
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

ANTONIO BAVA, ETTORE FADIGA, TULLIO MANZONI

Deafferentazione cronica e proprietà funzionali dei nuclei talamici di relais somatico

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 40 (1966), n.5, p. 912–920.

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1966_8_40_5_912_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. — *Deafferentazione cronica e proprietà funzionali dei nuclei talamici di relais somatico* ^(*). Nota di ANTONIO BAVA, ETTORE FADIGA e TULLIO MANZONI, presentata ^(**) dal Socio G. C. PUPILLI.

SUMMARY. — By means of extracellular microelectrodes, 364 ventrobasal units (n. *ventralis posterolateralis*, VPL) of curarized, unanesthetized cats have been sampled and tested for their reactivity to lemniscal stimulation (medial lemniscus; concentric electrodes; stereotaxic plane A5), to the stimulation of contralateral homonymous nucleus (concentric electrodes; stereotaxic planes A9-A10), and also (in 324 units of the sample) for their reactivity to somatic stimuli in order to ascertain the extent and location of peripheral receptive fields. The experiments were performed in intact or acute decorticate animals, and in cats with chronic lesions of the dorsal or lateral columns of the spinal cord. In neuraxially intact animals, in acute decorticate preparations, and in cats with lateral spinal lesions, practically all units identified within VPL (98%) were unaffected by the stimulation of contralateral nucleus and exhibited clear-cut lemniscal properties as to their peripheral fields. In cats with dorsal spinal lesions, on the other hand, a substantial proportion of the units sampled did react to contralateral nucleus stimulation and were activated upon stimulation of widespread peripheral fields. Both of these properties were often found to be associated in the same units. Histological controls showed that such units were preferentially distributed to the caudalmost third of VPL, *i.e.*, where the spinothalamic contribution to this nucleus is known to converge. This evidence is not consistent with the generally-accepted views on the functional homogeneity of the whole ventrobasal population. The results obtained are discussed considering this fact and the fact that the critical lesion, and not the other ones, must impair afferent inhibition normally exerted through lemniscal channels. According to previous hypotheses, the existence is assumed of some lemniscal inhibitory drive normally acting against the extralemniscal properties of spinothalamic ventrobasal component. Reactivity to contralateral nucleus stimulation is envisaged as an extralemniscal property itself.

Ricerche precedenti eseguite nel Gatto con tecnica macro e microelettronica [Bava, Fadiga e Manzoni ^(1,2)] hanno dimostrato la possibilità di attivare il nucleo *ventralis posterolateralis* (VPL) di un lato non solo stimolando la periferia somatica o il lemisco mediale corrispondenti, ma anche per stimolazione del nucleo omonimo del lato opposto. Giacché l'effetto è ancora ottenibile dopo l'aspirazione del mantello neocorticale, dopo la sezione del corpo calloso e dopo la transrecisione acuta del nevrasso a livello dei collicoli anteriori, mentre scompare dopo la elettrocoagulazione della commessura diencefalica posteriore, si deve ammettere che sistemi intratalamici di connessione reciproca esistano non solo tra i nuclei di proiezione diffusa o tra quelli associativi dell'uno e dell'altro lato, come finora era noto [cfr. Albe-Fessard e

(*) Lavoro eseguito, col sussidio del C.N.R., nell'Istituto di Fisiologia umana dell'Università di Catania.

(**) Nella seduta del 14 maggio 1966.

(1) A. BAVA, E. FADIGA e T. MANZONI, « Boll. Soc. it. Biol. sper. », XL, 1873 (1964).

(2) A. BAVA, E. FADIGA e T. MANZONI, « Boll. Soc. it. Biol. sper. », XLI, 1146 (1965).

Fessard ⁽³⁾], ma anche tra i nuclei specifici di *relais* della sensibilità somatica ⁽⁴⁾.

