

CORRELACION ENTRE LA ACTIVIDAD ELECTRICA
CEREBRAL Y LA CONDUCTA APRENDIDA EN
ANIMALES CON SECCION DE LAS
COMISURAS CEREBRALES*

DR. MANUEL ALCARAZ VERDUZCO**

INTRODUCCIÓN

PARA ESTUDIAR los fenómenos de percepción sensorial en los animales ha sido necesario emplear la técnica de los reflejos condicionados y, a partir de estos estudios, se ha propuesto que el comportamiento condicionado resulta de la comparación que establece el sistema nervioso central entre la información presente y la información almacenada.²² De las diversas estructuras nerviosas que intervienen en la integración de los impulsos recibidos por los órganos receptores, destacan las vías aferentes específicas y el sistema inespecífico multisensorial, habiéndose planteado a este respecto distintas hipótesis. Mientras algunos autores señalan al sistema específico como portador de la información presente y al sistema inespecífico como la estructura en que se almacena la información,⁸ otros autores sostienen la hipótesis contraria y sugieren que la corteza cerebral es el sitio en que ocurre el almacenamiento de información.²¹ Así pues, para abordar el estudio de la integración sensorial y tratar de dilucidar los mecanismos por los cuales el sistema nervioso almacena y procesa la información recibida, es necesario recurrir al empleo de una preparación que permita separar las dos vías de información que nos ocupan. Tal condición se obtiene en animales con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados.

Los impulsos aferentes originados en la retina viajan hacia la corteza cerebral por dos caminos principales, uno de ellos está constituido por la vía visual específica y el otro lo forma la vía ascendente inespecífica. Esta última vía, que

* Trabajo de ingreso a la Academia Nacional de Medicina, presentado en la sesión del 6 de octubre de 1965.

** Académico numerario, Universidad Nacional Autónoma de México.

recibe conexiones de todo el sensorio, proyecta en forma difusa a todo el manto cerebral; en cambio la vía específica sólo proyecta a las áreas visuales de la corteza. La llegada de impulsos aferentes a la corteza visual de ambos hemisferios, se asegura a través de las comisuras cerebrales y es, sin duda, el quiasma óptico la comisura que conduce hacia los dos hemisferios la información recibida por cada ojo. Además, el cuerpo calloso, que establece conexiones punto a punto entre las distintas áreas de la corteza cerebral, constituye otra vía de interconexión visual. Por consiguiente, la sección del quiasma óptico y del cuerpo calloso permite obtener una preparación en la cual la información que procede de cada ojo y que viaja a la corteza por la vía específica, sólo llega al hemisferio cerebral correspondiente y, en cambio, la información visual que viaja por la vía inespecífica, llega a la corteza cerebral de ambos hemisferios. En preparaciones de este tipo y siguiendo la técnica de los reflejos condicionados se ha podido establecer que las tareas aprendidas por un hemisferio no se transfieren al otro; cada hemisferio puede ser condicionado a responder a señales diametralmente opuestas, y en el desempeño de una tarea determinada la dominancia de un hemisferio contrasta con el total desconocimiento del hemisferio opuesto.^{12, 16, 17, 18, 20}

Cuando se investigan los procesos del aprendizaje y la forma en que el sistema nervioso central maneja y procesa la información, es necesario seguir paso a paso, en las distintas estructuras del sistema, las señales portadoras de información y los signos de memoria.^{4, 5, 7, 9, 10, 14} A este respecto, John y Killam⁸ han descrito que durante la adquisición de una respuesta condicionada a la presentación de una luz intermitente, aparece un patrón de actividad eléctrica de frecuencia específica en las estructuras nerviosas involucradas en la integración del comportamiento condicionado. Dicho patrón está formado por un ritmo hipsincrónico de alto voltaje, que alcanza su máximo desarrollo cuando la respuesta condicionada ha quedado bien establecida; esta actividad tiende a desaparecer por habituación y cuando por distintas maniobras experimentales se provoca un abatimiento de las respuestas condicionadas, simultáneamente desaparece la actividad eléctrica hipsincrónica. De acuerdo con varios autores, este patrón de actividad de frecuencia específica es un signo característico del almacenamiento de información en el cerebro y, por lo tanto, puede utilizarse como un indicador para seguir la huella del paso de información a través de los complejos circuitos neuronales.^{8, 21}

En animales con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados, se estudia la correlación entre la actividad eléctrica cerebral y el comportamiento condicionado y, asimismo, se investiga el papel funcional de la corteza visual y de la formación reticular en la integración de la percepción visual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron en 10 gatos adultos con electrodos crónicamente implantados en la corteza visual primaria y en la formación reticular mesencefálica. A los 10 animales les fue seccionado el quiasma óptico y en 5 de ellos se incidió el cuerpo calloso.

Todas las maniobras quirúrgicas se efectuaron en condiciones asépticas y bajo anestesia de Nembutal, inyectado por vía endovenosa a la dosis de 33 mg./kg.

