

**RELACIONES INTERHEMISFERICAS DURANTE EL APRENDIZAJE
EN EL GATO CON SECCION UNILATERAL DEL TRACTO OPTICO**

**Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas**

Facultad de Ciencias

por Santiago Martinich L

Profesor guía: Dr. Gian G. Mascetti

Profesor patrocinante: Dr. Humberto Maturana R.



Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N
T E S I S D E M A G I S T E R

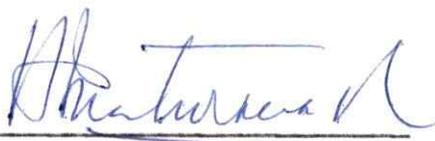
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

SANTIAGO DOMINGO MARTINICH LEAL

ha sido aprobada por la comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas.

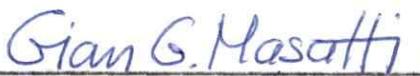
Patrocinante de Tesis

Dr. Humberto Maturana R.



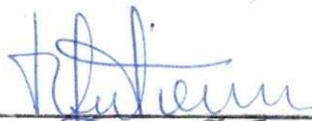
Director de Tesis

Dr. Gian G. Mascetti

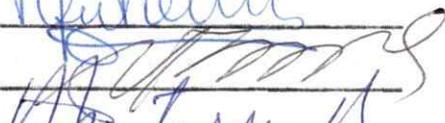


Comisión Informante de Tesis

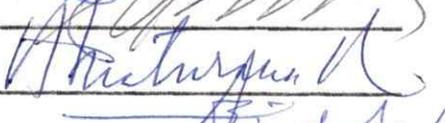
Dr. Orlando Gutiérrez C.



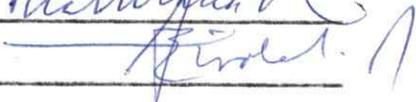
Dr. Fernando Lolas S.



Dr. Humberto Maturana R.



Dr. Ennio Vivaldi





INDICE DE MATERIAS

RESUMEN	i
INTRODUCCION	1
1. Bilateralidad y Sistema Nervioso	1
2. Relaciones Interhemisféricas y aprendizaje en animales ..	4
3. Cerebro completo versus un hemisferio	8
4. La preparación con sección de tracto óptico (STO)	11
MATERIALES Y METODOS	15
1. Sujetos	15
2. Cirugía e Histología	15
2.1. Sección de Cuerpo Calloso	15
2.2. Sección de Tracto Óptico	16
2.3. Histología	17
3. Técnica de Aprendizaje	18
4. Diseño experimental	22
4.1. Estudio de relaciones interhemisféricas	22
4.2. Comparación de vías binocular y monoculares	24
5. Análisis de Resultados	24
ESTUDIO DE RELACIONES INTERHEMISFERICAS	26
1. Grupo I	26
1.1. Sujetos	26
1.2. Secuencia Experimental	26
1.3. Resultados	27
1.3.1. Gatos Condición Normal	27
1.3.2. Gatos POST STO	29



1.3.3. Gatos POST STD-SCC	31
1.4. Discusión	33
1.4.1. Aprendizaje de inversión después de la STD	33
1.4.2. Aprendizaje después de la SCC	49
2. Grupo II	53
2.1. Sujetos	53
2.2. Secuencia Experimental	53
2.3. Resultados	53
2.3.1. Gatos condición normal	53
2.3.2. Gatos POST STD	53
2.3.3. Gatos POST STD-SCC	56
2.4. Discusión	57
2.4.1. Aprendizaje después de la STD	57
2.4.2. Aprendizaje después de la SCC	59
3. Grupo III	64
3.1. Grupo III A	64
3.1.1. Sujetos Grupo III A	64
3.1.2. Secuencia experimental Grupo III A	64
3.1.3. Resultados	64
3.1.3.1. Gatos Condición Normal	64
3.1.3.2. Gatos POST SCC	65
3.1.3.3. Gatos POST STD-SCC	67
3.2. Grupo III B	68
3.2.1. Sujetos Grupo III B	68
3.2.2. Secuencia Experimental Grupo III B	68
3.2.3. Resultados	69

3.2.3.1. Gatos Condiciones Normales	69
3.2.3.2. Gatos POST STO-SCC	69
3.3. Discusión	71
4. Grupo IV	78
4.1. Sujetos	78
4.2. Secuencia experimental.....	78
4.3. Resultados: Gatos POST STO-SCC.....	78
4.4. Discusión	81
5. Resumen Grupos I-IV	84
6. Histología	87
COMPARACION DE CONDICIONES BINOCULAR, MONOCULAR CRUZADA Y MONOCULAR NO CRUZADA	89
1. Secuencia Experimental	89
2. Resultados	90
DISCUSION GENERAL	94
1. Monocularidad versus Binocularidad en el gato con Sección de Tracto Optico	94
2. Relaciones Interhemisféricas	100
2.1. Interpretación de los Resultados	100
2.1.1. Grupo I	102
2.1.2. Grupo II	106
2.1.3. Grupo IIIa,b	108
2.1.3. Grupo IV	110
2.2. Coordinación e Interferencia hemisférica: Visión Final	111
2.2.1. Cuerpo calloso intacto	114

2.2.1. Cuerpo calloso seccionado	117
RESUMEN Y CONCLUSIONES	126
REFERENCIAS	129

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Fig. 1	Aparato de entrenamiento	19
Fig. 2	Figuras usadas para discriminaci3n	20
Tabla 1	Grupo I: Errores totales en tareas L-D y H-V	28
Tabla 2	Grupo I: Ensayos para llegar a criterio en tareas L-D y H-V	28
Tabla 3	Grupo I: Comparaci3n entre Condiciones Normales y Postoperatorias	28
Fig. 3	Esquema experimental del Grupo I	37
Tabla 4	Grupo II: Errores totales en tareas L-D y H-V ...	54
Tabla 5	Grupo II: Ensayos para llegar a criterio en tareas L-D y H-V	54
Tabla 6	Grupo II: Comparaci3n entre condiciones Normales y Postoperatorias	54
Fig. 4	Esquema experimental del Grupo II	58
Tabla 7	Grupo IIIA: Errores totales en tareas L-D y H-V	66
Tabla 8	Grupo IIIA: Ensayos para llegar a criterio en tareas L-D y H-V	66
Tabla 9	Grupo IIIA: Comparaci3n entre condiciones Normales y Postoperatorias	66
Tabla 10	Grupo IIIB: Errores totales en tareas L-D y H-V	70
Tabla 11	Grupo IIIB: Ensayos para llegar a criterio en tareas L-D y H-V	70

Tabla 12	Grupo IIIB: Comparación entre condiciones Normales y Postoperatorias	70
Fig. 5	Esquema experimental del Grupo IIIA	73
Fig. 6	Esquema experimental del Grupo IIIB	73
Tabla 13	Grupo IV: Errores totales en tareas L-D y H-V ...	80
Tabla 14	Grupo IV: Ensayos para llegar a criterio en tareas L-D y H-V	80
Tabla 15	Grupo IV: Comparación entre condiciones Normales y Postoperatorias	80
Fig. 7	Esquema experimental del Grupo IV	82
Tabla 16	Resumen de los Grupos I-IV	85
Fig. 8	Histología: secciones coronales	88
Tabla 17	Binocularidad versus Monocularidad en Gatos con STD: Errores en tareas de inversión	91
Tabla 18	Binocularidad versus Monocularidad en Gatos con STD: Errores en tests de retención	92
Fig. 9	Proyecciones retinianas en el Gato con STD	95
Fig. 10	Aferencias retinianas al Colículo superior	95

RESUMEN

En los estudios de experiencia visual y relaciones interhemisféricas en animales, se han utilizado en general sujetos con sección de quiasma óptico, lo que priva a cada hemisferio de un porcentaje importante de aferencias.

El propósito principal de este trabajo fue examinar modos de relación interhemisférica en el gato con sección de tracto óptico durante el aprendizaje de tareas de discriminación visual. Esta operación elimina totalmente las aferencias visuales directas a un hemisferio (hemisferio deaferentado) dejando intactas las del otro hemisferio (hemisferio normal).

El énfasis se situó en la comparación del rendimiento con participación de uno o dos hemisferios y en como el resultado dependía de la experiencia previa de cada uno de ellos. Se incluye la comparación de los efectos de experiencias directas o indirectas sobre un hemisferio, problema tratado frecuentemente como contraste de "engramas" uni o bilaterales.

Un segundo aspecto fue comparar indirectamente esta preparación con la de quiasma seccionado, evaluándose en el gato con sección del tracto óptico los rendimientos en condiciones binocular y monocular con empleo de vías

visuales cruzada y no cruzada.

Se propone que para una interpretación adecuada de la dinámica interhemisférica es necesario considerar la experiencia de cada hemisferio. De este modo resulta que el rendimiento de un animal en condición unilateral, es decir con participación de un sólo hemisferio (cuerpo calloso y tracto óptico seccionados) no puede evaluarse exclusivamente en términos de una contribución invariable por parte del hemisferio intacto, como se esperaría de los enunciados de la ley de acción de masas.

Al contrario, pueden darse situaciones tanto de dominancia del hemisferio normal como de interferencia del hemisferio deaferentado.

Finalmente, se encuentra que las tareas propuestas pueden ser aprendidas por gatos con sección de tracto óptico con igual rapidez utilizando la condición binocular o las condiciones monoculares asociadas a la vía visual cruzada o a la vía no cruzada. Esto sugiere, entonces, que gatos con sección de quiasma óptico, en los cuales se halla intacta sólo la vía no cruzada, podrían presentar un rendimiento equivalente. Varios autores han propuesto, sin embargo, que estos gatos presentarían déficits a causa de la eliminación de las fibras cruzadas. En relación a esto, los datos del presente estudio indican que el déficit que pueda presentarse después de la supresión de esa vía no se debería a la hemianopsia parcial producida por ella, sino a posibles

alteraciones estructurales y funcionales provocadas por la deaferentación a niveles talámico, mesencefálico y/o cortical.

INTRODUCCION

1. BILATERALIDAD Y SISTEMA NERVIOSO

Una de las características más notorias del sistema nervioso de los animales superiores es la disposición doble y simétrica de sus estructuras, entre las que se destacan los dos hemisferios cerebrales. Cada hemisferio se relaciona con el cuerpo y el espacio sensorial de modo que es afectado principalmente por estímulos de la región contralateral y, a la vez, cada uno de ellos ejerce control motor casi exclusivamente sobre la mitad opuesta del cuerpo. Anatómicamente, los dos hemisferios están conectados por sistemas de fibras comisurales, de los cuales el más notable es el cuerpo calloso, que conecta áreas corticales de cada lado. Como este esquema de conexiones bilaterales a través de la línea media se repite a lo largo del sistema nervioso, ambos hemisferios se interconectan también indirectamente por vías comisurales existentes a otros niveles.

Cada hemisferio es una unidad morfológica y funcional que puede generar en forma independiente una gran gama de conductas. Así lo demuestran numerosas observaciones de casos clínicos y experimentales en los que opera uno solo de ellos. Como ejemplo, evidencias tempranas provenientes de

experimentos en los que se hacían lesiones restringidas a un hemisferio, mostraban que éstas podían ser compensadas por las regiones homólogas del hemisferio intacto (Downer, 1961; Gazzaniga, 1975; Gazzaniga y Le Doux, 1978). De esto se desprende que la actividad unilateral podría bastar para mediar una conducta normal. Por otra parte es sabido que un animal puede recuperarse notablemente después de la eliminación total de un hemisferio, en particular, si la lesión se produce en sujetos jóvenes (Dimond, 1977; Gazzaniga, 1975; Gazzaniga y Le Doux, 1978).

A partir de publicaciones de Broca y de Wernicke (ver Moscovitch, 1979; Geschwind y Galaburda, 1985), se hizo evidente que en el hombre existía una situación de excepción. Las lesiones en regiones temporales del hemisferio izquierdo, pero no en el derecho, ocasionaban pérdidas de facultades lingüísticas (afasias). Aunque los casos de recuperación no son infrecuentes, especialmente si el daño ocurre a edad temprana (Smith, 1966; Smith y Burklund, 1969), se aceptaría, en general, que una parte de las alteraciones sería irrecuperable y que el hemisferio derecho, no especializado en ellas, sería incapaz de generar conductas de este tipo. De este hecho han surgido los conceptos de asimetría funcional y de dominancia hemisférica en el cerebro humano, cuya aplicación se ha extendido de modo que es usual asignar a cada hemisferio un rol diferencial sobre una serie de facultades (Gazzaniga, 1970;

Milner, 1974; Sperry, 1974; Whitaker y Djemann, 1977).

Todo lo anterior ha llevado al planteamiento de numerosas interrogantes centradas principalmente en torno a tres aspectos. Uno es la comparación de las propiedades de los dos hemisferios: ¿cuál es la naturaleza de la asimetría funcional del cerebro humano?, ¿está presente en otras especies?, ¿cuál es el grado de participación de cada hemisferio en diversas conductas? (Gazzaniga, 1970; Milner, 1974; Sperry, 1974; Dimond, 1977; Moscovitch, 1979; Nottebohm, 1979; Walker, 1980; Weiskrantz, 1980; Geschwind y Galaburda, 1985). Otro se refiere a la comparación de las propiedades de un hemisferio con las de un cerebro completo: ¿cuáles son las limitaciones de la mediación unilateral (monohemisférica) de una conducta?, ¿qué ventajas representa la duplicación de funciones en un cerebro? (Robinson y Voneida 1970; Voneida y Robinson, 1971; Sechzer, 1964, 1970). Un tercer aspecto se orienta hacia la naturaleza de las relaciones interhemisféricas: ¿cuáles son los procesos mediados por las fibras comisurales?, ¿cómo se coordinan los procesos de ambos hemisferios de modo que surja la actividad cerebral como un fenómeno unitario e integrado, que en el hombre aparece manifiesto como la unidad mental de cada individuo?.

Los estudios que han permitido contestar algunas de esas preguntas se han realizado en sujetos "cerebro dividido" (Cuenod, 1972; Sperry, 1961, 1968, 1974; Gazzaniga, 1970). Esta preparación consiste en la sección completa del cuerpo caloso y la unilateralización de estímulos visuales o somestésicos. Eso permite evaluar independientemente las operaciones de cada uno de los hemisferios por separado. Los resultados iniciales obtenidos en pacientes con sección del cuerpo caloso (Bogen y cols. 1965; Gazzaniga y cols. 1965) permitieron confirmar las conclusiones obtenidas de los estudios de sujetos con lesiones y los estudios posteriores extendieron estos hallazgos (ver Gazzaniga, 1970). En general, se encontró que el hemisferio izquierdo era más eficiente en situaciones que demandaban un procesamiento verbal o analítico, mientras que el derecho lo era más en tareas que involucraban manipulación visuoespacial o un procesamiento "holístico" de alguna situación (Gazzaniga, 1970; Gazzaniga y Le Doux, 1978).

2. RELACIONES INTERHEMISFERICAS Y APRENDIZAJE EN ANIMALES

En mamíferos con decusación parcial de las vías ópticas, la situación de lateralización funcional de la experiencia visual se puede obtener mediante la sección sagital medial del quiasma óptico. Esto determina que cada ojo quede conectado solamente con su hemisferio homolateral;

la condición monocular equivale, entonces, a la condición unilateral. En gatos con sección de quiasma, las tareas de discriminación aprendidas con exposición de un solo ojo (primer ojo) podían ser realizadas normalmente empleando el otro ojo (segundo ojo) (Myers, 1955); esta transferencia interocular, interpretada como una transferencia interhemisférica, era suprimida en los animales con la sección adicional del cuerpo calloso (animales con cerebro dividido) (Myers, 1956). En estos animales la realización de la misma tarea empleando el segundo ojo exigía un entrenamiento tan prolongado como el realizado con el primer ojo (Sperry y cols. 1956). Además, un animal con cerebro dividido podía aprender sin señal de interferencia discriminaciones opuestas con cada ojo (Myers, 1956, 1959). Esto sugiere que cada hemisferio podía operar como una unidad independiente, con procesos separados de percepción, atención, aprendizaje y memoria.

El rol del cuerpo calloso en las funciones de transferencia e integración interhemisférica, revelado inicialmente por los estudios de Myers, ha sido ampliamente confirmado y se ha descrito resultados comparables en primates (Downer, 1961; Hamilton y Gazzaniga, 1964; Trevarthen, 1962, 1965) y en roedores (Levinson, 1972; Levinson y Sheridan, 1969; Russell y cols. 1978).

Un aspecto importante que surge de los estudios de Myers, es la estimación de la capacidad del cuerpo calloso para mediar una transferencia. Myers (1962, 1965) entrenó monocularmente a gatos con sección de quiasma en dos tareas de discriminación visual de distinta dificultad; las pruebas de transferencia interocular que se realizaron después de seccionar el cuerpo calloso, mostraban que había transferencia en el caso de la tarea más simple (es decir, aquella que demandaba un menor número de ensayos durante la adquisición), pero era deficiente en el caso de la tarea más difícil. Lo mismo ocurría después de lesionar el hemisferio directamente entrenado (Myers, 1958). De estos datos se concluyó que en un animal con quiasma dividido y cuerpo calloso intacto podrían establecerse durante el aprendizaje cambios funcionales específicos en uno o ambos hemisferios ["engramas" uni o bilaterales, según la terminología impuesta desde Lashley (1950)] dependiendo de las características de la tarea. Siendo así, el segundo hemisferio, que no había sido directamente expuesto a la experiencia, podría generar la conducta aprendida aún en el caso de no haber ocurrido en él la formación de engramas, mediante el acceso a los del primer hemisferio a través del cuerpo calloso.

Estos resultados, que sugieren aparentes deficiencias para la adquisición de una conducta mediada por vía callosal en comparación con el uso de la vía tálamo-cortical, han

sido objeto de controversia. Berlucchi y cols. (1978a) no encontraron diferencias en la transferencia interocular de tareas de dificultad distinta en gatos con sección de quiasma. Además, experimentos comparables a los realizados por Myers (1958), sugieren que en el segundo hemisferio pueden establecerse engramas mediados por la vía callosal, que serían aproximadamente de la misma calidad que los del primer hemisferio (Lepore y cols. 1982). Estos autores proponen que es posible inducir engramas bilaterales de modo eficiente si a los gatos se los sobreentrena después de la adquisición con el primer hemisferio.

Otro tipo de resultados muestra que ciertas discriminaciones podrían ser transferidas en ausencia de comisuras corticales, pero serían suprimidas por secciones más profundas, sugiriéndose la participación de vías subcorticales. Así ocurriría en el caso del condicionamiento a una luz intermitente (Voneida, 1963), en la discriminación de figuras con uso de refuerzo negativo (aplicación de shock) durante el entrenamiento (Sechzer, 1964, 1970), y, parcialmente, en tareas con presentación de estímulos en movimiento (Peck y cols. 1979). En el caso de discriminación de luminosidad la evidencia es controvertida, porque algunos estudios muestran la existencia de una transferencia en el gato (Meikle, 1964; Meikle y Sechzer, 1960) y en el mono (Black y Myers, 1968; Trevarthen, 1962), mientras que otros autores en estudios posteriores no han

podido confirmar esos resultados (Hamilton y Gazzaniga, 1964; Butler, 1968; Yamaguchi y Myers, 1972; Peck y cols. 1979).

3. CEREBRO COMPLETO VERSUS UN HEMISFERIO

La comparación del funcionamiento de un solo hemisferio con el de un cerebro completo no aporta resultados concordantes. En estudios de aprendizaje de inversión de tareas visuales en gatos con quiasma seccionado, Voneida y Robinson (1971) encuentran que, con visión monocular (es decir en condición unilateral) el rendimiento es menor que el de gatos normales (no operados). Por otra parte, en la condición unilateral, el rendimiento de gatos con sección de quiasma y de cuerpo calloso era superior al de los animales con sólo sección de quiasma. Finalmente, con visión binocular (es decir en condición bilateral) los gatos con sección de quiasma o con la doble sección mostraban un rendimiento semejante al de gatos normales. Los autores interpretan estos resultados como una superioridad de la mediación bihemisférica del aprendizaje con respecto a la mediación unilateral, la que se ajustaría al principio de Acción de Masa formulado por Lashley (1956). Este principio sostiene que la realización de una tarea depende de la cantidad de corteza participante, y no así de la localización de las áreas corticales involucradas; esto se desprendería de la observación de Lashley de que existiría

una relación directa entre la extensión de una lesión cortical y el déficit conductual producido, sin importar qué áreas corticales hubiesen sido lesionadas. Como los animales con cerebro dividido no presentan un déficit importante en la condición binocular, Voneida y Robinson (1971) sugirieron además que el cuerpo calloso no sería necesario para la obtención de una facilitación bihemisférica. Conclusiones semejantes obtuvieron estos autores en estudios basados en otros tipos de aprendizaje visual (Robinson y Voneida 1970).

Por su parte, Sechzer (1970), estudiando la adquisición y retención de hábitos de discriminación visual y táctil, encontró que el tiempo de aprendizaje de gatos con cerebro dividido era igual al de gatos normales cuando, de acuerdo a la tarea propuesta (discriminación de luz y oscuridad o discriminación de figuras con refuerzo negativo) se verificaba transferencia interhemisférica; si ésta no se daba (discriminación de figuras con refuerzo positivo), el tiempo requerido era aproximadamente el doble, con retención más baja en los tests posteriores. Sechzer hizo equivaler el primer caso a una condición bihemisférica y el segundo a una monohemisférica, y explicó los resultados también por medio de la ley de Acción de Masa. Datos semejantes en el gato obtuvieron Meikle y cols. (1962) al estudiar la adquisición de hábitos táctiles en gatos con cerebro dividido en condiciones uni y bilaterales.

En la rata también se ha descrito un déficit en el aprendizaje de tareas visuales en condición unilateral, como consecuencia de hemidecorticación (Bures y Buresova, 1973; Plotkin y Russell, 1969; Russell, 1971; Russell y Morgan, 1978) o enucleación (Aronsohn y cols. 1981), interpretándose los resultados igualmente en términos de la Acción de Masa.

Por otra parte, los resultados de Myers (1962) y los más recientes del grupo de Berlucchi (Berlucchi y cols. 1978a,b, 1979), han mostrado que gatos con cerebro dividido presentan rendimientos semejantes durante el aprendizaje monocular y el binocular, es decir en las condiciones mono y bihemisférica. El contraste con los resultados descritos más arriba, que sí mostraban diferencias en esas condiciones, puede depender de las tareas empleadas por los distintos autores.

Nakamura y Gazzaniga (1977, 1978), confirman que animales con cerebro dividido presentan un déficit durante el aprendizaje monocular de tareas visuales (es decir en la condición monohemisférica). Descartan, sin embargo, la Acción de Masa como mecanismo implicado y atribuyen el efecto a una interferencia del hemisferio no expuesto directamente a la experiencia visual, la que involucraría presumiblemente a procesos motores y/o de motivación; la observación crucial consistió en que animales cerebro-dividido en los que se practicó una hemisferectomía,

recuperaron un rendimiento normal.

4. LA PREPARACION CON SECCION DE TRACTO OPTICO

Los estudios de transferencia e integración hemisférica se han realizado, en general, en animales con el quiasma óptico dividido. Se presentan algunas dificultades en la interpretación de datos al considerar esa preparación. La sección produce en el gato una hemianopsia bitemporal y una dilatación pupilar que podría alterar la formación de imágenes en la retina. Reduce, además, notoriamente el porcentaje de fibras ópticas que se proyectan a cada hemisferio y a estructuras del cerebro medio, en particular, al colículo superior (Wässle y Illing, 1980; Illing y Wässle, 1981). Esta estructura participa en los procesos de orientación, atención y seguimiento visual (Sprague y Meikle, 1965; Berlucchi y cols. 1970; Sprague y cols. 1973; Casagrande y Diamond, 1974; Wurtz y Albano, 1980). La importancia de la eliminación, por la sección del quiasma, de proyecciones visuales al colículo superior, es ilustrada por un estudio de Sherman (1977). En ese trabajo se muestra que, en los gatos con sección de quiasma, la sección de comisuras intertectales no corrige la extinción de orientación visual que se induce por lesión unilateral de corteza visual, efecto que sí se presenta en gatos con las vías visuales intactas (Sprague, 1966). Otros estudios

muestran que la actividad eléctrica evocada en un hemisferio por la estimulación visual monocular está reducida con respecto a la evocada binocularmente (ver Von Grünau, 1979 y Aronsohn y cols. 1981). En el gato, la sección de quiasma, al suprimir la proyección directa de una retina (la contralateral) a un hemisferio, provoca la condición monocular, y es incierto que la interacción entre ambos hemisferios en esa condición tenga la misma eficiencia que en la condición binocular.

La posibilidad de tener una interacción menos alterada con un solo hemisferio, manteniendo además las conexiones de éste con su homólogo, es proporcionada por la sección unilateral del tracto óptico. En esta preparación, el hemisferio contralateral a la sección recibe la totalidad de las fibras visuales, mientras que el hemisferio homolateral es estimulado visualmente por medio de la vía comisural. Están suprimidas para el experimentador las posibilidades de interactuar directamente con el hemisferio homolateral a la sección (hemisferio deaferentado o segundo hemisferio); se mantienen, sin embargo, las posibilidades de estudiar las propiedades del hemisferio normal (o primer hemisferio) y su dependencia con el segundo en tales condiciones. En esta preparación es factible, en particular, el estudio de las propiedades de un hemisferio en comparación con las propiedades de un cerebro completo. Además, se puede examinar los efectos sobre el aprendizaje de la experiencia

previa de uno o ambos hemisferios. Finalmente, como en un gato con STD están presentes tanto la vía visual cruzada como la no cruzada al hemisferio normal, puede compararse la eficacia del uso de cada una de ellas durante el aprendizaje de discriminación. El punto también merece atención desde que Myers (1962) ha descrito que la utilización de distintos ojos en el aprendizaje podría involucrar sistemas neuronales distintos en corteza con consecuencias distintas. Además, el estudio, en gatos con STD, de monocularidad (con uso de la vía cruzada o de la no cruzada) versus binocularidad, permitiría evaluar cualquier déficit provocado por la supresión de una de las dos vías. De este modo podría estimarse la calidad de la preparación con quiasma seccionado, la cual elimina la vía cruzada.

El propósito de este trabajo fue estudiar algunos aspectos de las relaciones interhemisféricas en gatos con sección unilateral de tracto óptico. Se intentó mostrar de qué modo las propiedades de un hemisferio (en este caso la capacidad de mediar una tarea de aprendizaje visual) dependen de las interacciones con su homólogo. Se planteó la comparación del aprendizaje con participación de uno o dos hemisferios. Se intentó determinar si el efecto variaba dependiendo de si el hemisferio deaferentado había recibido o no un entrenamiento previo, pudiendo ser éste directo o

indirecto; en tal caso, el entrenamiento previo había correspondido a la adquisición de un hábito contradictorio. Se planteó también en qué medida estos efectos eran mediados por el cuerpo calloso o dependían de procesos extracallosales.

