
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GIORGIO MARIA INNOCENTI, TULLIO MANZONI

Alcune caratteristiche funzionali delle proiezioni callosali all'area corticale S_{II} del Gatto

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 49 (1970), n.6, p. 431–436.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1970_8_49_6_431_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. — *Alcune caratteristiche funzionali delle proiezioni callosali all'area corticale S_{II} del Gatto* (*). Nota di **GIORGIO MARIA INNOCENTI e TULLIO MANZONI**, presentata (**) dal Socio **G. C. PUPILLI**.

SUMMARY. — The investigation whose preliminary results are reported herewith, was meant to ascertain the functional properties of S_{II} neurones receiving callosal projections. Electrophysiological experiments were performed in 9 chloralose-anaesthetized, curarized cats. By means of glass micropipettes the electrical activity from 71 S_{II} neurones was recorded. Each neurone has been tested with the stimulation of the peripheral receptive fields in order to classify the neuronal sample in lemniscal (Group I), extralemniscal (Group II) and unreactive (Group III) units. Sixty-seven units of the sample were further tested with electrical stimulation of contralateral S_I, S_{II} and ALA (anterior lateral associative) areas whereas the remaining 7 units were tested with the stimulation of the corpus callosum. From the data available it appears that, with the exception of one unit excited from contralateral ALA, only impulses set up in S_I and S_{II} were effective in eliciting excitation or inhibition of contralateral S_{II} neurones. It appears moreover that, on some occasions, impulses from both areas converge on the same unit. The sign of the commissural effect, *i.e.* excitatory or inhibitory, is in general related to the kind of peripheral reactivity of the unit on which the effect is exerted. In fact, out of 5 inhibited units, 4 belonged to Group I, whereas among the 24 excited units, 23 pertained to Group II. No unit of Group III reacted to commissural impulses. The latency of the discharges to cortical and callosal stimulation allows one to regard most of the described effects as mediated through the corpus callosum.

Nella presente Nota vengono riferiti risultati preliminari di ricerche elettrofisiologiche concernenti le connessioni reciproche attuate per via transcallosale tra le aree somatiche della corteccia cerebrale. I dati che verranno esposti si riferiscono ai collegamenti callosali dell'area somatica seconda (S_{II}).

Per molti aspetti queste ricerche si ricollegano direttamente con altre indagini precedentemente svolte in questo Laboratorio sui collegamenti commissurali sottocorticali tra i nuclei talamici di *relais* somatico (cfr. dati e letteratura in [1]). Nelle loro linee generali, le indagini svolte in precedenza hanno mostrato che tali collegamenti sono di fatto operanti tra i nuclei talamici dei due lati e possiedono un duplice aspetto funzionale, eccitatorio ed inibitorio; si è inoltre accertato che il segno di questa azione transcommissurale è correlato col tipo del campo recettivo periferico del neurone talamico su cui si effettua. Di regola, i neuroni somestesici provvisti di campi recettivi ampi e spesso bilaterali (neuroni extralemniscali, cfr. [2]) hanno mostrato una reattività di tipo eccitatorio agli impulsi transcommissurali, mentre i neuroni collegati con campi recettivi ristretti e contralaterali (neuroni lemniscali, cfr. [2]) hanno dato evidenza a una reattività di tipo inibitorio.

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

(**) Nella seduta del 12 dicembre 1970.

Secondo i dati ormai classici della letteratura elettrofisiologica (cfr. [3]) nelle aree somatiche della corteccia cerebrale si riscontrano neuroni provvisti di campi recettivi periferici simili a quelli dei neuroni dei nuclei talamici di *relais*. In particolare, nell'area somatica prima (S_I) sarebbero presenti in modo preponderante o addirittura esclusivo neuroni di tipo lemniscale, mentre nell'area S_{II} accanto a neuroni di questo tipo è stata rintracciata una percentuale considerevole di neuroni extralemniscali [4].

Per i collegamenti callosali riscontrati tra le aree somatiche dei due emisferi, le ricerche morfologiche recenti hanno mostrato [5] una organizzazione che è suscettibile di essere fruttuosamente studiata con il metodo microfisiologico. L'area S_{II} si rivela a questo riguardo particolarmente interessante. Infatti, a differenza dell'area S_I che riceverebbe afferenze callosali solo dai *foci* omotopici dell'emisfero contralaterale, l'area S_{II} sarebbe provvista di una duplice afferenza callosale, originata da entrambe le aree contralaterali. Viceversa, l'area S_{II} proietterebbe solo nei *foci* omotopici contralaterali; non sarebbe così attuato il collegamento reciproco con l'area S_I .

