

Réponses thalamiques et corticales à la stimulation électrique du nerf vestibulaire chez le Chat

A. SANS, J. RAYMOND et R. MARTY

Laboratoire de Neurophysiologie*, Faculté des Sciences, Montpellier (France)

Reçu le 26 novembre, 1969

Thalamic and Cortical Responses to Electric Stimulation of the Vestibular Nerve in the Cat

Summary. Electric stimulation of the vestibular nerve was carried out on 69 cats under pentobarbital or chloralose anaesthetic. The responses were recorded in the thalamus and on the cerebral cortex with a permanent check of the stimulation threshold in the vestibular nuclei. The exploration of the cerebral cortex by means of macro-electrodes revealed the existence of two centres of responses: the first situated in the rostral section of the anterior suprasylvian sulcus, the second in the upper part of the posterior sigmoid gyrus, at the level of the postcruciate dimple. As revealed by micro-electrodes, two centres of responses also exist in the thalamus — one in the dorso-median part of the VPL, the other in the middle section of the VL. On the basis of these results it seems likely that the impulses emanating from the vestibular nuclei arrive at the cerebral cortex by two distinct paths — one direct vestibulo-thalamic path (VPL) terminating at the level of the two cortical centres already mentioned and one indirect vestibulo-cerebello-thalamic (VL). In the latter case confirmation is needed that this path terminates at the level of the motory cortex. Taking into account published data on the paths and the termination of the proprioceptive impulses in the cortex it is possible to propose the elements of a coherent systematisation of the regulation of the posture at the level of the cortex.

Key Words: Vestibular nerve — Thalamus — Cerebral cortex

Après avoir été longtemps contestées, les projections sur le cortex cérébral du système vestibulaire chez le Chat ont été décrites successivement par Walzl et Mountcastle (1949), Kempinsky (1951), puis Mickle et Ades (1952). De plus, une projection sélective des branches du nerf vestibulaire coïncidant en partie avec l'aire auditive I était décrite par Andersson et Gernandt en 1954. Récemment, Milojevic et St-Laurent (1966), puis Landgren et al. (1967b) reprenaient l'étude de ces projections. Cependant, il existe de grandes différences dans la description topographique des projections vestibulaires faites par les auteurs précédents, différences qui peuvent s'expliquer par la difficulté de la stimulation électrique du nerf vestibulaire et par la possibilité d'une facile diffusion du stimulus électrique en direction des nerfs cochléaire et trijumeau. Il nous a semblé utile de reconsidérer entièrement ce problème, après un contrôle strict des données de stimulation.

* Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S.

Les projections vestibulaires thalamiques sont encore plus mal connues. Du point de vue neurophysiologique, en nous limitant aux auteurs ayant indiscutablement mis en jeu le système vestibulaire, Gernandt (1950), puis Wepsic (1966) enregistrent des réponses dans la partie magnocellulaire du corps genouillé médian (CGM), mais, étant donné les projections multisensorielles notées à ce niveau, ces auteurs pensent que ce noyau est plus important qu'un simple relais. Mickle et Ades (1954) trouvent une zone de projection à la partie antérieure et médiane du CGM. Enfin, Spiegel et al. (1965) notent également des réponses dans la partie magnocellulaire du CGM ainsi que dans le centre médian, mais aussi dans le putamen, le pallidum, le noyau caudé et le noyau rouge. En fait, les étroites relations qui existent entre la locomotion, la posture et l'équilibration nous ont incité à centrer nos investigations sur le noyau ventro-latéral (VL) et le groupe ventro-basal (VB) des noyaux thalamiques. Diverses notes préliminaires ont été publiées sur ces sujets (Sans et al., 1966, 1967, 1968, 1969).

Matériel et Méthodes

L'expérimentation a porté sur 69 chats adultes, pesant de 3 à 4 kg.

a) Préparation de l'animal

Trente chats, utilisés exclusivement pour les enregistrements corticaux, ont été anesthésiés au pentobarbital (40 mg/kg) par injection intra-péritonéale. Trente-neuf autres ont été anesthésiés par injection intraveineuse de chloralose (0,6 g/kg), après trachéotomie et, pour un certain nombre d'entre eux, placés sous respiration artificielle après administration de flaxédil: dix chats ont été utilisés pour les enregistrements sur le cortex cérébral, dix-huit pour ceux du thalamus, onze pour les enregistrements thalamiques effectués par micro-électrodes.