Para esto se midió los rendimientos de animales tanto normales, como con sección de tracto óptico, o con secciones de tracto óptico y cuerpo calloso, en series de entrenamiento que incluyeron adquisición e inversiones sucesivas de un hábito de selección para una misma figura. Además, con el fin de evaluar la calidad de la preparación con quiasma óptico dividido, usada en muchos estudios sobre relaciones interhemisféricas, se comparó, en animales con sección de tracto, las vías binocular y monoculares cruzada y no cruzada.

MATERIALES Y METODOS

1. SUJETOS

Se usaron 18 gatos de ambos sexos. Los animales se mantuvieron en jaulas individuales con un peso cercano al 80% del peso normal. Se alimentaron una vez al día y sin restricción de agua.

2. CIRUGIA E HISTOLOGIA

Todas las operaciones se realizaron en condiciones asépticas con anestesia general por Nembutal (36 mg/kg i.p.) y con ayuda de un microscopio de disección; después de la cirugía se administró tratamiento antibiótico.

2.1. SECCIÓN DE CUERPO CALLOSO (SCC)

Se practicó paramedialmente una abertura rectangular de aproximadamente 1x2 cm en el cráneo de cada animal por detrás de la sutura coronal; un corte de la dura a lo largo de la abertura craneal permitió despejarla y exponer las circunvoluciones marginales. La hendidura interhemisférica se amplió mediante la inserción de un retractor, procurándose no dañar las venas que van de la corteza a la hendidura (excepto por la ocasional termocoagulación de

algunas venas superficiales). Después de la división de conexiones de pia entre las dos circunvoluciones supracallosales, se retrajo el hemisferio ipsilateral a la sección de tracto óptico realizada o por realizar, exponiéndose el cuerpo caloso (CC) en toda su extensión. La parte posterior del CC, junto con las comisuras hipocámpicas y habenular, se dividió en la línea media mediante el uso de una fina aguja de aspiración. La sección de la parte anterior del CC se realizó a partir de un plano correspondiente a anterior 10 del sistema de coordenadas estereotáxicas (Snider y Niemer, 1961), y oblicuamente a 2 mm de la línea media hasta abrir la cavidad del ventrículo lateral. Este procedimiento aseguró la división completa de las conexiones callosas y evitó el daño a estructuras subcallosales como el septum y las columnas del fórnix. Las etapas quirúrgicas finales consistieron en la reposición de la dura (sobre una lámina de gelfilm), de la cubierta ósea, y en la sutura de la piel. Todo el procedimiento se hizo de acuerdo al desarrollado por Myers (1955, 1956) y que ha sido descrito en detalle por Berlucchi (1966) y por Sperry (1968).

2.2. SECCION DE TRACTO OPTICO (STO)

El acceso al tracto óptico (TO) se realizó por vía bucal de acuerdo a procedimientos de Myers (1955). Para esto se seccionó el paladar blando y se hizo una perforación

de un diámetro aproximado de 6 mm en el cuerpo del esfenoides; un TO era seccionado lateralmente a la arteria comunicante posterior mediante una aguja de aspiración. Después de llenar la cavidad con esponja de fibrina y cubrir con gelfilm, se suturó el paladar blando.

Una vez que los gatos se recuperaron de la anestesia, se examinaron las respuestas a estímulos visuales detenidos o en movimiento situados en ambos hemisferios, con el propósito de detectar hemianopsia asociada a la STO (Antonini y cols. 1979). Un indicador adicional de la sección era la posición de los párpados y el tamaño de las pupilas: dado el mayor rol de las fibras cruzadas en el control del tamaño pupilar, la STO determinaba una caída del párpado homolateral y una dilatación de la pupila contralateral (Antonini y cols. 1979a).

2.3. HISTOLOGIA

El control histológico se realizó en dos animales, examinándose la extensión de las secciones de tracto óptico y de cuerpo calloso. Los animales se anestesiaron y se perfundieron a través de la aorta con una solución salina seguida de una solución de formalina al 10%. Los cerebros se removieron y se fijaron por un período adicional de tiempo en formalina. Se obtuvieron secciones frontales de 100 μ de espesor en un micrótomos de congelación. Los cortes fueron colocados en una ampliadora fotográfica y se

imprimieron como si fueran negativos fotográficos.

3. TECNICA DE APRENDIZAJE

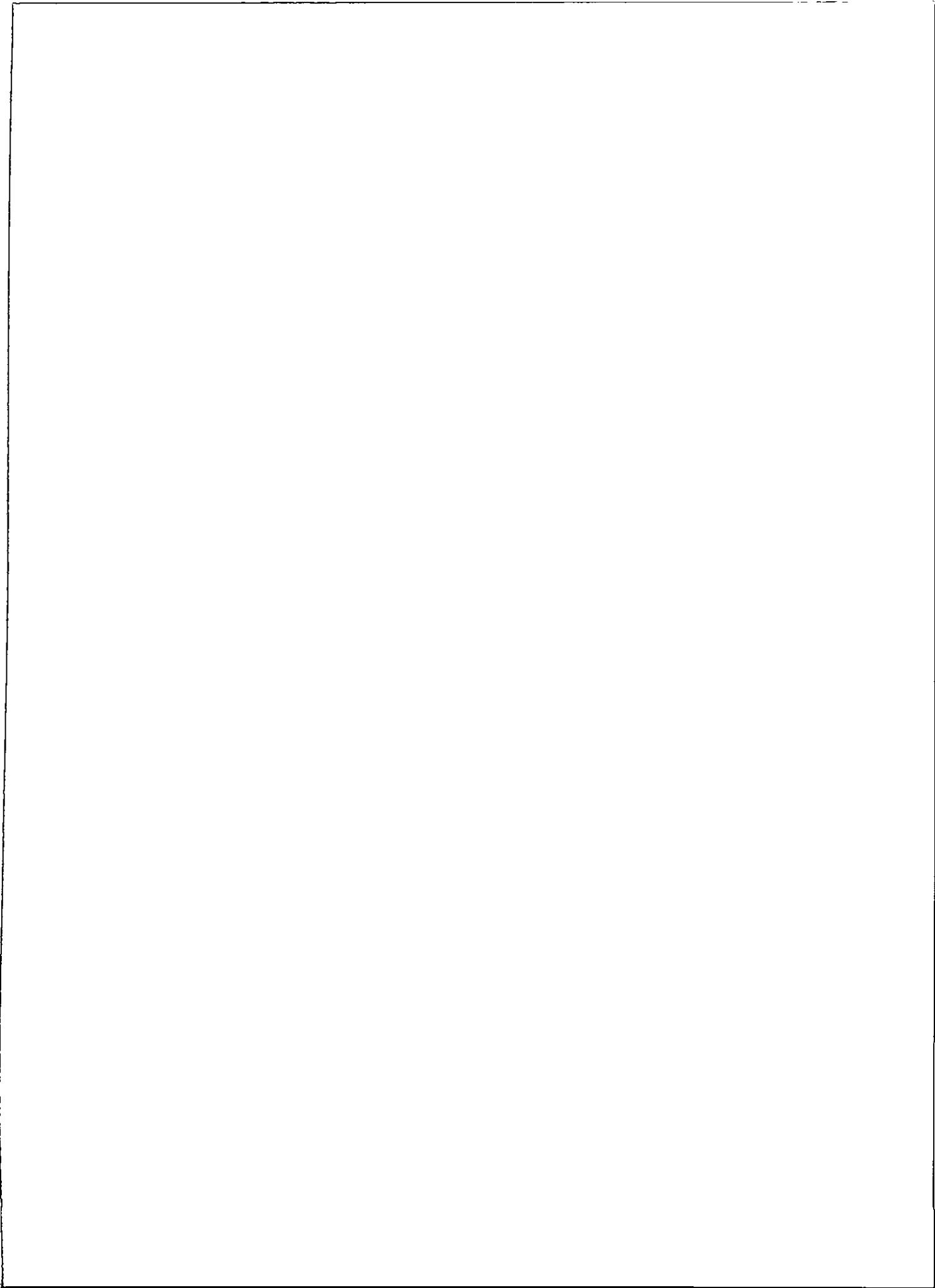
Todos los gatos aprendieron las tareas de discriminación visual en una jaula de condicionamiento de diseño semejante al utilizado por Myers (1962), y que ya había sido empleada en estudios anteriores (Mascetti y cols. 1981; Mascetti, 1983; Mascetti y Mansilla, 1984). En ella los animales aprendieron a escoger una de dos puertas, cada una de las cuales tenía una figura distinta. Los animales se familiarizaron con la jaula resolviendo inicialmente una tarea de discriminación entre Luz-Oscuridad (tarea L-O).

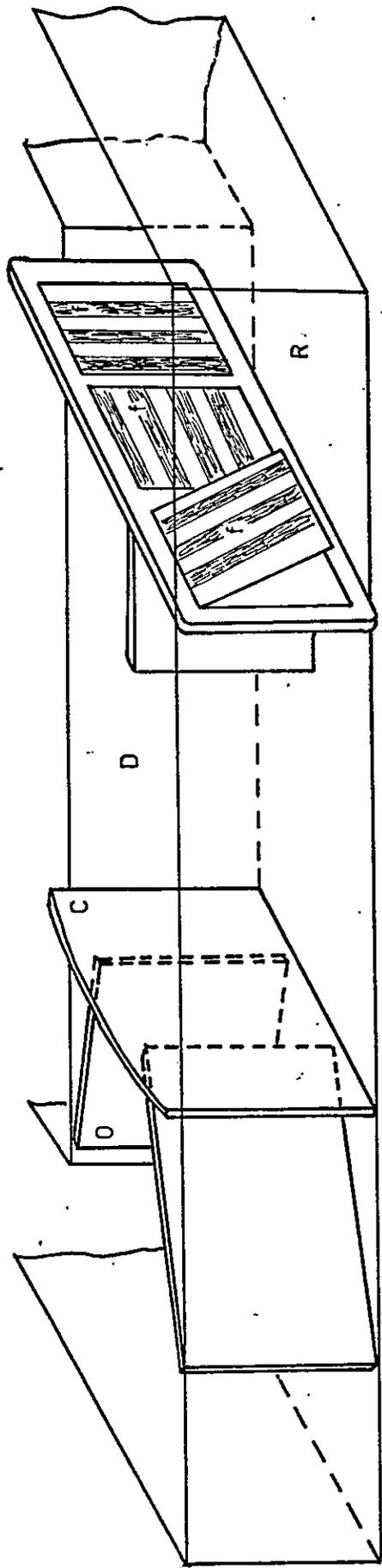
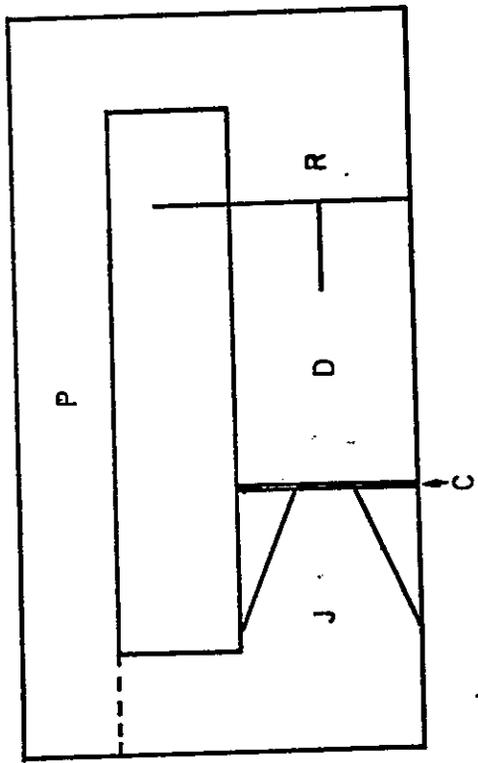
La jaula (Figura 1) constaba de un compartimiento inicial (68x48 cm) en el que el animal se colocaba al comienzo de cada sesión. Una compuerta levantada desde afuera permitía el acceso del animal a un compartimiento de discriminación (74x48 cm) donde enfrentaba dos puertas de acrílico (30x23 cm) sujetas por el borde superior, las que tenían las figuras a discriminar y eran transiluminadas por luces de 40 W. Las puertas estaban separadas por una barrera que se extendía 25 cm hacia el compartimiento de discriminación. En la tarea L-O se iluminó sólo uno de los paneles (L). En la discriminación de figuras, hechas con cinta adhesiva negra, las áreas de éstas eran equivalentes y el flujo luminoso se igualó para ambas puertas. En el

Fig 1

Esquemas del Aparato de entrenamiento empleado. 1A muestra una visión superior y 1B una visión lateral.

En ambas figuras A corresponde al compartimiento inicial, D al compartimiento de discriminación, C a la compuerta que permite iniciar un ensayo; f son puertas en que se colocan las figuras a discriminar. R es el lugar donde es colocado el refuerzo positivo (alimento). P (que se muestra solo en 1A) es el pasillo de retorno al compartimiento inicial.





estudio de relaciones interhemisféricas (ver sección 4.1) las figuras consistieron en Barras Horizontales y Barras Verticales (tarea H-V) (ver figura 2). En el estudio en que se compararon los rendimientos obtenidos por gatos con empleo de la vía visual cruzada, de la vía no cruzada o de ambas, (ver sección 4.2) también se usaron Cruz y Circulo como figuras a discriminar (tarea +-0) (figura 2).



Fig 2. Pares de figuras usadas para discriminación. El primer par corresponde a la tarea Barras Horizontales versus verticales (tarea H-V) y el segundo a la tarea Cruz vs Circulo.

Cada gato se entrenó en sesiones diarias de 40 ensayos 5-6 días a la semana, estando privados de alimento aproximadamente las 23 horas previas. Durante cada sesión la puerta abierta (positiva) se ubicó a la derecha o a la izquierda en la mitad de los ensayos de acuerdo a una secuencia pseudoaleatoria (Gellerman, 1933) en que nunca había más de tres ensayos consecutivos con un mismo estímulo a un mismo lado. Se computó los errores cuando el animal tocaba la puerta cerrada (negativa), después de lo cual se

le permitía corregir dirigiéndose hacia la puerta abierta situada al otro lado de la barrera. Cuando el gato empujaba la puerta y pasaba a través de ella, el ensayo terminaba con una recompensa de alimento (trozo de ríñón). Después de cada ensayo el animal volvía al punto de partida por un pasillo (195x25 cm) y comenzaba uno nuevo; una segunda compuerta impedía que el gato retornara al sitio de recompensa.

El criterio de aprendizaje se fijó en 90% o más de respuestas correctas durante dos días consecutivos. En la discriminación de Luz-Oscuridad (L-O) la puerta O fue considerada positiva debido a que la L era invariablemente preferida por los gatos. Antes de los primeras pruebas de discriminación de figuras, se realizó un pre-entrenamiento con el fin de que los animales se familiarizaran con ellas, y de detectar tendencias espontáneas hacia alguna de las figuras, en cuyo caso ésta se utilizó como estímulo negativo; este pre-entrenamiento consistía en una serie de 20 ensayos en los que cada figura era positiva o negativa la mitad de las veces, variándose al azar las presentaciones de izquierda a derecha. Durante el entrenamiento, cuando se presentaba una tendencia reiterada a preferir un lado (hábito de posición), se realizaron intentos de corregirlo mediante la intercalación en la 2a-3a sesión de aproximadamente 10 ensayos (no computados) dirigidos hacia el lado no preferido.

Las tareas de inversión consistieron en el aprendizaje de un nuevo hábito, empleándose las mismas figuras de la tarea ya adquirida, pero cambiándose la polaridad de los estímulos, de modo que si en una tarea las barras verticales eran el estímulo positivo, en la siguiente tarea (inversión del hábito adquirido) pasaban a ser el estímulo negativo.

En los casos en que se realizaron tests o entrenamientos monoculares (ver sección 4.2), un ojo del gato se cubrió con una lente de plástico opaco, aplicada directamente sobre la córnea.

4. DISEÑO EXPERIMENTAL

4.1. ESTUDIO DE RELACIONES INTERHEMISFÉRICAS

Los 18 animales fueron asignados a 5 grupos, con 3-4 animales cada uno. Estos aprendieron binocularmente sucesivas inversiones de una tarea de discriminación visual (Barras horizontales versus Barras verticales: tarea H-V) en distintas condiciones: condición normal (gatos no operados), condición postsección de tracto óptico (gatos POST STD), condición postsección de cuerpo calloso (gatos PDST SCC) y condición postsecciones de tracto óptico y de cuerpo calloso (gatos POST STD-SCC).

Las condiciones de los gatos de cada grupo y las tareas realizadas se detallan a continuación.

	<u>GRUPO I</u>	<u>(n=4)</u>	
CONDICION			TAREA
Normal			Adquisición L-0
			Adquisición H-V
			1a inversión H-V
			2a inversión H-V
Post STD			3a inversión H-V (1)
			4a inversión H-V
			5a inversión H-V
Post STD-SCC			6a inversión H-V
			7a inversión H-V

	<u>GRUPO II</u>	<u>(n=4)</u>	
CONDICION			TAREA
Normal			Adquisición L-0
			Adquisición H-V
Post STD			1a inversión H-V
			2a inversión H-V
			3a inversión H-V (2)
			4a inversión H-V
Post STD-SCC			6a inversión H-V
			7a inversión H-V

	<u>GRUPO III A</u>	<u>(n=3)</u>	
CONDICION			TAREA
Normal			Adquisición L-0
			Adquisición H-V
			1a inversión H-V
			2a inversión H-V
Post SCC			3a inversión H-V
			4a inversión H-V
			5a inversión H-V (3)
Post STD-SCC			6a inversión H-V
			7a inversión H-V

	<u>GRUPO III B</u>	<u>(n=3)</u>	
CONDICION			TAREA
Normal			Adquisición L-0
			Adquisición H-V
			1a inversión H-V
			2a inversión H-V
Post STD-SCC			3a inversión H-V
			4a inversión H-V

(1) Después de cada operación se solía practicar tests de retención para las tareas L-0 y H-V.

(2) Los gatos Nds y Nts realizaron sólo las inversiones 1 y 2 en condición Post STD.

(3) Los gatos Gls y Mgl realizaron sólo las inversiones 3 y 4 en condición Post SCC.

CONDICION	GRUPO IV	(n=4)	TAREA
Post ST0-SCC			Adquisición L-0
			Adquisición H-V
			1a inversión H-V
			2a inversión H-V
			3a inversión H-V (4)
			4a inversión H-V

4.2. COMPARACION DE BINOCULARIDAD Y MONOCULARIDAD CRUZADA Y NO CRUZADA

Cuatro individuos con ST0, tres de los cuales también participaron en el estudio de Relaciones Interhemisféricas, realizaron también tareas de discriminación de figuras (tarea H-V o tarea +-0) en tres condiciones visuales: monocular ojo-izquierdo (MOI), monocular ojo-derecho (MOD) y binocular (BI).

5. ANALISIS DE RESULTADOS

Las comparaciones básicas realizadas fueron las de la capacidad de un mismo animal en diferentes condiciones, es decir, cada animal fue usado como su propio control ya que las habilidades individuales y las diferencias en experiencia limitan las comparaciones entre sujetos. Los rendimientos fueron evaluados en base a los siguientes índices: a) Número total de ensayos requeridos para llegar a criterio; b) Número total de errores para llegar a

(4) Los gatos Gls y Mgl realizaron sólo las inversiones 1 y 2.

criterio; c) El cociente Errores condición inicial/Errores condición final. El último es un índice de rendimiento relativo que será menor que 1.00 si el número de errores en una tarea después de una operación aumenta, y mayor que uno si el número de errores disminuye.

Cuando una tarea se realizó dos o más veces en una misma condición (normal o postoperatoria), con el fin de minimizar el efecto de la repetición sucesiva de las tareas, se usaron para ser comparados los promedios obtenidos en las 2 tareas inmediatamente previas a la operación y en las 2 tareas inmediatamente posteriores a la operación.

El análisis estadístico incluyó dos pruebas no paramétricas: el test de pares igualados y rangos asignados de Wilcoxon, aplicable para muestras dependientes, y el test U de Mann-Whitney, para muestras independientes (Siegel, 1956). El test de Wilcoxon permite comparar dos conjuntos de datos considerando los puntajes obtenidos por un mismo animal antes y después de un tratamiento. Este test se aplicó para evaluar los rendimientos postoperatorios de los animales de los Grupos I, II y III considerándose como control alguna condición preoperatoria. En cambio, el test de Mann-Whitney permite comparar conjuntos de datos correspondientes a dos grupos de animales distintos. Este último test se aplicó para comparar los resultados de los animales del Grupo IV y del Grupo II con grupos de animales controles.

ESTUDIO DE RELACIONES INTERHEMISFERICAS

A continuación se presentan por separado la secuencia experimental, resultados y discusión parcial de cada grupo. Estas últimas serán retomadas en conjunto en la Discusión General.

1. GRUPO I

1.1. SUJETOS

Gatos Rnr, Vrd, Slv y Tbd

1.2. SECUENCIA EXPERIMENTAL

En condición normal los animales se familiarizaron con la jaula y método de condicionamiento aprendiendo una tarea de discriminación de Luz versus Oscuridad (Tarea L-O). Luego aprendieron la tarea de discriminación H-V y a continuación realizaron dos aprendizajes de inversión de ésta. Luego se sometieron a la sección de tracto óptico (STO) y realizaron tres inversiones más. Más tarde se les practicó la sección de cuerpo calloso (SCC) y realizaron dos inversiones más.

1.3. RESULTADOS

1.3.1. GATOS CONDICION NORMAL

Los animales aprendieron inicialmente la tarea L-G. Todos los animales presentaron una tendencia inicial hacia la puerta iluminada (estímulo negativo), y el rendimiento en la primera sesión no fue superior, en promedio, al 20% de respuestas correctas. Algunos presentaron también hábito de posición. El rendimiento igual o mayor al 90% de aciertos, se alcanzó en la quinta o sexta sesión, es decir después de 160-200 ensayos (Tabla 2-A). (1)

Luego se sometieron a la tarea H-V. Pocas presentaciones bastaron para habituar al animal a los nuevos estímulos. La adquisición se hizo en general indistintamente con las barras horizontales como estímulo positivo o negativo, y la sesión de pre-entrenamiento no reveló preferencia espontánea hacia alguna figura. Los errores cometidos se distribuyeron con un rango de 15-22 (Tabla 1-A), alcanzando todos los animales el criterio de aprendizaje en la segunda sesión (40 ensayos: Tabla 2-A). A continuación los animales realizaron dos inversiones de la tarea H-V (exceptuando a Tbd que realizó una sola). En los primeros ensayos todos los animales insistieron en empujar

(1) Como norma, en lo sucesivo se entenderá que el número de ensayos no incluye los efectuados en las dos sesiones finales, en las que el rendimiento era igual o mayor al 90% de aciertos. Sin embargo, los errores computados incluyen los que un animal cometía en esas últimas sesiones.

T A B L A 1

La Tabla muestra el número total de errores a criterio cometidos en las tareas L-D y H-V en las distintas condiciones (Normal, POST STO y POST STO-SCC).

Las Tareas L-D consistieron en la adquisición de la tarea (columna L-D) y en tests de retención postoperatorios (columnas trL-D).

Las Tareas H-V consistieron en la adquisición del hábito de discriminación (columna D), en sucesivas inversiones de este hábito (columnas (1-7), y en tests de retención postoperatorios (columnas trH-V).

T A B L A 2

La Tabla muestra el número de ensayos requeridos para llegar a criterio en las Tareas L-D y H-V. Las columnas tienen el mismo significado que en la Tabla 1.

T A B L A 3

En la Tabla se muestran para cada animal los valores promedio de los errores cometidos en 2 tareas consecutivas que se realizaron en una misma condición. Para el efecto de comparar las condiciones NORMAL y POST STO se consideraron las inversiones 1 y 2, realizadas en condición normal, y las inversiones 3 y 4, realizadas POST STO. Para el efecto de comparar las condiciones NORMAL Y POST STO-SCC se consideraron las inversiones 1-2 y 6-7. Para el efecto de comparar las condiciones POST STO y POST STO-SCC, se consideraron las inversiones 4 y 5, realizadas POST STO, y las inversiones 6 y 7, realizadas POST STO-SCC; de este modo se redujo el efecto de facilitación por reiteración de las tareas.

Los valores de rendimiento 1.00 (R: 1.00) se atribuyeron a alguna condición de referencia. Los valores de rendimiento que figuran en cursiva corresponden a la condición POST STO como condición de referencia. Los valores de rendimiento que no están en cursiva corresponden a la condición NORMAL como condición de referencia.

Los valores de promedio de errores que están en cursiva corresponden a las tareas 4 y 5, es decir, aquellas que se consideraron para la comparación de las condiciones POST STO y POST-SCC, y en que la condición POST STO fue usada como referencia, con rendimientos individuales R: 1.00.

T A B L A 1

GRUPO I: ERRORES TOTALES EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS												
	A) NORMAL				B) POST STO					C) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4	5	trL-0	trH-V	6	7
Rnr	117	18	69	73	56	14	146	161	71	-	27	135	32
Vrd	74	15	35	30	49	1	54	44	32	71	16	197	53
Slv	79	22	53	60	-	2	72	74	66	-	9	168	26
Tbd	70	16	57	-	-	1	73	48	75	15	3	66	51

T A B L A 2

GRUPO I: ENSAYOS TOTALES PARA LLEGAR A CRITERIO EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS												
	A) NORMAL				B) POST STO					C) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4	5	trL-0	trH-V	6	7
Rnr	200	40	120	160	160	130	400	300	160	-	80	240	-
Vrd	160	40	40	80	240	0	120	80	80	120	80	520	360
Slv	160	40	80	60	-	0	120	120	160	-	20	120	420
Tbd	160	40	80	120	-	0	120	120	120	120	0	120	160

T A B L A 3

GRUPO I: COMPARACION ENTRE CONDICIONES NORMALES Y POSTOPERATORIAS

GATOS	CONDICION, ERRORES Y RENDIMIENTOS RELATIVOS				
	A) NORMAL	B) POST STO		C) POST STO-SCC	
Rnr	71 R: 1.00	154 R:0.46	116 R:1.00	135 R:0.53	R:0.86
Vrd	33 R: 1.00	49 R:0.67	39 R:1.00	178 R:0.19	R:0.21
Slv	57 R: 1.00	73 R: 0.78	70 R:1.00	214 R:0.27	R:0.32
Tbd	57 R:1.00	61 R:0.93	62 R:1.00	73 R:0.78	R:0.84
Promedio	R:1.00	R:0.71*	R:1.00	R:0.44**	R:0.56**

* p<0.05, Test de Wilcoxon

** p<0.025, Test de Wilcoxon

la puerta cerrada y presentaron hábito de posición; la tendencia hacia izquierda o derecha manifiesta no siempre coincidía con la tendencia que pudiesen haber mostrado durante la adquisición de la tarea. Los promedios de errores entre las dos inversiones fueron 71, 33, 57 y 57 para cada gato (Tabla 3-A). A cada uno de estos promedios individuales se les asignó el valor de referencia $R=1.00$ como rendimiento en la condición normal (Tabla 3-A).