Per varie loro caratteristiche, e in particolare per l'aspetto extralemniscale ⁽⁵⁾ del campo periferico e per la loro distribuzione elettiva nella porzione caudale del nucleo, avevamo riferito ⁽²⁾ le unità del VPL suscettibili di attivazione transcommissurale diencefalica (circa un terzo del campione studiato) al sistema spino-talamico piuttosto che a quello propriamente lemniscale: come è noto, il sistema spino-talamico invia al VPL un contingente accerato dalla ricerca morfologica [Mehler ⁽⁶⁾; Anderson e Berry ⁽⁷⁾; Bowsher ⁽⁸⁾; cfr. Bowsher ⁽⁹⁾], contingente che a livello mesencefalico decorre insieme col lemnisco mediale e che viene necessariamente coinvolto nell'eccitamento quando, come nel nostro caso, l'elettrodo stimolante è situato a tale livello. Avevamo per altro rilevato che sia l'effetto transcommissurale sia le caratteristiche extralemniscali del campo periferico erano rintracciabili chiaramente solo nei preparati cloralosati; nel nucleo *ventralis posterolateralis* dei Gatti non trattati con cloralosio, la identificazione di unità attivabili per stimolazione del nucleo omonimo contralaterale era assai difficile, ed eccezionale era quella di unità provviste di campo periferico di tipo extralemniscale ⁽¹⁰⁾. Ulteriori indagini erano quindi necessarie per stabilire il significato di quelle possibilità di attivazione contralaterale e di ricezione periferica da campi cutanei estesi, che le ricerche precedenti avevano messa in luce.

Abbiamo avuto presenti, da un lato, le osservazioni che spiegano il potenziamento cloralosico mediante meccanismi disinibitori [Meulders, Massion, Colle e Albè-Fessard ⁽¹¹⁾; cfr. Eccles, Schmidt e Willis ⁽¹²⁾] e, dall'altro, la classica ipotesi di Head, riproposta di recente da Poggio e Mountcastle in una

(3) D. ALBÈ-FESSARD e A. FESSARD, *Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level*. In G. MORUZZI, A. FESSARD, H. H. JASPER, *Brain Mechanisms* (Progress in Brain Research, Vol. I), pp. 115-154. Elsevier, Amsterdam (1963).

(4) Per dati recenti riguardo a possibili connessioni funzionali intratalamiche tra i due corpi genicolati mediali, cfr. HASSMANNOVA e MYSLIVECEK [« J. Physiologie », LVI, 566-567 (1964)] e ROKYTA e MYSLIVECEK [« J. Physiologie », LVI, 640-641 (1964)].

(5) Nella presente esposizione i termini « extralemniscale » e « lemniscale » verranno usati nel senso definito da MOUNTCASTLE [in W. A. ROSENBLITH, *Sensory Communication*, pp. 403-436, M. I. T. Press a. Wiley, New York (1961)].

(6) W. A. MEHLER, « Anat. Rec. », CXXVII, 332 (1957).

(7) F. D. ANDERSON e C. M. BERRY, « J. Comp. Neurol. », CXI, 195 (1959).

(8) D. BOWSHER, « J. Comp. Neurol. », CXVII, 213 (1961).

(9) D. BOWSHER, « Int. Rev. Neurobiol. », VIII, 35 (1965).

(10) Quest'ultimo rilievo non è del resto che una conferma dei vari dati esistenti nella letteratura sull'omogeneità funzionale dei neuroni del complesso ventrobassale nel Gatto e nella Scimmia non narcotizzati [POGGIO e MOUNTCASTLE, « Bull. Johns Hopkins Hosp. », CVI, 266 (1960) e « J. Neurophysiol. », XXVI, 775 (1963)].

(11) M. MEULDERS, J. MASSION, J. COLLE e D. ALBÈ-FESSARD, « Electroenceph. clin. Neurophysiol. », XV, 29 (1963).

