

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO
DE DOCTOR EN CIENCIAS PRESENTA:

00381.

LUCIA YOLANDA ESTRADA PALMA.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

P R O L O G O

En el Departamento de Fisiología de la Facultad de Medicina, así como en otros centros de investigación, se lleva a cabo el estudio de la neurofisiología del aprendizaje.

La presente tesis no pretende resolver el enigma de tan fascinante tema. Solamente es una pequeña contribución y una gran satisfacción a la inquietud por la investigación.

INTRODUCCION

Las funciones del sistema nervioso siempre han intrigado al ser humano, y el aprendizaje es una de las manifestaciones que abarca una serie de mecanismos relativamente -- complejos como son: codificación, decodificación, sensación, integración, percepción, memoria y todos los eventos involucrados en la mecánica de la respuesta, desconociéndose la mayor parte de esos procesos. Una manifestación del aprendizaje es aquella durante la cual el sujeto presenta una respuesta específica a un estímulo que inicialmente no la producía. En este caso se dice que el individuo se -- "condicionó".

Desde el punto de vista conductual se acepta que hay - dos tipos de condicionamiento: el clásico y el instrumental. El análisis experimental del primero se inicia con - los trabajos de Pavlov y el segundo con los trabajos de -- Bechtereve y de Thorndike (Hilgard y Marquis 1975). Los -- trabajos de Pavlov que han sido ampliamente difundidos, consisten en que a un sujeto experimental mantenido en condiciones ambientales constantes, se le presenta un estímulo, con una relación temporal específica, que cuando mucho desencadena el reflejo de orientación (un ruido, una luz, -- etc.) y otro estímulo que sí origina una respuesta específica del organismo, respuesta refleja innata, incondicional

da, por ejemplo: salivación en presencia de comida, flexión de un miembro como respuesta de alejamiento ante un estímulo nociceptivo, etc. Después de varias asociaciones de ambos estímulos, el primero, el condicionante, genera la respuesta refleja. En el condicionamiento instrumental, el sujeto en experimentación debe realizar una maniobra (respuesta) que se relaciona directamente con la aplicación o la -- suspensión del estímulo incondicional; por ejemplo: el sujeto debe aprender a presionar una palanca para obtener comida. En el primer tipo de condicionamiento el experimentador aplica el estímulo incondicional independientemente de la respuesta del sujeto. En el segundo tipo llamado operante o instrumental, únicamente al efectuar el sujeto una respuesta se aplica el estímulo incondicional. Para aclarar -- un poco esto último tomemos el ejemplo citado anteriormente: el investigador solo recompensará con comida al sujeto en -- experimentación, cuando este presione una palanca. Ambos -- son tipos de aprendizaje relativamente simples, que también se han clasificado como de tipo "asociativo" (Hilgard y -- Marquis, 1975). Para que el sujeto modifique su respuesta, es decir, que aprenda, debe recibir la variación del medio que le rodea y que se denomina "estímulo", que cambia el potencial de membrana de los receptores. Este cambio del potencial eléctrico de la membrana, llamado potencial generador, produce en la fibra nerviosa correspondiente señales -

"todo o nada" que se conducen a un centro de integración y de almacenamiento en donde puede iniciarse, en ese instante, la activación de un centro efector que por la correspondiente vía eferente producirá una respuesta. Muchas de las respuestas de los organismos animales dependen de la -contracción muscular, que en numerosas ocasiones se manifiesta como movimientos.

Se ha considerado al cerebro como una estructura medular en la regulación motora. La estimulación eléctrica -- del área motora de la corteza cerebral, situada por delante de la cisura central, puede provocar contracciones musculares (Eyzaguirre F. p. 362, 1977). Por otra parte, al estimular eléctricamente el área cortical sensorial somestésica, situada en la porción anterior de los lóbulos parietales (en el humano) origina en el sujeto la sensación de haber sido estimulado a través de sus receptores y esta zona constituye el área sensorial (Eyzaguirre F. p. 370, -- 1977). En los estudios histológicos de la corteza cerebral se han reportado unas neuronas, cuyo cuerpo tiene aspecto de pirámide, por lo que se les llamó células piramidales o células de Betz, y forman el área piramidal (Eyzaguirre F. p. 356, 1977; Carpenter M.B. p. 548, 579, 1976). Del área motora de la corteza cerebral parten los potenciales de acción que van por la vía piramidal o corticospinal a las motoneuronas espinales (Eyzaguirre F. p. 379, 1977;

Carpenter M.B. p. 255, 1976). En su trayecto, al descender desde la corteza cerebral esta vía emite colaterales que retornan a la corteza misma o a núcleos subcorticales como el cuerpo estriado y el putámen; también al "globus pallidus", al núcleo rojo, a la formación reticular, a los núcleos pontinos, y a la oliva inferior. Los haces de fibras provenientes de otras regiones corticales fuera del área piramidal, o zonas extrapiramidales de la corteza motora, van hacia el núcleo caudado, atraviesan el putámen, el "globus pallidus", núcleos subtalámicos, núcleo rojo, sustancia "nigra", y formación reticular, por donde descienden a los cordones anterior y lateral de la médula (Carpenter M.B. p. 238, 1976).

Los ganglios basales constituyen la mayor parte del sistema motor extrapiramidal y se ha comprobado que intervienen en las respuestas motoras. En 1839 lo demostró Magendie (Yahr, 1976), pues al estimular los ganglios basales de un conejo esto lo hizo correr hacia adelante. En 1963 Laursen (Laursen A.M., 1963) propuso que los ganglios basales participaban exclusivamente en la regulación motora, pues al estimular los ganglios basales en ocasiones observó activación y en otras inhibición. También se pensó que algunas estructuras solo ejercen efecto inhibitorio de la acción motora, observación que hizo Mettler (1939) en gatos anestesiados, a los que provocaba movimientos de las

extremidades, cuando estimulaba eléctricamente la corteza cerebral; e inhibía estos movimientos cuando estimulaba -- eléctricamente el cuerpo estriado.