1.3.2. GATOS POST STO

Después de practicada la STO, todos los gatos presentaron una ausencia de respuesta a estímulos visuales estáticos o en movimiento que se situaron en el hemicampo contralateral a la sección. A la vez, la pupila contralateral aparecía más dilatada, mientras que el párpado homolateral aparecía más caído; estos efectos son coincidentes con los descritos por Antonini y colaboradores (1979a), y muestran que las fibras ópticas cruzadas tienen una mayor influencia en el control del tamaño pupilar. Las diferencias en ambos ojos tendieron a desaparecer, pero los tamaños pupilares difirieron en algunos gatos hasta el final del estudio. En movimientos libres durante la recuperación los animales POST STO mostraron una clara tendencia a girar hacia el lado del hemicampo visible (homolateral a la sección), y en los tests de retención para L-0 realizados por dos animales (Rnr y Vrd), se requirieron varias sesiones

para reestablecer el criterio preoperatorio, realizando 56 y 49 errores cada uno (Tabla 1-B) y 160 y 240 ensayos (Tabla 2-B); durante los dos días en que el rendimiento superó el 90% de respuestas correctas los animales podían mantener la tendencia hacia un lado, pero corregían la dirección del movimiento antes de golpear la puerta cerrada. En el test de retención H-V, el criterio se alcanzó en los primeros 40 u 80 ensayos, siendo 1-14 el rango de errores cometidos (Tablas 1-B y 2-B). Esto sugiere que superado el hábito de posición inducido por la STD, los animales son capaces de ejecutar una tarea de discriminación aprendida previamente. No obstante, dos gatos del grupo (Slv y Tbd) mostraron que en los tests de retención de la Tarea H-V, el déficit postoperatorio fue mínimo o nulo aún sin que se haya reestablecido el criterio para L-B (Tablas 1-B y 2-B); animales de otros grupos sometidos también a la STD confirmaron esta observación.

En las tareas de inversión, el número de errores fue mayor en los cuatro sujetos después de la sección (ver Tablas 1-B y 2-B), cuando se compararon con los valores de la condición normal ($p < 0.01$, Test de Wilcoxon). También el número de ensayos fue mayor en la condición POST STD ($p < 0.05$, Test de Wilcoxon). En las tres inversiones se advirtió una leve disminución sucesiva en el número de errores y ensayos, con un hábito de posición menos marcado. Para los fines de una comparación con los resultados

obtenidos en las dos inversiones realizadas en condición normal, se consideraron las dos inversiones realizadas inmediatamente después de la STD, con el fin de minimizar cualquier efecto de facilitación de la tarea por efecto de las repeticiones. Los promedios de errores individuales en la primera y segunda inversiones POST STD fueron 154, 49, 73 y 61 (Tabla 3-B). Al comparar los promedios individuales de errores cometidos en las inversiones realizadas en condición normal (Tabla 3-A) con los promedios individuales obtenidos en las dos primeras inversiones POST STD (Tabla 3-B), los valores de rendimiento relativo que se obtuvieron para cada animal después de la sección fueron 0.46, 0.67, 0.78 y 0.93; esto dió para el grupo un valor promedio de 0.71 (ver Tabla 3-B). En la segunda y tercera inversiones POST STD los promedios individuales de errores fueron 116, 38, 70 y 62 (Tabla 3-B, valores en cursiva). Estos últimos datos fueron utilizados para la comparación con la condición POST STD-SCC, asignándosele a cada uno un valor de referencia $R=1.00$.

1.3.3. GATOS POST STD-SCC

Después de la recuperación POST SCC, los animales se sometieron a tests de retención para las tareas L-D y/o H-V. Dos de ellos (Vrd y Tbd) reestablecieron el criterio para L-D con 71 y 15 errores respectivamente y 120 ensayos cada uno (Tablas 1-C y 2-C). El criterio para la tarea H-V fue

reestablecido por los 4 animales, siendo 3-27 el rango de errores y 0-80 el rango de ensayos (Tablas 1-C y 2-C). En las inversiones POST STD-SCC el número de errores fue mayor que en la condición POST STD ($p < 0.02$, Test de Wilcoxon) y que en la condición Normal ($P < 0.01$, Test de Wilcoxon). Los ensayos POST STD-SCC fueron también mayores con respecto a la condición POST STD ($p < 0.05$, Test de Wilcoxon) y a la condición Normal ($p < 0.05$, Test de Wilcoxon). Los promedios individuales de errores en las dos inversiones fueron 135, 178, 214 y 73 (Tabla 3-C). Los promedios individuales de errores cometidos en las inversiones POST STD-SCC se compararon con los promedios individuales obtenidos en las condiciones Normal y POST-STD, obteniéndose valores de rendimiento relativo para cada animal.

En dos animales (Vrd y Slv) el rendimiento POST SCC fue bajo (0.21 y 0.32 respectivamente en relación a la condición normal, y 0.18 y 0.28 con respecto a la condición POST STD; ver Tabla 3-C). Los otros dos (Rnr y Tbd) presentaron un rendimiento más cercano a los preoperatorios (0.53 y 0.78 respectivamente en relación a la condición normal y 0.86 y 0.84 con respecto a la condición POST STD). Así, para el grupo, después de la SCC se obtuvo un valor de rendimiento relativo de 0.44, con respecto a la condición normal, y 0.56 con respecto a la POST STD (ver Tabla 3-C).

Para los cuatro animales se obtuvo, entonces, que los rendimientos relativos en las tareas de inversión con respecto a la Condición normal (con rendimiento 1.00) resultaron ser los siguientes: Condición POST STD: 0.71 (Tabla 3-B) y Condición POST STD-SCC: 0.44 (Tabla 3-C). Cuando la condición de referencia fue la POST STD (con rendimiento 1.00) el rendimiento POST STD-SCC obtenido fue 0.56 (ver Tabla 3-C).

1.4. DISCUSION

1.4.1. Aprendizaje de Inversión después de la STD

Los resultados muestran que las inversiones POST STD de los 4 animales se realizaron con un mayor número de ensayos y errores que en la condición normal preoperatoria, siendo 1.00 el rendimiento preoperatorio del grupo y 0.71 después de la STD.

Se pueden considerar cuatro factores para explicar este efecto. Uno de ellos es un factor visual: la hemianopsia inducida por la sección. Los tres restantes, contemplan los modos de relación interhemisférica que se podrían establecer después de la sección.

A) Factor visual

La sección del tracto óptico produjo una hemianopsia en el campo visual contralateral a la sección. De este modo, para discriminar, los animales debieron realizar

permanentemente ajustes visuomotores para que los estímulos a discriminar pudieran ser situados dentro del hemicampo ipsilateral intacto. Si estos ajustes no se lograban dentro del período de tiempo en el que habitualmente un animal escogía una u otra puerta, la asociación "estímulo visual positivo-puerta abierta" se habría establecido con dificultad. Esto quedaría ilustrado en el caso de los animales POST STD cuando, como consecuencia de la hemianopsia, manifestaban una tendencia a realizar movimientos hacia el lado del hemicampo visible; como presentaban un hábito de posición, habrían cometido más errores que en la condición preoperatoria, retardando así el aprendizaje.

Esta explicación para el déficit del rendimiento en los animales después de la STD, podría ser validada por la observación de que después de esta sección hay un déficit importante en los test de retención para la tarea L-D. Sin embargo, los test de retención H-V realizados inmediatamente después de la sección en algunos animales, muestran sólo una caída leve del nivel de discriminación. Esto último podría sugerir que el déficit en los tests de retención L-D después de la operación, se debió a que entre la adquisición de ese hábito y el test de retención se habrían intercalado las tareas H-V, y los animales habrían olvidado parcialmente la tarea L-D, más antigua. También es posible que, en la condición de hemianopsia, las puertas iluminada y no

iluminada no aparecieran como estímulos propios de una situación de discriminación. En efecto, los gatos no veían el hemicampo contralateral a la sección y para poder ver las puertas iluminada (L) y no iluminada (O) a discriminar, precisaban situar ambas dentro de su restringido campo de visión. Sin embargo, para los animales no habría sido fácil lograr que la puerta no iluminada presentara una clara discontinuidad con la porción no visible del campo visual (dado que no contenía claves visuales que lo hubiesen permitido). Así, el tiempo requerido para realizar nuevos ajustes visuomotores habría excedido el período en que el animal escogía una u otra puerta en cada ensayo, y la probabilidad de cometer un error habría sido alta. Tal situación no se habría producido, sin embargo, en los tests de retención H-V; en esta tarea las características de luminosidad de los dos estímulos habría permitido que ambos pudieran ser situados fácilmente en la porción visible del campo y la hemianopsia no habría afectado la discriminación. Otra observación que parecería restar importancia a la condición de hemianopsia como factor limitante del aprendizaje, es que los animales, aunque presentaban una tendencia inicial a desplazarse hacia el lado del hemicampo visible, rápidamente corregían este hábito de posición. Además, en algunos casos se presentaron hábitos de posición hacia el lado opuesto.

B) Acción de Masa

Los resultados podrían también explicarse por un mecanismo relacionado con la ley de Acción de Masa formulada por Lashley (1956). Esta ley plantea que el factor determinante en la ejecución de una tarea aprendida es la cantidad de masa cortical que ha participado en la adquisición, y no así la localización de funciones corticales. Esta proposición podría aplicarse al caso de los gatos POST STU, si se acepta que la vía visual directa, tálamo-cortical, al hemisferio contralateral a la sección (hemisferio normal o primer hemisferio), pudiera ser más eficiente en inducir los cambios funcionales base del aprendizaje (engramas) que la vía indirecta, comisural, al hemisferio opuesto (hemisferio deaferentado o segundo hemisferio) (Myers, 1958, 1962, 1965; Berlucchi y cols. 1978a) (ver figura 3-A). Así, se sugeriría que la masa cortical del segundo hemisferio participaría en la experiencia discriminativa menos activamente que la masa cortical del primero (se tendría la mediación total del primer hemisferio y la mediación sólo parcial del segundo); esto produciría un aprendizaje más lento en los gatos PEST STU, en comparación con el mediado por los dos hemisferios en la condición bilateral preoperatoria (condición normal).

El planteamiento de que el aprendizaje mediado por un hemisferio a través de la vía comisural es menos eficiente

Fig. 3

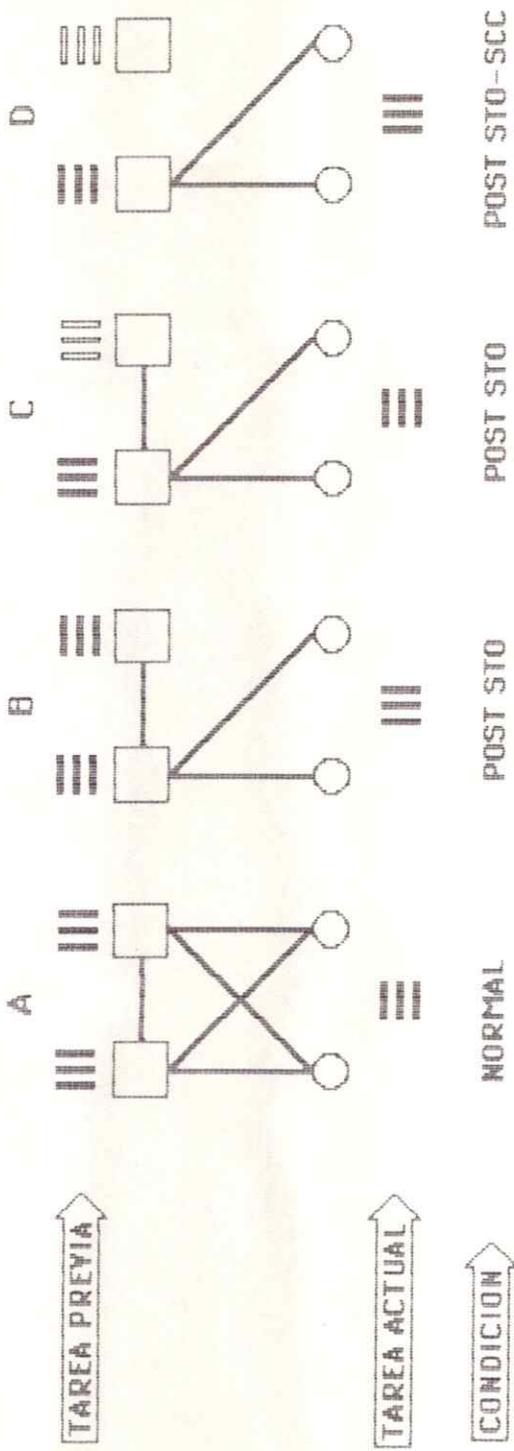
Los diagramas a-d esquematizan las condiciones experimentales de los animales del GRUPO I.

Las vías visuales, cruzadas y no cruzadas, se representan como líneas continuas desde los ojos (círculos) a los hemisferios cerebrales (cuadrados). El cuerpo calloso se representa como una línea continua entre ambos hemisferios.

Cuando los gatos no han sido operados (Condición Normal) todas las vías están intactas. En las condiciones POST operatorias desaparecen las vías cruzada y no cruzada que llegan a un hemisferio (Condición POST STQ) y desaparece el cuerpo calloso (Condición POST STQ-SCC).

Bajo cada diagrama se indica el estímulo positivo usado en cada tarea de inversión (barras verticales o barras horizontales sólidas) y se señala como "TAREA ACTUAL". Sobre cada diagrama se indica el estímulo positivo usado en la tarea inmediatamente anterior y se señala como "TAREA PREVIA". Las barras verticales u horizontales sólidas sobre un hemisferio indican que éste había estado expuesto directamente (por vía tálamo-cortical) a esa tarea, mientras que las barras no sólidas sobre un hemisferio indican exposición indirecta (mediada por vía comisural).

ESQUEMA EXPERIMENTAL DEL GRUPO I



que el mediado a través de la vía tálamo-cortical, es consistente con resultados de estudios que varios autores han realizado en gatos con sección de quiasma óptico. En ellos se ha mostrado déficits en la transferencia interocular (o transferencia interhemisférica) de hábitos de discriminación visual; esto tanto para la adquisición de hábitos (Myers, 1955, 1956, 1958, 1960, 1962; Berlucchi y cols. 1978) como para el aprendizaje de inversión (Mascetti y cols. 1981). Además, si a estos animales se les seccionaba también el cuerpo calloso o se les lesionaba el hemisferio expuesto directamente al aprendizaje (primer hemisferio), las pruebas de retención sobre el hemisferio opuesto (segundo hemisferio) mostraban un déficit más importante que el observado en los gatos antes de estas operaciones (Myers, 1958, 1962). Esto último sugería que en la transferencia interocular o interhemisférica que mostraban los gatos con sección de quiasma, la conducta aprendida estaba mediada principalmente por el primer hemisferio. Experimentos más recientes confirman esta observación, aunque muestran que el sobreentrenamiento de los gatos con visión monocular aumentaría el nivel de la transferencia (Lepore y cols. 1982).

Por otra parte, la hipótesis de que el principio de Acción de Masa operaría en los animales cuando se manipula la experiencia de los hemisferios, se basa en resultados de algunos estudios en los que se comparan los rendimientos de

animales en los cuales el aprendizaje era mediado por uno o por ambos hemisferios. En algunos de estos estudios se ha encontrado que, en condición monocular, la adquisición de discriminaciones visuales era menos eficiente en el caso de gatos con cerebro dividido (condición monohemisférica) que en el de gatos con sólo la sección del quiasma (condición bihemisférica, con la exposición directa del primer hemisferio e indirecta del segundo hemisferio a través de la vía comisural) (Voneida y Robinson, 1970). Los mismos autores comunicaron que en condiciones de visión binocular los gatos con cerebro dividido y los gatos con sólo la sección de quiasma mostraban un rendimiento semejante al de animales no operados (Robinson y Voneida, 1970). La conclusión extraída por los autores fue que la mediación bihemisférica del aprendizaje era más eficiente que la monohemisférica, aún cuando en la primera condición ambos hemisferios pudieran estar desconectados. Idéntica proposición ha sido planteada a partir de estudios de aprendizaje de inversión (Voneida y Robinson, 1971).

También Sechzer (1970) ha comunicado conclusiones semejantes, a partir de resultados obtenidos en gatos con cerebro dividido. El rendimiento obtenido con visión monocular era inferior al obtenido con visión binocular si se trataba de una tarea en la cual no había transferencia interocular (es decir, transferencia interhemisférica); en otras palabras, si aparecía participando solo el primer

hemisferio (situación que se daba en el caso de una discriminación de figuras con refuerzo positivo). Sin embargo el rendimiento con visión monocular resultaba similar al obtenido binocularmente en el caso de tareas en las que se presentaba una transferencia interocular o interhemisférica; en este caso aparecían implicados, entonces, ambos hemisferios (discriminación de Luz vs Oscuridad o discriminación de figuras con refuerzo negativo).

En consecuencia, el mecanismo de Acción de Masa ha sido invocado para explicar déficits de aprendizaje en animales en los cuales hay desconexión hemisférica y participa sólo uno de los hemisferios. Sin embargo, Robinson y Voneida y (1970) describen también casos en que el aprendizaje de adquisición con visión monocular es también lento en gatos con sección de quiasma y cuerpo calloso intacto, siendo comparable al de los animales con cerebro dividido en condición monocular. Esto último sugiere que la vía indirecta (comisural) al segundo hemisferio, siendo menos eficiente que la vía directa (tálamo-cortical), no habría permitido una participación completa de éste en el aprendizaje, haciendo la condición equivalente a la condición monohemisférica. Este marcado déficit de la transmisión comisural, aunque no es el caso general en gatos, es la hipótesis de trabajo de otros autores que postulan que en la rata ambos hemisferios presentan un alto

grado de independencia funcional dado que el desarrollo callosal en esta especie sería poco importante (Buresova y cols. 1971; Nadel y Buresova, 1969; Aronsohn y cols. 1981). Esta independencia guardaría relación con los déficits de aprendizaje visual que se han descrito en ratas entrenadas monocularmente (Buresova y cols. 1971; Nadel y Buresova, 1969; Aronsohn y cols. 1981).

En resumen, algunos estudios han mostrado que el aprendizaje en condición monohemisférica puede ser más lento que en condición bihemisférica, lo cual sugiere que el rendimiento en tareas de aprendizaje podría guardar relación con la "cantidad de masa cortical" involucrada. Como, por otra parte, hay evidencia que sugiere que la vía directa, tálamo cortical, a un hemisferio, es más eficiente que la indirecta, comisural, en inducir cambios funcionales asociados al aprendizaje (Myers 1958, 1962, 1965; Berlucchi y cols. 1978a), podría argumentarse que en los gatos POST STD de este estudio la participación de la masa cortical del segundo hemisferio es menos activa que la de la "masa cortical" del primero. De este modo la ley de Acción de Masa de Lashley (1956) podría explicar el déficit en el aprendizaje que se observa después de la sección.

C) Requisito de complementareidad hemisférica

Ciertos estudios realizados en ratas sugieren que un hemisferio puede o no mediar un aprendizaje a nivel normal,

dependiendo de como haya interactuado previamente con el hemisferio contralateral. Russell y Morgan (1978) entrenaron binocularmente a ratas blancas en una tarea de discriminación visual; si las sometían luego a un método de hemidecorticación funcional, la depresión propagada de un hemisferio (ver Bures y Buresova, 1960; Russell y Ochs, 1960; Rose y Morgan, 1980), se producía un déficit importante en los tests de retención. En contraste, otras ratas, entrenadas monocularmente y sometidas luego a la depresión propagada del hemisferio que no había estado expuesto directamente a la experiencia (en este caso, el hemisferio ipsilateral al ojo descubierto, o segundo hemisferio), mostraban retención normal; si la depresión, en cambio, afectaba al hemisferio expuesto directamente al aprendizaje, la retención disminuía substancialmente. Los autores proponen como hipótesis que cuando hay experiencia de aprendizaje bilateral, ambos hemisferios presentarían una actividad complementaria y los engramas establecidos se encontrarían "distribuidos" en ambos hemisferios. Si uno de ellos dejara luego de participar de la experiencia, la retención se afectaría al ser el otro hemisferio incapaz de expresar por sí solo los engramas originalmente distribuidos en ambos. Sin embargo, si tal complementariedad no se hubiera dado previamente durante la adquisición de la tarea, la retención en condición unilateral podría alcanzar niveles normales. Los autores proponen que, al estar un hemisferio

expuesto unilateralmente a la experiencia de aprendizaje, los engramas se establecerían sólo en él y la inactivación o desconexión del hemisferio opuesto no tendría consecuencias.

Estas consideraciones podrían tener validez para explicar los resultados de los gatos POST STD. La capacidad de retención de una tarea aprendida que exhibe un animal, es una propiedad distinta de la capacidad de aprender una nueva tarea. Sin embargo, puede argumentarse que en ciertas situaciones, el aprendizaje podría igualmente ser afectado por un mecanismo como el descrito, en particular dado que la capacidad de aprender del animal depende también de su experiencia previa, es decir, de la retención de hábitos o estrategias visuomotoras que podrían ser utilizadas cuando se enfrenta a un problema nuevo. Así, en el presente caso, podría suponerse que en la condición normal, cuando ambos hemisferios estaban expuestos directamente a la situación de entrenamiento, presentaban actividad complementaria. En la condición POST STD, el segundo hemisferio estaría expuesto sólo indirectamente al aprendizaje a través de la vía comisural (Figura 3-B). Si, como se ha expuesto antes, esta vía indirecta al segundo hemisferio no es tan eficiente como la vía directa tálamo-cortical al primer hemisferio, la complementareidad entre ambos se afectaría. En consecuencia, el rendimiento en una tarea de aprendizaje disminuiría al pasar los gatos de la condición normal a la condición POST STD).

D) Interferencia Hemisférica

Otro factor que podría explicar una disminución en el rendimiento después de la STU, tendría su origen en la participación disimil que ambos hemisferios podrían tener en el aprendizaje de las tareas después de la sección. El primer hemisferio está expuesto, directamente, a la situación de entrenamiento a través de la vía tálamo cortical, mientras que el segundo hemisferio lo está indirectamente a través de la vía comisural (ver figura 3-B). Si es válida la argumentación dada más arriba sobre la no equivalencia de ambas vías, este hecho podría incidir en la velocidad de aprendizaje por interferencia de la actividad del segundo hemisferio sobre la actividad del primero. Esta actividad podría darse tanto a nivel córtico-cortical como a nivel subcortical.

Interferencia subcortical

Normalmente, cuando las vías visuales y el cuerpo calloso están intactos y la visión es binocular, puede suponerse que ambos hemisferios participan en la misma experiencia de un modo equivalente. En tal situación los procesos atencionales y motores que acompañan la conducta del animal serían controlados por ambos hemisferios, los que ejercerían su acción de un modo complementario e interdependiente. Sin embargo, si la experiencia de ambos es distinta, su acción conjunta perdería coherencia y podría

manifestarse competencia entre ellos por el control sobre centros subcorticales y sobre los procesos atencionales o motores asociados. Esto se traduciría en una conducta del animal menos eficiente que la obtenida cuando las vías a cada hemisferio funcionan paralela y complementariamente.

Existe una evidencia que apoya la hipótesis de un mecanismo de interferencia como el propuesto. Originalmente fueron Nakamura y Gazzaniga (1977) quienes la formularon para explicar el déficit en el aprendizaje visual observado en monos con cerebro dividido en condición unilateral (con visión monocular). El planteamiento era avalado por la observación de que después de la eliminación quirúrgica del segundo hemisferio (hemisferectomía) se recuperaban los niveles normales de aprendizaje (Nakamura y Gazzaniga, 1978). Además, los autores descartaban la ley de Acción de Masa como posible explicación del bajo rendimiento inicial, ya que un animal con un solo hemisferio aparecía potencialmente capaz de aprender una tarea de modo equivalente a un animal normal, con participación de sus dos hemisferios.

Interferencia córtico-cortical

Los datos anteriores provienen de estudios en monos con cerebro dividido y sus autores proponen que los resultados obtenidos en gatos con cerebro dividido (Robinson y Voneida, 1970; Voneida y Robinson, 1971; Sechzer, 1970) pueden ser

más convincentemente explicados por el modelo de la interferencia hemisférica que por el de Acción de Masa. Tal interferencia ocurriría a nivel subcortical. Sin embargo, la hipótesis de la interferencia podría también aplicarse a gatos con cuerpo calloso intacto. En efecto, los casos antes mencionados de gatos con sección de quiasma que presentaban déficits en la adquisición monocular de tareas (Robinson y Voneida, 1970), podían tomarse como muestra de interferencia del segundo hemisferio aún cuando el cuerpo calloso estaba intacto.

Otra observación que sugiere que pueden tener lugar mecanismos de interferencia aún cuando los hemisferios estén conectados, surge del estudio con aprendizaje de inversión que han realizado Voneida y Robinson (1971). Los autores encuentran que en la condición monocular, los gatos con sólo sección de quiasma tienen un rendimiento inferior al de gatos con cerebro dividido en el aprendizaje de tareas de inversión. Esta situación no ocurre generalmente cuando se trata de otras tareas de discriminación. La interferencia que explicaría este déficit se debería a que el aprendizaje de inversión requiere un cambio de actividad en ambos hemisferios, de modo que una clave visual antes elegida sea después evitada. Cuando un animal con sección de quiasma está expuesto monocularmente a una tarea de inversión, las limitaciones de la vía callosal determinarían que el cambio de actividad requerido por la inversión ocurriese

preferentemente en el primer hemisferio. En tal situación los engramas de ambos hemisferios no resultarían congruentes, ya que mientras los del primero corresponden al nuevo estímulo positivo, los del segundo guardarían más correspondencia con el estímulo opuesto (dado que era el estímulo positivo en la inversión previa). Voneida y Robinson (1971) sugieren, entonces, un efecto de "traza" producido por el cuerpo calloso, que surgiría de la incongruencia de los engramas de ambos hemisferios y que generaría interferencia intercortical.

Se puede proponer, en consecuencia, que en los gatos POST STD de este grupo, se produciría un efecto similar, manifestándose interferencia del segundo hemisferio sobre la actividad del primero y un retardo en el aprendizaje (Figura 3-B). No se puede concluir, sin embargo, el origen de la interferencia que explicaría el retardo en el aprendizaje de estos gatos POST STD. Podría ocurrir que éste se deba tanto a procesos de inhibición cortico-cortical sobre la actividad del primer hemisferio como consecuencia de la actividad no congruente del segundo, como a actividad de este último que interferiría subcorticalmente en el control independiente y competitivo de ciertos procesos motores o atencionales. Finalmente, también queda la posibilidad de que en el déficit obtenido, la supuesta interferencia subcortical del segundo hemisferio, haya sido disminuida por procesos mediados por el cuerpo calloso a través de conexiones entre

áreas no visuales.

Una observación adicional de importancia es que en los cuatro sujetos las tres inversiones que seguían a la STU fueron comparables entre sí en número de errores totales y ensayos a criterio. En efecto, se observa una leve mejoría del rendimiento del grupo en la segunda y tercera inversión postoperatoria (promedios 86, 82 y 61), pero esto puede atribuirse a la reiteración de la tarea.