Le ricerche che abbiamo intraprese hanno lo scopo di definire gli aspetti funzionali di questi collegamenti e di accertare se anche a livello delle aree somestetiche della corteccia cerebrale sia in atto quel tipo di organizzazione, che con le ricerche precedenti ricordate all'inizio è stato riscontrato a livello dei *relais* talamici. Abbiamo ritenuto opportuno iniziare il nostro studio nell'area S_{II} in quanto la presenza in questa sede di neuroni lemniscali ed extralemniscali costituisce il presupposto per il paragone di cui sopra.

Gli esperimenti sono stati eseguiti su 9 gatti adulti, in anestesia cloralosica (80 mg/kg i.p.), curarizzati e ventilati artificialmente (controllo continuo della P_{CO_2} alveolare). L'attività unitaria extracellulare è stata derivata con micropipette capillari di vetro riempite con soluzione di K-citrato 2 M (resistenza variabile tra 10 e 30 M Ω), le quali venivano affondate nella circonvoluzione ectosilviana anteriore previa rimozione localizzata della pia madre, con direzione tangenziale ovvero perpendicolare alla superficie corticale, costantemente mantenuta sotto uno strato di agar (3-5 % in soluzione fisiologica) a scopo protettivo. I segnali elettrici venivano amplificati e rivelati con le usuali tecniche dell'oscillografia catodica (doppio circuito di amplificazione in DC e AC), ed erano registrati sia su film, sia su nastro magnetico; i dati unitari raccolti venivano elaborati statisticamente mediante un analizzatore multicanale (DIDAC 4000 Intertechnique) che forniva gli istogrammi post-stimolazione. L'attivazione delle proiezioni callosali è stata ottenuta con la stimolazione della corteccia cerebrale contralaterale, eseguita mediante elettrodi bipolari di Ag a punta smussa (distanza interpolare 2-5 mm) posti a livello dell'area S_I (giro sigmoideo posteriore), S_{II} (giro ectosilviano anteriore) ed associativa anteriore laterale (AAL, polo rostrale del giro laterale). In un preparato, l'attivazione è stata ottenuta con la stimolazione diretta del corpo calloso (elettrodi concentrici, del diametro esterno di 0,8 mm); gli stimoli erano costituiti in ogni caso da singoli *shocks* (5-12 V; 0,1-0,5 msec)

ovvero da brevi treni ripetitivi di 3 impulsi a 320/sec. Per quanto concerne i campi recettivi periferici, essi venivano attivati con stimolazioni elettriche (singoli *shocks* applicati mediante aghi-elettrodi infissi nella cute) e, talvolta, con stimoli naturali. In due preparati, prima delle registrazioni unitarie si è proceduto alla rimozione dell'area S_I e motoria ipsilaterale alla sede di derivazione.

Il procedimento sperimentale adottato durante l'esplorazione micro-elettrodica dell'area S_{II} , è consistito nell'identificare dapprima, per ciascun neurone isolato, la sede e l'estensione dei campi recettivi eccitatori, a fine di classificare le singole unità rispetto ai loro collegamenti periferici. Si saggiavano successivamente gli effetti della stimolazione delle aree contralaterali rilevandone gli effetti eccitatori ed inibitori. Questi ultimi venivano ricercati solo sulle unità che non mostravano segni evidenti di eccitazione agli impulsi di origine callosale, e sono stati osservati utilizzando la tecnica del doppio stimolo, secondo il procedimento messo in atto in ricerche precedenti [6].

La popolazione neuronica che riguarda le presenti ricerche comprende 71 unità, identificate nel corso di 14 penetrazioni microelettrodiche nelle diverse porzioni rostrale, media e caudale (cfr. [4]) del giro ectosilviano anteriore. Tutte queste unità sono state saggiate con la stimolazione dei campi recettivi periferici. Su 64 elementi del campione sono stati inoltre provati gli effetti della stimolazione delle aree contralaterali S_I , S_{II} e AAL; i restanti 7 neuroni sono stati invece saggiati con la stimolazione diretta del corpo calloso. Nel complesso, è risultato reattivo agli impulsi di origine transcommissurale il 45 % della popolazione studiata; in essa infatti 27 neuroni hanno manifestato segni di eccitazione ⁽¹⁾ e 5 segni di inibizione. Le caratteristiche di reattività dei 64 neuroni analizzati appaiono dalla Tabella I, che tiene conto degli effetti provocati dalla stimolazione delle singole aree corticali e da quella dei campi recettivi periferici.