La sección del quiasma óptico se hizo por vía transbucal siguiendo el procedimiento descrito por Myers¹⁵ y 4 semanas después, en 5 de los 10 animales se incidió el cuerpo calloso de acuerdo con la técnica de Magni.¹¹

Tiempo después de haberse realizado la sección de las comisuras cerebrales se implantaron estereotáxicamente los electrodos de registro. Como electrodos corticales se emplearon agujas de acero inoxidable, barnizadas en toda su longitud excepto la punta. Los electrodos de profundidad, bipolares y concéntricos, fueron cánulas de acero inoxidable en cuyo interior se introducía un alambre del mismo material. Ambas barras estaban aisladas entre sí; únicamente las puntas estaban descubiertas y la separación entre una y otra era de 0.5 mm. aproximadamente. Los electrodos corticales se implantaron en el área visual de la corteza cerebral y los profundos en la formación reticular mesencefálica. La fijación de los electrodos en el cráneo se hizo con cemento dental y las derivaciones de los mismos se conectaron a un enchufe miniatura que también se fijó al hueso del cráneo.

Cuando los animales se habían recuperado de las maniobras quirúrgicas se procedía a condicionarlos y con tal fin se colocaban en una jaula de contención situada en el centro de una cámara sonoamortiguada. Las paredes de vidrio de la jaula permitían observar el comportamiento de los animales y dentro de la misma, estaba instalado un bebedero hecho de material plástico en el cual se administraba leche a los animales. El bebedero tenía un sistema de control manejable a distancia, y empotrado en el plástico se dispuso un tubo neón silencioso. Los equipos de registro, de control del bebedero y de estimulación luminosa, se colocaron en un cuarto anexo al sonoamortiguado; entre ambos, una ventana provista de vidrios polarizados permitía la observación de los animales.

En la primera semana de adiestramiento y con el objeto de habituarlos a permanecer en la cámara sonoamortiguada, los animales se colocaron en la jaula diariamente durante 2 horas. Transcurrido este período de habituación, fueron adiestrados a alimentarse en el interior de la jaula, para lo cual, interrumpidamente, se vertían en el bebedero pequeñas cantidades de leche; cada dosis era de 3 c.c. y administrándola repetidas veces se permitía que los animales se alimentaran libremente. A partir de esta etapa, las sesiones de adiestramiento se hicieron cada tercer día y en los días intermedios no se dio alimento a los animales. En

las sesiones siguientes se administraba la primera dosis de leche y se suprimían las subsecuentes; tiempo después de haber ingerido la dosis inicial, los animales arañaban el bebedero y sólo cuando efectuaban esta maniobra se les daba más alimento. Una vez aprendida esta secuencia, fueron adiestrados a asociar dicho movimiento con la presentación de una luz intermitente que se aplicaba durante 4 segundos y, con este propósito, únicamente cuando arañaban el bebedero durante la presentación de la luz, se les administraba leche. En cada sesión se efectuaron 25 pruebas y cuando los animales respondieron correctamente al 85%, se consideró establecido el proceso de condicionamiento. El estímulo luminoso tenía una frecuencia de 10 ciclos por segundo y su presentación se hizo a través del tubo neón empotrado en el bebedero.

En un Polígrafo Grass de 4 canales se registró la actividad eléctrica cerebral durante todo el curso de los adiestramientos.

En el transcurso de los experimentos, los animales también fueron adiestrados cubriendo uno de sus ojos con un lente de contacto opaco.

Para verificar la posición de los electrodos y la sección de las comisuras cerebrales, se siguió el procedimiento descrito por Guzmán-Flores y col.⁶

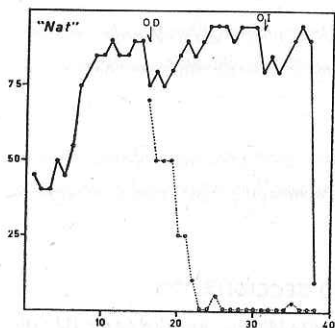
RESULTADOS

A) *Adiestramiento binocular.* Este tipo de adiestramiento se llevó a cabo manteniendo a los animales con ambos ojos descubiertos. Los dos tipos de preparaciones, es decir, los gatos con sección del quiasma óptico y los gatos con quiasma óptico y cuerpo caloso seccionados, se adiestraron inicialmente en estas condiciones experimentales. Durante las primeras sesiones de adiestramiento los animales se mostraron muy inquietos, caminaban de un lado hacia otro en el interior de la jaula, olfateaban el bebedero, lo lamían y arañaban con insistencia. Al incrementarse el número de sesiones y, consecuentemente, al irse consolidando la respuesta condicionada, se modificó el comportamiento de los animales y permanecieron quietos, es decir, sentados frente al bebedero estaban a la expectativa; sólo cuando se presentaba el estímulo luminoso arañaban el bebedero y en tal forma obtenían alimento. No se observaron diferencias temporales significativas en el aprendizaje adquirido por los animales de ambos grupos, pues en uno y otro caso respondieron correctamente al 85% de las pruebas en el transcurso de la décima a la vigésima sesión de adiestramiento (Fig. 1).