Tal situación es compatible con la suposición de que el rendimiento se ajustaría a la ley de Acción de Masa, de modo que las tres inversiones se habrían realizado en una condición equivalente, es decir, con participación directa del primer hemisferio y participación indirecta (parcial) del segundo (Figuras 3-B y 3-C).

También es compatible con la sugerencia de que después de la STU se había perdido la condición de complementareidad hemisférica que se había dado previamente, en la condición normal preoperatoria, lo cual ocasionaría el déficit observado. Según este criterio, las tres inversiones POST STU podrían ser equivalentes (Figuras 3-B y 3-C).

Aparentemente, sin embargo, la hipótesis de la interferencia hemisférica hacía esperable que la primera inversión POST STU presentase más dificultad que las dos tareas de inversión siguientes. Antes de la STU, el segundo hemisferio había estado expuesto directamente a la situación de entrenamiento (Figura 3-A). Después de la STU, sin

embargo, la exposición del segundo hemisferio era sólo indirecta (Figura 3-B). De este modo, la interferencia del segundo hemisferio en la condición POST STD, podría haber sido mayor durante la primera inversión POST STD que cuando se realizaron las dos siguientes, dada la mejor calidad de los engramas inducidos (Figuras 3-B y 3-C). Esta no es una conclusión obligada, y puede proponerse que, en caso de que, surgida la primera situación de incongruencia hemisférica después de la STD, cada vez que el primer hemisferio participaba de alguna otra tarea, se habrían generado en el segundo procesos de interferencia de la misma intensidad.

1.4.2. Aprendizaje de Inversión después de la Sección de Cuerpo Calloso

En todos los animales, el aprendizaje de las siguientes inversiones se prolongó después de la SCC. El rendimiento del grupo fue 0.56 en comparación con la condición previa (POST STD) y 0.44 con respecto a la condición normal. Los distintos factores enumerados en la sección anterior podrían explicar también este resultado.

A) Factor visual

La hemianopsia está también presente y no cambia en los animales después de la sección de cuerpo calloso. Sin embargo, la nueva disminución del rendimiento sugiere que no es el único factor involucrado y que, en consecuencia, la desconexión del segundo hemisferio retardaría el aprendizaje

al modificar las relaciones entre ambos hemisferios.

B) Acción de Masa

Un mecanismo de Acción de Masa como el ya descrito podría operar también después de la nueva sección produciendo un déficit adicional. En efecto, si se considera que en los animales POST STD el segundo hemisferio tenía una contribución parcial, debido a la menor influencia de la vía comisural en comparación con la tálamo cortical, la sección del cuerpo calloso dejaría ahora sólo al primer hemisferio mediando la tarea (Figura 3-D). Esto produciría una disminución del rendimiento por pérdida de masa cortical (Sechzer, 1970; Robinson y Voneida, 1970; Voneida y Robinson, 1971).

C) Requisito de complementareidad hemisférica

También la argumentación sobre un requisito de complementareidad hemisférica, basada en los estudios en ratas de Russell y Morgan (1978), podría explicar la caída en el rendimiento después de la SCC. Para ello basta considerar que en los gatos POST STD, el segundo hemisferio continuaba participando de la experiencia indirectamente y mediando, parcialmente, el aprendizaje (Figuras 3-B y 3-C). Su desconexión del primer hemisferio por la sección del cuerpo calloso suprimiría esta contribución con el consecuente déficit adicional (Figura 3-D).

D) Interferencia Hemisférica

Por otra parte, un efecto de interferencia del segundo hemisferio podría también explicar el presente resultado. El retardo en el aprendizaje podría ser producido por efecto de interferencia subcortical que persiste aún en ausencia de la comunicación córtico-cortical (Nakamura y Gazzaniga, 1977, 1978)(Figura 3-D). El hecho de que en ausencia del cuerpo calloso el aprendizaje sea más lento aún que en los gatos POST STD, sugiere que aunque ha desaparecido la incongruencia (e interferencia) córtico-cortical, se ha hecho más evidente la subcortical. Esto último, presumiblemente, debido a que en los gatos POST STD la vía comisural habría prevenido, antes de su sección, la expresión de la actividad de interferencia subcortical del segundo hemisferio (Figuras 3-B y 3-C) (ver Nakamura y Gazzaniga, 1977).

Los resultados POST SCC de uno de los animales (Vrd) podrían ser parcialmente explicados por una lesión cortical provocada por hemorragia durante la SCC y detectada en una posterior operación (hemisferectomía del lado ipsilateral a la STD); sin embargo la magnitud del déficit no parece compatible con el hecho de que el daño se presentó en el hemisferio ipsilateral a la STD, además de dejar intactas zonas importantes de las áreas 17, 18, 19 y suprasilvianas (ver Berlucchi, 1980, 1981; Berlucchi y cols. 1978b, 1979; Sprague y cols. 1977).

Los datos obtenidos no permiten descartar la incidencia de ninguno de los factores propuestos en el retardo del aprendizaje que sigue a la STO y a la SCC, y las siguientes series experimentales fueron diseñadas para evaluar cada uno de ellos. El Grupo II, además, permite abordar el problema de la comparación de las influencias directa (tálamo-cortical) e indirecta (comisural) sobre la actividad de un hemisferio.

2. GRUPO II

2.1. SUJETOS

Gatos Nds, Nts, Agd y Rgl (1)

2.2. SECUENCIA EXPERIMENTAL:

Los animales en condición normal aprendieron la Tarea L-0 y luego se sometieron a la STD. Después de la operación adquirieron el hábito de discriminación H-V. Luego realizaron 2-4 inversiones de éste. Finalmente se les seccionó el cuerpo calloso y realizaron 2 inversiones más.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. GATOS CONDICION NORMAL

Los cuatro animales de este grupo adquirieron el hábito de discriminación L-0. Los errores y ensayos sólo se computaron en el caso del gato Nds (Tabla 4-A).

2.3.2. GATOS POST STD

Después de la STD, todos los animales presentaron los signos característicos ya descritos para el grupo I: hemianopsia y tendencia a orientarse hacia el hemicampo ipsilateral a la sección. En el test de retención para L-0

(1) Los gatos Nds y Nts habían realizado previamente tareas de discriminación Cruz versus Círculo (Adquisición y serie de inversiones).

T A B L A 4

La Tabla muestra el número total de errores a criterio cometidos en las tareas L-0 y H-V en las distintas condiciones (POST STD y POST STD-SCC).

Las Tareas L-0 consistieron en la adquisición de la tarea (columna L-0) y en tests de retención postoperatorios (columna trL-0).

Las tareas H-V consistieron en la adquisición del hábito de selección (columna 0), en sucesivas inversiones de este hábito (columnas 1-7), y en tests de retención postoperatorios (columna trH-V)

T A B L A 5,

La Tabla muestra el número de ensayos requeridos para llegar a criterio en las Tareas L-0 y H-V. Las columnas tienen el mismo significado que en la Tabla 4.

T A B L A 6

En la Tabla se muestran para cada animal los valores promedio de los errores cometidos en dos tareas consecutivas que se realizan bajo una misma condición. Para el efecto de comparar distintas condiciones, se consideran los pares de inversiones más próximos, con un criterio idéntico al usado para el Grupo I, y se señalan los rendimientos relativos individuales, usándose como referencia (R: 1.00) la condición POST STD.

T A B L A 4

GRUPO II: ERRORES TOTALES EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS										
	A) NORMAL	B) POST STO						C) POST STO-SCC			
	L-0	trL-0	0	1	2	3	4	trL-0	trH-V	6	7
Nds	63	nc	11	35	31	-	-	-	20	72	32
Nts	nc	nc	27	62	54	-	-	-	12	67	53
Agd	nc	nc	9	25	19	11	12	-	2	20	26
Rgl	nc	nc	12	80	79	46	71	-	1	40	51

T A B L A 5

GRUPO II: ENSAYOS PARA LLEGAR A CRITERIO EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS										
	A) NORMAL	B) POST STO						C) POST STO-SCC			
	L-0	trL-0	0	1	2	3	4	trL-0	trH-V	5	6
Nds	120	nc	40	40	40	-	-	-	50	160	80
Nts	nc	nc	80	80	80	-	-	-	40	200	80
Agd	nc	nc	40	40	40	40	40	-	0	40	40
Rgl	nc	nc	40	200	200	120	200	-	0	80	120

T A B L A 6

GRUPO II: COMPARACION ENTRE CONDICIONES NORMALES Y POSTOPERATORIAS

GATOS	CONDICION, ERRORES Y RENDIMIENTOS RELATIVOS	
	<u>A) POST STO</u>	<u>B) POST STO-SCC</u>
Nds	33 R:1.00	52 R:0.63
Nts	58 R:1.00	60 R:0.96
Agd	12 R:1.00	23 R:0.52
Rgl	59 R:1.00	46 R:1.28
Promedio	R:1.00	R:0.85

se observó un hábito manifiesto de posición; los errores y ensayos no fueron computados.

Durante la adquisicición de la tarea H-V, el rango de errores cometidos fue 9-27 (Tabla 4-B) y el de ensayos 40-80 (Tabla 5-B). Los gatos realizaron luego las tareas de inversión de la discriminación H-V en dos formas: 2 inversiones Nds y Nts y 4 inversiones Agd y Rgl. El número de errores en las 2 primeras inversiones realizadas por los animales de este grupo puede considerarse representativo de su rendimiento en la condición POST STD, para fines de una posible comparación con los rendimientos que animales de otros grupos presentan en sus dos primeras inversiones. Para cada de los animales estos valores dieron promedios 33, 58, 22 y 80 (Tabla 6-A). Para fines de una comparación de la condición POST STD con la condición POST STD-SCC dentro del mismo grupo, sin embargo, se consideraron representativos de la condición POST STD los errores cometidos por cada animal en las dos inversiones previas a la SCC. Los dos animales (Nds y Nts) que realizaron la tercera y cuarta inversión cometieron en promedio 12 y 59 errores respectivamente (Tablas 4-C y 6-A). De este modo, con fines de comparación con la condición POST STD-SCC, los errores que se obtuvieron como referencia para la condición POST STD fueron 33, 58, 12 y 59 para cada uno de los animales (Tabla 6-A). Estos valores se hicieron equivalentes a un rendimiento $R=1.00$ (Tabla 6-A).

2.3.3. GATOS POST STO-SCC

Después de la SCC se reestableció el criterio para la tarea H-V, siendo 20-72 el rango de errores cometidos (Tabla 4-C) y 0-50 el de ensayos (Tabla 5-C). En las tareas de inversión después de la SCC se produjo un efecto variable. En dos gatos aumentó el número de errores (Agd: promedio de 12 errores POST STO y 23 POST STO-SCC; Nds: 33 errores POST STO y 52 POST STO-SCC; ver Tablas 4-B, 4-C, 6-A y 6-B) aunque ya en la segunda inversión uno de ellos (Nds) volvió al nivel preoperatorio; el rendimiento POST STO-SCC para cada uno de estos animales fue 0.52 y 0.63, con respecto a la condición POST STO previa (Tabla 6-B). En el gato Nts no se observó caída en el rendimiento (promedio de 58 errores POST STO y 60 POST STO-SCC, con rendimiento 0.96 POST STO-SCC: ver Tablas 6-A y 6-B) y sí una leve mejora en Rgl (promedio de 59 errores POST STO y 46 POST STO-SCC, con rendimiento 1.28 POST STO-SCC: ver Tablas 6-A y 6-B). En conjunto, los valores registrados en las dos inversiones POST STO y en las dos inversiones POST STO-SCC comparadas, no permiten señalar un aumento significativo en el número de errores después de la SCC ($p > 0.05$, Test de Wilcoxon).

Para los cuatro animales considerados los índices de rendimiento en las tareas de inversión señalan, en promedio, valores $R=1.00$ (referencia) para la condición POST STO (Tabla 6-A) y $R=0.85$ para la condición POST STO-CC (Tabla 6-B).

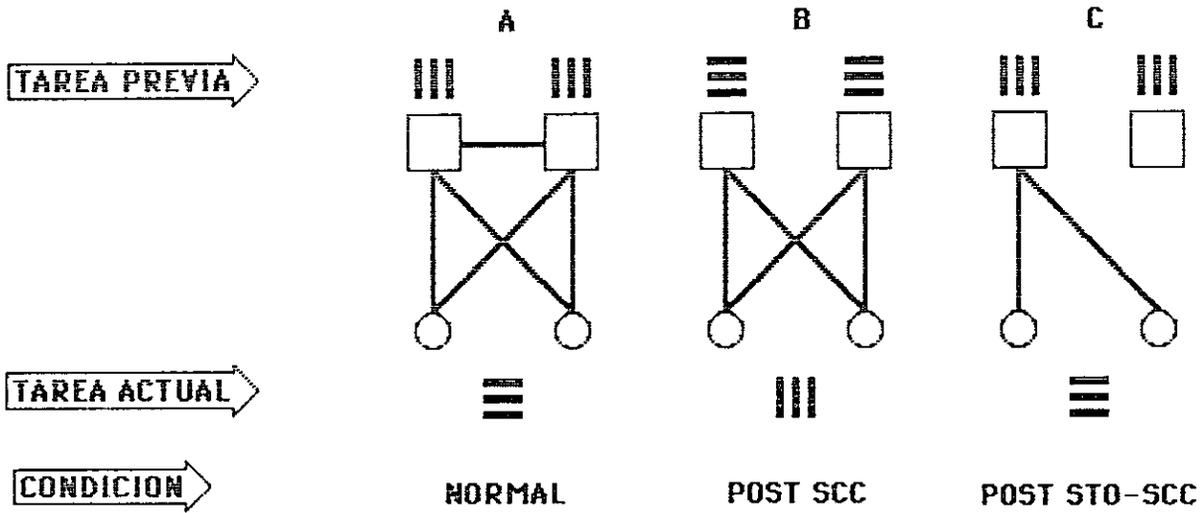
2.4. DISCUSION

2.4.1. Aprendizaje después de la STD

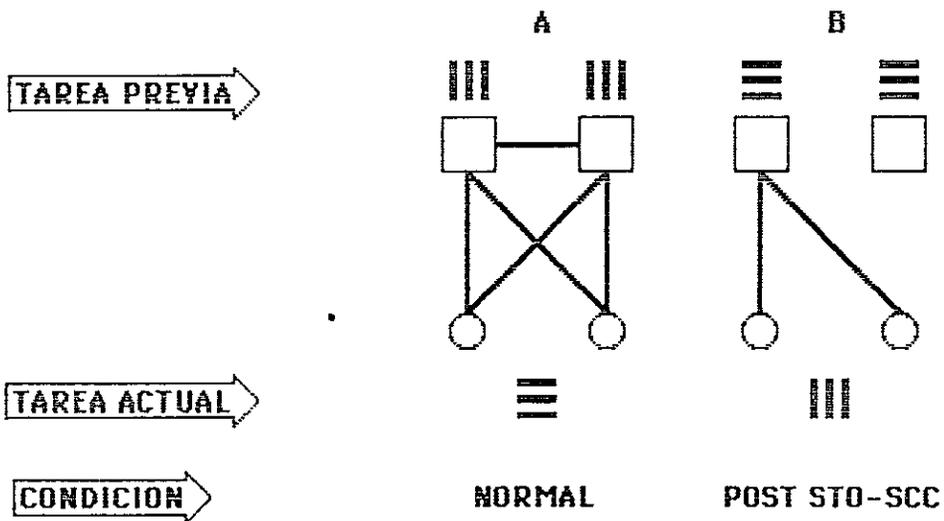
En los animales del Grupo II, a diferencia del anterior, el hemisferio ipsilateral a la STD no participó nunca en las tareas H-V en forma directa (ver figura 4-A). El número de inversiones previo a la SCC que realizaron 2 de los gatos fue semejante al de los animales del Grupo I; en los otros se redujo de modo de suprimir una posible facilitación por reiteración de la tarea.

Los animales de este grupo no cometieron más errores ni emplearon más ensayos que los animales del Grupo I en condición normal, ni que los animales en condición normal de los Grupos III-A y III-B cuyos resultados se describirán más adelante ($p > 0.05$, Test de Mann-Whitney). Esta comparación, sin embargo, debe tomarse con precaución, ya que dos de los animales (Nds y Nts) tenían experiencia previa en tareas de discriminación de Cruz vs Círculo; esto pudo haber incidido en que la dificultad en las discriminaciones H-V resultara menor que para el resto de los animales. No obstante, la comparación de los rendimientos POST STD y POST STD-SCC de los animales dentro del mismo grupo, permitirá hacer inferencias más consistentes sobre el efecto que la STD tuvo en ellos.

ESQUEMA EXPERIMENTAL DEL GRUPO III-A



ESQUEMA EXPERIMENTAL DEL GRUPO III-B



ESQUEMA EXPERIMENTAL DEL GRUPO II

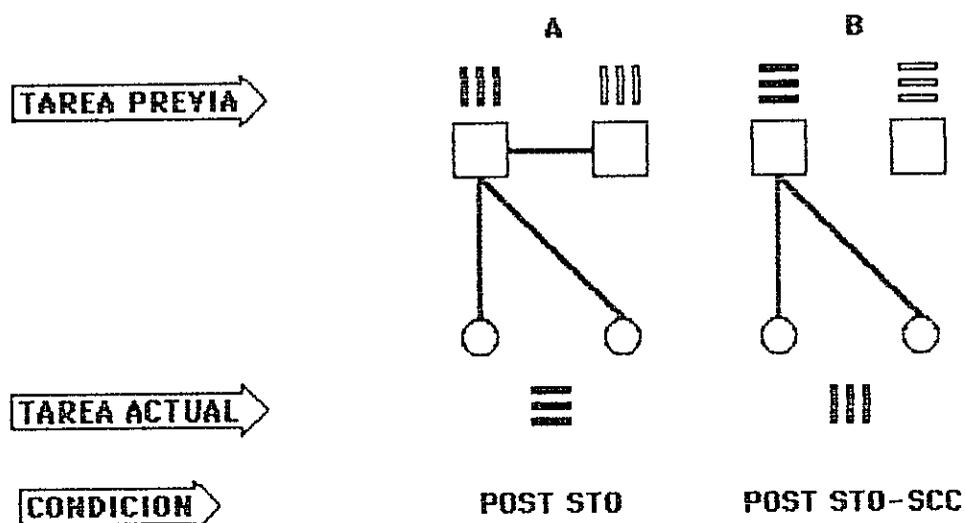


Fig. 4

Los diagramas a-b esquematizan las condiciones experimentales de los animales del GRUPO II. El significado de las figuras es el que se ha señalado para el GRUPO I.

2.4.2. Aprendizaje después de la SCC

Después de la SCC, el rendimiento de los animales de este Grupo disminuyó levemente, siendo el promedio de los rendimientos POST STU-SCC igual a 0.85 con respecto a la condición POST STU (con rendimiento promedio de 1.00). Esta disminución, sin embargo, no fue estadísticamente significativa. Cabe señalar, además, que el retardo es manifiesto sólo en dos de los cuatro animales. Esto contrasta con el rendimiento de 0.56 para la condición POST STU-SCC del Grupo I, referido también a la condición POST STU (con rendimiento 1.00).

A continuación se discute la posible incidencia que los cuatro factores discutidos anteriormente para el Grupo I podrían haber tenido en el rendimiento de los animales del Grupo II.

A) Factor Visual

Como se indicó más arriba, no es confiable una comparación de los animales POST STU de este grupo con los animales en condición normal de otros grupos. Además, la hemianopsia estaba igualmente presente en la condición POST STU y en la POST STU-SCC (ver figura 4-A). De este modo no se dispone de una condición control que permita evaluar el efecto de la hemianopsia inducida por la STU.

B) Acción de Masa

La condición inicial, POST STD, involucraba, durante el aprendizaje, la participación mediada por vía directa (tálamo-cortical) del primer hemisferio y la participación mediada por la vía comisural del segundo hemisferio (ver figura 4-A). Los resultados del Grupo I, interpretados de acuerdo al principio de Acción de Masa, sugieren que en esta condición existe una contribución del segundo hemisferio al aprendizaje, ya que su desconexión del primero por la sección adicional del cuerpo calloso, en el caso de ese grupo, provocaba una caída en el rendimiento. Sin embargo, en los gatos del Grupo II, el rendimiento después de la SCC no disminuyó significativamente. La contradicción entre estos dos resultados sugiere que el principio de Acción de Masa no podría aplicarse a las situaciones experimentales presentadas.

C) Requisito de complementareidad hemisférica

Los datos del Grupo I sugerían que en la condición POST-STD, de acuerdo a la hipótesis basada en planteamientos de Russell y Morgan (1979), la comunicación callosal induciría complementación entre las actividades de ambos hemisferios y una "distribución" de engramas en ambos. Al suprimirse tal complementareidad en ese grupo por la SCC, el hemisferio deaferentado sería incapaz, por sí solo, de expresar eficientemente estrategias de aprendizaje que estaban "almacenadas" en ambos.

se producía un retardo notorio del aprendizaje. Sin embargo, tal observación del Grupo I es contradictoria con los resultados del Grupo II, en el cual el retardo POST SCC es leve y no resulta estadísticamente significativo.

La conclusión es que la hipótesis no resulta adecuada para explicar los resultados de estas series de experimentos.

D) Interferencia hemisférica

Los resultados sugieren que en los gatos STD de este grupo, a diferencia de lo que ocurría con los animales del Grupo I, no se produciría interferencia del segundo hemisferio sobre la actividad del primero. Esto puede explicarse si se consideran las experiencias de cada uno de los hemisferios durante las tareas realizadas.

En la condición inicial POST STD (Figura 4-A), los engramas inducidos durante la adquisición de la tarea H-V se habrían producido más eficientemente en el primer hemisferio que en el segundo, dadas las limitaciones de la vía callosal (Figura 4-A). En la tarea siguiente, el cambio de actividad asociado a la inversión ocurriría gradualmente en el primer hemisferio, por influencia de la exposición directa (tálamo-cortical) a la situación de aprendizaje, mientras que en el segundo hemisferio el ajuste al nuevo estímulo positivo era mediado por la vía callosal. Pese a las limitaciones de esta última vía, tal ajuste en el segundo hemisferio podría ocurrir sin un retardo importante con

respecto al del primer hemisferio, dado que los engramas inducidos en el segundo durante el aprendizaje de la tarea previa habrían sido débiles. En consecuencia, las actividades de ambos hemisferios serían congruentes, correspondiendo a una preferencia equivalente por el mismo estímulo visual y a la génesis del mismo patrón conductual. El rendimiento durante el aprendizaje en esta condición resultaría equivalente al que mostrarían animales no operados de otros grupos. Los datos de los gatos POST STD de este grupo y los que provienen de los gatos en condición normal de otros grupos podrían sugerir que esto sería realmente así. La reserva en aceptar la validez de esta comparación intergrupala, sin embargo, ya ha sido señalada.

Después de la SCC, solo el primer hemisferio participaba de la experiencia visual (Figura 4-8) y el rendimiento durante las discriminaciones dependía de que ambos hemisferios continuasen coordinadamente y sin interferencia generando los procesos vinculados al aprendizaje de nuevas tareas. En este caso, en ausencia del cuerpo calloso, tal coordinación bilateral dependía de las conexiones subcorticales intactas. El resultado obtenido, la no interferencia del segundo hemisferio, podría explicarse con la hipótesis de que estos procesos de integración o coordinación bilateral, que serían mediados subcorticalmente, tendrían relación directa con el grado de coordinación córtico-cortical presente en los animales antes

de la SCC. Como antes de esta sección las actividades de ambos hemisferios resultaban congruentes, es decir correspondían a una preferencia equivalente por el mismo estímulo visual, la coordinación o integración bilateral habría existido tanto en la condición POST STU como en la POST STU-SCC. Esta argumentación será retomada más adelante en las discusiones de los demás grupos.

El siguiente grupo experimental, Grupo III, que reúne sujetos de los Grupos III A y III B, permitiría concluir definitivamente cuál de los factores aquí considerados explicaría más coherentemente los datos acumulados.

3. GRUPO III

3.1. GRUPO III A

3.1.1. SUJETOS GRUPO III A

Gatos Mgl, GlS y Nef

3.1.2. SECUENCIA EXPERIMENTAL GRUPO III A:

Los animales aprendieron la tarea H-V e invirtieron dos veces en la condición normal; luego se les seccionó el CC y realizaron nuevas inversiones (dos en el caso de Mgl y GlS y tres en el caso de Nef); más tarde se les seccionó el TD y realizaron dos inversiones más.

En este grupo la STD no habría modificado las relaciones interhemisféricas, ya que éstas habían sido parcialmente suprimidas por la SCC previa. En consecuencia, este grupo constituye un control del Grupo I, ya que los efectos sensoriales producidos por la STD (la hemianopsia) pueden ser distinguidos de sus efectos sobre la dinámica interhemisférica. Se intentó mantener (no estrictamente) el número de inversiones previo a la condición POST STD-SCC que realizaron los animales de los Grupos I y II.

3.1.3. RESULTADOS

3.1.3.1. GATOS CONDICION NORMAL

Los gatos comenzaron aprendiendo la tarea L-0, siendo 72-113 el rango de 88 errores (Tabla 7-A) y 180-200 el rango

de ensayos (Tabla 8-A). Durante la adquisición del hábito H-V el rango de errores fue 21-59 (Tabla 7-A) y el de ensayos 40-80 (Tabla 8-A). Luego realizaron dos inversiones del hábito. Los promedios de errores registrados para cada animal en las dos inversiones fueron 92, 57 y 65 (Tablas 7-A y 9-A), asignándosele a cada uno de estos promedios individuales el valor $R=1.00$ como referencia para la condición normal preoperatoria (Tabla 9-A).

3.1.3.2. GATOS POST SCC

La SCC no produjo alteraciones en el rendimiento, lo cual coincide con antecedentes previos (Myers, 1962; Berlucchi y cols., 1978, 1978a, 1979). En los test de retención sobre la tarea H-V sólo Mgl necesitó una segunda sesión para alcanzar el criterio, y éste se obtuvo con un promedio de 2 errores para los tres gatos (Tablas 7-B y 8-B). Las nuevas inversiones dieron valores semejantes a los preoperatorios, tanto para errores como para ensayos ($p>0.05$, Test de Wilcoxon). Los promedios de errores registrados para cada gato en las dos primeras inversiones fueron 71, 52 y 57. De este modo los rendimientos relativos obtenidos para cada animal en la condición POST SCC fueron 1.30, 1.10 y 0.94 en relación a la condición normal preoperatoria; esto corresponde a un promedio de $R=1.11$ para el grupo (Tabla-B). Los promedios individuales de los gatos Mgl y Gls se usaron también para la comparación con la

T A B L A 7

La Tabla muestra el número total de errores a criterio cometidos en las tareas L-0 y H-V en las distintas condiciones (Normal, POST SCC y POST STD-SCC).

Las Tareas L-0 consistieron en la adquisición de la tarea (columna L-0). No se realizaron tests de retención postoperatorios (columna trL-0).

Las Tareas H-V consistieron en la adquisición del hábito de discriminación (columna 0), en sucesivas inversiones de este hábito (columnas 1-7), y en tests de retención postoperatorios (columna trH-V).