b) Stimulation

Une approche chirurgicale dorso-caudale permet, sous microscope opératoire, d'atteindre les récepteurs vestibulaires (utricule, ampoules des canaux latéral et supérieur), tout en laissant l'animal maintenu dans l'appareil stéréotaxique. Les différentes branches vestibulaires sont alors repérées, isolées les unes des autres par un crochet constitué de deux fils d'argent de 100 μ , distants de 0,5 mm et dénudés dans la partie concave de leurs extrémités. Ce crochet, placé grâce à un micromanipulateur, est cimenté à la barre d'oreille de l'appareil de contention. Afin d'éviter toute diffusion du stimulus électrique, on emplit la cavité vestibulaire de paraffine tiède, tandis que de la paraffine fondant à 52° est coulée dans la cochlée ainsi que dans le canal facial, après extirpation du nerf. Ce dispositif permet de stimuler à volonté soit les diverses branches du nerf vestibulaire, soit le nerf dans sa totalité. La stimulation électrique est faite de chocs brefs rectangulaires de 0,1 ms de durée et de 2 V soit, en moyenne, 4 à 5 fois le seuil des réponses dans les noyaux vestibulaires. Outre la mise en jeu du système vestibulaire à sa périphérie (nerf), nous avons stimulé le noyau vestibulaire latéral ainsi que les téguments des pattes dans un certain nombre de cas.

c) Enregistrement

Sur le cortex cérébral, l'enregistrement a été réalisé au moyen de macro-électrodes d'argent chloruré, utilisées soit en dérivation monopolaire — la référence étant placée antérieurement sur le sinus médian —, soit en dérivation bipolaire transcorticale. La moyenne des réponses obtenues après 50 ou 100 stimulations a été effectuée sur ordinateur DRC (Nuclear Chicago).

Dans les étages sous-corticaux (noyaux thalamiques, olivaire supérieur, vestibulaire latéral et cochléaire), l'enregistrement a été effectué par macro-électrodes bipolaires d'argent (100 μ), l'atlas de Jasper et Ajmone-Marsan (1961) servant de guide stéréotaxique. L'activité provoquée au niveau du thalamus a été également enregistrée par micro-électrodes extra-cellulaires de platine-verre (2 μ).

Toutes nos expériences ont porté sur les thalamus et l'écorce contro-latéraux, par rapport aux différentes stimulations.

d) Vérifications histologiques

La position des électrodes a été vérifiée après électrolyse dans la majorité des cas, sur des coupes traitées par la congélation, de 40μ d'épaisseur et colorées selon la méthode de Nissl (violet de crésyl). Certains animaux ont été, d'autre part, perfusés avec du formol à 10% neutralisé, puis des colorations de Nissl et de Nauta ont été effectuées sur des coupes de 20μ , après inclusion à la paraffine.

Résultats

Ces résultats sont volontairement limités aux effets de la stimulation globale du nerf vestibulaire. Seules les latences des réponses obtenues chez les préparations chloralosées ont été retenues; les résultats sous nembutal ont été comparables, avec un délai de réponse supérieur. Pour apprécier l'efficacité de la stimulation vestibulaire, nous avons procédé à un enregistrement systématique de l'activité

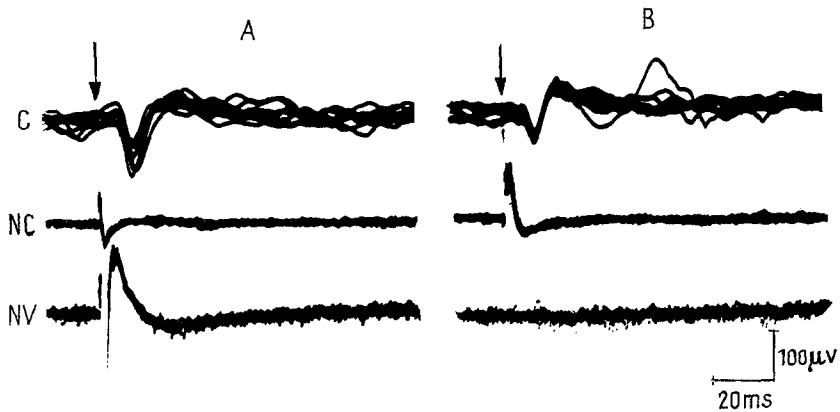


Fig. 1. Influence de l'intensité de la stimulation sur la sélectivité des réponses dans les systèmes vestibulaire et cochléaire. Chat chloralosé. Stimulation électrique du nerf vestibulaire. Enregistrement sur le cortex auditif primaire (C), dans le noyau cochléaire homo-latéral (NC) et dans le noyau vestibulaire latéral (NV). A: Stimulation liminaire pour le noyau vestibulaire latéral (0,5 V). La réponse est strictement limitée à ce noyau. B: Stimulation atteignant 14 fois l'intensité liminaire (7 V). On enregistre une réponse sur l'écorce auditive primaire, mais aussi dans le noyau cochléaire. Ce phénomène de diffusion ne s'observe jamais pour des stimulations de l'ordre de 5 fois le seuil (2,5 V), valeur adoptée pour notre expérimentation