En las primeras etapas del aprendizaje, la actividad eléctrica cerebral fue de bajo voltaje y alta frecuencia. El estímulo luminoso condicionado provocaba en la corteza visual de ambos hemisferios cerebrales respuestas de amplitud variable, que mostraban tendencia a crecer durante los últimos segundos en que se aplicaba dicho estímulo. Al aproximarse los animales al bebedero para ingerir la leche,

reaparecía la actividad de bajo voltaje y alta frecuencia; ésta se interrumpía cuando se iniciaba la ingestión del alimento y era substituída por otra actividad de alto voltaje y de frecuencia igual a 8 ciclos por segundo (Fig. 2). Finalmente, esta actividad sincrónica desaparecía cuando los animales terminaban de ingerir la leche y volvían a estar a la expectativa. Durante el período en que se inició el establecimiento de la respuesta condicionada, las respuestas provocadas por el estímulo condicionado fueron más irregulares; en cambio, la actividad eléctrica

QUIASMA SECCIONADO



QUIASMA Y CUERPO CALLOSO SECCIONADOS

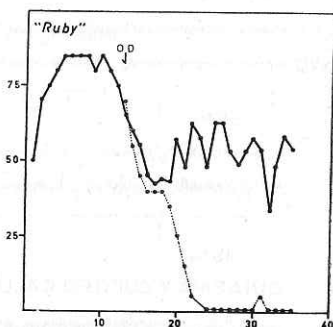


FIG. 1. *Curvas de condicionamiento.* En las abscisas, sesiones de adiestramiento. En las ordenadas, el por ciento de las respuestas condicionadas. En el trazo continuo están representadas las respuestas al estímulo positivo y el trazo punteado corresponde a la curva de las respuestas al estímulo negativo. En OD se inició el adiestramiento monocular colocando en el ojo derecho la lente opaca y en OI se cambió al ojo izquierdo la misma lente continuando el adiestramiento monocular.

cerebral, registrada durante y después de la ingestión del alimento, se hizo más sincrónica variando su frecuencia de 8 a 12 ciclos por segundo (Figs. 2 y 3). Alcanzado el nivel de criterio, es decir, cuando los animales respondieron correctamente al 85% de las pruebas, el predominio de la actividad sincrónica se hizo aún más acentuado; aparecía desde el momento en que los animales eran colocados en la cámara de experimentación y persistía durante todo el curso de los adiestramientos. Cuando los animales, quedaban saciados al terminar la sesión, desaparecía la actividad eléctrica hipersincrónica y, asimismo, cuando se provocó la extinción del reflejo condicionado, desapareció la actividad sincrónica (Fig. 4). Estas modificaciones de la actividad eléctrica cerebral, concomitantes al pro-

ceso de condicionamiento, se presentaron tanto en la corteza visual de ambos hemisferios como en la formación reticular mesencefálica y fueron esencialmente iguales en los animales de los dos grupos estudiados (Figs. 3, 4 y 5).

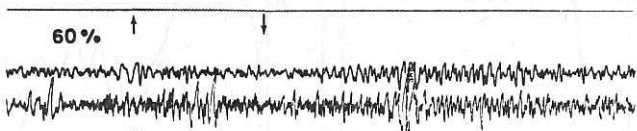
B) *Adiestramiento monocular en gatos con sección del quiasma óptico.* Varias sesiones después de haberse obtenido el establecimiento de la respuesta condicionada, se prosiguió el adiestramiento de los animales cubriendo uno de sus ojos con el lente opaco. Asimismo, a partir de la primera sesión efectuada en estas

ENTRENAMIENTO BINOCULAR

QUIASMA SECCIONADO

CxVI

CxVD



85%

QUIASMA Y CUERPO CALLOSO SECCIONADOS



65%



100%

1seg

FIG. 2. Actividad eléctrica cortical de las áreas visuales durante el adiestramiento binocular de los animales con sección del quiasma óptico y con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados. En ambos casos, la actividad sincrónica de alto voltaje aparece en las dos cortezas visuales instantes después de la presentación del estímulo condicionado. CxVI: corteza visual izquierda, CxVD: corteza visual derecha. Los porcentajes corresponden a las respuestas condicionadas correctas obtenidas en cada uno de los casos que se ilustran.

condiciones, los animales fueron adiestrados a discriminar el estímulo luminoso condicionado de otro estímulo luminoso negativo, siendo el último de mayor intensidad y de menor duración y frecuencia que el primero. En estas circunstancias disminuyó el número de respuestas correctas a la presentación del estímulo condicionado y, simultáneamente, se observó que los animales respondían al estímulo luminoso negativo (Fig. 1). Además, durante este período, ambas cortezas visuales continuaron presentando el ritmo hipsincrónico, de 8 a 12 por segundo,

