
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

FIORENZO CONTI, TULLIO MANZONI

**Connessioni callosali reciproche tra l'area
somestesica prima e seconda del Primate**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 79 (1985), n.1-4, p. 37-44.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1985_8_79_1-4_37_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/>

SEZIONE III

(Botanica, zoologia, fisiologia e patologia)

Fisiologia. — *Connessioni callosali reciproche tra l'area somestica prima e seconda del Primate* (*). Nota di FIORENZO CONTI, MARA FABRI e TULLIO MANZONI, presentata (**) dal Corrisp. O. PINOTTI.

SUMMARY. — In order to study the callosal connections between the first and the second somatosensory areas (SI and SII) of primates, experiments were performed in 4 macaque monkeys in which horseradish peroxidase (HRP) was injected in area SI. Two animals received multiple HRP injections (12 injections of 0.5 μ l each) either in the trunk or in the hand representation zone of area SI. The other two animals received two injections of HRP, one in the trunk and one in the digit zone of the same area. Two series of alternate sections of the brains were prepared. The first was processed for HRP reaction with a cobalt-enhanced method and the second according to the tetramethylbenzidine (TMB) procedure. In the series of brain sections processed according to the TMB procedure, terminals of callosal fibres and callosal projecting neurones labelled with HRP were found in the contralateral area SII. In the series of brain sections processed for HRP reaction according to the cobalt-enhanced method, labelled callosal neurones in area SII were very rare. The topography of callosal terminals and neurones in area SII depended on the zone of the body map of area SI injected with HRP. Callosal terminals occurred predominantly in layer IV. Few terminals were also present in supragranular layers and in layer VI but were absent in layer V. About 90% of the labelled callosal neurones were distributed in layer III and 10% in layers V and VI. The results confirm previous experiments showing that the hand zone of area SI of primates sends callosal fibres to the homofunctional zone of contralateral area SII and show that both hand and trunk zones of the latter area send back callosal fibres to contralateral area SI.

L'organizzazione delle connessioni callosali tra aree corticali dei due emisferi sembra conformarsi a due principi generali: il principio di eterolateralità ed il principio di reciprocità. Il principio di eterolateralità, formulato originariamente da Mellus [11] all'inizio del secolo e successivamente confermato ed esteso da Mettler [13], stabilisce che una determinata area corticale invia all'emisfero contralaterale proiezioni callosali che terminano non solo nell'area omologa (proiezione omotopica) ma anche in aree non omologhe (proiezione eterotopica) che sono simmetriche a quelle che nell'emisfero ipsilaterale ricevono proiezioni associative dalla stessa area. Il principio della reciprocità prevede la

(*) Lavoro eseguito col sussidio del Ministero della P.I. e della Regione Marche nell'Istituto di Fisiologia umana dell'Università di Ancona.

(**) Nella seduta del 28 giugno 1985.

bidirezionalità delle proiezioni cortico-corticali, sia associative che callosali, nel senso che per ogni proiezione in atto tra un'area e l'altra esiste la proiezione reciproca.

Le connessioni cortico-corticali delle aree somestesiche prima (SI) e seconda (SII) dei Primati in parte seguono ed in parte disattendono, invece, questi principi. L'area SI, infatti invia proiezioni callosali sia all'area omologa [2, 6, 9, 15] che all'area SII dell'emisfero contralaterale [6, 10, 15] ed invia inoltre una proiezione associativa [3] all'area SII dell'emisfero ipsilaterale. L'area SII, invece, pur inviando fibre associative all'area SI ipsilaterale [3, 7], sembra essere connessa, tramite il corpo calloso, solo con l'area omologa contralaterale [6, 15]. Non è mai stata dimostrata, infatti, una proiezione callosale eterotopica inviata dall'area SII di un lato all'area SI contralaterale. L'assenza di questa proiezione rappresenterebbe quindi, nell'organizzazione delle proiezioni callosali delle aree somestesiche, un aspetto che è in contrasto sia con il principio dell'eterolateralità che con quello della reciprocità.

