

Articoli/Articles

RIFLESSIONI SULL'INCONTRO MANCATO DELLA NEUROISTOLOGIA DI GOLGI E CAJAL CON LA NEUROFISIOLOGIA DEI LORO TEMPI, IN OCCASIONE DEL CENTENARIO DEL PREMIO NOBEL PER LA FISIOLOGIA O LA MEDICINA DEL 1906

GIOVANNI BERLUCCHI

Dipartimento di Scienze Neurologiche e della Visione
Sezione di Fisiologia, Università di Verona, I

SUMMARY

GOLGI, CAJAL AND NEUROPHYSIOLOGY

In developing neurohistology, neither Golgi nor Cajal paid much attention to the findings of the physiologists who at that time worked on the nervous system, possibly because they felt that the microscope alone could answer functional as well as structural questions. Cajal was personally acquainted with Sherrington but surprisingly did not use his findings on the role of synapses in reflex mechanisms to support the neuron theory. Golgi did not trust the physiologists' concepts in general and therefore did not pay attention to the physiological literature, an attitude rightly criticized by Luciani, a prominent neurophysiologist of those times. In recent years, attempts to resurrect Golgi's theory of the diffuse nerve net have been based on the evidence of extrasynaptic communications between neurons through tight junctions or the so-called volume transmission. Here are mentioned earlier efforts to reconcile the neuron theory with Golgi's theory by Antonio Pensa, a pupil of Golgi who influenced the scientific development of the great neurophysiologist Giuseppe Moruzzi. The article also argues that the known mechanisms of extrasynaptic communication by no means prove the existence of a neural net à la Golgi, that is of a net predicated on a fusion of neurites. The greatness of Golgi must be sought in his immortal

Key words: Cajal and Sherrington - Neurohistology and neurophysiology – Synaptic and extrasynaptic interneuronal communications – Gogi's greatness

contributions to various fields of biology and medicine, rather than in his only major scientific mistake: a stubborn defense of an indefensible theory.

Golgi e Cajal e la neurofisiologia.

Verso la fine del XIX secolo la fisiologia del sistema nervoso era una scienza sperimentale ormai affermata ed in continuo sviluppo. Erano state acquisite alcune nozioni fondamentali su vari aspetti dell'attività nervosa, dall'elettrofisiologia allo studio dei riflessi, dalle regolazioni della vita vegetativa alle localizzazioni funzionali nell'encefalo, dalla fisiologia sensoriale al controllo motorio, e i rapporti reciproci con settori di ricerca limitrofi come la neurologia clinica e la neuroanatomia erano frequenti e proficui. Stupisce pertanto che una scienza già così matura abbia avuto un'influenza decisamente trascurabile sul rigoglioso sviluppo che la neuroistologia stava vivendo in quegli anni per opera di Golgi e Cajal. Ed è proprio ai due grandi rivali, una volta tanto casualmente concordi, che mi pare debba essere imputato un rifiuto quasi ideologico dei potenziali apporti empirici e teorici della neurofisiologia alla loro disciplina.

A Cajal, sempre riluttante a condividere il palcoscenico con chiunque, i reperti della neurofisiologia non interessavano perché con la sua sfrenata fantasia e il suo considerevole intuito cercava di attribuire significati funzionali alle strutture rivelate dai suoi preparati istologici senza tener conto degli esperimenti fisiologici.

Cajal conosceva personalmente il grande neurofisiologo inglese Sherrington che gli aveva procurato l'invito a tenere la Croonian Lecture alla Royal Society di Londra nel 1894 e nell'occasione l'aveva ospitato nella sua dimora londinese (alcuni gustosi aneddoti di quel soggiorno inglese sono riferiti da Sherrington nel suo appassionato ricorso di Cajal e della sua opera¹ nella biografia del grande spagnolo pubblicata nel 1949 da Dorothy F. Cannon²). Mentre nei suoi scritti Sherrington diede sempre ampi riconoscimenti all'importanza delle scoperte di Cajal, nelle opere di quest'ultimo le citazioni dei lavori di Sherrington sono assai rare e non sempre favorevoli³, e l'uso del termine sherringtoniano sinapsi è assente o

straordinariamente parco. Sebbene con il concetto di trasmissione sinaptica e con le sue scoperte sui meccanismi dei riflessi Sherrington avesse fornito argomentazioni formidabili in sostegno della teoria del neurone, l'ultimo lavoro che Cajal pubblicò nel 1933, un anno prima della sua morte, con l'intenzione di suggellare definitivamente la vittoria del neuronismo sul reticularismo, non fa menzione dei contributi di Sherrington o di altri neurofisiologi alla causa del neuronismo, e la parola sinapsi vi compare solo una volta senza alcun risalto⁴.