QUIASMA SECCIONADO

BINOCULAR

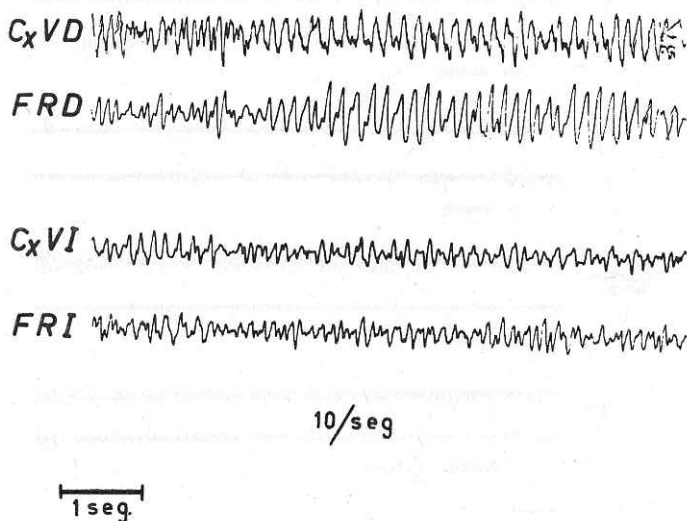


FIG. 3. Actividad eléctrica cerebral registrada durante el condicionamiento de un gato con sección del quiasma óptico. En cada una de las derivaciones se observa claramente el ritmo hipsincrónico característico del adiestramiento binocular, CxVD: corteza visual derecha, CxVI: corteza visual izquierda, FRD y FRI: formación reticular mesencefálica.

QUIASMA SECCIONADO

BINOCULAR

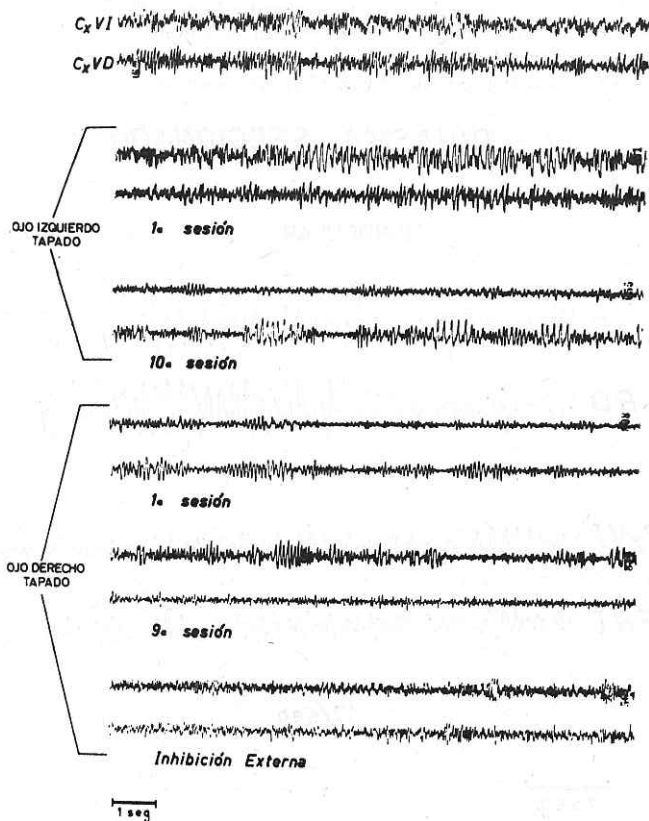


FIG. 4. Actividad eléctrica de las áreas visuales durante el condicionamiento de un gato con sección del quiasma óptico. Los dos trazos superiores muestran el ritmo hipersincrónico que se presenta en ambas cortezas visuales durante el adiestramiento binocular. Colocando en el ojo izquierdo el lente opaco, durante la primera sesión de adiestramiento persiste el mismo patrón de actividad eléctrica. Al incrementarse el número de sesiones, la

QUIASMA Y CUERPO CALLOSO SECCIONADOS

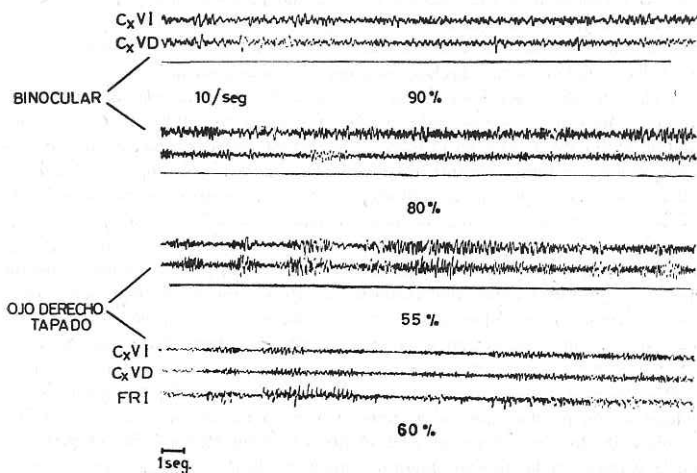


FIG. 5. Actividad eléctrica cerebral obtenida en diferentes condiciones experimentales de un gato con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados. Los dos primeros registros fueron tomados durante el adiestramiento binocular. Obsérvese que en uno y otro caso, es notable el predominio de la actividad sincrónica en ambas cortezas visuales. Continuando el adiestramiento del mismo animal después de haberle colocado en el ojo derecho la lente opaca, decreció el número de respuestas condicionadas y, además, el ritmo hipersincrónico de alto voltaje se presentó mezclado con otra actividad de alta frecuencia y bajo voltaje. Como puede verse en el registro inferior, este efecto se hizo aparente en ambas cortezas visuales y en la formación reticular. CxVI: corteza visual izquierda, CxVD: corteza visual derecha, FRI: formación reticular. Los porcentajes corresponden a las respuestas condicionadas obtenidas en cada uno de los registros que se ilustran.