T A B L A 8

La Tabla muestra el número de ensayos requeridos para llegar a criterio en las Tareas L-0 y H-V. Las columnas tienen el mismo significado que en la Tabla 7.

T A B L A 9

En la Tabla se muestran para cada animal los valores promedio de los errores cometidos en 2 tareas consecutivas que se realizaron en una misma condición. Para el efecto de comparar distintas condiciones, se consideraron los pares de inversiones más próximos, con el mismo criterio usado para el GRUPO I y para el GRUPO II, señalándose los rendimientos relativos individuales usándose como referencia (R: 1.00) la condición NORMAL como también la condición POST SCC (valores en cursiva).

T A B L A 7

GRUPO IIIA: ERRORES TOTALES EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS												
	A) NORMAL				B) POST SCC					C) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4	5	trL-0	trH-V	6	7
Mgl	113	26	106	81	-	5	90	51	-	-	4	131	82
Gls	79	59	62	52	-	0	59	45	-	-	2	42	47
Nef	72	21	58	72	-	1	70	67	46	-	12	92	73

T A B L A 8

GRUPO IIIA: ENSAYOS TOTALES PARA LLEGAR A CRITERIO EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS												
	A) NORMAL				B) POST SCC					C) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4	5	trL-0	trH-V	6	7
Mgl	200	40	160	-	-	40	160	200	160	-	0	240	160
Gls	180	80	120	120	-	0	120	80	80	-	0	120	80
Nef	180	40	160	160	-	0	120	120	160	-	40	160	160

T A B L A 9

GRUPO IIIA: COMPARACION ENTRE CONDICIONES NORMALES Y POSTOPERATORIAS

GATOS	CONDICION, ERRORES Y RENDIMIENTOS RELATIVOS				
	A) NORMAL	B) POST SCC		C) POST STO-SCC	
Mgl	92 R: 1.00	71 R:1.30	71 <i>R:1.00</i>	107 R:0.86	<i>R:0.65</i>
Gls	57 R: 1.00	52 R:1.10	52 <i>R:1.00</i>	45 R:1.27	<i>R:1.30</i>
Nef	65 R: 1.00	69 R:0.94	57 <i>R:1.00</i>	83 R:0.78	<i>R:0.78</i>
Promedio	R:1.00	R:1.11	<i>R:1.00</i>	R:0.97	<i>R:0.88</i>

condición POST STD-SCC. En el caso del gato Nef, que realizó una tercera inversión POST SCC con 46 errores, el promedio de errores en las inversiones segunda y tercera fue 57; este último valor fue el usado para la comparación con la condición POST STD-SCC (Tabla 9-B, valores en cursiva).

3.1.3.3. GATOS POST STD-SCC

La STD provocó los mismos signos descritos para los gatos de otros grupos: hemianopsia y manifiesta orientación hacia el hemicampo opuesto a la sección en el periodo de recuperación. El test de retención para H-V (sobre L-D no se realizó) indicó retención alta, reestableciéndose el criterio con un promedio de 6 errores para los tres animales (Tabla 7-C). El examen de las inversiones individuales muestra que la STD produjo resultados dispares. El gato Mgl muestra una baja notoria en la primera inversión POST STD-SCC, con recuperación en la repetición (Tabla 7-C); el promedio de errores registrados en ambas fue 107, lo que da un rendimiento POST STD 0.65 con respecto al POST SCC y 0.86 con respecto a la condición Normal: Tabla 9-C. Por otra parte, GlS muestra una disminución en el número de errores, siendo 45 el promedio de errores cometidos en las dos inversiones POST STD-SCC; esto equivale a un rendimiento 1.30 con respecto al POST SCC y 1.27 con respecto a la condición Normal (Tabla 9-C). Finalmente, en el caso de Nef se aprecia un aumento en el número de errores cometidos,

siendo 83 el promedio en las dos inversiones POST STO-SCC; ese valor proporciona un rendimiento 0.69 con respecto al POST SCC y 0.78 con respecto a la condición Normal (Tabla 9-C). La comparación de los errores cometidos en la condición POST STO-SCC con los cometidos en las condiciones previas no muestra diferencias significativas ($p > 0.05$, Test de Wilcoxon). Tampoco hay diferencias en el número de ensayos ($p > 0.05$, Test de Wilcoxon). Para el grupo se obtuvo un rendimiento POST STO promedio de 0.88 con respecto a la condición POST SCC, y 0.97 con respecto a la condición normal (ver Tabla 9-C). En los casos en que se registró retardo del aprendizaje, fue notorio el hábito de posición.

3.2. GRUPO III B

3.2.1. SUJETOS GRUPO III B

Gatos Sch, Grd y Brn

3.2.2. SECUENCIA EXPERIMENTAL GRUPO III B:

Los animales adquirieron el hábito de discriminación H⁺V e invertieron dos veces en condiciones normales. Luego se practicaron las STO y SCC simultáneamente, sin intercalarse inversiones entre ellas. A continuación invertieron otras dos veces.

Este grupo fue semejante al anterior; se intentó minimizar, sin embargo, el efecto de inversiones reiteradas.

3.2.3. RESULTADOS

3.2.3.1. GATOS CONDICIONES NORMALES

Los tres animales aprendieron la tarea L-0 (se computaron los errores y ensayos en dos de ellos, Sch y Brn, con un promedio de 51 errores y 100 ensayos: Tablas 10-A y 11-A). Luego adquirieron el hábito de selección para la tarea H-V, siendo 16-42 el rango de errores y 40-80 el de ensayos (Tablas 10-A y 11-A). Más tarde invirtieron dos veces. Los promedios registrados para cada animal en estas dos inversiones fueron 77, 72 y 113 (Tabla 12-A), a los que se les asignó el valor de referencia $R=1.00$.

3.2.3.2. GATOS POST STO-SCC

La SCC y la STO fueron consideradas simultáneas, ya que entre ambas no se realizaron tareas de inversión. Las dos secciones se realizaron, sin embargo, en operaciones separadas, practicándose primero la STO. Después de la STO se realizaron tests de retención para la tarea H-V; éstos mostraron rangos de 0-36 errores y de 0-100 ensayos (Tablas 10-B y 11-B). Las tareas de inversión POST STO-SCC entregaron valores semejantes a los preoperatorios en los tres casos, tanto para errores como para ensayos ($p>0.05$, Test de Wilcoxon). Los promedios individuales de errores registrados en las dos inversiones finales fueron 72, 76 y 97 (Tabla 12-B). Esto dió para cada animal rendimientos relativos 1.07, 0.95 y 1.17 con respecto a la condición

T A B L A 10

La Tabla muestra el número total de errores a criterio cometidos en las tareas L-0 y H-V en las distintas condiciones (Normal y POST STD-SCC).

Las Tareas L-0 consistieron en la adquisición de la tarea (columna L-0). No se realizaron tests de retención postoperatorios (columna trL-0).

Las Tareas H-V consistieron en la adquisición del hábito de discriminación (columna 0), en sucesivas inversiones de este hábito (columnas 1-4), y en tests de retención postoperatorios (columna trH-V).

T A B L A 11

La Tabla muestra el número de ensayos requeridos para llegar a criterio en las Tareas L-0 y H-V. Las columnas tienen el mismo significado que en la Tabla 11.

T A B L A 12

En la Tabla se muestran para cada animal los valores promedio de los errores cometidos en las 2 tareas realizadas en cada condición.

Los valores de rendimiento 1.00 (R: 1.00) se atribuyeron a la condición NORMAL, señalándose los valores de rendimiento relativo para la condición POST STD-SCC.

T A B L A 10

GRUPO IIIB: ERRORES TOTALES EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS							
	A) NORMAL				B) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4
Sch	66	42	71	82	-	36	84	59
Grd	nc	47	54	89	-	0	80	72
Brn	35	16	117	109	-	23	91	102

T A B L A 11

GRUPO IIIB: ENSAYOS EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS							
	A) NORMAL				B) POST STO-SCC			
	L-0	0	1	2	trL-0	trH-V	3	4
Sch	120	80	160	160	-	80	160	120
Grd	nc	80	160	1060	-	0	120	120
Brn	80	40	240	240	-	100	200	200

T A B L A 12

GRUPO IIB: COMPARACION ENTRE CONDICIONES NORMALES Y POSTOPERATORIAS

GATOS	CONDICION, ERRORES Y RENDIMIENTOS RELATIVOS	
	A) NORMAL	B) POST STO-SCC
Sch	77 R: 1.00	72 R:1.07
Grd	72 R: 1.00	76 R:0.95
Brn	113 R: 1.00	97 R:1.17
Promedio	1.00	1.06

normal, con un promedio 1.06 para el grupo (Tabla 12-8).

Los mejores rendimientos individuales después de la doble sección no se registraron en el Grupo III A como podría esperarse por una mayor familiaridad con la tarea (entre ambas secciones esos animales habían realizado inversiones extra) ($p > 0.05$, test de Mann-Whitney). Sin embargo, como no hay razón para suponer que un mayor número de errores y ensayos en el aprendizaje de los animales del Grupo III A se haya debido precisamente a la situación de sobreentrenamiento (1), los Grupos III A y III B son considerados en conjunto. El promedio de los rendimientos relativos individuales obtenidos en la condición final POST STD-SCC fue, para los 6 animales, 1.02.

3.3. DISCUSION

Los grupos III A y III B muestran que, después de la SCC y la STD, la condición monohemisférica basta para mediar una tarea de inversión con la misma eficiencia que la condición normal, preoperatoria. El rendimiento POST STD-SCC fue 1.02 (rango: 0.65-1.17) cuando se comparó con el rendimiento obtenido en condición normal (1.00) y hubo un

(1) Los datos del Grupo III-A, provenientes de 3 gatos, no permitieron concluir que haya habido un número de errores significativamente mayor en la condición POST STD-SCC que en las condiciones previas, aunque 2 de los 3 sí mostraban un aumento. Examinar la posibilidad de un retardo en el aprendizaje en este caso exigiría un número mayor de animales.

déficit individual sólo en dos animales (Nef y Mgl) en un total de seis. Estos resultados contrastan con los del Grupo I, que mostraban un déficit importante en el aprendizaje en la condición PDST STU-SCC. Las diferencias entre estos grupos no pueden explicarse por el hecho de que los animales de los Grupos III A y III B estén más familiarizados con las tareas después de las operaciones, ya que el número de inversiones que los animales del Grupo III A realizaron antes de llegar a la condición PDST STU-SCC fue igual al que realizaron los animales del Grupo I y los animales del Grupo III B se sometieron a un número de tareas menor.

Estos resultados son importantes para esclarecer la incidencia en el aprendizaje de los cuatro factores considerados en las discusiones previas.

A) Factor Visual

Del hecho de que el rendimiento después de la STU se mantenga a nivel normal, se desprende que la hemianopsia no produjo en los animales de este Grupo un retardo del aprendizaje. Esto sugiere que el efecto visual de la sección tiene carácter secundario, pudiendo ser relevante cuando, como consecuencia de una dinámica interhemisférica que limita el aprendizaje, un animal pueda buscar utilizar estrategias como el hábito de posición para superar las dificultades de una tarea por aprender.

B) Acción de Masa

Claramente, el Principio de Acción de Masa hacía esperable que después de la desconexión de un hemisferio el rendimiento de los animales fuese menor que el obtenido en la condición normal, preoperatoria (Figuras 5-C y 6-B).

De este modo, el fracaso de la predicción lleva a concluir que la ley de Acción de Masa no parece ser un factor que determine la velocidad de aprendizaje en la presente situación experimental.

C) Requisito de complementareidad Hemisférica

La condición inicial normal de los gatos de los Grupos III A y III B determinaba la exposición de ambos hemisferios, de modo que el aprendizaje estaba mediado por ambos (Figuras 5-A y 6-A). Podría argumentarse que la actividad de ambos resultaba complementaria. La predicción basada en los argumentos de Russell y Morgan (1978) era que alteraciones de esa condición producirían un retardo en el aprendizaje de nuevas tareas. De ese modo, la desconexión del segundo hemisferio por la doble sección determinaría una disminución del rendimiento que los animales habían mostrado en condición normal, preoperatoria (Figuras 5-C y 6B).

Los resultados obtenidos, sin embargo, contradicen esta predicción. Esto descarta al modelo como una posible explicación de las relaciones interhemisféricas en esta situación experimental.

Fig. 5

Los diagramas a-c esquematizan las condiciones experimentales de los animales del GRUPO III-A. El significado de las figuras es el que se ha señalado para el GRUPO I.

Fig. 6

Los diagramas a-b esquematizan las condiciones experimentales de los animales del GRUPO III-B. El significado de las figuras es el que se ha señalado para el GRUPO I.

D) Interferencia Hemisférica

Los resultados de este grupo sugieren que la actividad del primer hemisferio, expuesto directamente al entrenamiento, no es interferida por la actividad del segundo hemisferio, privado de la experiencia visual. Es decir, no habría competencia interhemisférica por el control de centros subcorticales y los procesos motores y atencionales asociados. Como consecuencia de ello, el aprendizaje en la condición POST STG-SCC sería tan eficiente como el obtenido en la condición normal o en la condición POST SCC (con vías visuales intactas), cuando ambos hemisferios estaban expuestos directamente al entrenamiento (Figuras 5 y 6). Esta situación puede explicarse cuando se consideran las experiencias de cada hemisferio durante las distintas tareas realizadas.

En el caso de los animales del Grupo III A, tanto en la condición normal como después de la SCC, ambos hemisferios estaban expuestos directa y simultáneamente a la misma experiencia de aprendizaje (Figuras 5-A y 5-B). Así, las actividades de ambos resultaban congruentes, correspondiendo a una preferencia equivalente por el mismo estímulo visual. En consecuencia, los dos hemisferios podrían ejercer control sobre procesos motores o atencionales de modo coordinado, sin que se manifestara interferencia entre las actividades generadas por ambos. En animales con cuerpo calloso seccionado y con vías visuales intactas, como los gatos de

este grupo, tal situación de coordinación e integración bihemisférica está ampliamente descrita en la literatura (Myers, 1962, 1965; Sperry, 1961). Después de la STD, no habiendo conexión callosal, solo el primer hemisferio participaba en la experiencia visual (Figura 5-C). En esta condición la coordinación bilateral dependería de que los procesos en ambos hemisferios continuasen correspondiendo a la adquisición de un mismo patrón conductual. De acuerdo a los resultados, tampoco después de la STD el segundo hemisferio generaría un control independiente sobre estructuras subcorticales que pudiera interferir con la actividad del primer hemisferio. Se produciría una dinámica de coordinación bilateral en la que, en ausencia del cuerpo calloso, desempeñarían un rol importante las conexiones subcorticales intactas. Una explicación posible para esto es que, al igual que se argumentó en el caso del Grupo II, esta dinámica de integración o coordinación bilateral refleje la existente antes de la STD, cuando las actividades de los dos hemisferios resultaban congruentes y coordinadas, por estar ambos expuestos de un modo paralelo a la experiencia de discriminación.

La situación en el caso del Grupo III B es parecida a la del Grupo III A. En la condición normal los dos hemisferios estaban expuestos de modo equivalente al entrenamiento, de modo que las actividades de ambos resultaban congruentes y en el aprendizaje no había signos

de interferencia hemisférica (Figura 6-A). Luego de las dos secciones, en la condición STG-SCC, las actividades de ambos hemisferios continuaban siendo coordinadas, esta vez por vías subcorticales, sin que el segundo hemisferio generase actividad que interfiriese con la del primero (Figura 6-B). Esta integración tendría relación directa con la coordinación córtico-cortical existente antes de las secciones.

En la Discusión General se retomarán estos argumentos, complementándose los con las evidencias provenientes de los otros grupos experimentales.

Una pregunta adicional es: qué efecto tendría la desconexión de un hemisferio en animales que no hayan tenido experiencia de aprendizaje? No habría existido, en tal caso, una situación de aprendizaje en que la actividad de ambos hemisferios resultara o no congruente. Con el siguiente grupo experimental se procuró abordar este punto.

4. GRUPO IV

4.1. SUJETOS GRUPO IV

Gatos Grs, Prd, Kty y Rmn

4.2. SECUENCIA EXPERIMENTAL:

Las secciones de TD y CC, continuas, fueron previas a la adquisición del hábito (tarea H-V). Luego los animales realizaron inversiones de éste. Los gatos Grd y Prd invirtieron dos veces, mientras que Kty y Rmn lo hicieron cuatro veces.

En estos animales, a diferencia de los de grupos anteriores, el hemisferio deaferentado en ningún momento estuvo sometido a las situaciones de aprendizaje, ya sea directa o indirectamente (ver figura 7). A diferencia de los animales de otros grupos, no existía una condición control con la cual comparar los rendimientos de los gatos del Grupo IV después de operados. De este modo, el efecto de las secciones sobre la velocidad de aprendizaje fue inferido de comparaciones de rendimiento de estos animales con los animales de otros grupos que se hallaban en distintas condiciones.

4.3. RESULTADOS: GATOS POST STO-SCC

La adquisición del hábito de discriminación L-0 resultó más lenta que en gatos normales de otros grupos ($p < 0.001$, test de Mann-Whitney). Se registraron rangos de 130-171 errores

(Tabla 13) y 320-440 ensayos (Tabla 14), lo que contrasta con los errores (rango: 63-117) y ensayos (rango: 120-200) que cometieron en esta tarea los animales de otros grupos antes de ser operados. Esto podría ser esperable por efectos de la hemianopsia, inhabilitante para sujetos que no están familiarizados con la situación de entrenamiento. Del factor adicional de que el aprendizaje ocurra después de la desconexión de un hemisferio (condición unilateral) no puede, entonces, desprenderse conclusión alguna de esta tarea.

Sin embargo, la adquisición H-V también tuvo lugar más lentamente que en los animales en condición normal de otros grupos ($p < 0.001$, Test de Mann-Whitney), evidenciándose un marcado hábito de posición hacia el lado ipsilateral a la sección. El rango de errores cometidos fue 48-119 (Tabla 13) y 120-230 el de ensayos (Tabla 14), mientras que los animales no operados realizaron esta tarea con rangos de errores y de ensayos iguales a 9-59 y a 40-80 respectivamente. También las inversiones presentaron un claro déficit en el rendimiento en comparación con los datos provenientes de los animales controles ($p < 0.001$), además de producirse una mayor dificultad en la segunda inversión, con evidentes signos de frustración (llamados, lentitud o inmovilidad) en dos de ellos (Grs y Prd). Los promedios de errores registrados en las dos primeras inversiones fueron, para cada animal, 239, 287, 176 y 93 (Tabla 15-B), lo que

T A B L A 13

La Tabla muestra el número total de errores a criterio cometidos en las tareas L-0 y H-V en condición POST STD-SCC.

Las Tareas L-0 consistieron en la adquisición de la tarea (columna L-0).

Las Tareas H-V consistieron en la adquisición del hábito de discriminación (columna 0) y en sucesivas inversiones de este hábito (columnas (1-4)).

T A B L A 14

La Tabla muestra el número de ensayos requeridos para llegar a criterio en las Tareas L-0 y H-V. Las columnas tienen el mismo significado que en la Tabla 13.

T A B L A 15

En la Tabla se muestran para cada animal los valores promedio de los errores cometidos en las 2-4 tareas realizadas en condición STD-SCC

Los valores de rendimiento 1.00 (R: 1.00) se atribuyen a la condición NORMAL, la que corresponde a animales no operados de otros grupos.

T A B L A 13

GRUPO IV: ERRORES TOTALES EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS					
	POST STO-SCC					
	L-0	0	1	2	3	4
Grs	150	119	183	290	-	-
Prd	142	48	251	322	-	-
Kty	130	67	174	177	142	128
Rmn	171	58	83	103	106	115

T A B L A 14

GRUPO IV: ENSAYOS EN TAREAS L-0 Y H-V

GATOS	CONDICION Y TAREAS					
	POST STO-SCC					
	L-0	0	1	2	3	4
Grs	440	320	400	720	-	-
Prd	320	120	680	760	-	-
Kty	320	280	480	560	400	240
Rmn	440	200	240	320	240	280

T A B L A 15

GRUPO IV: COMPARACION ENTRE CONDICIONES NORMALES Y POSTOPERATORIAS

CONDICION, PROMEDIOS DE ERRORES Y RENDIMIENTOS RELATIVOS			
A) NORMAL		B) POST STO-SCC	
GATOS	ERRORES	GATOS	ERRORES
Rnr	71	Grs	239
Vrd	33		R:0.29
Slv	57	Prd	287
Tbd	57		R:0.24
Mgl	92	Kty	176
Gls	57		R:0.39
Nef	65	Rmn	93
Sch	77		R:0.74
Grd	72		
Brn	113		
Rendimiento	1.00		0.42**

(**) P<0.01, Test de Mann-Whitney

equivale a rendimientos individuales 0.29, 0.24, 0.39 y 0.74, con promedio 0.42 para el grupo, teniéndose como referencia el rendimiento de los animales no operados ($R=1.00$). Los gatos Kty y Rmn realizaron la tercera inversión con 142 y 106 errores cada uno (400 y 240 ensayos) y la cuarta con 128 y 115 errores cada uno (240 y 280 ensayos), lo cual muestra que el rendimiento no mejora con un mayor número de tareas (Tabla 13).

4.4. DISCUSION

En este Grupo el aprendizaje fue mediado exclusivamente por el primer hemisferio. El segundo hemisferio nunca estuvo expuesto visualmente, ni directa ni indirectamente, a las situaciones de entrenamiento (ver figura 7).

El rendimiento de estos animales en las inversiones sucesivas fue notoriamente más bajo que el de animales normales de otros grupos y muy similar al de los animales PGST STU-SCC del Grupo I. Por analogía con los resultados de los Grupos anteriores, y con los reportados por Nakamura y Gazzaniga (1977, 1978) en monos con cerebro dividido, podría aceptarse que operaría también aquí un mecanismo de interferencia subcortical del segundo hemisferio. A diferencia de lo que ocurría con los animales de los otros grupos que presentaban bajos rendimientos en condición unilateral, en los animales del Grupo IV los dos hemisferios no habían estado expuestos a hábitos contradictorios. Esto

ESQUEMA EXPERIMENTAL DEL GRUPO IV

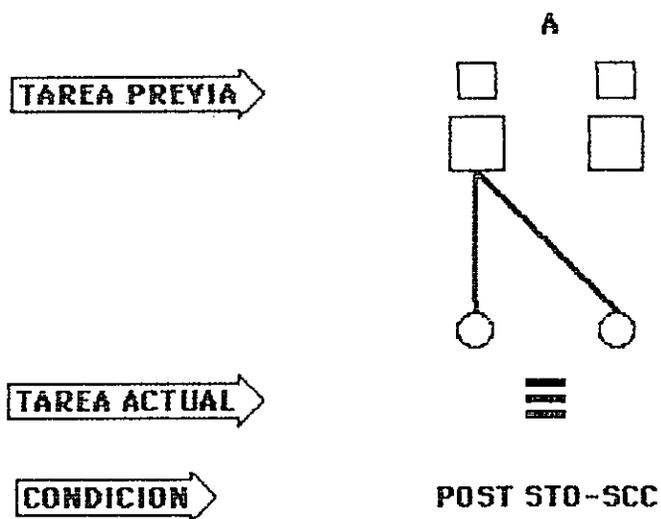


Fig. 7

El diagrama esquematiza la condición experimental de los animales del GRUPO IV. El significado de la figura es el que se ha señalado para el GRUPO I.

sugiere que, para que haya un rendimiento normal en tareas de aprendizaje visual realizadas en condición monohemisférica, además de la necesidad de congruencia entre las actividades de ambos hemisferios en condición preoperatoria, se añadiría un segundo requisito: que ambos hemisferios hayan participado conjuntamente, en condición preoperatoria, de alguna experiencia de aprendizaje como la propuesta después en condición monohemisférica.

5. RESUMEN GRUPOS I-IV

Las distintas series experimentales fueron diseñadas con el propósito de examinar el aprendizaje de tareas de discriminación visual después de las secciones de tracto óptico (STO) y/o de cuerpo calloso (SCC), operaciones que determinan cambios en las modalidades de relaciones interhemisféricas. Los grupos diferían en la secuencia de tareas y operaciones, y se examinó como los efectos de una determinada sección dependían de la condición preoperatoria del animal.

El rendimiento de los individuos de cada grupo en las distintas tareas se encuentra en las tablas correspondientes a cada experimento señalándose errores totales y ensayos requeridos para llegar a criterio. Se muestran también los rendimientos relativos individuales y promediados que se obtuvieron en cada tarea después de una operación, teniendo como referencia alguna condición preoperatoria.

Estos resultados se presentan resumidos en la tabla 16, en la que para cada grupo se señala un valor de rendimiento relativo promedio con respecto a alguna condición preoperatoria de referencia a la que se asigna valor 1.00.

En esta tabla se observa que los rendimientos más bajos después de la doble sección (es decir en la condición unilateral STO-SCC) fueron los de los Grupos I y IV. En el

Grupo I después de la primera sección (STO) se registró una leve caída con respecto al rendimiento en condiciones normales, y ésta fue más acentuada luego de la SCC (rendimiento 0.71 POST STO y 0.44 POST STO-SCC); en el Grupo IV, después de las STO y SCC, practicadas simultáneamente sin que hubiese habido experiencia previa, se registró un retardo notorio del aprendizaje (rendimiento 0.42) con respecto al de los animales normales de otros grupos.

Sin embargo, los Grupos II y IIIa,b no se vieron afectados de igual modo. En el Grupo II, aunque el efecto de la STO no pudo estimarse adecuadamente por carecerse de una condición control intragrupal, se advierte que después de la sección adicional de cuerpo calloso (después de la cual la condición era monohemisférica) no se produjo un retardo significativo (rendimiento 0.85) del aprendizaje. En el grupo III se obtuvo que después de la SCC o de la STO, practicadas en esa secuencia (Grupo III-A) o simultáneamente (Grupo III-B), no disminuyó la velocidad de aprendizaje (rendimiento 1.02 en condición STO-SCC).

En la Discusión General se retomarán los distintos planteamientos que fueron analizados previamente en las discusiones parciales, interpretándose las diferencias de los resultados entre los grupos en términos de las distintas experiencia previa de los animales.

RESUMEN DE LOS GRUPOS I-IV

Se indican los rendimientos relativos de los distintos Grupos de animales en las distintas condiciones. En los casos de los Grupos I, II y III, los valores postoperatorios se compararon intragrupalmente con alguna condición control a la que se asignó arbitrariamente el valor 1.00. Para el Grupo I las condiciones controles consistieron en la Normal y también en la POST STD. En este último caso los valores comparados se muestran en cursiva. Para el Grupo II la condición control fue la POST STD. Para el Grupo III la condición control fue la Normal. En el caso del Grupo IV, los valores postoperatorios se compararon con los de gatos de otros grupos en condición normal.