Sul fondamento delle caratteristiche della loro reattività periferica, queste unità possono suddividersi in 3 gruppi. Al primo gruppo (32,8 %) appartengono unità provviste di campi recettivi ristretti e localizzati nell'arto anteriore o posteriore contralaterale. Nel secondo gruppo (51,5 %) sono incluse le unità attivabili da campi recettivi ampi ed estesi a due o più arti o anche, spesso, a tutta la superficie corporea, ovvero in qualche caso localizzati solo negli arti ipsilaterali. Al terzo gruppo (15,6 %) appartengono infine unità non reattive, per le quali cioè non è stato possibile rintracciare nessun campo recettivo periferico eccitatorio. Le unità incluse nel Gruppo I e II sono identificabili rispettivamente con le unità di tipo lemniscale ed extralemniscale più volte descritte da diversi AA. (cfr. [3]) in altre strutture somatiche centrali

(1) È ovvio che le limitazioni inerenti alla tecnica da noi impiegata in questa fase della ricerca non consentono di analizzare eventuali effetti inibitori concomitanti con quelli eccitatori.

e, nel giro ectosilviano anteriore, da Carreras e Andersson [4]. Unità non reattive (Gruppo III del nostro campione) sono state anch'esse descritte nella popolazione neuronica di S_{II} studiata dai due AA. sopra citati (2).

TABELLA I.

Ripartizione di 64 unità dell'area S_{II} , secondo la reattività agli stimoli di origine periferica e transcommissurale.

		Reattività transcommissurale									
		Num. delle unità	Unità eccitate				Unità inibite				Unità non reattive
			S_I	S_{II}	Ass.	$S_I + S_{II}$	S_I	S_{II}	Ass.	$S_I + S_{II}$	
reattività periferica	Gruppo I	21	1	—	—	—	—	3	—	3	16
	Gruppo II	33	10	4	1	8	—	1	—	—	9
	Gruppo III	10	—	—	—	—	—	—	—	—	10

Gruppo I : Unità di tipo lemniscale.

Gruppo II : Unità di tipo extralemniscale.

Gruppo III: Unità non reattive a stimoli periferici.

Come si rileva dalla Tabella I, talune unità del Gruppo I e II (23,8 % e 72,7 % rispettivamente) sono apparse reattive agli impulsi di origine callosale. Nessuna delle unità del Gruppo III è risultata invece sensibile. Nelle unità reattive, gli impulsi transcommissurali hanno provocato effetti di tipo eccitatorio ed inibitorio [7, 8]. Il segno dell'effetto può essere in generale correlato con il tipo di campo periferico delle unità su cui si svolge. Risulta infatti che delle 24 unità di tipo extralemniscale, reattive alla stimolazione delle aree contralaterali, ben 23 hanno dato evidenza a chiari effetti eccitatori transcallosali. Nella Tav. I A₁ viene appunto mostrato un tipico istogramma post-stimolazione ottenuto in un neurone extralemniscale per stimolazione della corteccia contralaterale. Le caratteristiche generali di questo istogramma non sono molto diverse da quelle degli istogrammi ottenuti con la stimolazione dei campi periferici (A₂ e A₃). Al contrario, delle 5 unità di tipo lemniscale collegate con le aree contralaterali, 4 hanno mostrato segni di inibizione. Il fenomeno è illustrato nella Tav. I B, in cui appare evidente che le scariche eccitatorie provocate dalla stimolazione del campo recettivo periferico del

(2) Carreras e Andersson [4], sperimentando su preparati in anestesia barbiturica superficiale, hanno identificato nel loro campione neuronico totale di S_{II} il 64% di unità lemniscali ed il 20% di extralemniscali. Inoltre, il 16% della popolazione totale è risultato non reattivo a stimoli di natura somatica. La più alta percentuale di neuroni extralemniscali da noi riscontrata può essere attribuita all'uso del cloralosio come anestetico.

neurone (B_1 e B_3), vengono bloccate dalla stimolazione condizionante della corteccia contralaterale (B_2).

L'analisi dei *foci* corticali la cui stimolazione ha provocato gli effetti ora descritti rivela che, con l'eccezione di un solo neurone (attivato dall'area AAL), solo le aree S_I e S_{II} sono efficaci e che l'area S_I lo è in maggior misura. Inoltre, talune unità si sono mostrate reattive agli impulsi destinati in entrambe queste aree. Nei due preparati previamente sottoposti alla aspirazione dell'area S_I e motrice ipsilaterali alla sede di derivazione, sono stati ottenuti risultati conformi a quelli osservati nei preparati integri.