Dal canto suo Golgi, accusato non del tutto ingiustamente di “*feticismo per il microscopio*” da Morselli⁵, mostrò sempre un deciso scetticismo nei confronti delle interpretazioni fisiologiche, da lui considerate astrazioni più che nozioni fondate su dati di fatto, cioè su immagini esattamente riprodotte con il disegno da preparati “*ben riesciti*” dopo ripetuti e insistenti tentativi. Anche negli scritti di Golgi, come in quelli di Cajal, le citazioni di lavori neurofisiologici sono rarissime e quasi sempre accompagnate da asserzioni che danno al dato fisiologico un valore conoscitivo e probativo assai minore di quello istologico, come se i due tipi di dati non potessero integrarsi e completarsi a vicenda. Ad esempio, nella sua monografia sulla fine struttura degli organi centrali del sistema nervoso (1885), Golgi, dopo aver citato gli esperimenti di Hitzig, Goltz, Ferrier, Munk, e Luciani e Tamburini sulle lesioni dei cosiddetti centri corticali psicomotori e psicosensori, e in particolare sui rapporti fra visione e i lobi occipitali, proclama nel seguente modo la superiorità dei dati anatomici di Betz su quelli funzionali degli studi di lesione⁶:

Che la dottrina fisiologica la quale attribuisce alle varie circonvoluzioni funzioni diverse, possa contenere una parte di vero, dopo i risultati degli studi sperimentali e clinici dovuti ad un'eletta schiera di moderni fisiologi e patologi, non s'avrebbe diritto di negarlo; ma che tal dottrina non acquisti un più solido fondamento dai dati anatomici di Betz, apparirà manifesto dopo l'esposizione che io m'accingo a fare.

Ma l'esposizione successiva dei suoi dati sulla struttura cellula-

re di circonvoluzioni della corteccia frontale ed occipitale lo porta a negare anche quella parte di vero che egli sembrava disposto a concedere alla teoria delle localizzazioni corticali, e a sposare con la concezione della rete nervosa diffusa posizioni apertamente antilocalizzazioniste⁷, espresse anche nella sua infelice Lettura Nobel del 1906, la cui versione italiana fu quasi per ironia pubblicata nell'Archivio di Fisiologia⁸. In quella stessa Lettura, a conferma della sua generale sfiducia per gli approcci sperimentali della fisiologia, e a sostegno del suo mal meditato attacco alla teoria del neurone, Golgi sostiene che l'ipotesi della polarizzazione dinamica non è che una delle tante possibili fantasie, del tutto indimostrabile da qualsiasi analisi fisiologica diretta.

I rapporti di Golgi con i neurofisiologi del suo tempo

Eusebio Oehl ed Arturo Marcacci, i professori che si succedettero sulla cattedra di Fisiologia dell'Università di Pavia negli anni di Golgi, erano scienziati di valore, soprattutto Oehl che era già professore di Fisiologia quando Golgi e Bizzozero erano studenti. Provetto istologo lui stesso, indubbiamente influì sulla loro scelta del microscopio come strumento essenziale per la ricerca biologica e medica⁹. Golgi ebbe buoni rapporti di colleganza e di amicizia sia con Oehl che con Marcacci, ma il loro prevalente interesse per settori della fisiologia lontani dal sistema nervoso non consentiva che essi potessero esprimere da un punto di vista neurofisiologico pareri critici informati sui reperti istologici di Golgi e sulle loro possibili interpretazioni funzionali.

In Italia i più importanti neurofisiologi contemporanei di Golgi e suoi potenziali interlocutori scientifici erano Angelo Mosso dell'Università di Torino e Luigi Luciani, che insegnò Fisiologia nelle Università di Parma, Siena, Firenze e Roma. Mosso lavorò in molti settori della Fisiologia, ma la sua fama duratura deriva dai suoi studi pionieristici sui correlati fisiologici della fatica e della paura, e soprattutto sui rapporti fra attività psichiche e circolazione cerebrale. Mosso fu anche il fondatore e per molti anni il curatore della rivista *Archives italiennes de Biologie* che pubblicò in france-