TABLA 16

GRUPOS	n	CONDICION Y RENDIMIENTO EN TAREAS DE INVERSION		
		NORMAL	POST STO	POST STO-SCC
I	4	1.00	0.71(*)	0.44 (*)
			1.00	0.56 (**)
II	4		1.00	0.85
III	6	1		1.02
IV	4	1.00		0.42 (**)

(*) P<0.05, Test de Wilcoxon

(**) P<0.025, test de Wilcoxon

(*) P<0.01, Test de Mann-Withney

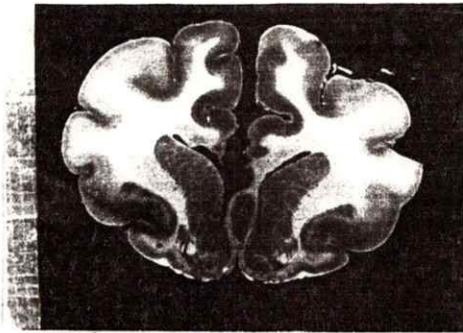
6. HISTOLOGIA

Se examinaron series de cortes coronales de dos animales.

El examen de los cortes reveló el tracto óptico completamente seccionado en ambos animales, con apariencia de degeneración mielínica en la porción distal a la sección. El cuerpo calloso junto a las comisuras hipocámpicas subyacentes aparecía completamente seccionado, aunque sin compromiso del fórnix. Una serie representativa se muestra en la figura 8.

Fig. 8

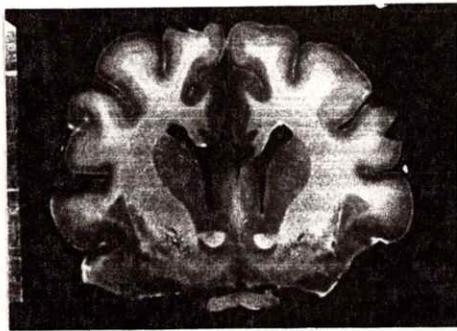
Secciones coronales seleccionadas del cerebro de uno de los animales sometidos a secciones de cuerpo calloso y de tracto óptico (SCC y STD). Las secciones muestran el cuerpo calloso (CC) seccionado (junto con comisuras hipocámpicas subyacentes) en toda su extensión. La Sección A corresponde al rostrum del CC. B está a nivel de la comisura anterior y la parte rostral del quiasma óptico, y muestra al septum intacto. C corresponde a la parte caudal del quiasma. D muestra el lugar donde se produjo la sección del tracto óptico (TO). E muestra un nivel más caudal del TO seccionado. F está a nivel de la parte posterior del cuerpo del CC. G corresponde al splenium del CC.



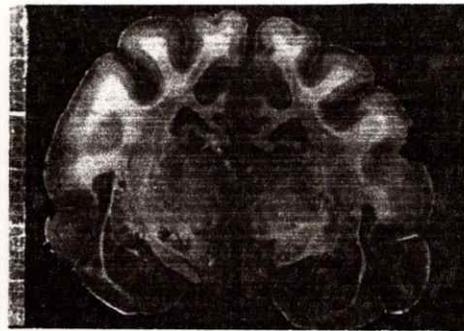
A



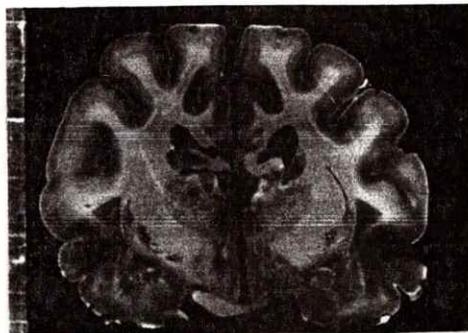
D



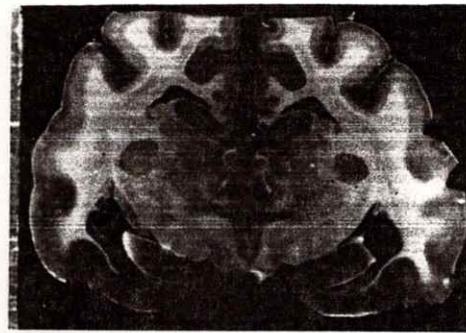
B



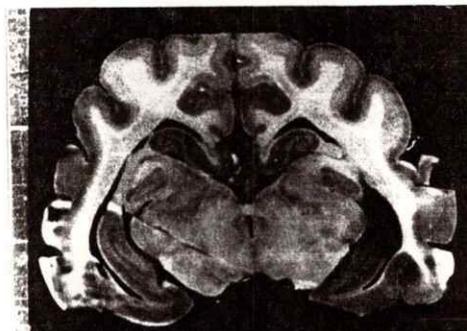
E



C



F



G

COMPARACION DE CONDICIONES BINOCULAR, MONOCULAR CRUZADA Y MONOCULAR NO CRUZADA

El propósito de este estudio fue comparar los rendimientos en tareas de discriminación visual de animales con STG en tres condiciones distintas (visión binocular, visión monocular con empleo de la vía visual cruzada y visión monocular con empleo de la vía visual no cruzada). Tal comparación permitiría evaluar la contribución de cada vía, permitiendo a la vez estimar el grado de déficit que provoca la sección de quiasma óptico (usada en la mayoría de los estudios de relaciones interhemisféricas) al suprimir la vía cruzada.

1. SECUENCIA EXPERIMENTAL

Cuatro individuos con STG, tres de los cuales también participaron en el estudio de Relaciones Interhemisféricas, realizaron tareas de discriminación de figuras bajo condiciones monocular izquierda (MOI), monocular derecha (MOD) y binocular (BI). Las tareas realizadas y las condiciones se resumen en la Tabla 17. Luego de familiarizarse con el método de condicionamiento en una discriminación L-0 con ambos ojos, se les realizó tests monoculares hasta alcanzar el criterio con cada ojo por

separado. Dos de los cuatro sujetos realizaron una serie que incluía adquisición para una tarea +-0, dos inversiones BI, dos inversiones MO empleando la vía visual cruzada (ojo ipsilateral a la STD) y dos inversiones MO empleando la vía no cruzada. Los otros dos sujetos realizaron una serie semejante que incluía adquisición e inversiones para una tarea H-V. Después de cada tarea BI se efectuaron tests monoculares, y después de cada tarea MO un test de transferencia interocular.

2. RESULTADOS

Los resultados de las series de tareas para los cuatro animales se muestra en las Tablas 17 y 18.

Tanto en la serie de inversiones H-V como +-0 se advierte una leve tendencia hacia la disminución progresiva del número de errores con las repeticiones. Se observa una leve tendencia hacia una caída en el rendimiento en la transición BI-MO, como lo muestra la comparación del número de errores en las inversiones 2 (BI) y 3 (MO) en tres de los cuatro gatos. La comparación de un ojo con otro muestra un rendimiento mayor para el que se emplea en las inversiones más avanzadas, independientemente de si éste es el ipsilateral o contralateral a la STD. Y esto aún cuando en tres de los animales las últimas inversiones se realizaron empleando la vía no cruzada, que, en comparación con la cruzada tendría un déficit de fibras y cubriría una porción

T A B L A 1 7

La Tabla 17 presenta el rendimiento en tareas de discriminación visual (inversiones H-V y +-0) en condiciones de visión binocular y monocular con empleo de la vía visual cruzada y no cruzada en 4 gatos con sección de tracto óptico (STO).

Las columnas 1 a 8 corresponden a sucesivas inversiones y muestran los errores acumulados hasta alcanzar el criterio. Para cada condición se señala el promedio de los errores cometidos en las inversiones, las que se realizaron por duplicado.

TABLA 17
BINOCULARIDAD VERSUS MONOCULARIDAD EN GATOS CON STO

TAREAS	SUJETOS	ERRORES EN TAREAS DE INVERSION													
		BINOCULAR					MONOCULAR					BINOCULAR			
		1	2	3	4	Media	3	4	Media	5	6	Media	7	8	Media
I-V	Nds	282	241	262	270	228	249	207	204	206	-	-	-	-	-
	Nts	498	279	386	367	329	348	219	-	219	-	-	-	-	-
H-V	Rgl	80	79	80	91	114	103	81	89	85	46	71	59		
	Enf	192	160	176	78	117	98	112	100	106	78	71	75		

T A B L A 1 8

La Tabla 18 muestra el rendimiento en tests de retención después de adquiridos los hábitos de discriminación.

Después de cada tarea binocular se realizaron tests monoculares con cada ojo, y después de cada tarea monocular se realizó un test de transferencia interocular.

Las columnas 1-8 corresponden a las mismas tareas de la tabla 17. Las columnas I y D corresponden a test monoculares con los ojos izquierdo y derecho respectivamente, mientras T corresponde a un test de transferencia interocular.

T A B L A 1 8

BINOCULARIDAD VERSUS MONOCULARIDAD EN GATOS CON STO

ERRORES EN TESTS DE RETENCION

TAREA	SUJETOS	INVERSIONES																			
		1	I	D	2	I	D	3	T	4	T	5	T	6	T	7	I	D	8	I	D
+ - 0	Nls	282	-	-	241	4	4	270	19	228	4	207	1	204	4						
	Nds	498	-	-	279	2	0	367	8	329	6	219	4	-	-						
H-V	Rgl	80	-	-	79	4	8	91	4	114	0	81	4	89	2	46	0	4	71	0	0
	Bnf	192	0	4	160	5	4	78	4	117	5	112	2	100	3	78	6	4	71	4	2

menor del hemicampo visible (Wassle y Illing, 1980; Illing y Wassle, 1981; Antonini y cols., 1979, 1979a). La aparente disminución en el rendimiento monocular respecto del binocular no puede sin embargo sostenerse mientras no exista un control adecuado para el uso de la lente opaca en los ensayos monoculares, la que puede resultar molesta. Las inversiones monoculares sugieren que ambos ojos son equivalentes, lo cual coincide con informes de Marzi (1979). Por otra parte los tests monoculares realizados después de aprendizaje binocular demuestran que cada ojo rinde al nivel de criterio y los tests realizados después de aprendizaje monocular muestran una excelente transferencia interocular. Esto ultimo es consistente con la convergencia binocular de las fibras de ambos ojos sobre la corteza visual contralateral a la STD (Antonini y cols).

Estos resultados serán discutidos en la sección siguiente.

DISCUSION GENERAL

1. MONOCULARIDAD VERSUS BINOCULARIDAD EN EL GATO CON SECCION DE TRACTO OPTICO

Después de la STO se proyectan hacia el tálamo contralateral a la sección sólo las aferencias visuales provenientes de la hemirretina nasal ipsilateral a la STO y de la hemirretina temporal contralateral (ver figura 9-A). Estas aferencias corresponden al hemicampo visual ipsilateral a la STO; el ojo contralateral a la STO permite la visión de 0 a 40 en el hemicampo visible, mientras que el ojo ipsilateral permite la visión de 0 a 90 .

La situación del colículo superior contralateral a la STO es diferente. Recibe aferencias provenientes de ambas hemirretinas ipsilaterales a la sección y de la hemirretina temporal contralateral a ella (ver figura 9-B). Estas aferencias corresponden al hemicampo visual ipsilateral a la sección y a una porción del hemicampo contralateral a ella (0-40). El ojo ipsilateral a la STO envía más de un 70% de las fibras que van hacia el colículo, representando una porción del campo visual que va desde el borde temporal hasta 40 más allá del meridiano vertical. El ojo contralateral a la STO envía menos de un 30%, representando una porción del campo contralateral a a la sección que va de

Fig 9.

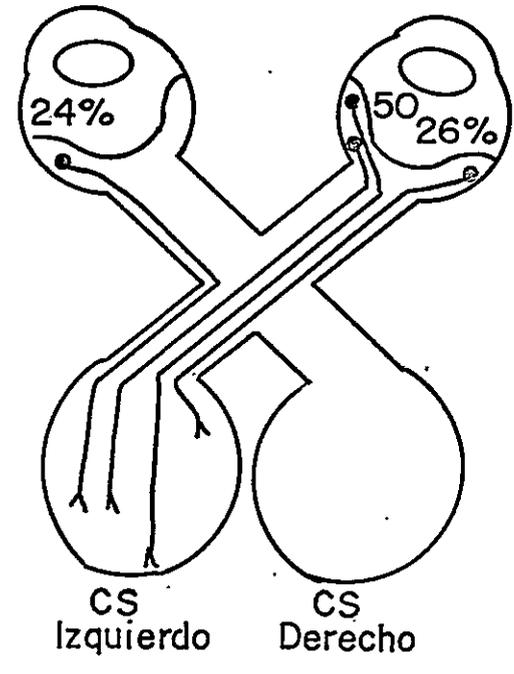
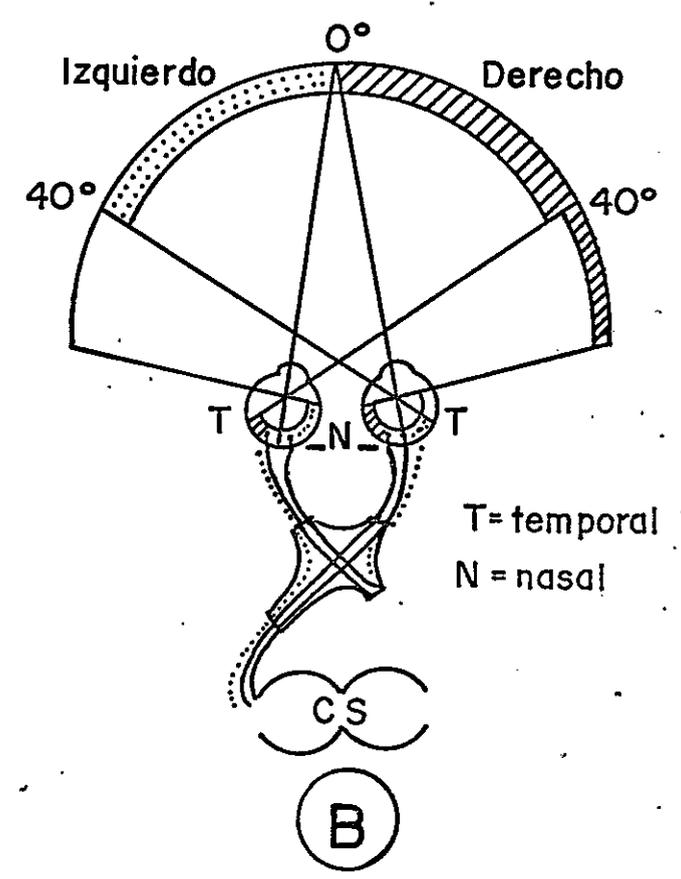
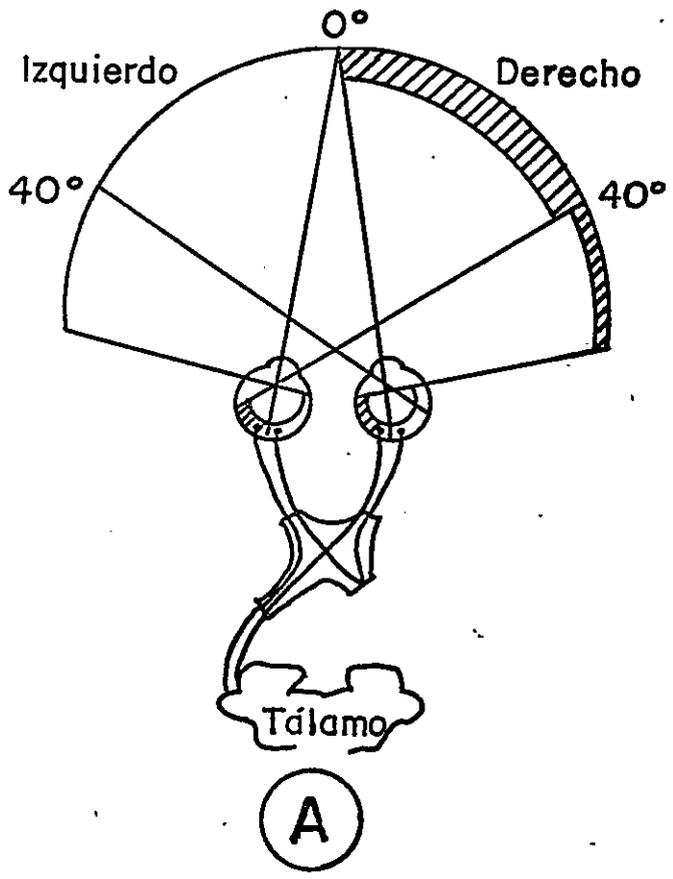
Proyecciones retinianas en gatos con STG.

Los esquemas ilustran las proyecciones hacia el núcleo geniculado lateral dorsal (ngld) del tálamo (9-A) y hacia el colículo superior (CS) (9-B). Al tálamo solo llegan aferencias de las hemiretinas que contienen una representación del hemicampo visual contralateral. Al colículo superior se proyectan también fibras cruzadas de una hemiretina temporal, con lo cual existiría representación de una porción del hemicampo visual ipsilateral.

Fig 10.

Aferencias al Colículo superior.

Contribución porcentual de las distintas hemiretinas al colículo superior (CS). Las fibras cruzadas constituyen más del 70% de las aferencias retinianas a este centro.



0 a 40 (Illing y Wässle, 1981; ver figura 10).

En el gato con STD, los resultados muestran una equivalencia en el aprendizaje con empleo de las vías monoculares (cruzada y no cruzada) y el realizado en la condición binocular. Esto indica que la vía visual ipsilateral a la STD (vía cruzada) no es más eficiente que la contralateral (vía no cruzada) en la mediación del aprendizaje propuesto. Esto, aún cuando la porción del campo visual representada en tálamo y en colículo superior es mayor cuando se emplea la vía cruzada, incluyendo las proyecciones del campo contralateral a la STD. Esto último coincide con los estudios de Antonini y colaboradores (1979a) que muestran que la vía retinotectal cruzada proveniente de la hemiretina temporal es insuficiente para sostener orientación visual y para activar neuronas del colículo superior en gatos con STD; tal vía, proponen estos autores, podría ser considerada un remanente de la posición lateral de los ojos, en la transición de los mamíferos hacia una visión binocular con ojos frontales como la que existe en primates y felinos (Antonini y cols. 1979a). Estos autores postulan que la ineffectividad de la vía cruzada podría deberse a que no existe actividad corticotectal (tálamo-cortical dependiente) que la potencie, requisito que se cumpliría en animales normales pero no en aquellos con STD o SCC.

Se puede concluir, entonces, que la restricción del

hemicampo visible de 0-90 a 0-40 , no afecta el rendimiento de los gatos con STD en las tareas propuestas, cuando se pasa del empleo de la vía cruzada a la no cruzada.

Una condición visual restringida, con empleo de la vía no cruzada, es la que existe en los gatos con sección del quiasma óptico (SQO), usados regularmente en los estudios de relaciones interhemisféricas. Se ha propuesto que la eliminación de las fibras cruzadas provocaría en estos animales un déficit visual que afectaría sus rendimientos en tareas de discriminación (ya sea en la adquisición o en los tests de transferencia interocular). (ver Myers, 1962; Gazzaniga, 1975; Russell y Morgan, 1978). Los presentes resultados sugieren que el supuesto déficit no se debería a la hemianopsia temporal provocada por la SQO. Más bien se debería a una disfunción provocada a niveles talámico, mesencefálico y/o cortical por la eliminación de las fibras cruzadas. Un experimento definitivo destinado a evaluar la contribución de estas fibras consistiría en comparar los rendimientos que, con visión monocular, obtendrían grupos de animales POST STD y de grupos de animales SQO.

Por último, los resultados de tests realizados después de aprendizaje monocular, muestran excelente transferencia interocular; igualmente, los test monoculares de retención practicados después de aprendizaje binocular muestran alto rendimiento. Estos resultados no sustentan ciertas proposiciones de Myers (1962), basadas en estudios de gatos

con STD. Myers (1962) encontró que tareas opuestas podían realizarse con cada ojo, e interpretó tales resultados como evidencia de una separación de los sistemas corticales asociados a los ojos izquierdo y derecho. Los datos del presente estudio más bien concuerdan con una integración binocular demostrada ampliamente por numerosos estudios anatómicos y electrofisiológicos (Hubel y Wiesel, 1962, 1967); una interpretación alternativa para el efecto encontrado por Myers, propuesta por Watanabe (1980), consistiría en que para el animal la utilización de uno u otro ojo sería un factor adicional usado como clave en la discriminación. De ese modo, por ejemplo, el animal aprendería a comportarse según el esquema 'Ojo izquierdo-barra vertical' y 'Ojo derecho-barra horizontal'. Un diseño que podría ilustrar la capacidad del gato con STD para usar la condición visual como clave en las tareas de discriminación, consistiría en que un estímulo sea positivo al ser visto binocularmente pero negativo al ser visto monocularmente (Watanabe, 1980).

En conclusión, los resultados muestran que en los gatos con STD, que presentan una hemianopsia total del lado contralateral a la sección, la vía cruzada es equivalente a la no cruzada para la realización de las tareas propuestas. Cualquiera de ellas permitiría, por otra parte, un rendimiento en las tareas de discriminación semejante al obtenido con visión binocular. Finalmente, en esta

preparación no se producirían en el primer hemisferio procesos degenerativos por eliminación de la vía cruzada. Como éstos procesos sí tendrían lugar en los gatos con SQD, y ya que, aparentemente, la hemianopsia bitemporal no incidiría en los rendimientos obtenidos por gatos PDST STD, se desprendería que la STD presenta una ventaja a la SQD en los estudios de relaciones interhemisféricas.

2. RELACIONES INTERHEMISFERICAS

2.1. Interpretación de los Resultados

Los resultados muestran que la desconexión de un hemisferio posterior a la STD o a las STD y SCC, puede provocar o no una disminución en el rendimiento en tareas de aprendizaje visual en el gato, dependiendo de la experiencia previa de cada hemisferio.

Estos resultados concuerdan parcialmente con los de otros estudios que han descrito deficiencias en el aprendizaje unilateral en gatos (Meikle y cols. 1962; Sechzer, 1964, 1970; Robinson y Voneida, 1970; Voneida y Robinson, 1971), en la rata (Plotkin y Russell, 1969; Russell, 1971; Bures y Buresova, 1973; Russell y Morgan, 1978; Rose y cols., 1980; Arohson y cols. 1981) y en mono (Nakamura y Gazzaniga, 1977, 1978). Sin embargo no coinciden con los resultados de los estudios hechos por Myers (1962, 1965) ni por el grupo de Berlucchi (Berlucchi y cols., 1978a,b, 1979a); estos autores no encuentran déficit de rendimiento durante el aprendizaje monocular de gatos con SQD o con cerebro dividido. Las diferencias entre los dos tipos de resultados que han sido obtenidos en el gato podrían atribuirse a las modalidades de entrenamiento. En efecto, las tareas propuestas en el presente estudio y en otros en que se detectó una disminución del rendimiento en la condición unilateral (Sechzer, 1970; Robinson y Voneida,

1970; Voneida y Robinson, 1971), tenían una dificultad superior a las empleadas por Myers (1962, 1965) y por Berlucchi y cols (1978a,b, 1979a): mientras en estos últimos trabajos se utilizaba principalmente adquisición de discriminación visual de figuras, en el presente estudio y en los de Voneida y Robinson (1970, 1971) y de Sechzer (1970) se utilizaron inversiones o tareas de asociación más complejas.

La hipótesis que permitiría explicar los resultados de cada uno de los grupos experimentales, plantea que el rendimiento de un animal durante el aprendizaje unilateral (POST STD o POST STD-SCC) dependería del grado de coordinación o integración existente entre las actividades de los dos hemisferios. Dado que cada uno de ellos podría ejercer control independiente sobre centros subcorticales que participan en el aprendizaje, en ausencia de esta coordinación podría producirse interferencia entre ambos hemisferios. La coordinación bilateral sería mediada por procesos córtico-corticales y subcorticales en los animales POST STD y por procesos subcorticales en los animales POST STD-SCC. El grado de esta coordinación bilateral dependería de modo importante de la experiencia que cada hemisferio haya tenido antes de cada sección. De este modo en las mismas condiciones postoperatorias, los animales de ciertos grupos podían presentar importantes diferencias en sus niveles de aprendizaje.

2.1.1. Grupo I

El déficit POST STD observado en los animales del Grupo I, se debería a que durante la primera inversión postoperatoria se habría producido interferencia entre las actividades de ambos hemisferios como resultado de una competencia por el control de centros subcorticales participantes en el aprendizaje (Nakamura y Gazzaniga, 1977, 1978). Puede suponerse, además, que entre ambos hemisferios habrían surgido procesos de mutua inhibición a nivel de conexiones córtico-corticales y subcorticales. En estos animales los engramas inducidos en cada hemisferio durante las tareas de inversión no habrían resultado congruentes, y mientras los del primero correspondían al nuevo estímulo positivo, los del segundo habrían tenido más correspondencia con los del estímulo positivo de la tarea previa. En consecuencia, las actividades de ambos hemisferios habrían estado asociadas a la preferencia por estímulos opuestos. Un efecto como éste ha sido descrito en gatos con sección de quiasma óptico (SQO) por Voneida y Robinson (1971). En la segunda y tercera inversión PBST STD, los niveles de aprendizaje fueron similares a los de la primera inversión PBST STD. Esto sugiere que la interferencia generada en la primera de ellas persistió en las inversiones siguientes. Este punto llama la atención porque, aparentemente, en la segunda y tercera inversión POST STD no se produjo una situación de incongruencia o conflicto entre los engramas de

ambos hemisferios tan marcada como durante la primera inversión POST STD. No obstante, tal observación coincide con los resultados obtenidos por Voneida y Robinson (1971) en gatos SQD.

Después de la SCC los animales del Grupo I mostraron una nueva disminución del rendimiento. Un posible control independiente de procesos atencionales y motores se produciría aún sin que los engramas de ambos hemisferios se comparasen (contrastasen) directamente por vía córtico-cortical. En tal condición los posibles procesos de mutua inhibición bilateral ocurrirían exclusivamente a nivel subcortical.

El resultado POST STD-SCC coincide parcialmente con el que Voneida y Robinson (1971) encontraron en gatos cerebro dividido (CD) durante el aprendizaje de inversión. Estos autores encontraron un déficit importante en el aprendizaje monocular de estos animales. Sin embargo, una diferencia importante entre el estudio citado y los del presente trabajo, consiste en que el rendimiento monocular de los gatos CD (aprendizaje monohemisférico) era superior al de gatos con SQD y cuerpo calloso intacto (aprendizaje bihemisférico). En cambio, en el presente estudio, el rendimiento monohemisférico de los gatos POST STD-SCC es inferior al obtenido en la condición bihemisférica POST STD. Sin embargo, los resultados que Voneida y Robinson (1971) encuentran en los gatos CD no pueden compararse a los

obtenidos en los gatos POST STD-SCC de este trabajo. En efecto, los gatos CD descritos pertenecían a un grupo experimental distinto del de los gatos con sólo SQD, y no se habría producido en ellos, antes de las secciones, una situación de incongruencia o conflicto entre los engramas de ambos hemisferios.