(De la página anterior)

actividad sincrónica desaparece de la corteza visual izquierda y sólo se presenta en la corteza visual del hemisferio opuesto. Cambiando al ojo derecho la lente opaca, durante la primera sesión no se modifica significativamente el patrón anterior de actividad eléctrica; pero al continuar los adiestramientos, dicho patrón se invierte, la actividad sincrónica desaparece de la corteza visual derecha y sólo se presenta en la corteza visual del hemisferio opuesto. En los dos trazos inferiores se observa que estas diferencias existentes entre la actividad eléctrica de ambas cortezas visuales, desaparecen con la extinción del reflejo condicionado. CxVI: corteza visual izquierda, CxVD: corteza visual derecha.

característico del adiestramiento binocular (Fig. 4). En las sesiones de adiestramiento subsecuentes, se fue estableciendo en forma progresiva el número de respuestas correctas a la presentación del estímulo condicionado y una vez efectuada la séptima u octava sesión, se recuperó el nivel de criterio y, al mismo tiempo, quedó establecida la diferenciación entre ambos estímulos luminosos (Fig. 1). Coincidiendo con estos hechos, en la corteza visual homolateral al ojo cubierto con el lente, desapareció en forma progresiva el ritmo hipsincrónico de alto voltaje y de 8 a 12 por segundo, siendo substituido por otra actividad de bajo voltaje y alta frecuencia; en cambio, en la corteza visual homolateral al ojo funcionando, se continuó presentando dicho ritmo hipsincrónico (Fig. 4). Estas diferencias observadas en la actividad eléctrica de ambas cortezas visuales se hicieron más notables al incrementarse el número de adiestramientos.

Varias sesiones después de haberse restablecido el nivel de criterio se cambió, al otro ojo de los animales, el lente de contacto y en los primeros adiestramientos efectuados en estas condiciones, también decreció el número de respuestas correctas a la presentación del estímulo condicionado. Sin embargo, en estos casos los animales ya no respondieron a la presentación del estímulo luminoso negativo (Fig. 1). Durante este período, la asimetría existente en la actividad eléctrica de ambas cortezas visuales presentaba el mismo patrón, es decir, la corteza homolateral al ojo previamente funcionando, que en la nueva situación correspondía al ojo cubierto con el lente, persistía el ritmo hipsincrónico y, por el contrario, en la corteza del hemisferio opuesto se mantenía la actividad desincronizada de bajo voltaje y alta frecuencia (Fig. 4). En las sesiones de adiestramiento subsiguientes, el número de respuestas correctas se incrementó en forma gradual y, al mismo tiempo, la asimetría existente entre ambas cortezas visuales se invirtió en forma progresiva. Así, una vez restablecido el nivel de criterio, en el área visual correspondiente al hemisferio del ojo funcionando se presentó el ritmo hipsincrónico de alto voltaje, y de 8 a 12 ciclos por segundo y en la misma área, del hemisferio homolateral al ojo cubierto, apareció la actividad de bajo voltaje y alta frecuencia (Fig. 4).

C) *Adiestramiento monocular en gatos con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados.* Hemos dicho que durante el adiestramiento binocular, los animales de este grupo presentaron un comportamiento muy similar al de los animales que sólo tenían seccionado el quiasma óptico, pues en ambos casos la adquisición de la respuesta condicionada y el desarrollo del patrón electroencefalográfico, no mostraron diferencias significativas (Fig. 2). Sin embargo, durante el adiestramiento monocular ambos grupos de animales se comportaron en forma distinta y, asimismo, se observaron diferencias importantes en la actividad eléctrica cerebral registrada en uno y otro caso. Cuando se inició el adiestramiento monocular de los animales con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados, decreció