se alcuni importanti lavori di Golgi, facendoli conoscere alla comunità scientifica internazionale. Tuttavia le relazioni scientifiche di Mosso con Golgi sono ricordate, anziché per discussioni e interazioni sulle funzioni delle cellule nervose, per alcuni suoi strampalati esperimenti e concetti sulla patogenesi della malaria che avevano irritato un grande esperto del problema come lo scienziato pavese. Risoltasi la vicenda con l'ammissione da parte di Mosso di essere in torto, l'amicizia si ricompose e nel 1904 Mosso fu uno dei proponenti qualificati ufficiali dell'assegnazione del premio Nobel a Golgi¹⁰. Secondo le informazioni rese pubbliche nell'archivio in rete della Fondazione Nobel, Mosso motivò la sua proposta in base all'influenza dei lavori di Golgi sulla conoscenza dell'anatomia e della fisiologia¹¹ del sistema nervoso centrale, probabilmente poiché in sostanza condivideva la controversa concezione golgiana dell'attività nervosa basata su una rete diffusa.

Luciani, autore di importanti scoperte sulla fisiologia del cervelletto e della corteccia cerebrale, ebbe sicuramente scambi di idee con Golgi sui dati della neuroistologia e sul loro significato per la neurofisiologia. Di questi scambi rimangono interessanti tracce in varie edizioni del *Trattato di fisiologia dell'uomo* di Luciani, insieme ad acute considerazioni critiche dell'autore sui carenti rapporti fra le due discipline. Nella trattazione della fisiologia generale del sistema nervoso nella prima edizione del suo trattato (1905)¹², Luciani riporta per esteso una lettera di Golgi in data 30 maggio 1902 e riproduce due disegni allora inediti di preparati golgiani allegati alla lettera, uno della fascia dentata ippocampale e l'altro della corteccia cerebellare, che qualche anno dopo Golgi includerà nella sua Lettura Nobel. La lettera di Golgi sottolinea la realtà della rete nervosa diffusa e attacca uno degli argomenti principali di Cajal a favore della teoria del neurone, cioè la presunta natura terminale delle arborizzazioni a canestro dei neuriti di cellule dello strato molecolare della corteccia cerebellare attorno ai corpi delle cellule di Purkinje. Convinto che invece da tali arborizzazioni si staccino filuzzi destinati a immettersi nella rete nervosa diffusa dello strato dei granuli, Golgi bolla come “*una specie di vangelo anatomico a*

servizio delle interpretazioni fisiologiche” la versione dei canestri pericellulari di Cajal riprodotta in quasi tutti i trattati, accusando la fisiologia di usare la teoria del neurone per costruire ipotesi fantasiose. Se inizialmente Luciani manifestò una tiepida accettazione delle idee di Golgi contro la “decadente” teoria dei neuroni indipendenti, successivamente egli si convinse della rilevanza della teoria del neurone per la neurofisiologia, come dimostra la seguente asserzione tratta dalla VI edizione del suo trattato del 1923 (le frasi in corsivo sono nel testo originale)¹³:

Ma queste vedute del Golgi intorno alla costituzione morfologica del sistema nervoso centrale, ispirate dai reperti strutturali, specialmente dalla supposta rete nervosa diffusa, urtano coi fatti meglio accertati della fisiologia degli organi di senso. Esse sono specialmente inconciliabili coll’osservazione ben documentata e facilmente dimostrabile della conduzione e percezione isolata delle sensazioni tattili nei diversi punti della cute, e delle sensazioni elementari retiniche, come vedremo parlando della fisiologia di questi organi di senso.

Giova riprodurre la proposizione che il Golgi pose in testa, come epigrafe, alla sua celebrata monografia del 1885. *Per ciò che riguarda gli organi centrali del sistema nervoso (egli scrisse) precipuo compito della moderna anatomia deve essere quello di mettersi in grado di rispondere ai più urgenti quesiti posti dalla fisiologia. Non si può disconoscere che l’ipotesi dei neuroni (sic), mentre armonizza colla dottrina cellulare, meglio risponda ai postulati della fisiologia, quantunque sia lungi dal risolverli tutti e in maniera adeguata.*

Va anche rilevato che già nella I edizione del suo *Trattato* Luciani aveva lamentato lo scarso interesse dei neuroistologi per le autonome conquiste scientifiche della neurofisiologia, una critica riespressa anche in forma accentuata in edizioni successive, come nella seguente citazione presa ancora dalla VI edizione del *Trattato*¹⁴:

Qualunque sia la soluzione definitiva che l’avvenire darà della importante controversia sulla struttura e sull’intimo meccanismo funzionale del sistema nervoso centrale e periferico, giova constatare che la ricca somma di conoscenze fisiologiche accumulate su questo importante argomento, si è

Rilezioni sull'incontro mancato della neuroistologia di Golgi e Cajal...

svolta affatto indipendentemente dalle idee temporaneamente prevalenti sulla sua intima costituzione. Considerando spassionatamente il contenuto del presente capitolo (sul quale stimo utile richiamare specialmente l'attenzione dei nostri eminenti istologi), si è costretti a convenire che la fisiologia à (sic) di molto preceduto la morfologia generale del sistema nervoso.