En el caso de los gatos POST STD-SCC, se propone que el grado de interferencia subcortical manifiesto después de la SCC guardarla relación con el grado de interferencia córtico-cortical previo a la sección. Es decir, el control independiente que cada hemisferio ejerce sobre centros subcorticales, se habría inducido por la falta de congruencia entre los engramas de los dos hemisferios cuando ambos estaban conectados directamente a través del cuerpo calloso. El mayor déficit en la condición POST STD-SCC se debería a que antes de la SCC la interferencia del segundo hemisferio era limitada por procesos mediados transcallosalmente a través de conexiones de áreas no visuales. Observaciones de Nakamura y Gazzaniga (1977) apoyan esta proposición. En sus experimentos en mono encuentran que no hay interferencia en animales con cerebro parcialmente dividido (es decir con sección incompleta del quiasma y/o del cuerpo calloso) y tampoco en animales con sólo sección del quiasma. Sostienen que las experiencias visuales de ambos hemisferios conservarían congruencia al existir algún grado de comunicación callosal a través del

splenium (la porción caudal del cuerpo calloso que interconecta áreas visuales) o cuando el ojo descubierto proporciona también al segundo hemisferio estimulación directa a través de un cierto porcentaje de fibras intactas. Además, proponen que cuando las secciones han afectado totalmente sólo al splenium y al quiasma, y no hay congruencia visual, las porciones intactas de la vía comisural podrían impedir la interferencia del segundo hemisferio.

Los resultados obtenidos han mostrado, entonces, que después de producida la primera situación de incongruencia durante la inversión 3 (condición POST STD), la interferencia persiste en las distintas condiciones: POST STD (inversiones 4 y 5) y POST STD-SCC (inversiones 6 y 7). Esto es consistente con algunas observaciones de otros autores que sugieren un efecto a largo plazo sobre las relaciones interhemisféricas como consecuencia de la experiencia. Así, hay ejemplos de que las relaciones bilaterales existentes en animales con cerebro dividido pueden depender de las relaciones que se habían establecido entre los hemisferios antes de su desconexión. Tieman y Hamilton (1973) estudiaron transferencia interocular de discriminación visual de figuras en monos con sección de quiasma (SQD); encontraron que si las comisuras corticales eran seccionadas por etapas y después de cada sección se practicaban transferencias, después de completadas las

secciones se observaba aún una transferencia parcial. Esta capacidad se suprimía en los animales con secciones de comisuras subcorticales. Los autores han propuesto una reorganización de los mecanismos de transferencia durante la práctica de transferencias interoculares entre las secciones seriadas, y que esta reorganización involucraría a las comisuras subcorticales. Por otra parte, Berlucchi y cols. (1978a) han encontrado evidencia similar en gatos con SQO. Estos autores proponen que los sistemas comisurales involucrados en la transferencia interhemisférica podrían ser modificados por la práctica y el aprendizaje, y que la experiencia de transferencia antes de la sección de cuerpo calloso resultaría en una persistencia de cierta capacidad de transferencia después de la callosotomía.

2.1.2. Grupo II

En los animales del Grupo II, después de la SCC no se produjo un retardo significativo en el aprendizaje. Los resultados sugieren que en los gatos de este grupo, a diferencia de lo que ocurría con los animales del Grupo I, no se habría producido interferencia del segundo hemisferio sobre la actividad del primero en ninguna de las condiciones postoperatorias (POST STD o POST STD-SCC).

En la condición inicial POST STD, el primer hemisferio estaba expuesto directamente a la situación de entrenamiento a través de la vía tálamo-cortical, mientras que el segundo lo estaba indirectamente a través de la vía callosal. Las

limitaciones de esta última vía en inducir cambios funcionales específicos asociados al aprendizaje (Myers, 1958, 1962, 1965; Berluchi y cols. 1978a; Laporé y cols. 1983), habrían determinado, durante la adquisición de la tarea H-V, una formación poco eficiente de engramas en el segundo hemisferio. Durante el aprendizaje de la siguiente tarea, la inversión de la anterior, tendría lugar la formación de nuevos engramas en cada hemisferio, asociados esta vez al nuevo estímulo positivo. Como los engramas ya existentes en el segundo hemisferio habrían sido débiles, su modificación transcallosal en la inversión posterior habría sido tan eficiente como la que tenía lugar (inducida por la vía tálamo-cortical directa) en el primer hemisferio. De este modo, las actividades de ambos hemisferios resultarían congruentes y corresponderían a una misma preferencia frente a los estímulos propuestos. Ambos hemisferios generarían procesos atencionales y motores coordinadamente, sin interferencia córtico-cortical y sin que se manifestase competencia interhemisférica sobre los centros subcorticales asociados a estos procesos; el rendimiento durante el aprendizaje en esta condición resultaría equivalente al que mostrarían animales no operados de otros grupos. Los datos de los gatos PDST STD de este grupo y los que provienen de los gatos controles en condición normal, podrían validar esta sugerencia. Sin embargo, debe recordarse que tal comparación intergrupala debía tomarse con precaución, por

cuanto algunos animales del Grupo II tenían una prolongada experiencia previa de entrenamiento en otras tareas de discriminación.

En la condición PDST STD-SCC, el rendimiento durante el aprendizaje dependía de la coordinación bilateral mediada por las conexiones subcorticales intactas. Los resultados obtenidos señalan también aquí una acción coordinada y sin interferencia entre ambos hemisferios durante el aprendizaje de las nuevas tareas. Esto podría explicarse con la proposición de que estos procesos de integración o coordinación bilateral, mediados subcorticalmente, reflejarían el grado de coordinación córtico-cortical existente en los animales antes de la SCC. Como antes de esta sección las actividades de ambos hemisferios resultaban congruentes, la coordinación o integración bilateral presente en la condición PDST STD continuaría existiendo en la PDST STD-SCC. Tal planteamiento, que es consistente con algunos datos que se han obtenido en animales con cerebro dividido (Tiemán y Hamilton, 1973; Berlucchi y cols. 1978b), ya fue propuesto para el caso del Grupo I. Los datos del Grupo 2 permiten, entonces, sustentar mejor esta hipótesis.

2.1.3. Grupo IIIa,b

Por otra parte, el Grupo IIIa,b, con experiencia de inversiones preoperatoria y con la SCC previa (Grupo III A) o simultánea a la STD (Grupo III B), muestra que la

condición monohemisférica basta para mediar a nivel normal una tarea de inversión, no existiendo déficit en ninguna de las condiciones postoperatorias. En estos animales, después de la doble sección, el segundo hemisferio no interferiría subcorticalmente con el primero. Ambos generarían procesos motores y atencionales coordinadamente sin que se manifestase durante el aprendizaje competencia interhemisférica por los centros subcorticales asociados a estos procesos. Las experiencias de cada hemisferio en las distintas condiciones permitiría explicar esta situación. Todos los animales realizaron tareas de inversión en condiciones normales, con exposición directa y paralela de ambos hemisferios. Los gatos del Grupo III A fueron sometidos luego a la SCC, con lo cual cada hemisferio, aunque desconectado del otro, continuaba expuesto directamente (las vías visuales estaban intactas) a la situación de aprendizaje. De este modo, los engramas de los dos hemisferios resultaban equivalentes y la actividad de ambos correspondía a la preferencia por el mismo estímulo visual. Así, el rendimiento obtenido resultó similar al de la condición normal. Este resultado coincide con la observación de que animales con sólo SCC no muestran déficits conductuales (Myers, 1962, 1965). Después de la STO, en los animales del Grupo III A, el segundo hemisferio no generaría tampoco una interferencia subcortical. Puede proponerse, de acuerdo a lo discutido anteriormente en

relación a los Grupos I y II, que esta interferencia subcortical no se produciría en la condición POST STU-SCC ya que no hubo un proceso de interferencia córtico-cortical en la condición previa. En los animales del Grupo III B, sometidos a las dos secciones simultáneamente, tampoco se habría producido una interferencia córtico-cortical antes de las inversiones POST STU-SCC. Por lo tanto, en esa condición, en los animales de ese grupo el segundo hemisferio tampoco produciría actividad subcortical que pudiera interferir con la actividad del primero.

2.1.4 Grupo IV

El déficit de los animales del Grupo IV puede también explicarse en términos de interferencia hemisférica. Un hemisferio (primer hemisferio) participaba directamente del aprendizaje mientras que el otro estaba visualmente privado (segundo hemisferio) y por lo tanto sin experiencia de aprendizaje. La diferencia entre estas experiencias habría tenido como consecuencia la interferencia del segundo hemisferio. En esto, los gatos POST STU-SCC de este grupo se comportan como los monos cerebro dividido durante el aprendizaje unilateral (Nakamura y Gazzaniga, 1970). En estos animales el segundo hemisferio interfería con el primero al no participar de la misma experiencia visual y generar actividad subcortical independiente. A diferencia de ellos, sin embargo, los gatos POST STU-SCC podrían, potencialmente, presentar un rendimiento semejante al que

muestran gatos normales; el requisito sería que el segundo hemisferio hubiera participado previamente de una situación de entrenamiento y que su actividad resultara congruente con la del primero. Este aprendizaje con participación conjunta de ambos hemisferios sí habría tenido lugar, en condición normal, en los gatos del Grupo IIIa,b. En estos animales, después de la doble sección, la integración subcortical habría permitido la cooperación del segundo hemisferio. En los animales de los Grupos I la experiencia conjunta también habría ocurrido, pero al inducirse una incongruencia entre los engramas de ambos hemisferios se habría producido una consecuente interferencia hemisférica y déficit en el rendimiento. En cambio, en los gatos del Grupo IV, el segundo hemisferio es totalmente "naive" y el grado de comunicación subcortical podría ser insuficiente para que el segundo hemisferio genere, en este diseño experimental, procesos motores y atencionales en paralelo y en coordinación con el primer hemisferio.

2.2. Coordinación e Interferencia hemisférica: visión final

Los resultados del presente trabajo coinciden con evidencia que otros autores han encontrado en la rata, en el gato, en el mono y también en humanos. En efecto, varios estudios ilustran cómo procesos de integración bilateral dependen de las comisuras corticales y de conexiones

subcorticales, existiendo ejemplos tanto de coordinación interhemisférica como de interferencia en animales o personas con las comisuras corticales intactas o seccionadas.

Tal situación no es sorprendente y surge del carácter bilateral del sistema nervioso. Cada hemisferio es una unidad funcional potencialmente capaz de ejercer control independiente sobre los centros involucrados en la generación de conductas. Desconectados por una sección del cuerpo calloso, cada uno de ellos resulta ser sede de procesos separados, como los de percepción, control motor, aprendizaje y memoria (Sperry, 1961, 1968, 1974; Myers, 1962, 1965; Gazzaniga, 1970; Gazzaniga y Le Doux, 1978).

En animales y en personas normales, la coordinación de los procesos de ambos hemisferios depende de dos condiciones. Por una parte, del hecho de que, en general, ambos participan de la misma experiencia, ya que existen mecanismos que bilateralizan los estímulos sensoriales; éstos mecanismos incluyen los movimientos oculares y manuales, además del uso común de las claves auditivas. Por otro lado, esta coordinación dependería en gran medida de las comisuras corticales y subcorticales, las que interconectan estructuras homólogas de cada lado, y de otros sistemas de conexiones no específicas que se establecen a través de la línea media. Estos sistemas de conexiones permitirían la bilateralización de los procesos neuronales

que ocurren en cada hemisferio, determinando una actividad cerebral unitaria.

2.2.1. Coordinación e interferencia hemisférica: Cuerpo calloso intacto

El cuerpo calloso es el más importante de los sistemas comisurales y posibilita la coordinación de procesos corticales y subcorticales que tienen lugar unilateralmente, de modo que la actividad de ambos hemisferios resulta asociada, en general, a un mismo patrón conductual.

Cuando las experiencias de ambos hemisferios son distintas, como resultado de estimulación diferencial (fácil de realizar en el laboratorio) tal coordinación podría afectarse. En cada uno de los hemisferios podrían tener lugar procesos diferentes, asociados posiblemente a la generación de conductas distintas. En animales o individuos con cuerpo calloso intacto esta situación suele ser superada rápidamente, y la conducta resultante podría corresponder a la actividad original de alguno de los hemisferios (hemisferio dominante) o bien a un balance entre los procesos de ambos hemisferios.

La estimulación unilateral empleada en este trabajo corresponde a esa situación. En los animales con STD se interactuaba directamente con un solo hemisferio (primer hemisferio), mientras que el hemisferio opuesto (segundo hemisferio) estaba expuesto al aprendizaje de modo

indirecto, a través de la vía callosal. La contribución del segundo hemisferio al aprendizaje dependía entonces de los procesos mediados por las comisuras corticales y subcorticales y por otros sistemas de conexiones bilaterales. Una disminución del grado de coordinación interhemisférica en la condición de estimulación unilateral podría haber determinado que el segundo hemisferio ejerciese un control independiente sobre centros subcorticales.

Muchos estudios han mostrado que las conexiones interhemisféricas pueden asegurar, en esta condición, que las respuestas de una animal o de una persona resulten coordinadas (Sperry, 1961, 1968, 1974; Myers, 1962, 1965; Gazzaniga, 1970; Gazzaniga y Le Doux, 1978; Berlucchi, 1972, 1980). La respuesta sería mediada por el primer hemisferio, y el segundo participaría, sin interferencia, generando procesos en paralelo con su homólogo.

Tal situación es la que se observa en gatos y en moncs con sección de quiasma óptico (SQO) y cuerpo calloso intacto (Myers, 1962, 1965; Downer, 1962; Butler, 1968) durante la adquisición de hábitos de discriminación visual. En estos animales el rendimiento durante el aprendizaje monocular resulta equivalente al obtenido durante el aprendizaje binocular. También ocurriría en animales con el cuerpo calloso parcialmente seccionado (Nakamura y Gazzaniga, 1977). Los rendimientos de los animales POST STD del Grupo II durante las tareas de adquisición e inversión parecieran

corresponder a los resultados comentados, en cuanto no se registra déficit en comparación con animales controles normales de otros grupos.

Sin embargo, en contraste con los resultados mencionados, en un animal con cuerpo calloso intacto los procesos de ambos hemisferios durante la estimulación unilateral podrían resultar incongruentes o conflictivos. En esa situación surgiría un manifiesto control independiente del segundo hemisferio sobre centros subcorticales, a la vez que las influencias recíprocas de ambos hemisferios a través del cuerpo calloso podrían resultar en mutua inhibición.

Procesos de ese tipo son los descritos por Voneida y Robinson (1971) en gatos con SQD sometidos al aprendizaje de inversión. Los engramas inducidos en cada hemisferio no resultaban congruentes y en cada inversión las actividades de los dos hemisferios correspondían, en cierto grado, a la preferencia por claves visuales opuestas. En los gatos con STU del Grupo I la situación producida era semejante a aquella. Cada uno de los hemisferios ejercía control independiente sobre centros subcorticales y los procesos mediados por el cuerpo calloso limitaban sólo parcialmente el control competitivo del segundo hemisferio. Después de la callosotomía, este control se expresaría plenamente. En primates, Nakamura y Gazzaniga (1978) aportaban otro ejemplo de esa función callosal "preventiva" de interferencia. En

monos en condición unilateral, el déficit provocado por la interferencia del segundo hemisferio no se produciría cuando el cuerpo calloso estaba total o parcialmente intacto.

Lo anterior sugiere, en consecuencia, que la participación del segundo hemisferio durante el aprendizaje unilateral o, en general, durante la estimulación unilateral, depende de la eficiencia del cuerpo calloso para generar integración bilateral. Este sistema, en el gato, no sería del todo eficiente, como lo han sugerido varios autores (Myers, 1962, 1965; Berlucchi y cols. 1978a,b) al mostrar que el aprendizaje unilateral no siempre conduce a la formación de engramas bilaterales. La eficiencia sería mayor en los primates, en los que, con excepción de condiciones especiales de estimulación, el aprendizaje unilateral resulta en la formación de engramas bilaterales (Butler, 1968; Doty y Negrao, 1973, 1978). Finalmente, los estudios de transferencia interhemisférica en otras especies indican que los sistemas comisurales menos desarrollados permitirían una integración hemisférica menor. De este modo, en la rata se han comunicado tanto la formación de engramas unilaterales (Bures y Buresova, 1973; Nadel y Buresova, 1968; Russell, 1971, 1979) como bilaterales (Russell, 1971; Welzsl y Bures, 1976). La misma situación se produciría en el pollo, en el que la transferencia interhemisférica sería mediada por la decusación supraóptica (Benowitz, 1974; Bell y Gibbs, 1977, 1979; Gaston, 1979;

Hodge y cols. 1981, 1981a). En la rata, esta limitación callosal daría cuenta de que el rendimiento durante el aprendizaje unilateral (monocular) sea menor que durante el aprendizaje bilateral (Nadel y Buresova, 1969; Buresova y cols. 1971; Russell y Morgan, 1978; Arohnson y cols. 1981); ésto se explicaría por la interferencia del segundo hemisferio y no por un déficit asociado a una menor participación de masa cortical.

2.2.2. Coordinación e Interferencia Interhemisférica: Cuerpo Calloso seccionado

En animales con desconexión hemisférica por sección del cuerpo calloso y estimulados unilateralmente, la coordinación dependería exclusivamente de las conexiones subcorticales. En estas condiciones podría manifestarse un grado importante de interferencia del segundo hemisferio, la cual determinaría un déficit conductual. Tal déficit ha sido observado por algunos autores en animales cerebro dividido durante el aprendizaje monocular de discriminaciones visuales (Meikle y Sechzer, 1960; Sechzer, 1970; Robinson y Voneida, 1970; Voneida y Robinson, 1971; Nakamura y Gazzaniga, 1977, 1978), siendo interpretado inicialmente como asociado a la ley de Acción de Masa de Lashley (1959).

Se ha sugerido (Berlucchi y cols, 1978a) que un factor importante en la detección de este déficit podría ser el

grado de dificultad de las tareas empleadas. Los resultados del presente estudio sugieren, sin embargo, que la función de ambos hemisferios puede ser eficientemente coordinada por las conexiones bilaterales subcorticales, aún en el caso de realizar los gatos con STD y SCC una tarea de dificultad apreciable, como es la inversión. La proposición es que una dinámica de procesos de integración bilateral en ausencia del cuerpo calloso reflejaría o tendría relación directa con una dinámica de integración existente antes de la callosotomía. En consecuencia, ambos hemisferios podrían colaborar durante el aprendizaje monohemisférico. Tal situación es la que se produjo con los gatos del Grupo IIIa,b. Estos animales habían experimentado, en condición normal, situaciones que inducían coordinación bilateral y ésta persistía después de las dos secciones. En cambio, los animales del Grupo IV no habían sido expuestos a entrenamiento antes de las dos secciones. De este modo no habría ocurrido un proceso de integración bilateral previo que pudiese estar presente en la condición POST STD-SCC.

Cuáles son las estructuras asociadas a estos mecanismos de coordinación bilateral subcortical?. Pueden considerarse dos fuentes de evidencias relacionadas con esta pregunta. Una está vinculada a las experiencias de transferencia interhemisférica y de integración de figuras presentadas separadamente a cada hemisferio. El segundo conjunto de observaciones proviene de animales con cerebro

dividido sometidos a aprendizajes unilaterales simultáneos y conflictivos.

Varios autores (Meikle, 1964; Meikle y Sechzer, 1960; Sechzer, 1964, 1970; Robinson y Voneida, 1964; Voneida, 1963) han encontrado evidencia de que ciertas tareas de discriminación visual adquiridas monocularmente por gatos con cerebro dividido, pueden ser realizadas con empleo del hemisferio no entrenado. Por otro lado, se ha descrito que monos con cerebro dividido pueden responder a configuraciones visuales que exigen integrar estímulos presentados separadamente a cada hemisferio (Hamilton y Brody, 1973; Hamilton y cols, 1968; Johnson y Sperry, 1969). También existiría una capacidad residual de transferencia interhemisférica en monos cerebro-dividido en los cuales las comisuras corticales han sido seccionadas por etapas (Tieman y Hamilton, 1973). Y en gatos cerebro-dividido también se ha descrito un leve efecto de transferencia interhemisférica como consecuencia de repetidas transferencias antes de la sección del cuerpo calloso (Berlucchi y cols. 1978a). También Ptito y Lepore (1983) han encontrado que una sección temprana del cuerpo calloso, previa al período crítico de mielinización de sus fibras, no suprimiría, como se observa en operaciones más tardías, la transferencia interhemisférica de discriminaciones visuales, y han sugerido que en ésta participarían comisuras subcorticales. Algunos de estos trabajos (Voneida, 1963; Robinson y

Voneida, 1964; Tieman y Hamilton, 1973) destacan el rol de la comisura intercolicular en los fenómenos de integración bilateral subcortical, ya que su sección suprimiría tales efectos.

Puede sugerirse, por otra parte, un sustrato anatómico por el cual la bilateralización de actividad que se obtiene en gatos cerebro-dividido, y que dependería de las comisuras intercoliculares, podría involucrar a ambas cortezas. En efecto, en las áreas visuales primaria y suprasilviana de la corteza expuesta directamente a la experiencia visual, existen aferencias hacia el colículo superior del lado opuesto a través de la comisura intercolicular (Powell, 1976; Galletti y cols. 1981), mientras que el colículo se proyecta a la corteza del mismo lado a través de diversos núcleos talámicos (ver, por ejemplo, Sprague y cols. 1981). Sin embargo, normalmente, este rol de las comisuras intercoliculares sería secundario. Su sección, por ejemplo, no afectaría la capacidad de transferencia interhemisférica que existe en gatos con sección de quiasma óptico y cuerpo calloso intacto (Berlucchi y cols. 1978b). Además, Antonini y cols. (1978a,b, 1979a,b) han encontrado que en gatos con sección de quiasma o con sección de tracto las respuestas binoculares de neuronas visuales del colículo superior son afectadas principalmente por la sección del cuerpo calloso y no por la de la comisura intercolicular. Finalmente, Leporé y cols (1985) sugieren que la leve

transferencia interhemisférica que se observa en gatos cerebro-dividido podría deberse a la bilateralización, mediada por las comisuras intercoliculares, de un patrón oculomotor que facilitaría el aprendizaje realizado con el ojo que se proyecta al segundo hemisferio, sin involucrar una transferencia propiamente visual. Esto coincidiría con el hecho de que las conexiones intercoliculares comunican las capas profundas de ambos colículos superiores (Rosenkopf y Hamilton, 1971; Edwards, 1977; Magalhaes-Castro y cols. 1978; Mascetti y Arriagada 1981), las que no son exclusivamente visuales.

También en pacientes con cerebro dividido existe evidencia que muestra integración subcortical (Gazzaniga, 1970; Trevarthen y Sperry, 1973; Sergent, 1983, 1986; Ramachandran y cols. 1986). Los resultados de transferencia de fenómenos perceptivos han sido criticados (Gazzaniga, 1987), pero prevalece el hecho de que la comunicación interhemisférica a nivel subcortical sí mediaría la integración de otros fenómenos, como los asociados a emoción (Gazzaniga, 1978) y a atención (Gazzaniga, 1987).

De los estudios realizados en monos y gatos cerebro-dividido sometidos a aprendizaje simultáneo y conflictivo con empleo de cada uno de los hemisferios pueden desprenderse también conclusiones interesantes. En estos animales uno de los hemisferios puede ser entrenado para

preferir una de dos claves visuales mientras que el otro puede serlo para responder en la forma opuesta. En una elección libre, en la que se presentan simultáneamente a ambos hemisferios las dos claves visuales con las polaridades opuestas, puede hallarse poca evidencia de conflicto (Sperry, 1961), pudiendo un animal realizar una respuesta y atenerse a ella durante una serie de ensayos, e incluso cambiarla durante otra serie. También se observa que pacientes cerebro-dividido pueden integrar y resolver información conflictiva presentada separadamente a cada hemisferio (Sergent 1983, 1986). Esto ha sugerido que cuando un hemisferio controla la ejecución de una tarea (hemisferio dominante), cualquier otra actividad que sea generada por el hemisferio opuesto y resulte incongruente con la del primero, sería inhibida (Sperry, 1961; Trevarthen, 1965). Tales efectos resultarían de una dinámica de procesos de mutua influencia entre centros a ambos lados de la línea media, la que tendría lugar en toda la extensión del tronco cerebral y dependería de sistemas de conexiones inespecíficos (Sperry, 1961, 1974); las conexiones recíprocas de estos centros subcorticales con áreas corticales coordinarían la actividad de éstas en ambos hemisferios (ver Thompson, 1965; Berluchi, 1980; Sergent, 1986).

Sin embargo, esta situación de coordinación bilateral eficiente en sujetos cerebro dividido, no es tan general, y tanto en animales como en pacientes se pueden observar también manifiestos signos de que ambos hemisferios generan actividad independiente y opuesta sin una obvia inhibición de uno u otro (Gazzaniga, 1970, 1972). Tal situación sería comparable a la obtenida en los gatos POST STG-SCC de los Grupos I y IV.

Holtzmann y Gazzaniga (1982, 1985; ver también Gazzaniga, 1987) proponen, además, que en sujetos cerebro-dividido, ambos hemisferios desconectados entre sí compartirían un conjunto limitado de "recursos disponibles para el procesamiento de información". Estos recursos estarían implicados en aspectos cognitivos o mnemónicos de una tarea, y la competencia por ellos en casos de estimulación dual interferiría con la eficiencia de su ejecución. Esta situación de competencia podría estar presente también en individuos con cuerpo calloso intacto. Gazzaniga (1979) propone que en personas con disfunción cerebral mínima, donde está documentada una pobre dominancia o especialización hemisférica, como ambos hemisferios tendrían capacidades semejantes, podrían tomar control simultáneo al ejecutarse una tarea determinada. De este modo no se manifestaría una eficiente "toma de decisiones" como la que tendría lugar en personas normales. En sujetos normales una óptima toma de decisiones implicaría la

distribución de procesamiento entre ambos hemisferios, de modo que cada uno de ellos realizase una tarea para la cual es más eficiente que su homólogo. Modalidades de estimulación unilateral o bilateral que no permitan esta distribución determinarían menor rendimiento (Liedermann y cols 1985; Liederman y Meehan, 1986). De este modo, la pregunta sobre la eficiencia de dos hemisferios versus uno solo no tiene una respuesta única.

Finalmente, lo anterior permite entender resultados en principio inesperados. Así, la eliminación de competencia entre ambos hemisferios podría determinar que un animal con cerebro dividido sea más eficiente que uno normal en ciertas situaciones. Como ejemplo, Young y Gazzaniga (1967) han mostrado que un mono con cerebro dividido puede realizar una tarea de ordenamiento de objetos más rápidamente que un mono normal; la condición necesaria es que ésta permita el empleo de los dos sistemas visuomotores de un modo no complementario. Similarmente, pacientes con cerebro dividido pueden también exhibir rendimientos superiores al de sujetos normales controles en ciertas tareas que no exigen complementación interhemisférica (Holtzmann y Gazzaniga, 1985; Sergent, 1983, 1986).