évoquée dans le noyau vestibulaire latéral où, dans nos conditions expérimentales, le seuil est de 0,5 V et la latence de 0,8 ms. Pour vérifier l'absence de diffusion du stimulus électrique au système auditif, une électrode a été disposée dans le noyau cochléaire homo-latéral ou dans le noyau olivaire supérieur contro-latéral dont le seuil à la stimulation électrique du premier tour de la cochlée est également de 0,5 V. Une telle stimulation n'entraîne pas de réponses sur le cortex cérébral. Cependant, lorsque la stimulation dépasse 14 fois environ le seuil des réponses dans les noyaux vestibulaires, des potentiels apparaissent sur l'écorce auditive primaire; mais, dans ces conditions, on enregistre également des réponses dans le noyau cochléaire homo-latéral (Fig. 1). Il s'agit donc, dans ces cas, de l'expression au niveau cortical de l'activité du système cochléaire, sollicité par diffusion dans les parties basses du névraxe. La réciproque n'est pas vraie, tout au moins dans

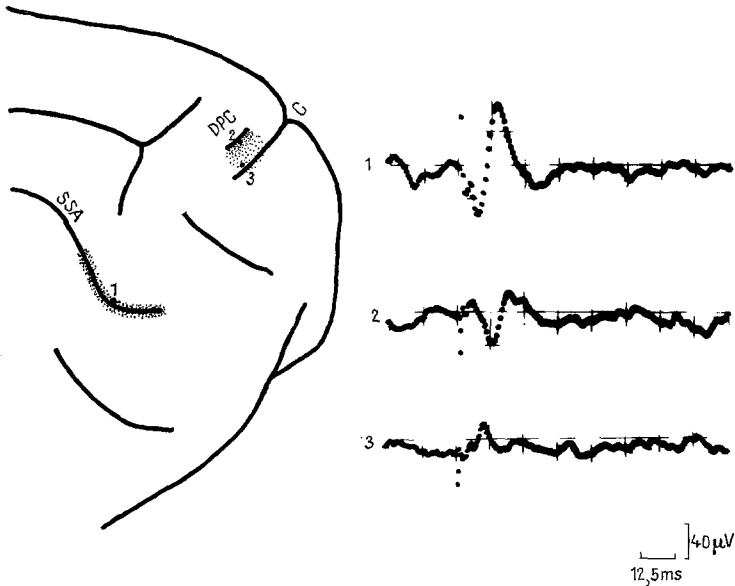


Fig. 2. *Topographie corticale des réponses à la stimulation électrique du nerf vestibulaire.* Enregistrements par macro-électrodes. Moyenne des réponses établies à partir de 100 stimulations. Le foyer principal des réponses se trouve à la partie rostrale du sillon suprasylvien antérieur (SSA:1). Il existe un second foyer de réponses à la partie haute du gyrus sigmoïde postérieur; les réponses sont positives au niveau de la dépression posteruciée (DPC: 2), négatives près du sillon crucié (C:3)

certaines limites : lorsque la stimulation du nerf cochléaire atteint 5 fois environ le seuil des réponses dans les noyaux cochléaires, des potentiels évoqués apparaissent sur l'aire auditive primaire, sans qu'aucune activité soit déclenchée dans le noyau vestibulaire latéral. Les seuils de stimulation étant comparables dans les deux systèmes au niveau de leurs relais primaires (0,5 V), une stimulation du nerf vestibulaire ne dépassant pas 5 fois ce seuil nous a paru une garantie suffisante pour valider les réponses vestibulaires susceptibles d'apparaître aux niveaux supérieurs.

Cortex cérébral

Dans ces conditions de stimulation, on enregistre sur l'écorce des réponses d'une latence de l'ordre de 4,5 ms et d'une amplitude de 100 μ V dans la partie rostrale du sillon suprasylvien antérieur (Fig. 2). Cette région se trouvant située à la jonction de l'aire auditive et de l'aire S_{II} , nous avons procédé à une expérimentation complémentaire sur 8 chats dont 6 avaient subi une *section des nerfs cochléaire et trijumeau*, 8 jours avant les enregistrements. Les résultats ont été identiques aux précédents, au terme de ces exclusions.

Outre ce foyer suprasylvien antérieur, il existe un autre foyer de réponses à la partie haute du gyrus sigmoïde postérieur. Ces réponses sont positives au niveau de la dépression post-cruciée, négatives au voisinage immédiat du sillon crucié, au-delà duquel on n'en détecte plus. Leur latence est de l'ordre de 4 ms et leur amplitude (40 μ V) très nettement inférieure à celles des réponses enregistrées au niveau du sillon suprasylvien antérieur (Fig. 2).