L'esistenza di una proiezione callosale SII-SI avrebbe una particolare rilevanza anche sul piano funzionale, in quanto mediante questa proiezione l'area SII risulterebbe collegata in uscita direttamente con l'area SI, che rappresenta la fonte principale delle informazioni somatosensoriali che provengono dall'emisfero contralaterale. Come esposto in precedenza, infatti, l'area SI non solo invia proiezioni callosali dirette all'area SII ma invia fibre associative anche all'area SII ipsilaterale [3]. È verosimile che queste fibre formino sinapsi con quei neuroni callosali di questa area che a loro volta proiettano all'area SII contralaterale.

Per le ragioni esposte sopra sono state intraprese le presenti ricerche nel Primate, impiegando la tecnica del trasporto assonico di perossidasi di rafano che veniva iniettata nell'area SI, in zone corticali identificate mediante derivazioni microelettrodiche.

Gli esperimenti sono stati eseguiti in 4 scimmie del genere macaco, di peso variabile tra 4,5 e 9 Kg. Gli animali, anestetizzati con ketamina (33 mg/Kg), venivano sottoposti in condizioni di asepsi a craniectomia ed a sezione della dura madre in corrispondenza del lobo parietale, a fine di esporre la corteccia del giro post-centrale. Si passava quindi all'identificazione elettrofisiologica delle varie suddivisioni topografiche dell'area SI utilizzando microelettrodi di tungsteno, mediante i quali venivano derivate le risposte multineuroniche alla stimolazione della periferia somatica. Successivamente si procedeva alla iniezione di perossidasi di rafano (Boehringer, grado I; 30% in soluzione fisiologica). Due animali hanno ricevuto due iniezioni ciascuno di perossidasi (0,8 μ l ciascuna), una nella zona di rappresentazione della superficie dorsale del tronco e l'altra nella zona di rappresentazione del II dito della mano contralaterale. Nei restanti due animali, invece, sono state eseguite iniezioni multiple di perossidasi (12 iniezioni da 0,5 μ l l'una) nella regione di rappresentazione del tronco ovvero in quella della mano. Trascorse 36 ore circa dalle iniezioni, gli animali venivano anestetizzati con barbiturici (Nembutal; 35 mg/Kg i.p.) e quindi sacrificati mediante perfusione intra-aortica con soluzione salina seguita da ap-

posito fissativo. I cervelli venivano poi rimossi e sia gli emisferi di iniezione che quelli contralaterali sezionati frontalmente mediante microtomo congelatore (sezioni di 80 μm di spessore). Per ogni emisfero venivano allestite due serie di sezioni istologiche alternate. Una serie è stata trattata per la reazione istochimica della perossidasi secondo il metodo di Mesulam [12], mentre l'altra serie è stata trattata secondo il metodo di Adams [1]. Come è noto, il primo metodo, più sensibile del secondo, consente non solo l'identificazione dei neuroni marcati per via assonica retrograda, ma anche dei terminali assonici marcati per via anterograda. Tutte le sezioni sono state successivamente montate su vetrini e studiate al microscopio prima e dopo controcolorazione con rosso neutro (sezioni trattate secondo il metodo di Mesulam) o con blu di Toluidina (sezioni trattate secondo il metodo di Adams). La distribuzione dei neuroni e dei terminali marcati con perossidasi, sia a livello corticale che talamico, nonché l'estensione dell'area di diffusione dell'HRP ed i confini citoarchitetonici sono stati riprodotti su un registratore X-Y collegato mediante potenziometri ed amplificatori al tavolino traslatore di un microscopio.

Nella presente Nota verranno riferiti i risultati relativi allo studio delle proiezioni callosali tra l'area SI e l'area SII dell'emisfero contralaterale, mentre verranno descritte in una Nota successiva alcune osservazioni relative ai collegamenti associativi tra l'area SI e l'area SII dello stesso emisfero.