(12) J. C. ECCLES, R. SCHMIDT e W. D. WILLIS, « J. Physiol., London », CLXVIII, 500 (1963).

nuova formulazione ⁽¹³⁾, secondo la quale il sistema lemniscale eserciterebbe sulle caratteristiche extralemniscali del contingente ventrobassale del sistema spino-talamico un'azione tonica di tipo inibitorio. Questo meccanismo potrebbe essere simile a quello della inibizione afferente [Mountcastle e Powell ⁽¹⁴⁾; cfr. Eccles ⁽¹⁵⁾; Mountcastle ⁽¹⁶⁾; per l'inibizione afferente a livello talamico, cfr. specificamente Poggio e Mountcastle ⁽¹³⁾, p. 801]. Abbiamo pensato che anche le connessioni transcommissurali diencefaliche tra le unità del contingente spinotalamico del VPL possano di norma essere sottoposte a inibizione per parte del sistema lemniscale propriamente detto. E pertanto abbiamo voluto controllare l'ipotesi, eseguendo esperimenti identici ai precedenti ^(1,2), ma effettuati in mancanza di cloralosio e in gatti che, 25-100 giorni prima delle prove elettrofisiologiche, erano stati operati di transezione bilaterale (totale o parziale) dei cordoni dorsali in C₁. A scopo di controllo, abbiamo anche usato, dopo analogo intervallo, preparati in cui era stata bilateralmente interrotta, nel tratto fra C₂ e C₃, una via che nel Gatto porta afferenze spinotalamiche al VPL e che decorre nella porzione dorsale dei cordoni laterali [via spino-cervico-talamica di Morin ⁽¹⁷⁾; cfr. Landgren, Nordwall e Wengström ⁽¹⁸⁾]: è noto che il sistema spinotalamico non sembra esercitare in via afferente una azione inibitoria paragonabile a quella attuata dal sistema lemniscale ⁽¹⁶⁾, p. 429). Altri animali, invece, non sono stati sottoposti a deafferentazioni croniche, ma sono stati utilizzati col nevrasso integro ovvero preventivamente operati di asportazione acuta bilaterale delle aree corticali somatiche durante l'intervento preparatorio all'esperimento elettrofisiologico, a fine di disporre, rispettivamente, di un termine di confronto in condizioni basali e in quelle condizioni di disinibizione talamica che secondo vari Autori [Ogden ⁽¹⁹⁾; Angel ⁽²⁰⁾; Shimazu, Yanagisawa e Garoutte ⁽²¹⁾; cfr. Calma ⁽²²⁾] conseguono alla soppressione delle vie corticifughe. È ovvio che la sicura esclusione della possibilità di *relais* talamo-cortico-talamici per via transcallosale era una condizione preliminare per la validità delle presenti ricerche: per questa ragione, in tutti i preparati non decorticati si è sempre proceduto alla sezione del corpo

(13) G. F. POGGIO e V. B. MOUNTCASTLE, « J. Neurophysiol. », XXVI, 775 (1963).

(14) V. B. MOUNTCASTLE e T. P. S. POWELL, « Bull. Johns Hopkins Hosp. », CV, 201 (1959).

(15) J. C. ECCLES, « Austral. Ann. Med. », XIII, 102 (1964).

(16) V. B. MOUNTCASTLE, *Some functional properties of the somatic afferent system*. In W. A. ROSENBLITH, *Sensory Communication*, pp. 403-436. M. I. T. Press and Wiley, New York (1961).

(17) F. MORIN, « Amer. J. Physiol. », CLXXXIII, 245 (1955).

(18) S. LANDGREN, A. NORDWALL e C. WENGSTRÖM, « Acta physiol. scand. », LXV, 164 (1965).

(19) T. E. OGDEN, « Electroenceph. clin. Neurophysiol. », XII, 621 (1960).

(20) A. ANGEL, « J. Physiol., London », CLXIX, 108 P (1963).

(21) H. SHIMAZU, N. YANAGISAWA e B. GAROUTTE, « Jap. J. Physiol. », XV, 101 (1965).

(22) I. CALMA, « J. Physiol., London », CLXXX, 350 (1965).

calloso [cfr. la tecnica in Magni, Melzack e Smith ⁽²³⁾], o durante l'intervento preparatorio alle prove acute, o nel corso delle prove stesse.