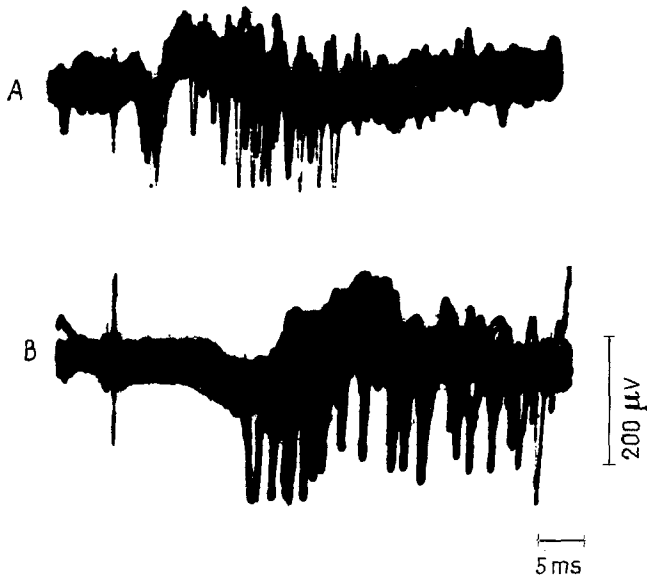


Fig. 3. Réponses thalamiques à la stimulation électrique du nerf vestibulaire. Chat chloralosé. Enregistrement par macro-électrodes. Superposition de 10 balayages. A: Réponse à brève latence enregistrée dans la partie ventrale du VL. B: Réponse de latence élevée enregistrée dans la partie ventro-médiane du VL

Thalamus

a) Une étude préliminaire en macro-électrodes a été effectuée au niveau du VL et du groupe VB, dans les plans frontaux 9 à 10 et a permis de distinguer deux groupes de réponses en fonction de leur latence.

1. Dans les parties ventrale du VL et dorso-médiane du VPL, on enregistre des réponses de brève latence (1,5 à 2 ms), avec une composante lente de 15 ms de durée, surchargée le plus souvent d'une bouffée de spikes (Fig. 3A).

2. Dans la partie moyenne du VL, on enregistre, d'autre part, des réponses de latence supérieure (3 ms), latence qui va croissant à mesure que l'on approche de la partie ventro-médiane du noyau où elle atteint 10 ms (Fig. 3B).

En ce qui concerne les réponses à brève latence, nous avons observé que la stimulation du noyau vestibulaire latéral, pratiquée au moyen de l'électrode utilisée pour le contrôle des réponses à ce niveau, déclenche dans le thalamus des réponses dans les mêmes sites que la stimulation du nerf vestibulaire; leur latence est de 0,7 ms (Fig. 4). Les étapes principales du parcours des influx rapides déclenchés à la périphérie peuvent alors se résumer ainsi: nerf vestibulaire — noyau vestibulaire latéral: 0,8 ms; noyau vestibulaire latéral — thalamus: 0,7 ms; nerf vestibulaire — thalamus: 1,6 ms environ.

b) Pour localiser avec plus de précision le lieu d'enregistrement de ces réponses thalamiques, nous avons procédé à une deuxième série d'expériences en utilisant des micro-électrodes. Parmi les neurones enregistrés (510 au total), 45 seulement ont répondu à la stimulation vestibulaire. Ces neurones n'ont pas d'activité spontanée et répondent par une bouffée de 2 à 5 spikes à la stimulation pré-ganglionnaire du nerf (0,1 ms; 1 V). Onze cellules ont été identifiées comme appartenant à