Lo studio delle latenze delle scariche unitarie provocate dagli impulsi destinati nelle aree S_I e S_{II} consente di distinguere due popolazioni neuroniche diverse. Un primo gruppo di unità (che costituisce il 72,2 % delle unità eccitate) ha dato risposte dopo latenze piuttosto brevi, comprese tra i valori di 3 msec e 10 msec, con valore medio di 5,3 msec \pm 0,40 (E.S.). In queste unità non si sono rilevate differenze significative tra le latenze medie delle scariche provocate dalla stimolazione dell'area S_I e quelle medie delle risposte indotte dall'area S_{II} (valori medi: 5,6 msec \pm 0,48 e 4,5 msec \pm 0,84), pur essendosi notato che nelle unità su cui sono stati visti convergere gli effetti delle stimolazioni di S_I e S_{II} , le due scariche presentavano latenze tra loro diverse per qualche millisecondo, senza per altro che fosse possibile definire, in generale, un ordine di precedenza. Nel secondo gruppo di unità eccitate (27,8 %) si sono osservate latenze alquanto superiori, comprese tra 12 e 80 msec (valore medio: 33,8 msec \pm 7,96). Quanto al neurone reattivo alla stimolazione dell'area AAL, le sue risposte transcommissurali sono comparse dopo una latenza superiore a 40 msec. Si ricorda infine che tra le 7 unità saggiate con la stimolazione del corpo calloso, 3 neuroni di tipo extralemmiscale sono stati eccitati: la latenza delle loro scariche è risultata compresa tra 3,7 e 5,9 msec (valore medio: 5 msec \pm 0,69).

Per le limitazioni della tecnica usata (cfr. p. 433), nei neuroni inibiti è stato più difficile determinare la latenza esatta del fenomeno. A ogni modo si è potuto accertare che in taluni casi la stimolazione delle aree contralaterali ha bloccato le scariche neuroniche agli stimoli periferici anche quando era applicata solo 7 msec prima del tempo in cui la risposta periferica avrebbe dovuto apparire.

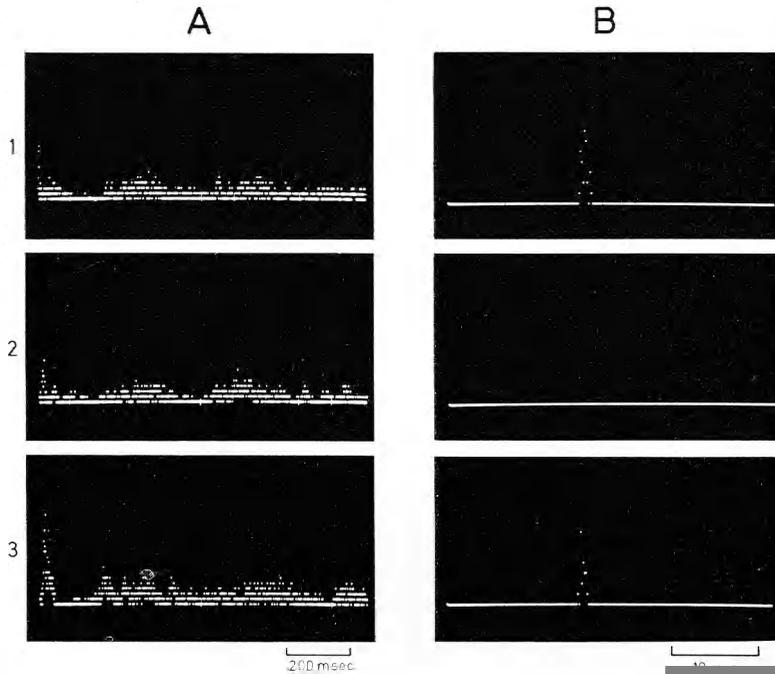
I dati delle latenze concordano con l'ipotesi che i fenomeni ora descritti siano per la maggior parte mediati dal corpo calloso. Taluni AA. [9, 10] hanno infatti calcolato che la velocità media di conduzione delle fibre callosali varia da 3,6 a 10 m/sec. Avendo presente che la distanza media lineare per i collegamenti S_I - S_{II} e S_{II} - S_{II} è rispettivamente di 26 e 36 mm circa, i loro tempi di conduzione dovrebbero essere compresi tra 2,6 e 7,2 msec e tra 3,6 e 10 msec. Di fatto, il 72,2 % dei neuroni eccitati ha mostrato scariche la cui latenza è compatibile con il calcolo esposto. Per le scariche della restante parte dei neuroni può ammettersi una mediazione di vie extracallosali.