Per quanto concerne le condizioni, la tecnica e il procedimento delle osservazioni elettrofisiologiche, rinviando il lettore al lavoro *in extenso* ed alle note citate all'inizio ^(1,2): basterà ricordare, in questa sede, che si sono usati 15 gatti non narcotizzati, curarizzati (Sincurarina Farmitalia, nella dose di 5 mg/kg i.v.) e ventilati artificialmente; che le derivazioni erano extracellulari e si compivano mediante microelettrodi di tungsteno; che le stimolazioni centrali (piano stereotassico A 5 per il lemnisco mediale; piani A 9-A 10 per il VPL contralaterale) erano attuate con elettrodi concentrici, mentre quelle periferiche erano costituite da deboli faradizzazioni cutanee [cfr. Rose e Mountcastle ⁽²⁴⁾] applicate mediante aghi-elettrodi bipolari ovvero, meno frequentemente, da lievi soffi di aria diretti sulla cute mediante una siringa o dallo spostamento meccanico dei peli. La sede delle derivazioni o delle stimolazioni centrali, nonché la estensione delle sezioni chirurgiche spinali e le conseguenti degenerazioni walleriane, venivano sempre accertate mediante gli opportuni controlli anatomici ed istologici.

In tutti i preparati abbiamo limitato l'analisi alle risposte eccitatorie. Le caratteristiche elettrografiche delle scariche unitarie ottenute dalle unità del VPL (per qualche esempio, vedasi fig. 1) sono state analoghe a quelle più volte descritte nella letteratura e da noi stessi riscontrate nei precedenti esperimenti; più che ripeterne una descrizione analitica, conviene qui riferire in sintesi sulla suscettività agli stimoli presi in esame, palesata dai singoli campioni di popolazione neuronica ventrobasale, identificati nei vari tipi di preparati (Tabella I). Secondo questo criterio sono distinti i paragrafi che seguono.

a) *Esperimenti su animali con afferenze integre.*

Lo studio microelettrodico unitario del nucleo VPL consente di confermare che in questi preparati le unità provviste di collegamenti commissurali diencefalici col nucleo omonimo contralaterale sono difficilmente rintracciabili in mancanza di cloralosio. Come risulta dalla Tabella I, quasi la totalità dei 111 elementi identificati nel VPL in queste condizioni è risultata attivabile esclusivamente per stimolazione del lemnisco mediale corrispondente (ovviamente, si tratta di quello ipsilaterale al nucleo, dato che la decussazione dei lemnischi avviene caudalmente al livello della stimolazione); solo 3 neuroni potevano essere eccitati anche per stimolazione del VPL contralaterale. Anche le caratteristiche del campo periferico di questa popolazione sono state assai omogenee e concordanti con le osservazioni riferite in precedenza ⁽²⁾: mentre

(23) F. MAGNI, R. MELZACK e C. J. SMITH, «Electroenceph. clin. Neurophysiol.», XII, 517 (1960).

(24) J. E. ROSE e V. B. MOUNTCASTLE, «Bull. Johns Hopkins Hosp.», XCIV, 238 (1954).