Negli animali in cui sono state eseguite due iniezioni di perossidasi, una nella zona di rappresentazione del tronco ed una in quella del II dito della mano contralaterale, la diffusione dell'enzima era limitata all'area SI. La regione centrale dell'area di diffusione era confinata alla formazione grigia ed interessava prevalentemente le aree 3 b ed 1, mentre l'alone periferico si estendeva alle aree 2 e 3 a e, in parte, alla sostanza bianca sottostante. Nel talamo ipsilaterale all'emisfero di iniezione sono stati rintracciati numerosi neuroni marcati per via retrograda con perossidasi nel nucleo *ventralis postero-lateralis, pars caudalis* (VPLc) e, in parte, nel nucleo *centralis lateralis* (CL). I neuroni presenti nel nucleo VPLc formavano due densi raggruppamenti topograficamente distinti, situati medialmente e lateralmente nel nucleo. Il raggruppamento mediale corrispondeva alla zona di rappresentazione talamica della mano, mentre quello laterale corrispondeva alla zona di rappresentazione del tronco [5, 18].

Nell'emisfero contralaterale di questi due animali sono stati messi in evidenza, a livello della corteccia dell'opercolo parietale, in una regione corrispondente all'area SII, sia neuroni marcati per via retrograda che terminali assonici marcati per via anterograda. Si sono potuti osservare due raggruppamenti topograficamente distinti di elementi marcati con perossidasi. Un primo raggruppamento era localizzato posteriormente nell'area SII, a livello della regione centrale della corteccia che forma il tetto della scissura di Silvio e che corrisponde, nelle mappe elettrofisiologiche [16, 17], alla zona di rappresentazione della mano. Il secondo raggruppamento era invece localizzato anteriormente nell'area SII, in quella parte di corteccia situata dorsalmente all'insula e che corrisponde alla zona di rappresentazione del tronco [16, 17]. In tutte le sezioni esisteva una

buona correlazione topografica tra la distribuzione dei neuroni e quella dei terminali. I neuroni erano localizzati pressoché esclusivamente nel III strato, mentre la densità dei terminali era massima nel IV strato e decresceva procedendo negli strati sopragranulari.

Nel preparato in cui sono state eseguite iniezioni multiple di perossidasi nella zona di rappresentazione del tronco, la regione centrale dell'alone di diffusione della perossidasi interessava tutte le suddivisioni citoarchitettoniche che compongono l'area SI e si estendeva, nella sua parte periferica, caudalmente fino alle regioni più anteriori dell'area 5 e, rostralmente, all'area 3 a ed alle porzioni più posteriori dell'area 4. Nel talamo ipsilaterale densi gruppi di cellule marcate con perossidasi erano localizzati nel nucleo VPLc ove occupavano, per l'intera estensione dorso-ventrale, una sottile lamina di tessuto a forma di caratteristica lamella [18], situata lateralmente nel nucleo. Sparse cellule marcate erano presenti nei nuclei CL, *paracentralis* (Pcn), *lateralis posterior* (LP), *pulvinar oralis* (PulO), mentre qualche rara cellula (2-3 per sezione) è stata rintracciata anche nel nucleo *ventralis postero-lateralis, pars oralis* (VPLo).

Nel preparato in cui sono state eseguite iniezioni multiple nella zona di rappresentazione della mano dell'area SI, la zona centrale di diffusione dell'enzima includeva le aree 3 b ed 1, ma l'alone periferico comprendeva rostralmente parte dell'area 3 a e, caudalmente, l'area 2 e la regione più anteriore dell'area 5; lateralmente, l'area di diffusione si estendeva alla zona di proiezione trigeminale dell'area SI. Nel talamo ipsilaterale erano presenti densi gruppi di neuroni marcati raggruppati in una lamella dorso-ventrale situata nella regione mediale del nucleo VPLc, in corrispondenza della zona di rappresentazione della mano [5, 18]. Neuroni marcati erano inoltre presenti nel nucleo CL, nel nucleo *ventralis postero-medialis* (VPM) e nelle porzioni più anteriori del nucleo PulO. Nel nucleo LP sono stati osservati rari neuroni debolmente marcati.