considerablemente el número de respuestas correctas a la presentación del estímulo condicionado, y en los días subsiguientes las curvas de condicionamiento mostraron grandes oscilaciones por debajo del nivel de criterio, el cual no volvió a recuperarse mientras los animales fueron sometidos a este tipo de adiestramiento (Fig. 1). En estos casos, la actividad eléctrica registrada en ambas cortezas visuales mostró un predominio del ritmo hipsincrónico de 8 a 12 por segundo, mezclado con actividad de alta frecuencia y bajo voltaje (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Durante el adiestramiento binocular y en los dos tipos de preparaciones en que se estudió la correlación entre la actividad eléctrica cerebral y el comportamiento condicionado, se observó que simultáneamente a la adquisición y establecimiento de la respuesta condicionada, aparecía un ritmo hipsincrónico en la corteza visual primaria de ambos hemisferios y en la formación reticular. Este ritmo se presentó al mismo tiempo en ambas estructuras cerebrales y su frecuencia fue muy semejante a la del estímulo luminoso condicionado. Por su parte, John y Killam⁸ han descrito que en las primeras etapas del condicionamiento, el ritmo hipsincrónico sólo aparece en la vía visual específica y que posteriormente, cuando la respuesta condicionada ha quedado bien establecida, dicho ritmo se deriva a las áreas cerebrales de asociación. Hemos visto que en las etapas iniciales del condicionamiento, la actividad eléctrica cerebral de frecuencia semejante a la del estímulo luminoso condicionado, sólo se presenta durante el tiempo en que se aplica el mismo estímulo. Más tarde, al establecerse la respuesta condicionada, el ritmo se presenta desde el momento en que los animales son colocados en la cámara de experimentación y persiste durante todo el tiempo en que transcurre el adiestramiento. Cuando los animales quedan saciados al final de la sesión, desaparece la actividad eléctrica hipsincrónica y, asimismo, cuando se produce la extinción del reflejo condicionado, simultáneamente desaparece tal actividad. No obstante estos resultados, la presencia de un ritmo de frecuencia semejante a la del estímulo condicionado no implica, necesariamente, que el sistema nervioso central codifique la información visual en forma de un ritmo semejante al que presentan las estructuras involucradas en el proceso y almacenamiento de la información recibida. En efecto, se ha descrito que tanto en la corteza visual como en la formación reticular, se presenta un ritmo hipsincrónico de 4 a 12 por segundo durante ciertos patrones de conducta aprendida, en los cuales el estímulo condicionado no ha sido necesariamente una luz de frecuencia semejante a la de dicho ritmo.^{13, 14} Sin embargo, la dominancia de un ritmo electroencefalográfico de la misma frecuencia que el estímulo condicionado, indica que las estructuras nerviosas en que se manifiesta reciben la información

visual presentada, particularmente si al cambiar la frecuencia de dicho estímulo se modifica en forma simultánea la del ritmo cerebral correspondiente. Así pues, este procedimiento de estudio es útil para explorar las estructuras centrales que intervienen en el proceso de condicionamiento, si bien la ausencia de tales ritmos en otras estructuras, no excluye su participación en el desarrollo y mantenimiento de las respuestas condicionadas.

Se ha descrito que en los animales con sección del quiasma óptico, en los cuales el proceso de condicionamiento se ha establecido presentando a un solo ojo el estímulo condicionado, la tarea aprendida por el hemisferio correspondiente al ojo funcionante se transfiere al hemisferio opuesto.^{15, 19} En nuestros experimentos los gatos con sección del quiasma, previamente condicionados con ambos ojos descubiertos, presentaron una caída en el número de respuestas condicionadas cuando se cubrió con el lente opaco uno de sus ojos. Aunque este fenómeno pudiera interpretarse como una inhibición del condicionamiento provocada por la falta de habituación a llevar el lente, tal explicación es poco admisible, pues hemos visto que al cambiar el lente de uno a otro ojo, se presentó una caída semejante en el desarrollo correcto de las respuestas condicionadas y además, los niveles de criterio también se recuperaron en un tiempo semejante.

Durante el adiestramiento binocular de los animales con quiasma seccionado, ambos hemisferios cerebrales reciben separadamente la información visual a través de la vía específica correspondiente. Asimismo, la información recibida por el sistema nervioso central se integra en diversas estructuras superiores y cuando en las citadas condiciones experimentales se cubre uno de los ojos, es posible que el patrón de actividad espacial en el cerebro se modifique, dando lugar a un fenómeno de generalización semejante al que se origina cuando se presentan estímulos condicionados de índole semejante. De acuerdo con John y Killam,⁸ los animales condicionados a la presentación de un estímulo luminoso de 10 ciclos por segundo, muestran un ritmo hipsincrónico de igual frecuencia localizado a las áreas visuales. Si en estas circunstancias se presenta otra luz intermitente de 6.8 por segundo, los animales responden con error a este nuevo estímulo y el ritmo hipsincrónico de 10 por segundo se generaliza a todo el cerebro. Además, al reforzar la luz intermitente de 6.8 por segundo, las curvas de condicionamiento recuperan sus niveles originales, simultáneamente la actividad eléctrica cerebral presenta un nuevo ritmo de igual frecuencia al de dicho estímulo y finalmente, esta actividad se localiza a las áreas visuales específicas. Por otra parte, nosotros observamos que al cubrir un ojo de los animales con sección del quiasma óptico, éstos continuaron respondiendo a la presentación del estímulo condicionado; pero en estos casos, se incrementó el número de respuestas incorrectas y además, no se modificó la actividad eléctrica hipsincrónica que, en ese momento presentaban ambas cortezas visuales y la formación reticular me-

sencefálica. Al continuar los adiestramientos, el número de respuestas correctas ascendió hasta alcanzar nuevamente el nivel de criterio y en estas condiciones, la actividad hipsincrónica se localizó a la corteza homolateral al ojo funcioante en tanto que, en el área visual homolateral al ojo cubierto con el lente, dicho ritmo desapareció y fue substituido por otra actividad de alta frecuencia y bajo voltaje. Así pues, a partir de estas modificaciones en la localización del ritmo hipsincrónico y considerando la similitud de estos resultados con los obtenidos por John y Killam,⁸ pensamos que las alteraciones que se presentan al cambiar la situación de adiestramiento binocular al monocular, en los animales con sección del quiasma, se deben a un fenómeno de generalización originado por cambios en el patrón espacial de actividad de las vías visuales.