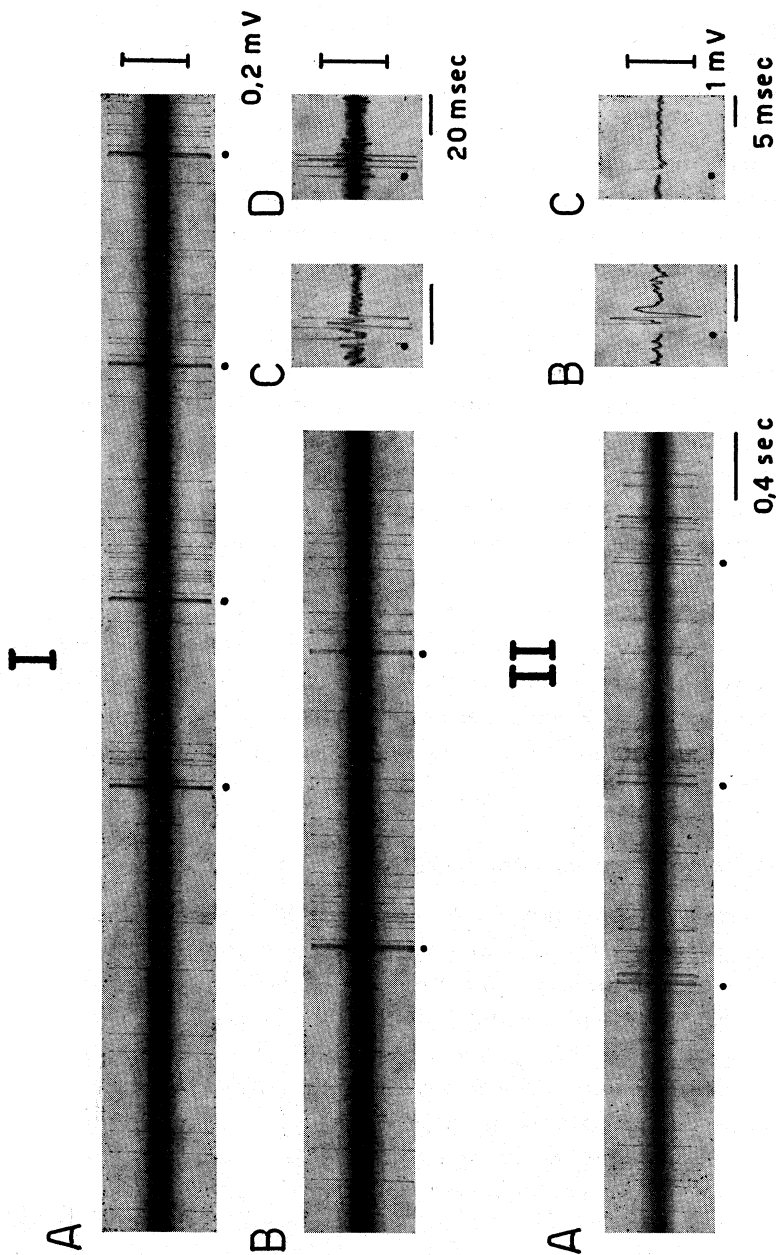


Fig. 1. - Gatto operato di cordotomia posteriore 94 giorni prima dell'esperimento elettrofisiologico. Derivazioni micro-elettroliche extracellulari da unità del nucleo VPL di sinistra, effettuate dopo sezione del corpo calloso.

I: unità con proprietà funzionali extralemniscali. In A e B si osservano (cerchi neri) le risposte eccitatorie provocate stimolando a varie riprese con brevi soffi la cute di una zona dell'arto anteriore, rispettivamente contralaterale e ipsilaterale. In C e in D si osservano, rispettivamente, gli effetti provocati nella stessa unità dalla stimolazione elettrica del lemisco mediale di sinistra (singolo impulso rettangolare: 0,5 msec, 2 V; piano stereotassico A 5) e del VPL di destra (0,5 msec, 5 V; A 9).

II: unità con proprietà funzionali lemniscali. In A, stimolazione cutanea fisiologica ripetuta di una ristretta zona cutanea dell'arto anteriore contralaterale e, in B, stimolazione elettrica del lemisco mediale corrispondente (0,1 msec, 5 V; A 5); l'unità non produce *spikes* per stimolazione del VPL di destra (C).

i 108 neuroni attivabili solo con la stimolazione del lemisco mediale hanno palesato proprietà strettamente lemniscali alla stimolazione dei campi recettivi periferici, le tre unità attivabili anche per via contralaterale potevano essere attivate da campi cutanei estesi.

TABELLA I.

Caratteristiche della responsività a stimoli centrali, rilevate in 364 unità del nucleo ventralis posterolateralis di Gatti variamente preparati.