In entrambi gli animali iniettati con elevate quantità di perossidasi erano presenti nell'opercolo parietale dell'emisfero contralaterale numerosi neuroni callosali marcati per via retrograda e terminali di assoni callosali marcati per via anterograda. Gli elementi marcati erano addensati nell'area SII, ove si estendevano ampiamente in direzione rostro-caudale e medio-laterale. Rari neuroni debolmente marcati erano presenti anche in altre regioni dell'opercolo parietale non facenti parte dell'area SII. Un discreto numero di neuroni marcati era presente anche nella regione centrale dell'insula.

Nell'area SII il numero dei neuroni e la densità dei terminali marcati erano significativamente maggiori in due regioni corticali topograficamente distinte. La localizzazione medio-laterale di queste regioni dipendeva dalla sede dell'area SI contralaterale in cui erano state eseguite le iniezioni. Nell'animale in cui era stata iniettata la zona di rappresentazione della mano, gli elementi marcati erano addensati nella porzione centrale della corteccia che forma il tetto della scissura di Silvio (fig. 1), corrispondente alla zona di SII attivata dalla stimolazione dei recettori tattili della mano [16, 17]. Nell'animale in cui era stata iniettata la zona di rappresentazione del tronco di SI, la regione di SII contenente

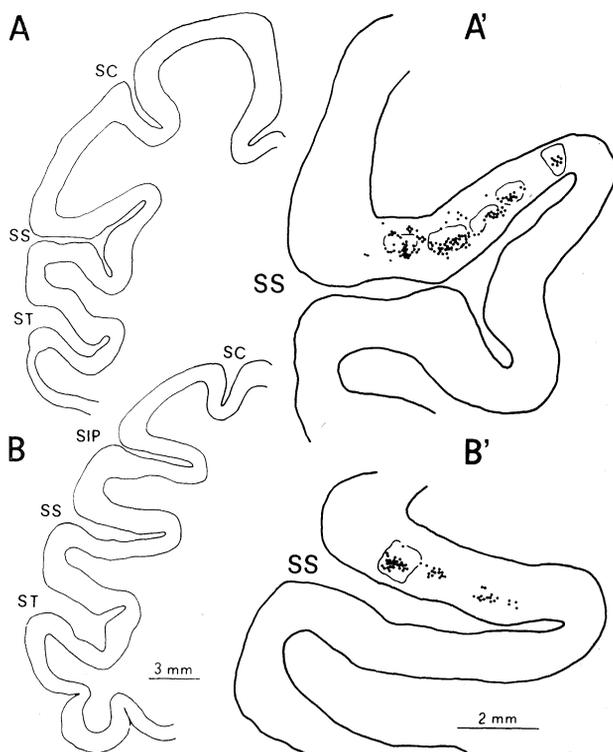


Fig. 1. — Riproduzione schematica di due sezioni istologiche (A e B) dell'emisfero destro di un preparato in cui sono state eseguite iniezioni multiple di perossidasi di rafano (12 iniezioni da $0,5\mu\text{l}$ ciascuna) nell'area SI (zona di rappresentazione della mano) dell'emisfero contralaterale. In A' e B' sono riprodotte, a maggior ingrandimento, le regioni corticali circostanti il solco di Silvio; nella regione dorsale (area SII) sono mostrati sia i neuroni callosali (punti) che le zone in cui sono presenti i terminali delle fibre callosali (aree delimitate dalla linea continua). Abbreviazioni: SC, solco centrale; SS solco di Silvio; SIP, solco intraparietale; ST, solco temporale.

gli elementi marcati con perossidasi era situata più lateralmente, in prossimità del solco circolare superiore (Tav. I), in una regione che corrisponde topograficamente alla zona di SII attivata dalla stimolazione dei recettori tattili del tronco [16, 17].