Arduini y col.^{1,2} han demostrado que en los animales cuyos ojos se han adaptado a la obscuridad, aumenta la descarga del nervio óptico y que a su vez, esta descarga produce la desincronización del electroencefalograma. La desincronización que se presenta en la actividad eléctrica del hemisferio homolateral al ojo cubierto con el lente, durante el adiestramiento monocular de los animales con sección del quiasma, pudiera aplicarse al incremento de la descarga centrípeta del ojo en que se coloca el lente. Sin embargo, esta atribución es poco aceptable, pues hemos visto que durante el adiestramiento monocular de los animales con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados, no se observó ninguna desincronización de la actividad eléctrica cortical en ambos hemisferios cerebrales. Estos mismos resultados indican, además, que los impulsos que viajan por la vía inespecífica y en particular a través de la formación reticular, no son los responsables de tal desincronización ya que en los animales con ambas comisuras seccionadas, persiste la acción difusa de dichos impulsos sobre la corteza de los dos hemisferios y, sin embargo, la actividad eléctrica cortical no presenta signos de desincronización durante el adiestramiento monocular de los mismos animales.

En los trabajos de Sperry y su escuela,^{19, 20} se ha propuesto que una de las funciones del cuerpo calloso consiste en transferir la información de uno a otro hemisferio. Considerando el desarrollo y localización de la actividad eléctrica hipsincrónica, nuestros experimentos muestran que en los animales con sección de las comisuras cerebrales, la información visual recibida por uno de los hemisferios a través de la vía específica correspondiente, no se transfiere al hemisferio opuesto. Durante el adiestramiento monocular de los gatos con quiasma seccionado y con integridad del cuerpo calloso, fundamentalmente se observó que mientras persiste el ritmo hipsincrónico en ambas cortezas visuales, existe una falla en el condicionamiento y que cuando este ritmo desaparece del hemisferio cerebral que no recibe la información directa del estímulo condicionado, otra vez se desarrolla correctamente la respuesta condicionada. En el adiestramiento monocular de los gatos con el quiasma y el cuerpo calloso seccionados, tal fenómeno

no sucede, pues en estos casos siempre existe un déficit importante en el desarrollo de las respuestas condicionadas y, asimismo, el ritmo hipsincrónico se mantiene sin cambios significativos en la corteza visual de los dos hemisferios cerebrales. Esta diferencia de efectos, existente entre ambos tipos de preparaciones, sugiere la posibilidad de que el cuerpo calloso actúe borrando el ritmo hipsincrónico que se presenta en la corteza del hemisferio que no recibe la información visual a través de la vía específica. Por otra parte, en experimentos realizados por Bremer,³ se ha demostrado que los impulsos que viajan por el cuerpo calloso facilitan los potenciales corticales provocados por la estimulación aferente, lo cual permite suponer que la actividad cortical que se genera en uno de los hemisferios y que se transmite al hemisferio opuesto, a través del cuerpo calloso, facilita recíprocamente la actividad que provoca la llegada de los impulsos que viajan por la vía específica. Durante el adiestramiento monocular de los animales con sección del quiasma óptico, la vía específica correspondiente al ojo funcionante mantiene una actividad rítmica de frecuencia similar a la del estímulo condicionado y, al mismo tiempo, la vía específica homolateral al ojo cubierto con el lente se encuentra sometida a una descarga constante de las fibras "off" del nervio óptico. En estas circunstancias, al facilitarse recíprocamente ambas cortezas visuales a través de los impulsos que viajan por el cuerpo calloso, se produciría una tendencia a establecerse un ritmo cortical muy semejante al que transita en los relevos subcorticales de la vía visual correspondiente.

Durante el adiestramiento binocular de los animales con quiasma óptico y cuerpo calloso seccionados, no se apreció ningún déficit en su capacidad de aprendizaje y al quedar bien establecido el comportamiento condicionado, la actividad eléctrica cortical de ambos hemisferios cerebrales presentó un ritmo hipsincrónico semejante. A partir de la primera sesión de adiestramiento monocular en la cual se cubrió uno de los receptores visuales, se observó una caída importante en el número de respuestas condicionadas y, en oposición a los animales con quiasma seccionado, en las sesiones subsecuentes las curvas de condicionamiento no recuperaron el nivel de criterio. Además, no se apreciaron cambios significativos en el ritmo hipsincrónico que ya presentaban ambas cortezas visuales.