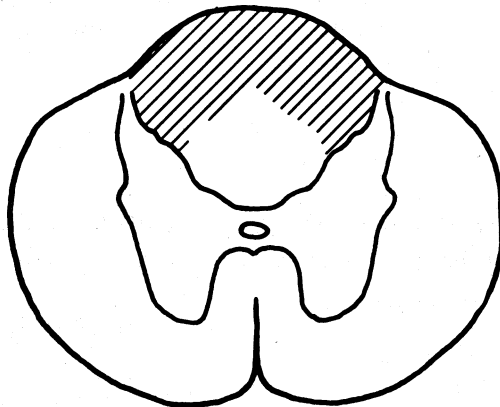
PREPARATI	N. di penetrazioni	N. totale di unità	N. DI UNITÀ ATTIVABILI		N. di unità non attivabili
			solo dal lemisco mediale	anche dal VPL contralaterale	
A) Con afferenze integre:					
a) <i>decorticati acuti</i>	22	81	79	2	—
b) <i>con la sola sezione del corpo calloso</i>	11	30	29	1	—
B) Con lesioni spinali dorsali	23	149	83	60	6
C) Con lesioni spinali laterali	18	104	88	1	15

b) *Esperimenti su animali con lesione bilaterale cronica dei cordoni dorsali.*

La popolazione neuronica indagata nel nucleo VPL di questi preparati ha presentato caratteristiche nettamente diverse da quelle rilevate nel paragrafo precedente. Riguardo agli effetti delle due stimolazioni centrali, tra le 149 unità studiate a questo proposito (Tabella I) 83 erano attivate esclusivamente con la stimolazione del lemisco mediale corrispondente ma 60 rispondevano anche alla stimolazione del VPL contralaterale ⁽²⁵⁾; 6 unità sono risultate inattivabili da entrambe le sedi di stimolazione centrale, il che è in accordo con i risultati dei controlli istologici, che nel lemisco di questi preparati hanno dato evidenza a qualche fibra degenerata.

(25) In 18 unità di questo secondo gruppo, per ottenere risposte contralaterali è stato necessario impiegare la stimolazione ripetitiva, con brevi treni di 4-5 impulsi alla frequenza di 10-20/sec; le restanti 42 rispondevano tutte a singoli *shocks*. In ogni caso si è trattato di impulsi della durata di 0,1-0,5 msec e del voltaggio di 1-12 V; la elettrocoagulazione del tessuto circostante alla punta dell'elettrodo ha sempre reso inefficaci gli stimoli.

CP 1



CP 3

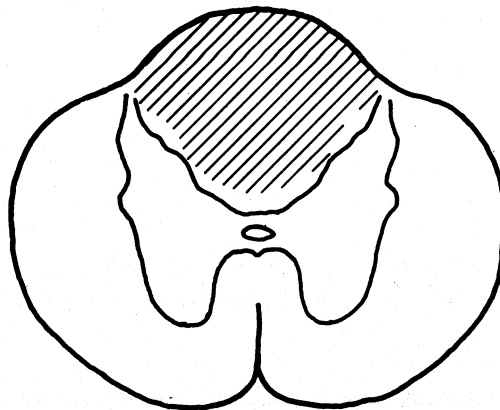


Fig. 2. - Diagrammi schematici di sezioni trasverse del midollo (C_1), ricostruiti da due preparati cronici (Gatto) in precedenza sottoposti a lesione dei cordoni dorsali.

In CP_1 e in CP_3 la lesione era stata eseguita, 2-3 mm caudalmente al livello rappresentato, rispettivamente 90 e 94 giorni prima dell'esperimento elettrofisiologico. Il preparato CP_3 è quello dal quale sono state registrate le unità a cui si riferisce la fig. 1. Nei due diagrammi, le zone a tratteggio indicano le aree occupate da fibre degenerate. Nonostante che in CP_1 la interruzione dei cordoni dorsali non fosse completa, unità suscettibili di attivazione per stimolazione del nucleo omonimo contralaterale sono state riscontrate nel VPL di entrambi i preparati. Si noti che in CP_1 , il 30% circa delle unità saggiate presentava tale proprietà, mentre in CP_3 essa fu riscontrata nel 60% dei casi (per altre spiegazioni vedasi nel testo).