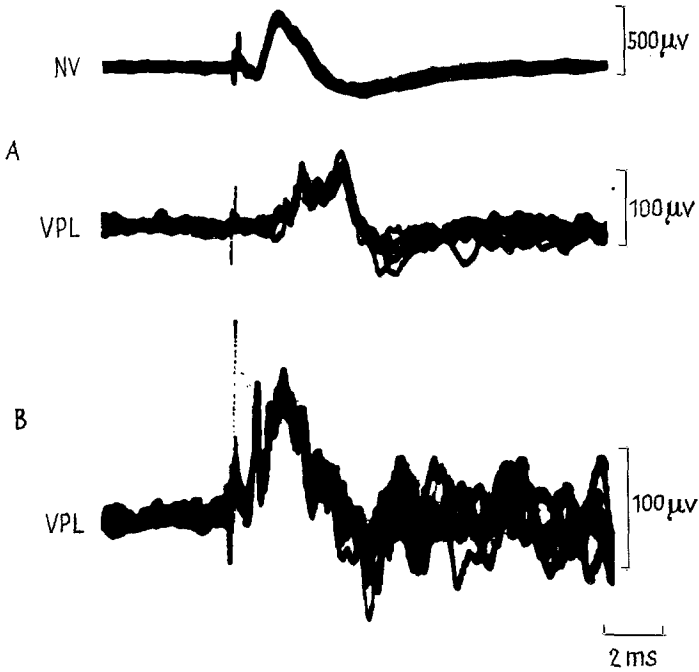


Fig. 4. Effets comparés de la stimulation électrique du nerf vestibulaire et du noyau vestibulaire latéral. Chat chloralosé. Enregistrement par macro-électrodes. A: Stimulation électrique du nerf vestibulaire; enregistrement dans le noyau vestibulaire (trace supérieure: NV) et dans la partie dorsale du VPL (trace inférieure: VPL). B: Stimulation du noyau vestibulaire latéral au point d'enregistrement des réponses vestibulaires; réponse dans le VPL au point de dérivation de la trace inférieure de A

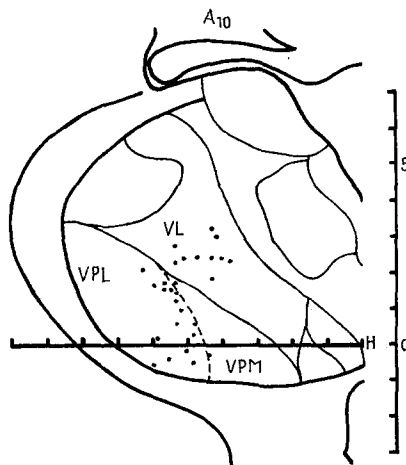


Fig. 5. Topographie thalamique des réponses à la stimulation électrique du nerf vestibulaire. Enregistrement par micro-électrodes. Repérage stéréotaxique: plan A 10 de l'atlas de Jasper et Ajmone-Marsan (1961)

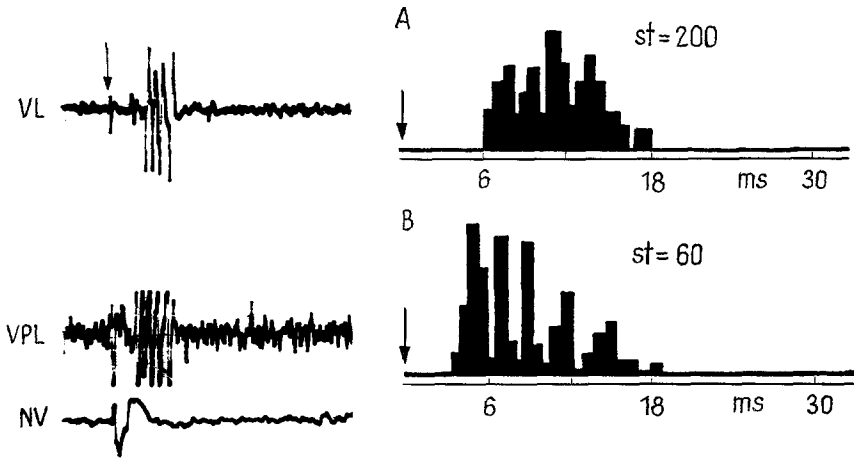


Fig. 6. Comparaison des réponses à la stimulation électrique du nerf vestibulaire dans les deux foyers thalamiques. A: Réponse enregistrée dans le VL. B: Réponse enregistrée dans le VPL; la trace inférieure concerne le noyau vestibulaire latéral (NV). Les histogrammes (post-stimulus histogrammes) sont établis à partir d'un certain nombre de stimulations (st): 200 en A, 60 en B. Les flèches indiquent la stimulation

la partie médiane du VL et 34 cellules à la partie dorso-médiane du VPL (Fig. 5). Cependant, la latence moyenne des réponses enregistrées au niveau du VL (Fig 6A) est de l'ordre de 6,5 ms alors que, dans le VPL, elle est de 3 ms seulement (Fig. 6B).

Un certain nombre de cellules thalamiques répondant à la stimulation vestibulaire répondent également à la stimulation sous-cutanée de la patte antérieure contro-latérale, mais avec une latence nettement supérieure. La figure 7 représente une de ces réponses, où la latence atteint 24 ms.