Con l'esperienza di molti decenni successivi alla pubblicazione del Trattato di Luciani, si può affermare che per comprendere “*la struttura e l'intimo meccanismo funzionale del sistema nervoso centrale e periferico*” è necessaria non solo quella comunicazione interdisciplinare fra l'istologia e la fisiologia che Golgi e Cajal rifiutavano, ma anche una completa integrazione fra tutti i settori delle neuroscienze con le loro conoscenze e le loro tecniche specifiche.

I tentativi di rivalutazioni della teoria golgiana della rete nervosa diffusa

Una rivalutazione delle idee di Golgi sul funzionamento nervoso viene oggi spesso suggerita in base a reperti sia istologici che neurofisiologici. Se è vero da una parte che la trasmissione sinaptica e i circuiti neuronali ortodossi “sherringtoniani” forniscono l'ossatura fondamentale del funzionamento nervoso, d'altra parte oggi esistono dimostrazioni certe dell'esistenza di meccanismi di influenzamento reciproco fra i neuroni che avvengono tramite modulazioni chimiche paracrine o sinapsi elettriche con giunzioni serrate intercellulari. Tuttavia a mio parere l'esistenza di rapporti anatomico-funzionali fra i neuroni che non utilizzano la trasmissione sinaptica tipica non può riportare alla vita la teoria della rete nervosa diffusa di Golgi, se non in un senso vago e del tutto indiretto. La cosiddetta “*volume transmission*”, basata sulla diffusione paracrina di sostanze modulanti l'attività di neuroni, ovviamente non ha nulla a che vedere con la rete nervosa diffusa di Golgi. Così come niente hanno a che fare con la rete di Golgi le giunzioni serrate interneuroniche che uniscono i corpi o i dendriti di neuroni adiacenti, visto che secondo Golgi la rete si forma, anche a notevole distanza dai rispettivi corpi cellulari, per la fusione dei neuriti e non di altre parti

della cellula nervosa. Pertanto la realtà di una rete nervosa diffusa alla Golgi sarebbe comprovata solo dall'evidenza di una fusione vera e propria dei neuriti, evidenza finora inesistente. Inoltre, dal punto di vista fisiologico una fusione dei neuriti comporterebbe una conduzione dei segnali elettrici in qualsiasi direzione lungo qualsiasi nodo della rete, con miriadi di cortocircuiti.

Una ragionevole (e sostanziale) revisione del concetto della rete nervosa diffusa era già stata proposta anni fa da un allievo di Golgi, Antonio Pensa, autore di un apprezzabile tentativo di conciliare la teoria della rete con quella del neurone. Convinto dell'esistenza sia delle sinapsi che di una rete nervosa diffusa, Pensa riteneva giustamente che anche nei migliori preparati non fosse possibile affermare con certezza se le fibrille della rete medesima fossero continue, come voleva Golgi, o semplicemente contigue. La cosiddetta "ipotesi conciliativa" di Pensa è ben espressa nella seguente citazione dal suo *Trattato di istologia*¹⁵:

Il principio della conduzione della attività nervosa con l'intermediario della rete nervosa diffusa e per mezzo delle connessioni neurofibrillari, che emerge da quanto sopra ho esposto, pur togliendo alla dottrina del neurone il valore di una teoria di applicazione generale, non esclude però la esattezza di alcuni particolari anatomici che hanno servito di base a quella teoria. Nel campo soprattutto del nevrasso dei vertebrati ... le connessioni estese e generali degli elementi nervosi per mezzo della rete formata dalle espansioni cilindriche e neurofibrillari sono spesso fiancheggiate da disposizioni anatomiche indiscutibilmente riconoscibili come sinapsi.