È stato possibile saggiare gli effetti della stimolazione periferica su 111 unità di questa popolazione: si tratta di un campione sufficientemente rappresentativo per giustificarne l'analisi. Si è accertato che 64 neuroni avevano campi recettivi di tipo lemniscale; che per altri 18 il campo era di tipo extralemniscale, giacché essi potevano essere attivati da zone cutanee estese e quasi sempre bilaterali; infine che 29 elementi erano inattivabili dalla perife-

ria⁽²⁶⁾. In accordo con i precedenti dati tratti dai preparati anestetizzati con cloralosio⁽²⁾, la grande maggioranza delle unità di tipo extralemniscate (14 su 18) potevano anche essere attivate per stimolazione del nucleo VPL contralaterale. Relativamente poche sono state invece le unità di tipo lemniscate dotate di questa proprietà (22 su 64): giacché ai controlli istologici la distribuzione intranucleare di tutto il gruppo di neuroni eccitabili per parte del nucleo omonimo ha mostrato una netta preferenza per i piani più caudali del nucleo (A. 8,5-9,5), come nelle precedenti ricerche testè rammentate⁽²⁾, si può pensare che anche in questi casi si sia trattato di unità del contingente spinotalamico⁽²⁷⁾.

Si fa presente infine che, nell'aspetto qualitativo, per la comparsa delle connessioni funzionali extracallosali tra il complesso ventrobassale di un lato e il talamo e la corteccia contralaterali, non è stata necessaria la soppressione completa delle afferenze lemniscate: si è visto dai controlli istologici che anche lesioni parziali dei cordoni dorsali sono sufficienti a provocare il fenomeno (fig. 2).

c) *Esperimenti su animali con lesione bilaterale cronica della porzione dorsale dei cordoni laterali.*

Delle 104 unità identificate nel nucleo VPL dei preparati portatori di questa lesione (la quale come si è detto, coinvolge la via spino-cervico-talamica), 88 erano attivabili solo con la stimolazione del lemnisco mediale, una anche con la stimolazione del nucleo VPL contralaterale e 15 sono risultate inattivabili da entrambe le vie. Le caratteristiche del campo periferico sono state accertate per 102 unità di questo campione. Se si eccettuano 15 unità inattivabili dalla periferia (le stesse risultate inattivabili anche per stimolazione centrale) abbiamo riscontrato una concordanza quasi perfetta con le caratteristiche accertate nei preparati con afferenze integre: tutta la popolazione ha cioè presentato campi periferici di tipo lemniscate.

La discussione completa dei risultati ora esposti verrà fatta nel lavoro *in extenso*. Si può per altro rilevare fin da ora come la lesione cronica dei cordoni dorsali appaia critica per la comparsa, in una percentuale rilevante dei neuroni identificate nel nucleo VPL, di proprietà funzionali che sono presenti solo assai di rado, o mancano del tutto, nei corrispondenti neuroni dei preparati integri o acutamente privati delle aree corticali somatiche, e in quelli dei preparati con lesioni croniche della via spino-cervico-talamica. Queste

(26) Deve trattarsi, ovviamente, di neuroni lemniscate privati delle loro afferenze per effetto della lesione spinale. Facciamo rilevare che in un esperimento collaterale, eseguito su un preparato sottoposto in precedenza alla sezione completa dei cordoni dorsali e delle porzioni latero-dorsali di quelli laterali, nessuna delle 62 unità ventrobassali che rispondevano alla stimolazione del lemnisco poteva essere attivata per stimolazione cutanea, e circa la metà di esse era attivabile anche per via commissurale diencefalica.