Calcolando la densità dei neuroni callosali per unità di superficie corticale, non è stata messa in evidenza nessuna differenza significativa tra i due animali. È risultato infatti, da un campione di 831 neuroni callosali, rilevato nelle zone di massima densità di 9 sezioni istologiche di ciascun preparato, che nella zona della mano di SII erano presenti in media $33,9 \pm 12$ (d.s.) neuroni per mm^2 , mentre nella zona del tronco la densità media era di $45 \pm 22,3$ (d.s.) neuroni per mm^2 ($P > 0,10$).

È importante notare che tra le due serie di sezioni istologiche dell'emisfero non iniettato, quella trattata per la reazione della perossidasi secondo il metodo

di Adams, e quella trattata secondo il metodo di Mesulam, sono emerse differenze molto significative circa il numero di neuroni callosali presenti nell'area SII. Infatti, solo nella seconda serie di sezioni istologiche è stato possibile identificare un elevato numero di neuroni callosali marcati con perossidasi, mentre nella prima serie ogni sezione istologica conteneva non più di uno o due neuroni callosali.

Negli animali iniettati con elevate dosi di perossidasi, la distribuzione laminare dei neuroni e dei terminali era simile a quella osservata negli animali iniettati con piccole quantità di perossidasi. I neuroni callosali erano infatti addensati nella parte più profonda del III strato e nel V-VI strato (fig. 1, Tav. I). Ripartendo un campione di 1.522 neuroni callosali secondo la loro distribuzione laminare, è risultato che 1.387 (91,1%) erano localizzati nel III strato e 135 (8,9%) nel V-VI strato. I terminali erano invece prevalentemente concentrati nel IV strato, ma visibili anche nel VI strato e negli strati sopragranulari. Morfologicamente, i neuroni callosali del III strato erano di tipo piramidale, quelli degli strati infragranulari di tipo sia piramidale che non piramidale.

È stato inoltre possibile correlare la distribuzione relativa dei neuroni callosali e dei terminali delle fibre callosali. In genere, le aree corticali contenenti un'elevata densità di terminali contenevano anche un elevato numero di neuroni. Sono state comunque osservate zone contenenti un discreto numero di neuroni marcati ma pressoché prive di terminali e viceversa. Spesso, le zone corticali contenenti entrambi gli elementi marcati con perossidasi, assumevano la forma di colonne radiali (Tav. I), larghe circa 400-500 μm , intervallate da zone con densità particolarmente bassa, ovvero prive, di elementi marcati [4, 14].

I risultati ottenuti nella presente ricerca consentono alcune brevi considerazioni che verranno esposte con maggiori dettagli nel lavoro *in extenso*.

I dati ottenuti a seguito delle iniezioni di perossidasi nelle diverse suddivisioni funzionali dell'area SI confermano, da un lato, i risultati di precedenti esperimenti secondo cui quest'area invia all'area SII contralaterale fibre callosali originate anche dalla zona di rappresentazione della mano [10] e, dall'altro, mettono per la prima volta in evidenza che le proiezioni callosali SI-SII sono reciproche, in quanto anche l'area SII è provvista di proiezioni callosali destinate all'area SI. Pertanto, i principi generali di eterolateralità e di reciprocità delle connessioni cortico-corticali, ricordati all'inizio, valgono anche per le connessioni in atto tra le aree somestetiche del Primate.

Negli animali in cui sono state iniettate quantità limitate di perossidasi, non si è verificata diffusione di enzima fuori dai confini citoarchitettionici dell'area SI. A livello del talamo, infatti, i neuroni marcati per via retrograda sono stati rintracciati solo nel VPLc, provvisto di proiezioni specifiche all'area SI e, in parte, nel nucleo CL, di cui è nota da tempo una proiezione alla stessa area corticale [8]. È pertanto da escludersi l'ipotesi che in questi animali sia i terminali assonici che i neuroni callosali rintracciati nell'area SII contralaterale alla sede di iniezione siano stati marcati per assunzione di enzima da regioni corticali