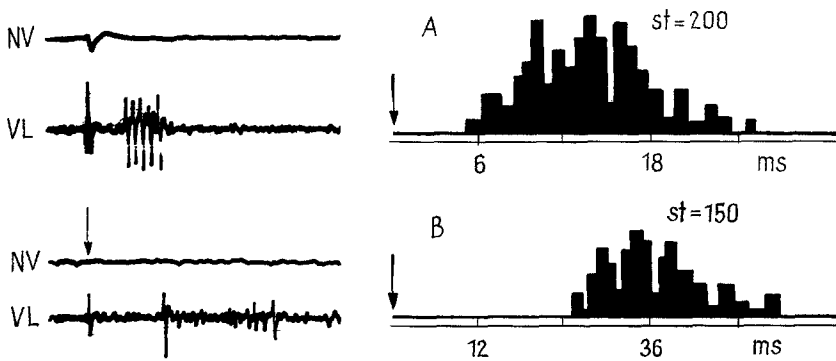


Fig. 7. Comparaison des réponses du VL à la stimulation du nerf vestibulaire et à la stimulation sous-cutanée. A: Stimulation électrique du nerf vestibulaire. Réponse dans le noyau vestibulaire latéral (trace supérieure) et réponse unitaire dans le VL (trace inférieure). B: Stimulation électrique sous-cutanée de la patte antérieure contro-latérale. Réponse limitée au VL. La comparaison des histogrammes met en évidence la différence des latences. Les histogrammes sont établis à partir d'un certain nombre de stimulations: 200 en A, 150 en B. Les flèches indiquent la stimulation

Discussion

Nos résultats font apparaître une double projection vestibulaire sur le cortex cérébral, l'une au niveau du sillon suprasylvien antérieur, l'autre au niveau de la dépression postercuée. Le foyer principal des réponses est situé à la partie antérieure du sillon suprasylvien antérieur. Cette dernière localisation se retrouve dans les travaux des premiers neurophysiologistes ayant étudié ce problème (Walzl et Mountcastle, 1949; Kempinsky, 1951; Mickle et Ades, 1952). Les résultats de Landgren et al. (1967b) présentent également de grandes analogies avec les nôtres, la latence des réponses qu'ils enregistrent dans la région suprasylvienne antérieure étant voisine de celle de nos réponses. Notre carte de projection ne coïncide cependant pas exactement avec la leur, en particulier à la partie rostrale du sillon suprasylvien antérieur. En effet, cette région qui, pour ces auteurs, est dépourvue d'expression vestibulaire, est pour nous le lieu d'activité maximum de ce système. Il est à noter cependant que Landgren et al. (1967a) y décrivent une projection des fibres du groupe I, et considèrent que la convergence d'influx vestibulaires, proprioceptifs et auditifs dans la région suprasylvienne antérieure participe à des mécanismes d'orientation de la tête et du corps en direction des stimulus auditifs (Landgren et al., 1967b). Cette interprétation n'apparaît pas néanmoins applicable à toutes les espèces, puisque Fredrickson et al. (1966a) ont trouvé que, chez le Macaque, l'aire de projection vestibulaire était nettement distincte de la zone auditive. Quant aux résultats publiés par Andersson et Gernandt (1959) et surtout par Milojevic et St-Laurent (1966), ils diffèrent des nôtres par l'extension à la région auditive de l'aire de projection attribuée au nerf vestibulaire. Cette discordance ne peut s'expliquer, selon nous, que par la mise en jeu involontaire d'un contingent plus ou moins important de fibres du nerf cochléaire au cours de la stimulation électrique du nerf vestibulaire.

Les projections vestibulaires notées au niveau de la dépression postercuée n'ont, pour leur part, jamais été décrites à notre connaissance; d'amplitude moins ample que les réponses suprasylviennes antérieures, elles ont cependant une latence plus brève (4 ms). Fait à souligner, en cette même région, Oscarsson et Rosén (1963) ont mis en évidence la projection de fibres du groupe I des pattes antérieures. Ainsi, en deux régions distinctes du cortex cérébral, voisinent ou coïncident des influx d'origine vestibulaire et des influx d'origine proprioceptive.

Cette dualité topographique n'apparaît pas de façon comparable au niveau thalamique, où nous avons pourtant décrit deux foyers de réponses distincts. La partie dorso-médiane du VPL, aboutissement de la voie directe vestibulo-thalamique (Sans et al., 1968), où s'enregistrent des réponses à brève latence, se projette en effet probablement dans les deux foyers corticaux, si l'on se base sur la similitude des latences. D'un point de vue anatomique, les effets dans le VPL des destructions réalisées par Jones et Powell (1968) au niveau de la région suprasylvienne antérieure confirment apparemment cette hypothèse. Les expériences de Rinvik (1968) portant sur la région péricuée peuvent être interprétées dans le même sens, mais avec quelques réserves. Il faut encore noter que, dans cette partie dorso-médiane du VPL, se projettent les fibres du groupe I décrites par Mallart (1964), puis par Andersson et al. (1966).