El presente trabajo se centró en el estudio de estos aspectos de la dinámica interhemisférica, utilizándose el aprendizaje como una herramienta para revelar procesos. Los resultados obtenidos son un ejemplo de que las relaciones

interhemisféricas pueden ser de tipo cooperativo y que pueden producirse también situaciones de interferencia hemisférica dependiendo del grado de congruencia de las experiencias de ambos hemisferios. Cooperación o interferencia podrían ocurrir tanto en animales con sus comisuras corticales intactas como en animales después de la sección del cuerpo calloso, lo cual permite distinguir procesos corticales y subcorticales de integración bilateral. La estrategia experimental usada permitió que ambas modalidades de relaciones se establecieran en el gato durante el aprendizaje de tareas de discriminación visual.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1. El rendimiento de gatos con sección de tracto óptico en tareas de discriminación visual con empleo de las dos vías monoculares (cruzada y no cruzada) o bajo condición binocular es equivalente.

Se desprendería, entonces, que los gatos con sección de quiasma óptico, en los cuales se halla intacta sólo la vía no cruzada, podrían presentar un rendimiento equivalente. Los datos sugieren que cualquier posible déficit en el rendimiento de los gatos con sección de quiasma no se deberían a la hemianopsia bitemporal producida por la sección, sino más bien a alteraciones estructurales y funcionales provocadas a niveles talámico, mesencefálico y/o cortical, por la eliminación de las fibras cruzadas. Estas alteraciones no se producirían en los gatos con sección de tracto óptico, por lo cual puede afirmarse que esta preparación presenta una ventaja sobre la de quiasma seccionado.

2. Animales con sección de tracto óptico y con sección de cuerpo calloso sin experiencia de entrenamiento preoperatoria presentan un aprendizaje más lento que el de animales normales en tareas de adquisición e inversión de discriminaciones visuales.

Esto indica que la participación directa de sólo un hemisferio es insuficiente en esas condiciones para generar un aprendizaje normal.

3. Animales con sección de tracto óptico que han tenido experiencia de adquisición e inversión en condición normal pueden presentar un déficit después de la STD con respecto al rendimiento normal preoperatorio. Después de la sección adicional del cuerpo calloso se observa una disminución apreciable de la velocidad de aprendizaje.

En animales con sección de cuerpo calloso el rendimiento se mantiene a nivel preoperatorio y después de la sección adicional del tracto óptico no se produce una disminución en la velocidad de aprendizaje.

Esto demuestra que en una misma condición final (cuerpo calloso y tracto óptico seccionados), el rendimiento de los animales puede diferir dependiendo de la experiencia previa de cada hemisferio.

Así, en los animales en los que se efectuó primero la sección de tracto óptico se produciría una situación de incongruencia de engramas que determinaría la interferencia del hemisferio ipsilateral a la sección sobre su homólogo. Tal situación no se produciría en los animales en los que ambos hemisferios están desconectados antes de la sección del tracto óptico.

4. En animales en que la sección de tracto óptico es previa a la sección del cuerpo calloso pero no hay experiencia de entrenamiento en condición normal, en la condición cuerpo calloso-tracto óptico seccionados tampoco se produciría un déficit importante en el aprendizaje.

Esto sugiere que los cambios funcionales específicos (engramas) inducidos en un hemisferio por una experiencia de aprendizaje indirecta (vía callosal) no son equivalentes a los que siguen a una experiencia directa.

5. Los resultados permiten interpretar la mediación de una conducta aprendida como dependiendo de una dinámica interhemisférica particular que es función de la experiencia previa de ambos hemisferios y no de una contribución invariable por parte de cada hemisferio, como se esperaría de los enunciados de la ley de acción de masas. Así, en condición unilateral podrían ocurrir situaciones tanto de dominancia del hemisferio normal como de interferencia del hemisferio deprivado, dependiendo de procesos que podrían tener lugar a nivel motor, de atención o de motivación.

REFERENCIAS

- ANTONINI, A., BERLUCCHI, G., MARZI, C.A., AND SPRAGUE, J.M. Across-the-midline transfer of visual information to the superior colliculus in the split-chiasm cat. En 'Structure and Function of the Cerebral Commissures', editado por I. Steele Russell, M. Van Hof y G. Berlucchi. Londres: Macmillan, p. 259-275, 1978a.
- ANTONINI, A., BERLUCCHI, G., AND SPRAGUE, J.M. Indirect, Across-the-midline retinotectal projections and representation of ipsilateral visual field in superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol.* 41: 285-304, 1978b.
- ANTONINI, A., BERLUCCHI, G., MARZI, C.A., AND SPRAGUE, J.M. Importance of corpus callosum for visual receptive fields of single neurons in cat superior colliculus. *J. Neurophysiol.* 42: 137-152, 1979a.
- ANTONINI, A., BERLUCCHI, G., MARZI, C.A., AND SPRAGUE, J.M. Behavioral and electrophysiological effects of unilateral optic tract section in ordinary and siamese cats. *J. Comp. Neurol.* 185: 183-202, 1979b.
- ANTONINI, A., BERLUCCHI, G., AND LEPORE, F. Physiological organization of callosal connections of a visual lateral suprasylvian cortical area in the cat. *J. Neurophysiol.* 49: 902-921, 1983.
- ARONSOHN, S.F., COLLIN, C.C., AND PINTO-HAMUY, T. La enucleación monocular en ratas produce déficit en el aprendizaje visual. *Acta physiol. latinoam.* 31:173-180, 1981.
- BELL, G.A. AND GIBBS, M.E. Unilateral storage of monocular engram in day old chicks. *Brain Res.* 124: 263-370, 1977.
- BELL, G.A. AND GIBBS, M.E. Interhemispheric engram transfer in chicks. *Neuroscience Letters* 13: 163-168, 1979.
- BENQWITZ, L. Conditions for the bilateral transfer of monocular learning in chicks. *Brain Res.* 65: 203-213, 1974.

- BERLUCCHI, G. Electroencephalographic studies in "split-brain" cats. *Electroencephal. Clin. Neurophysiol.* 20: 348-356, 1966.
- BERLUCCHI, G. Anatomical and physiological aspects of visual functions of corpus callosum. *Brain Res.* 37: 371-392, 1972.
- BERLUCCHI, G. Cortical and subcortical routes for visual interhemispheric transfer in the cat. En *'Nerve Cells, Transmitters and Behavior'*, editado por R. Levi-Montalcini. Ciudad del Vaticano: Pontificia Academia Scientiarum, p. 662-671, 1980
- BERLUCCHI, G. Recent advances in the analysis of the neural substrates of interhemispheric communication. En *'Brain Mechanisms and Perceptual Awareness'*, editado por G. Pompeiano y C. Ajmone Marsan. Raven Press, New York, p. 133-152, 1981.
- BERLUCCHI, G. AND MARZI, C.A. Veridical interocular transfer of lateral mirror-image discrimination in split-chiasm cats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 72: 1-7, 1970.
- BERLUCCHI, G., SPRAGUE, J.M., LEVY, J., DI BERARDINO, A. The pretectum and superior colliculus in visually guided behavior, and in flux and form discriminations in the cat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 78: 123-172, 1970.
- BERLUCCHI, G., BUCHTEL, E., MARZI, C.A., MASCETTI, G.G., AND SIMONI, A. Effects of experience on interocular transfer in split-chiasm and split-brain cats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 92: 532-543, 1978a.
- BERLUCCHI, G., SPRAGUE, J.M. LEPORE, F., AND MASCETTI, G.G. Effects of lesions of areas 17, 18 and 19 on interocular transfer of pattern discriminations in split-chiasm cats. *Exp. Brain Res.* 31: 275-297, 1978b.
- BERLUCCHI, G., SPRAGUE, J.M., ANTONINI, A., AND SIMONI, A. Learning and interhemispheric transfer of visual pattern discriminations following unilateral suprasylvian lesions in split-chiasm cats. *Exp. Brain Res.* 34: 551-574, 1979.
- BLACK, AND MYERS, R.E. Visual function of the forebrain commissures in the chimpanzee. *Science* 146:799-800, 1964.
- BOGEN, J.E. FISHER, E.D. AND VOGEL, P.J. Cerebral commissurotomy: A second case report. *J. Amer. Med. Assoc.* 194:1328-1329, 1965.

- BURES, J. AND BURESOVA, D. The use of Leao's spreading depression in the study of the interhemispheric transference of memory traces. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 53:558-563, 1960
- BURES, J. AND BURESOVA, D. Mechanisms of interhemispheric transfer of visual information in rats. *Acta Neurobiol. Exp.* 33: 673-688, 1973.
- BUTLER, S.R. A memory record for visual discrimination in both hemispheres in monkey when only one hemisphere has received direct visual information. *Brain Res.* 10: 152-167, 1968.
- BUTLER, S.R. Interhemispheric transfer of visual information via the corpus callosum and anterior commissure in the monkey. En 'Structure and Function of Cerebral Commissures', editado por I. Steele Russell, M.W. Van Hof and G. Berlucchi. Londres: Macmillan, p. 343-357, 1978.
- CASAGRANDE, V.A. AND DIAMOND, I.T. Ablation study of the superior colliculus in the three shrew (*Tupaia glis*). *J. Comp. Neurol.* 156: 207- 238, 1974.
- CUENOD, M. Split-brain studies. Functional interaction between bilateral central nervous structures. En 'The Structure and Function of Nervous Tissue', editado por G.H. Bourne, vol 5. New York: Academic Press, p. 455-506, 1972.
- DIMOND, S.J. Evolution and lateralization of the brain: concluding remarks. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 299:477-501, 1977.
- DOWNER, J.L. Interhemispheric integration in the visual system. En 'Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance' editado por V.B. Mountcastle. Baltimore: Johns Hopkins, p. 87-100, 1962.
- DOTY, R.W. AND NEGRAD, N. Forebrain commissures and vision. En 'Handbook of Sensory Physiology', vol 7, editado por R. Jung. Berlin: Springer-Verlag, p. 543-582, 1973.
- DOTY, R.W., OVERMAN, W.H., AND NEGRAD, N. Role of forebrain commissures in hemispheric specialization and memory in macaques. En 'Structure and Function of Cerebral Commissures', editado por I. Russell, M.W. Van Hof y G. Berlucchi. Londres: Macmillan, p. 333-342, 1978.
- EDWARDS, S.B. The commissural projection of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 173:23-40, 1977.

- FRANCIS, A., ELBERGER, A.J., AND GAZZANIGA, M.S. Comparative commissure function: interocular transfer of successive visual discrimination in cats. *Physiol. Behav.* 28: 295-299, 1982.
- GALLETI, C., SQUATRINO, S., BATTAGLINI, P.A. AND MAIOLI, M.G. Contralateral tectal projections from single areas of the visual cortex in the cat. *Arch. Ital. Biol.* 119:43-51, 1981.
- GASTON, K.E. Lack of interocular transfer of pattern discrimination learning in chicks. *Brain Res.* 171: 339-343, 1979.
- GAZZANIGA, M.S. *The bisected Brain.* New York: Appleton-Century-Crofts 1970.
- GAZZANIGA, M.S. One Brain-Two Minds? *Am. Sci.* 60: 311-317, 1972.
- GAZZANIGA, M.S. *The Biology of Memory.* En 'Neural Mechanisms of Learning and Memory', editado por M.R. Rosenzweig y E.L. Bennett. Cambridge: MIT Press, p. 57-66, 1975.
- GAZZANIGA, M.S. Brain theory and minimal brain dysfunction. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 299:89-92, 1977.
- GAZZANIGA, M.S. Perceptual and attentional processes following callosal section in humans. *Neuropsychologia* 25:119-133, 1987.
- GAZZANIGA, M.S. AND YOUNG, E.D. Effects of commissurotomy on the processing of increasing visual information. *Exp. Brain Res.* 3: 368- 371, 1967.
- GAZZANIGA, M.S. AND LE DOUX, J.E. *The Integrated Brain.* New York: Plenum Press 1978.
- GESCHWIND, N. AND GALABURDA, A.M. Cerebral Lateralization. Biological mechanisms, associations and pathology: I. A hypothesis and a program for research. *Arch. neurol.* 42: 428-459, 1985.
- GUELLERMAN, L.W. Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. *J. Genetic Psychol.* 42, 206-208, 1933.
- HAMILTON, C.R. AND GAZZANIGA, M.S. Lateralization of learning of colour and brightness following brain bisection. *Nature (Lond.)* 201: 220-222, 1964.

- HAMILTON, C.R. HILLYARD, S.A., AND SPERRY, R.W. Interhemispheric comparison of colour in split brain monkeys. *Exp. Neurol.* 21: 468-494, 1968.
- HODGE, R.J., GIBBS, M.E., AND NG, K.T. Engram duplication in the day-old chick. *Behav. Neural Biol.* 31: 283-298, 1981.
- HODGE, R.J., GIBBS, M.E., AND NG, K.T. Sequences in duplication of unilateral memory in monocular learning. *Behav. Neural Biol.* 31: 299-303, 1981.
- HOLTZMAN, J.D. AND GAZZANIGA, M.S. Dual task interaction due exclusively to limits in processing resources. *Science* 218: 1325-1327, 1982.
- HOLTZMANN, J.D. AND GAZZANIGA, M.S. Enhanced dual task performance following corpus commissurotomy in humans. *Neuropsychologia* 23:315-321, 1985.
- HUBEL, D.H. AND WIESEL, T.N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol., Lond.* 160: 106-154, 1962.
- HUBEL, D.H. AND WIESEL, T.N. Cortical and callosal connections concerned with the vertical meridian of visual fields in the cat. *J. Neurophysiol.* 30: 1561-1573, 1967.
- ILLING, R.B. AND WASSLE, H. The retinal projection to the thalamus in the cat: a quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway. *J. Comp. Neurol.* 202: 265-285, 1981.
- JOHNSON, R. AND SPERRY, R.W. Central integration of visual half-fields in split-brain monkeys. *Brain Res.* 15:97-106, 1969.
- LARSEN, J.W., WINANS, S.S., AND MEIKLE, T.H. The effects of forebrain commissurotomies on the rate of learning a dark-light discrimination by cats. *Brain Res.* 14: 717-731, 1969.
- LASHLEY, K.S. In search of the engram. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 4: 454-482, 1950.
- LEPORE, F., PHANEUF, J., SAMSON, A. AND GUILLEMOT, J.P. Interhemispheric transfer of visual pattern discrimination: Evidence for a bilateral storage of the engram. *Behav. Brain Res.* 5:359-374, 1982.

- LEPORE, F., PTITO, M., PROVENCAL, C., BEDARD, S. AND GUILLEMDT, J.P.. Le transfert interhémisphérique d'apprentissages visuels chez le chat à cerveau divisé: effets de la situation expérimentale. *Rev. Can. Psychol.* 39:400-413, 1985.
- LEVINSON, D.M. Interocular transfer in guinea pig following section of the corpus callosum. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 78: 26-31, 1972.
- LEVINSON, D.M. AND SHERIDAN, C.L. Monocular acquisition and interocular transfer of two types of pattern discriminations in hooded rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 67: 486-472, 1969.
- LIEDERMANN, J. AND MEEHAN, P. When is between-hemisphere division of labor advantageous?. *Neuropsychologia* 24:863-874, 1986.
- LIEDERMANN, J., MEROLA, J. AND MARTINEZ, S. Interhemispheric collaboration in response to simultaneous bilateral input. *Neuropsychologia* 23:673-683, 1985.
- MAGALHAES-CASTRO, H.H., DORBELA DA LIMA, A., SARAIVA, P.E.S., AND MAGALHAES-CASTRO B., Horseradish peroxidase labeling of cat tecto-tectal cells. *Brain Res.* 148:1-13, 1978.
- MARZI, C.A., DI STEFANO, M., AND SIMONI, A. Pathways of interocular transfer in Siamese cats. En 'Structure and Function of Cerebral Commissures', editado por I. Steele Russell, M.W. Van Hof y G. B. Berlucchi. Londres: Macmillan, p. 299-309, 1978.
- MASCETTI, G.G. Absence of interocular transfer of visual pattern discriminations in cats submitted to the early postnatal section of the corpus callosum. *Res. Comm. Psychol. Psychiat. Behav.* 8: 243-255, 1983.
- MASCETTI, G.G. AND ARRIAGADA, J.R. Tectotectal interactions through the commissure of the superior colliculi: an electrophysiological study. *Exp. Neurol.* 71:122-133, 1981.
- MASCETTI, G.G. AND MANSILLA, F. Perfect Interocular transfer of visual pattern discriminations in split-chiasm cats trained with fading. *Behav. Brain. Res.* 14: 255-261, 1984.
- MASCETTI, G.G., WITWER, C.M., ROJAS, F.A., AND ARRIAGADA, J.R. Interocular transfer of reversal learning in split-chiasm and split-brain cats. *Res. Comm. Psychol. Psychiat. Behav.* 6: 69-82, 1981.

- MEIKLE, T.H. Failures of interocular transfer of brightness discrimination in 'split-brain' cats. *Nature* 202: 1243-1244, 1964.
- MEIKLE, T.H. AND SECHZER, J.A. Interocular transfer of brightness discrimination in 'split brain' cats. *Science* 132: 734-735, 1960.
- MEIKLE, T.H., SECHZER J.A. AND STELLAR, E. Interhemispheric transfer of tactile conditioned responses in corpus callosum-sectioned cats. *J. Neurophysiol.* 25:530-543. 1962.
- MILNER, B. Hemispheric specialization: Scope and limits. En 'The Neurosciences: Third Study Program', editado por F.O. Schmitt y F.G. Worden. Cambridge, Mass.: MIT Press, p. 75-89, 1974.
- MOSCOVITCH, M. Information Processing and the Cerebral Hemispheres. En 'Handbook of Neurophysiology, vol 2: Neuropsychology', editado por M.S. Gazzaniga. New York-Londres: Plenum Press, p. 379-446, 1979.
- MYERS, R.E. Interocular transfer of pattern discriminations in cats following section of crossed optic fibers. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 48: 470-473, 1955.
- MYERS, R.E. Function of corpus callosum in interocular transfer. *Brain* 79: 358-363, 1956.
- MYERS, R.E. Interhemispheric communication through the corpus callosum. *Archs. Neurol. Psychiat.* 80: 298-303, 1958.
- MYERS, R.E. Localization of function in the corpus callosum. *Archs. Neurol.* 1: 74-77, 1959.
- MYERS, R.E. Transmission of visual information within and between the hemispheres: a behavioral study. En 'Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance', editado por V.B. Mountcastle. Baltimore: Johns Hopkins, p. 51-73, 1962.
- MYERS, R.E. The neocortical commissures and interhemispheric transmission of information. En 'Functions of the Corpus Callosum', editado por E.G. Ettliger. Boston: Little, Brown and Co., pp. 1-17, 1965.
- MYERS, R.E. AND SPERRY, R.W. Interocular transfer of a visual form discrimination in cats after section of the optic chiasm and corpus callosum. *Anat. Rec.* 115: 351-352, 1953.

- NADEL, L. AND BURESOVA, O. Monocular input and interhemispheric transfer on the reversible split brain. *Nature* 220: 914-915, 1968.
- NAKAMURA, R.K. AND GAZZANIGA, M.S. Processing difficulties following commissurotomy in the monkey. *Expt. Neurol.* 56: 323-333, 1977.
- NAKAMURA, R.K. AND GAZZANIGA, M.S. Hemispherectomy versus commissurotomy in the monkey: one hemisphere can be better than two. *Exp. Neurol.* 59: 202-208, 1978.
- NOTTEBOHM, F. Origins and Mechanisms in the establishment of Cerebral Dominance. En 'Handbook of Neurophysiology', vol 2: 'Neuropsychology', editado por M.S. Gazzaniga. New York-Londres: Plenum Press, p. 295-344, 1979.
- PECK, C.K., CREWTER, S.G., AND HAMILTON, C.R. Partial interocular transfer of brightness and movement discrimination by split-brain cats. *Brain Res.* 163: 61-75, 1979.
- PENFIELD, W. AND ROBERTS, L. Speech and Brain-Mechanisms. Princeton, New Jersey: Princeton University Press and London: Oxford University Press, 1959.
- PLOTKIN, H.C. AND RUSSELL, I.S. The hemidecorticate learning deficit: evidence for a quantitative impairment. *Physiol. Behav.* 4: 49-55, 1969.
- POWELL, T.P.S. Bilateral cortico-tectal projection from the visual cortex in the cat. *Nature* 260:526-27, 1976.
- PTITO, M. AND LEPORE, F. Interocular transfer in cats with early callosal transection. *Nature* 301:511-513, 1983.
- RAMACHANDRAN, V.S., CRONIN-GOLOMB, A. AND MYERS, J.J. Perception of apparent motion by commissurotomy patients. *Nature* 320: 358-359, 1986.
- ROBINSON, J.S. AND VONEIDA, T.J. Central cross-integration of visual inputs presented simultaneously to the separate eyes. *J. Comp Physiol. Psychol.* 57:22-28, 1964.
- ROBINSON, J.S. AND VONEIDA, T.J. Quantitative Differences in performance on abstract discriminations using one or both hemispheres. *Exp. Neurol.* 28: 72-83, 1970.
- RUSSELL, I.S. Neurological basis of complex learning. *Br. Med. Bull.* 27: 278-285, 1971.

- RUSSELL, I.S. AND OCHS, S. One-trial interhemispheric transfer of a learning engram. *Science*, 153:1077-1078, 1961.
- RUSSELL, I.S. AND MORGAN, S.C. Some studies of interhemispheric integration in the rat. En 'Structure and Function of Cerebral Commissures', editado por I.S. Russell, M.W. Van Hof y G. Berlucchi. Londres: Macmillan, p. 181-194, 1978.
- ROSE, F.D., MORGAN, S.C., OAKLEY, D.A. AND PLOTKIN, H.C. Learning in surgical and functional hemidecorticate rats: a preliminary study of compensation. *Behav. Brain Res.* 1: 93-99, 1980.
- SECHZER, J.A. Successful interocular transfer of pattern discrimination in split-brain cats with shock avoidance motivation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 58: 76-83, 1964.
- SECHZER, J.A. Prolongued learning and split-brain cats. *Science* 169: 889-892, 1970.
- SHERMAN, S.M. The effect of superior colliculus lesions upon the visual field of cats with cortical ablations. *J. Comp. Neurol.* 172: 211-230, 1977.
- SIEGEL, S. Non Parametric Statistics for the Behavioral Sciences. New York: Mac Graw Hill 1956.
- SMITH, A. Non dominant hemispherectomy. *Neurology* 19: 442-445, 1969
- SMITH, A. AND BURKLUND, C.W. Dominant hemispherectomy. *Science* 153: 1280-1282, 1966
- SNIDER, R.S. AND NIEMER, W.T. A stereotaxic atlas of the cat brain: Chicago and London: The University of Chicago Press 1961.
- SPERRY, R.W. Cerebral organization and behavior. *Science* 133: 1749-1757, 1961.
- SPERRY, R.W. Mental unity following surgical disconnection of the cerebral hemispheres. *Harvey Lect.* 62: 293-323, 1968.
- SPERRY, R.W. Lateral specialization in the surgically separated hemispheres. En 'The Neurosciences: Third Study Program' editado por F.D. Schmitt y F.G. Worden. Cambridge, Mass.: MIT Press, p. 15-20, 1974.

- SPERRY, R.W. AND GREEN, S.M. Corpus callosum and perceptual integration of visual half fields. *Anat. Rec.* 148: 339, 1964.
- SPERRY, R.W., STAMM, J.S. AND MINER, N. Relearning tests for interocular transfer following division of the optic chiasm and corpus callosum. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 49:529-533, 1956.
- SPRAGUE, J.M. Interaction of cortex and superior colliculus in visually guided behavior in the cat. *Science* 153: 1544-1547, 1966.
- SPRAGUE, J.M. AND MEIKLE, T.H. The role of the superior colliculus in visually guided behavior. *Exp. Neurol.* 11: 115-146, 1965.
- SPRAGUE, J.M., BERLUCCHI, G., AND RIZZOLATTI, G. The role of the superior colliculus and pretectum in vision and visually guided behavior. En 'Handbook of Sensory Physiology, vol VII/3', editado por R. Jung. Berlin: Springer-Verlag, p. 27-101, 1973.
- SPRAGUE, J.M., LEVY, J., DI BERARDINO, A., AND BERLUCCHI, G. Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *J. Comp. Neurol.* 172: 441-488, 1977.
- SPRAGUE, J.M., HUGHES, H.C., AND BERLUCCHI, G. Cortical Mechanisms in pattern and form perception. En 'Brain Mechanisms and Perceptual Awareness' editado por C. Pompeiano y C. Ajmone Marsan. New York: Raven Press, p. 107-132, 1981.
- THOMPSON, R. Centrencephalic theory and interhemispheric transfer of visual habits. *Psychol. Rev.* 72: 385-398, 1965.
- TIEMAN, S.B. AND HAMILTON, C.R. Interocular transfer in split-brain monkeys following serial disconnection. *Brain Res.* 63: 368-373, 1973.
- TREVARTHEN, C.B. Double visual learning in split brain monkeys. *Science* 136: 258-259, 1962.
- TREVARTHEN, C.B. Functional interactions between the hemispheres in the split brain monkeys. En 'Functions of the corpus callosum', editado por G. Ettliger. Londres: Churchill, p. 24-41, 1965.
- VON GRUNAU, M.W. Binocular summation and the binocularity of cat visual cortex. *Vision Res.* 19: 813-816, 1979.

- VONEIDA, T.J. Performance of a visual conditioned response in split-brain cats. *Exp. Neurol.* 8:493-504, 1963.
- VONEIDA, T.J. AND ROBINSON, J.S. Central cross-integration of visual inputs presented simultaneously to the separate eyes. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 57:22-28, 1964.
- VONEIDA, T.J. AND ROBINSON, J.S. Effect of brain bisection on capacity for cross comparison of patterned visual input. *Exp. Neurol.* 26: 60-71, 1970.
- VONEIDA, T.J. AND ROBINSON, J.S. Visual processing in the split-brain cats: one versus two hemispheres. *Exp. Neurol.* 33: 420-431, 1971.
- WASHLE, H. AND ILLING, R.B. The retinal projection to the superior colliculus in the cat: a quantitative study with HRP. *J. Comp. Neurol.* 190: 333-356, 1980.
- WALKER, S.F. Lateralization of functions in the vertebrate brain: a review. *Br. J. Psychol.* 71: 329-367, 1980.
- WATANABE, S. Conditional discrimination training and interocular transfer in pigeons. *Behav. Brain Res.* 1: 125-137, 1980.
- WEISKRANTZ, L. The problem of hemispheric specialization in animals. En 'Nerve Cells, Transmitters and Behavior', editado por R. Levi-Montalcini. Ciudad del Vaticano: Pontificia Academia Scientiarum, p. 573-592, 1980
- WELZL, H. AND BURES, J. Non-lateralization of a temporal discrimination task acquired under unilateral cortical spreading depression. *Neurosci. Letts.* 3:71-74, 1976.
- WURTZ, R.H. AND ALBANO, J.E. Visual-Motor function of the primate superior colliculus. *Ann. Rev. Neurosci.* 3: 189-226, 1980.
- YAMAGUCHI, S.I. AND MYERS, R.E. Age effects on forebrain commissure section and interocular transfer. *Exp. Brain Res.* 15:225-233, 1972.