limitrofe all'area iniettata. Era peraltro già noto che le aree 5 e 7, situate caudalmente all'area SI, e l'area 4, situata rostralmente, non inviano proiezioni callosali all'area SII [6, 15]. In questi due animali, l'area di diffusione dell'enzima nella sede di iniezione ha interessato prevalentemente i campi citoarchitetonici 3 b e 1 dell'area SI e, solo marginalmente, i campi 3 a e 2. Se, come è stato descritto in precedenza [2, 9, 10], l'area citoarchitetonica 2 costituisce la principale sede di origine e di arrivo delle proiezioni cortico-corticali dell'area SI, si può allora ritenere che la limitata densità di elementi callosali marcati, rilevata nell'area SII di questi animali, possa essere dovuta, almeno in parte, alla bassa concentrazione di perossidasi nell'area citoarchitetonica 2. Nei due animali in cui sono state iniettate nell'area SI quantità maggiori di perossidasi, è stata invece osservata una densità molto elevata sia di terminali che di neuroni callosali marcati nell'area SII contralaterale. È verosimile che la maggior densità di tali elementi sia dovuta non solo alla maggior concentrazione, in assoluto, di enzima nell'area di iniezione, ma probabilmente anche al maggior interessamento dell'area citoarchitetonica 2. Si può comunque escludere, per le ragioni esposte sopra, che la maggior densità di tali elementi sia dovuta alla diffusione di perossidasi alle aree confinanti con l'area SI iniettata, diffusione che comunque è avvenuta, come è attestato sia dalla distribuzione nucleare dei neuroni marcati a livello del talamo che dalla presenza, nell'emisfero contralaterale, di terminali e neuroni callosali marcati in diverse aree corticali.