Une zone de projection a été également trouvée au niveau de la partie moyenne du VL, avec des réponses de latence plus élevée. Il s'agit probablement du relais thalamique d'une voie détournée (Sans et al., 1968) qui, après avoir transité par le cervelet, se projetterait sur le cortex moteur. On sait en effet qu'il existe d'importantes connexions vestibulo-cérébelleuses (cf. Angaut et Brodal, 1967). Or, la partie moyenne du VL se projette, d'après Massion (1969, en préparation) sur l'aire 6. On est donc en droit de supposer qu'une projection vestibulaire existe à ce niveau. Il faut noter à ce propos que Kornhuber et Aschoff (1963) ont enregistré des réponses vestibulaires dans le gyrus sigmoïde antérieur. Mais ces auteurs ayant utilisé comme stimulation la faradisation de la fenêtre ronde, leurs résultats demandent à être confirmés par un procédé sélectif.

La convergence des projections vestibulaires et proprioceptives mise en évidence au niveau du cortex cérébral et du thalamus se retrouve, au moins partiellement, dès l'étage bulbo-pontique du système vestibulaire (cf. Fredrickson et al., 1966 b). Quant aux réponses à longue latence déclenchées dans le thalamus par la stimulation sous-cutanée des pattes, elles traduisent peut-être, elles aussi, un processus de convergence.

Nos résultats nous conduisent ainsi à proposer, en ce qui concerne les projections vestibulaires corticopètes, un schéma où les influx, arrivés dans les noyaux vestibulaires, gagneraient le cortex cérébral par deux voies différentes: 1 — Une voie directe vestibulo-thalamique. Elle s'incorpore peut-être au faisceau longitudinal médian, où Cook et al. (1969) ont enregistré des réponses de brève latence à la stimulation du nerf vestibulaire. Mais on sait que ce faisceau, classiquement, ne parvient pas au thalamus. L'existence d'un autre parcours reste de ce fait possible. Quoiqu'il en soit de ce trajet, les fibres parviennent à la partie médiane du VPL, pour se terminer dans l'écorce cérébrale au niveau du sillon suprasylvien antérieur et de la dépression postercuée. La brièveté des latences enregistrées aux différents niveaux du système (noyaux vestibulaires, VPL, cortex cérébral) constitue un argument fondamental en faveur de l'existence de cette voie directe. Il faut noter cependant que, pour Tarlov (1969), d'un point de vue anatomique, il existerait au minimum un relais intercalaire entre les noyaux vestibulaires et le thalamus, tout au moins chez divers Primates. 2 — Une voie détournée polysynaptique, transitant probablement par le cervelet, pour se projeter au niveau du VL et de là, peut-être, sur le cortex moteur, où Albe-Fessard et Liebeskind (1966) ont montré, chez le Macaque, l'existence de réponses à la stimulation d'afférences d'origine musculaire. Les conceptions de la neurologie classique, qui associent étroitement les fonctions proprioceptives et vestibulaires, trouvent ainsi une nouvelle confirmation sur le plan expérimental.

Résumé

La stimulation électrique du nerf vestibulaire a été effectuée chez 69 chats, anesthésiés au pentobarbital ou au chloralose. Les réponses ont été enregistrées dans le thalamus et sur l'écorce cérébrale, avec contrôle permanent du seuil de la stimulation dans les noyaux vestibulaires. L'exploration du cortex cérébral en macro-électrodes révèle l'existence de deux foyers de réponses: le premier est situé à la partie rostrale du sillon suprasylvien antérieur; le deuxième, à la partie haute du gyrus sigmoïde postérieur, au niveau de la dépression postercuée. Dans le

thalamus, exploré par micro-électrodes, il existe également deux foyers de réponses : l'un se trouve dans la partie dorso-médiane du VPL, l'autre dans la partie moyenne du VL. Sur la base de ces résultats, il apparaît vraisemblable que les influx issus des noyaux vestibulaires gagnent le cortex cérébral par deux voies distinctes : une voie directe vestibulo-thalamique (VPL), se terminant au niveau des deux foyers corticaux précités; une voie détournée, vestibulo-cérébello-thalamique (VL), dont la terminaison au niveau du cortex moteur demande à être confirmée. Compte tenu des données de la littérature concernant les voies de passage et la terminaison dans l'écorce des influx proprioceptifs, les éléments d'une systématisation cohérente de la régulation de la posture au niveau cortical peuvent être proposés.

Remerciements. Ce travail a été réalisé grâce à l'aide financière du C.N.R.S. et de la F.R.M.F. L'illustration a été réalisée par P. Sibleyras. R. Delfrassy a mis au net le manuscrit.