Ritengo quindi possibile che la conduzione nervosa si compia, a seconda delle circostanze funzionali, ora attraverso connessioni per sinapsi e secondo il principio della polarizzazione dinamica, ora invece attraverso le diffuse connessioni delle fibre nella rete. Ritengo probabile che le variazioni di stato chimico e chimico-fisico in un territorio nervoso e che si traducono in quella che comunemente è detta corrente nervosa, possano passare dalle vie afferenti alle efferenti di un determinato territorio nervoso, diffondendosi in vario modo a seconda di varie circostanze quali l'intensità, l'estensione, la natura delle variazioni stesse, interessando questi o quelli dei vari elementi morfologici ed approfittando ora dell'una ora dell'altra modalità delle loro connessioni; sinapsi o rete nervosa diffusa.

La figura di Pensa è anche interessante ai fini dei rapporti fra la neurofisiologia e la neuroistologia di Golgi e Cajal poiché nell'Istituto di Anatomia dell'Università di Parma da lui diretto fu iniziato alla ricerca scientifica il grande neurofisiologo Giuseppe Moruzzi. Studente di medicina, il ventenne allievo interno Moruzzi pubblicò, con la guida e i disegni di Pensa, ma con il suo solo nome, uno studio con i metodi di Golgi e di Cajal sulla struttura della corteccia cerebellare e in particolare della rete nervosa diffusa dello strato dei granuli. Una delle conclusioni di quel lavoro sarebbe piaciuta a Golgi ma non a Cajal¹⁶:

I canestri dunque non possono assolutamente essere interpretati come formazioni terminali, ma anzi come uno degli elementi principali di connessione nervosa fra lo strato dei granuli e lo strato molecolare.

Le successive tappe della formazione di Moruzzi come fisiologo, prima sotto la guida di Camis, che aveva lavorato con Sherrington, poi con due altri insigni neurofisiologi come Bremer ed Adrian, lo portarono a riconoscere senza riserve la grandezza dei contributi di Cajal alla comprensione del funzionamento nervoso, indipendentemente dalla questione dei canestri come terminazioni terminali o non terminali. Tuttavia la persistenza dell'influenza su Moruzzi dell'insegnamento di Pensa e del pensiero di Golgi si rileva nella seguente citazione da una monografia sull'epilessia sperimentale che egli pubblicò nel 1946. Riferendosi a ricerche sui possibili meccanismi extrasinaptici della propagazione dell'accesso epilettico nella corteccia cerebrale, Moruzzi scrive¹⁷:

È interessante il rilevare a tale riguardo che queste ricerche elettrofisiologiche fanno rinascere una dottrina gloriosa per il fervore di studi che aveva suscitato, ma che tuttavia, malgrado il recente apporto di osservazioni istologiche¹⁸, sembrava aver perso completamente il diritto di cittadinanza nel campo della neurofisiologia: la dottrina del Golgi. Indubbiamente - lo vedremo meglio più sotto e ciò non è negato neppure dai recenti sostenitori della dottrina golgiana¹⁹ - il meccanismo sinaptico

di propagazione esiste: a nostro avviso esso rappresenta l'ossatura fondamentale del sistema nervoso. Ma come è possibile negare - dopo quanto abbiamo visto più sopra - che in una rete nervosa diffusa, la quale contiene anche fini terminazioni e fibre amieliniche, i potenziali di un'unità attiva non influenzino in qualche modo quella di un'altra unità adiacente? Se si ammette questo fatto diventa evidentemente di secondaria importanza, almeno per il fisiologo, il sapere se queste azioni extrasinaptiche avvengano per continuità o per contiguità. Il punto nodale della concezione del Golgi ci sembra essere quello della conduzione extrasinaptica; questa ormai deve essere ammessa, a nostro avviso, pur colle limitazioni che vedremo più sotto.

Oggi, come già detto, l'esistenza di ciò che Moruzzi chiamava azioni extrasinaptiche è accertata, ma per affermare anche l'esistenza della rete nervosa diffusa così come la concepiva Golgi manca il reperto che mi sembra cruciale: la fusione dei prolungamenti nervosi. Nella selva dei prolungamenti cellulari che formano il neuropilo, niente prova che i neuriti si continuino l'uno nell'altro. In considerazione della concezione golgiana della assoluta supremazia dei dati istologici su quelli di natura funzionale, mi pare ironico, se non lievemente offensivo, che si debba cercare di dar ragione a Golgi sul piano fisiologico, essendo allo stesso tempo costretti a dargli torto su quello istologico.