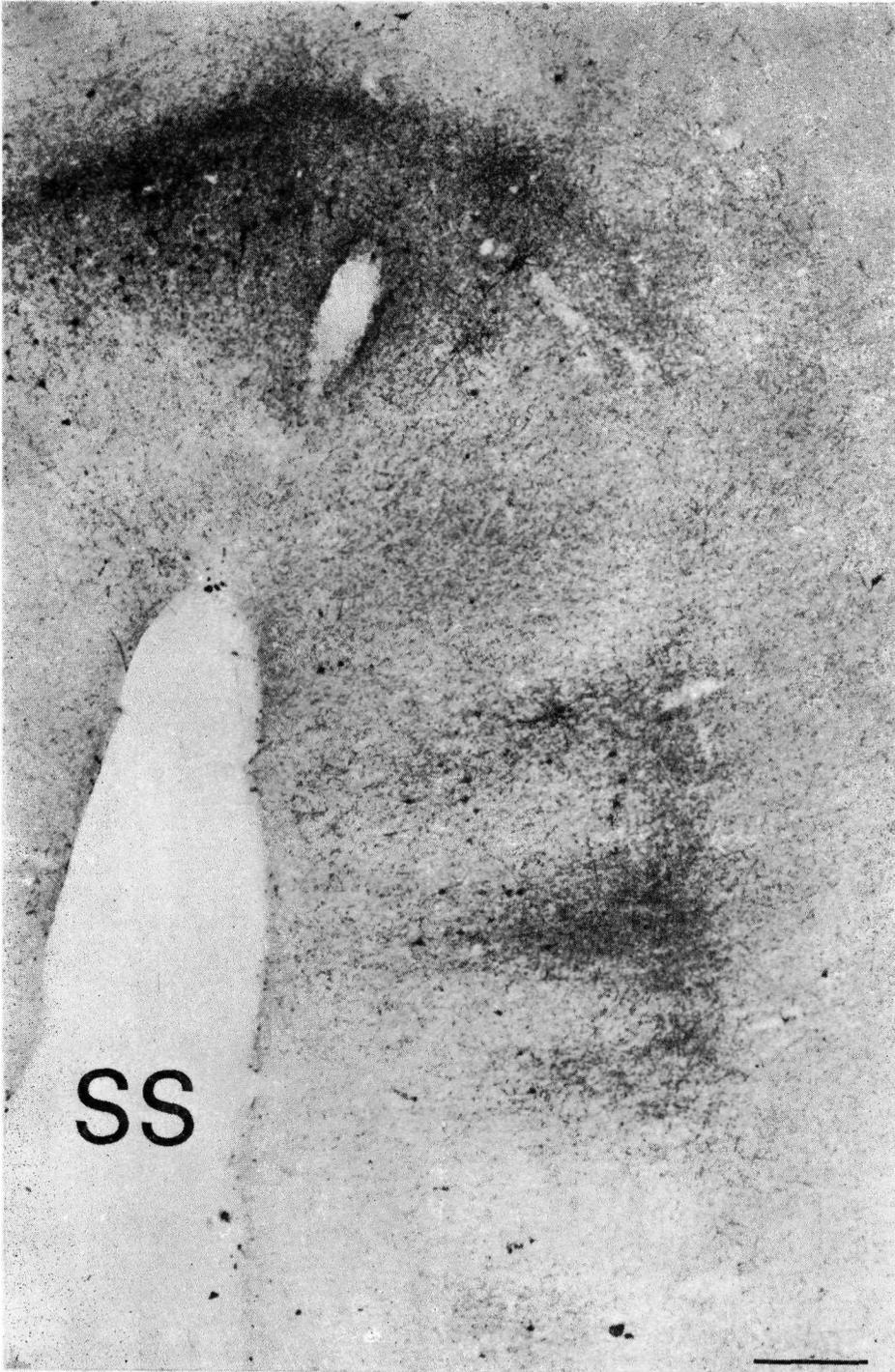
La proiezione callosale SII-SI, rilevata per la prima volta nei presenti esperimenti, non era stata messa in evidenza nelle precedenti ricerche anatomiche ricordate all'inizio, basate sia sul metodo della degenerazione anterograda di fibre callosali che sul trasporto assonico retrogrado di perossidasi [6, 15]. Le tecniche utilizzate in questi esperimenti per mettere in evidenza i neuroni perossidasi-positivi erano tuttavia meno sensibili di quelle impiegate nelle presenti ricerche. Come esposto nei risultati, infatti, tra la serie di sezioni istologiche trattate con il metodo di Adams e la serie trattata con il metodo di Mesulam, sono state osservate differenze significative nel senso che solo nelle sezioni trattate con quest'ultimo metodo è stato possibile identificare i neuroni di origine della proiezione callosale SII-SI. È quindi probabile che la differenza tra i risultati della presente ricerca e quelli delle ricerche precedenti sia in realtà dovuta alla diversa sensibilità del metodo istochimico impiegato.

Per quanto riguarda il significato funzionale della proiezione callosale SII-SI, possono essere avanzate per il momento solo ipotesi inferenziali. Mentre è assai probabile che le informazioni sensoriali inviate dall'area SI all'area SII dell'emisfero contralaterale (sia direttamente attraverso la proiezione callosale SI-SII che indirettamente attraverso le connessioni associative SI-SII e, quindi, la proiezione callosale SII-SII), possano determinare la reattività dei neuroni dell'area SII agli stimoli periferici ipsilaterali [10] non è invece probabile che gli stessi effetti siano provocati dalla proiezione callosale SII-SI. La popolazione neuronica dell'area SI infatti risponde solo agli stimoli periferici contralaterali. È invece più verosimile che la proiezione callosale SII-SI eserciti in

qualche modo la funzione di regolare semplicemente il flusso di informazioni che dall'area SI di un lato si dirige all'area SII contralaterale.