(27) Secondo vari Autori tale contingente comprenderebbe, anche elementi con campo periferico ristretto [cfr. per esempio OSWALDO-CRUZ e KIDD, « J. Neurophysiol. », XXVII, 1 (1964)]. Su questo punto, a ogni modo, torneremo con maggiore ampiezza nel lavoro *in extenso*.

proprietà consistono: (1) nella responsività ad impulsi originati nel nucleo omonimo contralaterale e trasmessi per via commissurale diencefalica; (2) nella reattività periferica di tipo extralemnicale⁽²⁸⁾. In un elevato numero di casi, anche se non in tutti⁽²⁹⁾, tali caratteristiche si sono palesate entrambe negli stessi neuroni, e sempre la seconda è stata accompagnata dalla prima; la distribuzione intranucleare delle unità che le presentavano ha mostrato sempre una spiccata elettività per le porzioni più caudali del nucleo VPL, analogamente a quanto è noto dalla odologia^(7,8) per la distribuzione terminale del contingente spino-talamico allo stesso nucleo.

I risultati sembrano dunque conformi alla ipotesi che ha provocato le presenti ricerche, giacché sul loro fondamento è possibile pensare⁽³⁰⁾ che per effetto della lesione dei cordoni dorsali (via lemniscate propriamente detta) scompaia una condizione inibitoria normalmente in atto sulle caratteristiche extralemnicali di quella parte dei neuroni del nucleo VPL, le cui afferenze dipendono da vie spino-talamiche; sullo stesso fondamento è giustificato supporre che di tali caratteristiche la reattività ad impulsi originati nel nucleo omonimo contralaterale sia un'ulteriore espressione. Si potrebbe pertanto ammettere che la inibizione esercitata in via afferente nel VPL dagli impulsi che ad esso giungono per il sistema lemniscate non riguardi solo, come si potrebbe pensare estendendo al talamo [cfr. ⁽¹³⁾, p. 801] gli schemi desunti dall'analisi dell'inibizione afferente a livello corticale [«surround inhibition»⁽¹⁴⁾], i neuroni dello stesso sistema topograficamente vicini a quelli che corrispondono all'area cutanea attivata, ma anche quelli di pertinenza del contingente spino-talamico del nucleo medesimo. Su questi ultimi l'inibizione sarebbe tonica, e avrebbe l'effetto di imprimer loro, per così dire, un carattere lemniscate che nell'aspetto puramente anatomico ad essi non compete e che è quello di norma rilevabile quando si saggiano le unità del VPL degli animali integri. E la suscettibilità agli impulsi contralaterali sarebbe, come si è detto, una espressione di proprietà extralemnicali di norma inibite.

(28) È noto che lavorando su Gatti e Scimmie previamente operati di deafferentazione posteriore, WHITLOCK e PERL [« J. Neurophysiol. », XXII, 133 (1959); « Exper. Neurol. », III, 240 e 256 (1961)] non riscontrarono unità di tipo extralemnicale nei nuclei talamici del complesso ventrobasale. Si deve per altro rammentare che questi Autori sperimentarono in narcosi barbiturica: le conseguenze di questo tipo di narcosi spiegano bene l'apparente contrasto con le presenti osservazioni, le quali sono state tutte eseguite, come si è detto, su animali non narcotizzati e curafizzati.

(29) Vedasi la nota ⁽²⁷⁾.

(30) Il contrasto tra la inefficacia della deafferentazione laterale e la criticità della deafferentazione dorsale rende di per sé assai improbabile che i fenomeni di attivazione periferica e contralaterale da noi osservati in quest'ultima condizione possano inquadrarsi, sia pure in senso lato, tra i fenomeni aspecifici di sensibilizzazione previsti anche a livello centrale dalla « legge della denervazione » di Cannon [CANNON e ROSENBLUETH, *The supersensitivity of denervated structures: a law of denervation*. MacMillan Co., New York, 445 pp. (1949)]. Nel lavoro *in extenso* esporremo i risultati di alcuni esperimenti di controllo eseguiti a questo proposito in Gatti deafferentati da 12-24 h, esperimenti che rafforzano questa conclusione e che qui sarebbe lungo riferire.