*, 1443 (1965).
- [19] A. ARDUINI e A. CAVAGGIONI, « Arch. ital. Biol. », *103*, 652 (1965).
- [20] R. CORAZZA, V. TRADARDI e C. UMILTÀ, « Brain Research », *36*, 459 (1972).