Bibliographie

- Albe-Fessard, D., Liebeskind, J.: Origine des messages somato-sensitifs activant les cellules du cortex moteur chez le Singe. *Exp. Brain Res.* **1**, 127—146 (1966).
- Andersson, S., Gernandt, B. E.: Cortical projection of vestibular nerve in cat. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) suppl. **116**, 10—18 (1954).
- Andersson, S. A., Landgren, S., Wolsk, D.: The thalamic relay and cortical projection of group I muscle afferents from the forelimb of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **183**, 576—591 (1966).
- Angaut, P., Brodal, A.: The projection of the "vestibulocerebellum" onto the vestibular nuclei in the cat. *Arch. ital. Biol.* **105**, 441—479 (1967).
- Cook, W. A., Cangiano, A., Pompeiano, O.: An electrical investigation of the efferent pathways from the vestibular nuclei. *Arch. ital. Biol.* **107**, 235—274 (1969).
- Fredrickson, J. M., Figge, U., Scheid, P., Kornhuber, H. H.: Vestibular nerve projection to the cerebral cortex of the rhesus monkey. *Exp. Brain Res.* **2**, 318—327 (1966a).
- Schwarz, D., Kornhuber, H. H.: Convergence and interaction of vestibular and deep somatic afferents upon neurons in the vestibular nuclei of the cat. *Acta oto-laryng.* (Stockh.) **61**, 168—187 (1966b).
- Gernandt, B.: Midbrain activity in response to vestibular stimulation. *Acta physiol. scand.* **21**, 73—81 (1950).
- Jasper, H. H., Ajmone-Marsan, C.: Stereotaxic atlases. B. Diencephalon of the cat. In: Electrical stimulation of the brain, pp. 203—231. Ed. by D. E. Sheer. Austin: University of Texas Press 1961.
- Jones, E. G., Powell, T. P. S.: The projection of the somatic sensory cortex upon the thalamus in the cat. *Brain Res.* **10**, 369—391 (1968).
- Kempinsky, W. H.: Cortical projections of vestibular and facial nerves in cat. *J. Neurophysiol.* **14**, 203—210 (1951).
- Kornhuber, H. H., Aschoff, J. C.: Somatisch-vestibuläre Integration an Neuronen des motorischen Cortex. *Naturwissenschaften* **51**, 62—63 (1964).
- Landgren, S., Silfvenius, H., Wolsk, D.: Somato-sensory paths to the second cortical projection area of the group I muscle afferents. *J. Physiol. (Lond.)* **191**, 543—559 (1967a).
- Silfvenius, H., Wolsk, D.: Vestibular, cochlear and trigeminal projections to the cortex in the anterior suprasylvian sulcus of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **191**, 561—573 (1967b).
- Mallart, A.: Projection des afférences musculaires de la patte antérieure au niveau du thalamus chez le Chat. *C.R. Acad. Sci. (Paris)* **259**, 1215—1218 (1964).
- Mickle, W. A., Ades, H. W.: A composite sensory projection area in the cerebral cortex of the cat. *Amer. J. Physiol.* **170**, 682—689 (1952).
- — Rostral projection pathway of the vestibular system. *Amer. J. Physiol.* **176**, 243—246 (1954).
- Milojevic, B., St-Laurent, J.: Cortical vestibular projection in the cat. *Aerospace Med.* **37**, 709—712 (1966).
- Oscarsson, O., Rosén, I.: Projection to cerebral cortex of large muscle-spindle afferents in forelimb nerves of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **169**, 924—945 (1963).

- Rinvik, E.: The corticothalamic projection from the pericruciate and coronal gyri in the cat. An experimental study with silver-impregnation methods. *Brain Res.* **10**, 79—119 (1968).
- Sans, A., Pujol, R., Marty, R.: Etude critique des projections vestibulaires corticales. *J. Physiol. (Paris)* **58**, 613—614 (1966).
- Raymond, J., Marty, R.: Bilan des projections vestibulaires corticales après exclusions sensorielles sélectives. *J. Physiol. (Paris)* **59**, 497—498 (1967).
- — — Réponses thalamiques et fastigiales à la stimulation du nerf vestibulaire. *J. Physiol. (Paris)* **60**, 539—540 (1968).
- — — Réponses thalamiques à la stimulation électrique du nerf vestibulaire: étude micro-physiologique. *J. Physiol. (Paris)* sous presse (1969).
- Spiegel, E. A., Szekely, E. G., Gildenberg, P. L.: Vestibular responses in midbrain, thalamus, and basal ganglia. *Arch. Neurol. (Chic.)* **12**, 258—269 (1965).
- Tarlov, E.: The rostral projections of the primate vestibular nuclei an experimental study in Macaque, Baboon and Chimpanzee. *J. comp. Neurol.* **135**, 27—56 (1969).
- Walzl, E. W., Mountcastle, V.: Projection of vestibular nerve to cerebral cortex of the cat. *Amer. J. Physiol.* **159**, 595 (1949).
- Wepsic, J. G.: Multimodal sensory activation of cells in the magnocellular medial geniculate nucleus. *Exp. Neurol.* **15**, 299—318 (1966).

Dr. A. Sans
Laboratoire de Neurophysiologie
Faculté des Sciences
Place Eugène-Bataillon
F — 34-Montpellier