BIBLIOGRAFIA

- [1] ADAMS J.C. (1977) - *Technical considerations on the use of horseradish peroxidase as a neuronal marker*. «Neuroscience», 2, 141-145.
- [2] CONTI F., FABRI M. e MANZONI T. (1984) - *Studio anatomo-funzionale della rappresentazione del tronco nell'area somestesica prima (SI) nel Primate*. Congresso della Soc. Ital. Fisiol., Abano Terme, 26-29 settembre.
- [3] FRIEDMAN D.P., JONES E.G. e BURTON H. (1980) - *Representation pattern in the second somatosensory area of the monkey cerebral cortex*. «J. Comp. Neurol.», 192, 43-67.
- [4] JONES E.G. (1981) - *Anatomy of cerebral cortex: columnar input-output relations*. In «The cerebral cortex» F.O. Schmidt, F.F. Worden, G. Adelman e S.G. Dennis (eds.) Cambridge: MIT Press, 199-225.
- [5] JONES E.G. e FRIEDMAN D.P. (1982) - *Projection pattern of functional components of thalamic ventrobasal complex on somatosensory cortex*. «J. Neurophysiol.», 48, 521-544.
- [6] JONES E.G. e POWELL T.P.S. (1969) - *Connections on the somatic sensory cortex of the Rhesus Monkey. II. Contralateral connections*. «Brain», 92, 717-730.
- [7] JONES E.G. e WISE S.P. (1977) - *Size, laminar and columnar distribution of efferent cells in the sensory-motor cortex of monkeys*. «J. Comp. Neurol.», 175, 391-431.
- [8] JONES E.G., WISE S.P. e COULTER J.D. (1979) - *Differential thalamic relationships of sensory-motor and parietal cortical fields in monkeys*. «J. Comp. Neurol.», 183, 833-882.
- [9] KILLACKEY M.P., GOULD H.J. III, CUSIK C.G., PONS T.P. e KAAS J.M. (1983) - *The relations of corpus callosum connections to architectonic fields and body surface maps in sensory-motor cortex of new and old world monkeys*. «J. Comp. Neurol.», 219, 384-419.
- [10] MANZONI T., BARBARESI P. e CONTI F. (1984) - *Callosal mechanisms for the interhemispheric transfer of hand somatosensory information in the monkey*. «Behav. Brain Res.», 11, 155-170.
- [11] MELLUS E.L. (1902) - *Bilateral relations of the cerebral cortex*. «Bull. Johns Hopkins Hosp.», 12, 108-112.
- [12] MESULAM H.M. (1982) - *Tracing neural connections with horseradish peroxidase*. John Wiley & Sons Inc. New York.
- [13] METTLER F.A. (1935) - *Corticofugal fiber connections of the cortex Macaca Mulatta. The parietal region*. «J. Comp. Neurol.», 62, 263-291.
- [14] MOUNTCASTLE V.B. (1978) - *An organizing principle for cerebral functions: the unit module and the distributed system*. In «The mindful brain»: cortical organization and the group selective theory of higher brain function». G.M. Edelman e V.B. Mountcastle (eds.): Cambridge: MIT Press, 7-50.
- [15] PANDYA D.N. e VIGNOLO I.A. (1969) - *Interhemispheric projections of the parietal lobe in the Rhesus Monkey*. «Brain Res.», 15, 49-65.
- [16] ROBINSON C.J. e BURTON H. (1980) - *Somatotopographic organization in the second somatosensory area of M. fascicularis*. «J. Comp. Neurol.», 192, 43-67.
- [17] WHITSEL B.L., PETRUCELLI C.M. e WERNER G. (1969) - *Symmetry and connectivity in the map of the body surface in somatosensory area II of Primates*. «J. Neurophysiol.», 32, 170-183.
- [18] WHITSEL B.L., RUSTIONI A., DREYER D.A., LOE P.R., ALLEN E.E. e METZ C.B. (1978) - *Thalamic projections to SI in macaque monkey*. «J. Comp. Neurol.», 178, 385-410.



Microfotografia della corteccia dell'area SII in cui sono evidenti sia neuroni che terminali di fibre callosali, marcati con perossidasi di rafano iniettata nell'area SI (zona di rappresentazione del tronco) dell'emisfero contralaterale. SS, solco di Silvio. Calibrazione: 250 μ m.