Una discussione completa dei risultati di queste ricerche, che al presente sono in corso di completamento, verrà fatta nel lavoro *in extenso*. Tuttavia

i dati esposti in questa Nota consentono fin d'ora le seguenti considerazioni: *a*) le proiezioni callosali originate nelle aree S_I e S_{II} proiettano realmente, come le ricerche morfologiche citate all'inizio facevano supporre, sui neuroni dell'area S_{II} contralaterale; in un certo numero di casi esse convergono sulle stesse unità; *b*) i fenomeni osservati sono in gran parte da considerarsi mediati dalle vie callosali; *c*) gli effetti transcallosali sono di duplice natura, eccitatoria ed inibitoria; *d*) il segno dell'effetto è correlato col tipo di campo recettivo dell'unità su cui si svolge, sicché il tipo di organizzazione commissurale in atto a livello corticale sembra sostanzialmente simile a quello dimostrato precedentemente a livello dei nuclei di *relais* talamici.

BIBLIOGRAFIA

- [1] E. FADIGA e T. MANZONI, « Arch. ital. Biol. », 107, 604 (1969).
- [2] V. B. MOUNTCASTLE, *Some functional properties of the somatic afferent system*. In W. A. ROSENBLITH (Ed.), « Sensory Communication », pp. 403-436, M.I.T. Press a. Wiley, New York (1961).
- [3] V. B. MOUNTCASTLE e I. DARIAN-SMITH, *Neural mechanisms in somesthesia*. In V. B. MOUNTCASTLE (Ed.), « Medical physiology », vol. II, pp. 1372-1423, The C. V. Mosby Co., St. Louis (1968).
- [4] M. CARRERAS e S. A. ANDERSSON, « J. Neurophysiol. », 26, 100 (1963).
- [5] E. G. JONES e T. P. S. POWELL, « J. Anat. », 103, 433 (1968).
- [6] A. BAVA, E. FADIGA, T. MANZONI e M. MARICCHIOLO, « Arch. ital. Biol. », 108, 462 (1970).
- [7] H. ASANUMA e O. OKUDA, « J. Neurophysiol. », 25, 198 (1962).
- [8] C.-L. LI e S. N. CHOU, *Inhibitory interneurons in the neocortex*. In E. ROBERTS (Chief Ed.), « Inhibition in the neurons system and gamma aminobutyric acid », pp. 34-39, Pergamon Press, Oxford (1960).
- [9] B. A. MEYERSON, « Acta physiol. scand. », suppl. 312, 1-108 (1968).
- [10] H. NAITO, K. NAKAMURA, T. KUROSAKI e I. TAMURA, « Brain Res. », 19, 299 (1970).



Effetti eccitatori ed inibitori provocati dagli impulsi di origine callosale in due neuroni corticali isolati nel giro ectosilviano anteriore (S_{II}). Preparato cloralosato e curarizzato (Gatto).

A, istogrammi post-stimolazione ottenuti da un neurone del Gruppo II (extralemniscale): 1, effetti eccitatori provocati dalla stimolazione elettrica (treni di 3 impulsi a 320/sec, 6 V e 0,5 msec) dell'area S_{II} contralaterale; 2 e 3, effetti della stimolazione elettrica dei campi recettivi periferici (rispettivamente: arto anteriore e posteriore contralaterale; singoli *shocks* di 9 V e 0,5 msec). B, istogrammi post-stimolazione ottenuti da un neurone del Gruppo I (lemniscale): 1, risposte *test*, ottenute con la stimolazione del campo recettivo periferico (arto posteriore contralaterale; singoli *shocks* di 4 V e 0,5 msec); 2, effetti inibitori della stimolazione condizionante dell'area S_I contralaterale (con gli stessi parametri di A1); 3, risposte *test* come in 1, registrate subito dopo 2. Si noti in A come gli impulsi transcallosali provochino una successione di scariche eccitatorie intervallate da pause, probabilmente di natura inibitoria, simili a quelle provocate dagli impulsi periferici ed in B, la scomparsa degli effetti eccitatori degli impulsi periferici a seguito della stimolazione condizionante contralaterale.

Ciascun istogramma è stato ottenuto con circa 50 passaggi di *sweep* alla frequenza di 1/sec.