Así pues, los resultados obtenidos indican que para que se imprima una huella de memoria en el cerebro, es decir, para que se establezca el ritmo hipsincrónico, es necesario que la información llegue a la corteza cerebral a través de la vía específica. Por otra parte, la estrecha correlación que existe entre la presencia del ritmo hipsincrónico y el establecimiento del comportamiento condicionado, permite suponer que dicho ritmo constituye un signo electrofisiológico del almacenamiento de información en el cerebro. Es posible, además, que al persistir el ritmo sincrónico en la actividad eléctrica cortical, se establezca cierto conflicto

con la información presente, dando lugar a un déficit en el desarrollo del comportamiento condicionado. Pensamos, por lo tanto, que para la ejecución de la respuesta condicionada, se requiere que la información previamente adquirida se encuentre en concordancia con la información presente dada por la situación experimental y, fundamentalmente, por las características espacio temporales del estímulo condicionado.

REFERENCIAS

1. Arduini, A.: *The tonic discharge of the retina and its central effects*. En: G. Moruzzi, A. Fessard and H. H. Jasper (Ed.) *Progress in Brain Research*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1963. Vol. I. pp. 184-203.
2. Arduini, A. y Hirao, T.: *On the mechanism of the ECG sleep patterns elicited by acute visual deafferentation*. Arch. ital. Biol., 97: 140-155, 1959.
3. Bremer, F.: *Physiology of the corpus callosum*. Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis. 36: 424-448, 1958.
4. Clemente, C. D.; Sterman, M. B. y Wyrwicka, W.: *Postreinforcement EEG synchronization during alimentary behavior*. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 16: 355-365, 1964.
5. Gluck, H. y Rowland, V.: *Defensive conditioning of electrographic arousal with delayed and differentiated auditory stimuli*. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 11: 424-448, 1958.
6. Guzmán-Flores, C.; Alcaraz, M. y Fernández-Guardiola, A.: *Rapid procedure to localize electrodes in experimental neurophysiology*. Bol. Inst. Estud. Méd. Biol., Méx., 16: 29-31, 1958.
7. John, E. R.: *High nervous functions: Brain functions and learning*. Ann. Rev. Physiol., 23: 451-484, 1961.
8. John, E. R. y Killam, K. F.: *Electrophysiological correlates of avoidance conditioning in the cat*. J. Pharmacol. exp. Ther., 125: 252-274, 1959.
9. Kogan, A. B.: *The manifestations of processes of higher nervous activity in the electrical potentials of the cortex during free behavior in animals*. En: H. H. Jasper and G. D. Smirnov (Ed.) *The Moscow Colloquium on EEG of Higher Nervous Activity*. Electroenceph. clin. Neurophysiol. Suppl. 13: 51-64, 1960.
10. Livanov, M. N. y Ryabinovskaya, A. M.: *Concerning localization of changes in electrical processes of the cerebral cortex of the rabbit during the formation of a conditioned defensive reflex to a rhythmic stimulus*. J. Physiol., USSR., 33: 523-534, 1947. (Citado por Morrell¹¹).
11. Magni, F.; Melzack, R. y Smith, C. J.: *A stereotaxic method for sectioning the corpus callosum in cat*. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 12: 517-518, 1960.
12. Meikle, T. H. y Sechzer, J. A.: *Interocular transfer of brightness, discrimination in split brain cats*. Science, 132: 734-735, 1960.
13. Morrell, F.: *Electrophysiological contributions to the neural basis of learning*. Physiol. Rev., 41: 443-494, 1961.
14. Morrell, F.; Naquet, R. y Gastaut, H.: *Evolution of some electrical signs of conditioning. Part I. Normal cat and rabbit*. J. Neurophysiol., 20: 574-587, 1957.
15. Myers, R. E.: *Interocular transfer of pattern discrimination*. J. Comp. Physiol. Psychol., 48: 470-473, 1955.
16. Myers, R. E.: *Corpus callosum and interhemispheric communication: enduring memory effects*. Fed. Proc., 16: 398, 1957.
17. Myers, R. E.: *Localization of function in the corpus callosum*. Arch. Neurol., 1: 74-77, 1959.
18. Myers, R. E.: *Function of corpus callosum in interocular transfer*. Brain, 79: 358-363, 1959.

19. Myers, R. E. y Sperry, R. W.: *Contralateral mnemonic effects with ipsilateral sensory inflow*. Fed. Proc., 15, 1956.
20. Sperry, R. W.: *Cerebral organization and behavior*. Science, 133: 1749-1757, 1961.
21. Yoshii, N.; Matsumoto, J.; Ogura, H.; Shimokochi, M.; Yamaguchi, D. y Yamasaki, H.: *Conditioned reflex and electroencephalography*. En: H. H. Jasper and G. D. Smirnov (Ed.) *The Moscow Colloquium on EEG of Higher Nervous Activity*, Electroenceph. clin. Neurophysiol. Suppl., 13: 199-210, 1960.
22. Young, J. Z.: *Growth and plasticity in the nervous system*. Proc. Roy. Soc. B., 139: 18-37, 1951.