Epilogo

La grandezza scientifica di Golgi è comprovata, oltre che dalla invenzione e dall'uso magistrale di tecniche istologiche soprafine, da tante scoperte che sono entrate nella storia della medicina e della biologia e vi rimarranno per sempre: per fare un elenco incompleto, dalla struttura della cellula nervosa e dei suoi prolungamenti, agli organi muscolo-tendinei, all'apparato reticolare interno, all'organizzazione dei tubuli uriniferi e dei canalicoli delle cellule parietali delle ghiandole peptiche, al ciclo riproduttivo del plasmodio della malaria e alla corrispondenza dell'andamento della febbre con le fasi di sviluppo del parassita. Mi pare ingiusto che si cerchi di negare la sua grandezza solamente a causa della sua ostinata difesa della propria concezione della rete nervosa diffusa, ma mi pare anche

necessario convincersi che quella difesa era non solo ostinata ma anche fundamentalmente sbagliata. Golgi era un grande, e se è vero che sulla rete ha sbagliato, non dimentichiamo i suoi tanti immortali contributi alla scienza, e ricordiamoci anche che, come ha scritto Raviola²⁰, senza di lui non avremmo avuto Cajal, o quanto meno avremmo avuto un Cajal diverso.

BIBLIOGRAFIA E NOTE

1. SHERRINGTON C.S., *A Memoir of Dr. Cajal*. In: CANNON D.F., *Explorer of the Human Mind. The life of Santiago Ramón y Cajal (1852-1934)*. New York, Henry Schuman, pp. IX-XV, 1949.
2. CANNON D.F., *Explorer of the Human Mind ... op. cit. nota 1*.
3. BERLUCCHI G., *Some aspects of the history of the law of dynamic polarization of the neuron, from William James to Sherrington, from Cajal and van Gehuchten to Golgi*. *J. Hist. Neurosci.* 1999; 8: 191-202.
4. RAMÓN Y CAJAL S., *Neuronismo o Reticularismo? Las Provas Objetivas de la Unidad Anatómica de las Células Nerviosas*. Madrid, C.S.J.C. Instituto Ramón y Cajal, 1952 (ristampa del lavoro pubblicato in *Archivos de Neurología*, tomo XIII, 1933).
5. MAZZARELLO P., *Il Nobel dimenticato. La vita e la scienza di Camillo Golgi*. Torino, Bollati Boringhieri, 2006, p. 562.
6. GOLGI C., *Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*. Reggio Emilia, Calderini, 1885, p. 52.
7. MAZZARELLO P., *Il Nobel dimenticato ... op. cit. nota 5, pp. 200-207 e passim*.
8. GOLGI C., *La dottrina del neurone. Teoria e fatti*. *Archivio di Fisiologia*, 1907; 4: 186-215.
9. MAZZARELLO P., *Il Nobel dimenticato ... op. cit. nota 5*.
10. ID., pp. 270-273 e p.494.
11. Il corsivo è mio.
12. LUCIANI L. *Fisiologia dell'Uomo*. I Edizione, vol.II. Milano, Società Editrice Libreria, 1905.
13. LUCIANI L. *Fisiologia dell'uomo*. VI Edizione, vol.III. Milano, Società Editrice Libreria, 1923 p.261.
14. ID., p. 263; il corsivo è mio.
15. PENSA A., *Trattato di Istologia Generale*. Milano, Società Editrice Libreria, 1951,

Giovanni Berlucchi

pp.426-427.

16. MORUZZI G. *La rete nervosa diffusa (Golgi) nello strato dei granuli del cervelletto*. Archivio italiano di Anatomia ed Embriologia, 1930; 28: 238-252.
17. MORUZZI G., *L'epilessia sperimentale*. Bologna, Zanichelli, 1946, pp. 28-29.
18. Moruzzi a questo punto cita PENSA A. *Osservazioni sulla corteccia cerebellare dei Mammiferi*. Monitore Zoologico Italiano, 1931; 61: 132-152 e il suo stesso lavoro del 1930, vedi nota 16.
19. Moruzzi cita il lavoro di Pensa del 1931, vedi op cit. nota 18.
20. RAVIOLA E. *A complex mind*. Nature, 2006;

Correspondence should be addressed to:

Giovanni Berlucchi, Dipartimento di Scienze Neurologiche e della Visione, Sezione di Fisiologia, Università di Verona, Strada Le Grazie 8 - 37134 Verona I.
Telefono 045-8027141 fax 045-580881 e-mail giovanni.berlucchi@univr.it