Por su parte, Villablanca J.R. y cols. (1976,b), partiendo de sus propias observaciones (Villablanca J. R. y cols., 1976,a), tratan de demostrar en gatos la existencia de un sistema inhibitor subcortical diencefálico que inter venga en la regulación de la actividad motora y del despertar conductual. Proponen como parte de tal sistema al cuerpo estriado, y a la corteza frontal, formando parte de tal sistema inhibitor motor. Utilizaron tres grupos experimentales: a) gatos con extirpación bilateral de la corteza frontal, b) con extirpación bilateral del núcleo caudado (NC), c) con extirpación unilateral del NC, comparándolos con un grupo control de gatos pseudo-operados. Para identificar la actividad motora durante la vigilia, siguieron los siguientes criterios: electroencefalograma desincronizado, alta actividad electromiográfica, abundantes movimientos oculares sin seguir un patrón. Al extirpar bilateralmente el NC, se observó reducción de la duración y frecuencia, expresado porcentualmente, de los episodios del sueño en que se presentan los movimientos oculares rápidos (MOR) en el transcurso de 24 horas, a expensas de un aumento del tiempo en vigilia, con recuperación total al tercer mes postoperatorio. No hubo cambios evidentes en gatos --

con extirpación unilateral del NC. Los gatos con extirpación bilateral de la corteza frontal presentan reducción de las dos etapas de sueño, aunque más significativamente de la fase MOR, y no se presentó recuperación a diferencia de los acaudados bilateralmente. En los tres grupos experimentales se manifestó un aumento en la actividad motora comparados con los gatos pseudo-operados, y que decrecía al segundo mes post-operatorio. Al tercer mes, la mayor recuperación de la actividad motora normal que se observó fué en los decorticados frontales bilaterales, en menor grado en los acaudados unilaterales, en tanto que en los acaudados bilateralmente la hiperactividad existía en forma notoria. El patrón electroencefalográfico no se alteró notablemente. Sin embargo, Villa Blanca y cols. (1976,b), en sus conclusiones no aseguran una intervención directa del NC en el control de las fases de sueño-vigilia y señalan que al menos aparentemente la corteza cerebral es más importante en la determinación de la fase MOR.

La participación del NC en diversos procesos cerebrales ha despertado el interés de los investigadores, pues posiblemente el NC desempeña diversas funciones localizadas en sus diferentes partes, de manera semejante a como sucede en la corteza cerebral; pero quizá sus elementos funcionen de diferente manera (Divac I., 1968,a, 1968,b).

Forman D. y Ward J.W. (1957), partiendo de las observa

ciones de Ferrier D., en 1873, quien describió los movimientos del perro al estimular el NC, y teniendo antecedentes de otros autores que describieron las respuestas somáticas y viscerales, los efectos inhibidores y facilitadores de la actividad motora, y que observaron además algunas respuestas motoras estimulando los ganglios basales incluyendo al NC, demostraron que la corteza cerebral no es indispensable para que ocurra el movimiento. Forman D. y Ward J.W. (1975) realizaron una serie de investigaciones en gatos no anestesiados, describiendo lo siguiente: en gatos implantados con electrodos a permanencia en la cabeza del NC, cuando se estimulaba esta estructura, presentaban movimientos contralaterales estereotipados, de la cabeza y de las patas, con una posible localización somatotópica en la cabeza del NC. Al extirpar la corteza motora ipsilateral al NC estimulado, continuaban presentándose los movimientos provocados al estimular el NC. Con dicho experimento demostraron que esta porción de corteza cerebral no es indispensable para que ocurra el movimiento. Observaron que se inhibía el movimiento de la marcha al estimular la cápsula interna. Cuando estimulaban el NC en forma repetitiva, también obtenían inactivación del movimiento de la marcha. Estas observaciones de Forman D. y Ward J.W. sugieren además que hay ciertas diferencias funcionales en las neuronas constituyentes del NC, con una posible distribución somatotópica.

Por su parte, Goldman P.S. (1972) atribuyó al NC funciones que se creían exclusivas de la corteza prefrontal cerebral. Goldman tenía antecedentes de otros autores que habían descrito anatómicamente una proyección directa desde la corteza prefrontal dorsolateral hacia el área anterodorsal del NC. Por esta razón, lesionaba al NC en esta región, en monos Macaca mulata, y estudió sus manifestaciones conductuales. Uno de los propósitos del trabajo de Goldman (1972) fué comparar los efectos de lesiones en el NC y en la corteza cerebral de Macaca mulata, y además comparar dichos efectos en los monos de doce meses de edad y en monos adultos. Los efectos de las lesiones los cuantificó considerando las latencias en las diferentes pruebas que se aplicaron, y además cuantificando la latencia después de extirpar las porciones corticales cerebrales dorsolaterales. Esto fué un aporte tanto para el estudio del desarrollo neurológico así como de la plasticidad del sistema nervioso. Las pruebas de aprendizaje aplicadas consistieron en lo siguiente: 1o.) El mono debe relacionar un recipiente con su contenido de alimento, a pesar de que este se oculte detrás de una cortina, de manera que al levantar la cortina el mono ya sabe que tiene comida. 2o.) De dos recipientes separados unos 30 cms, el mono debe identificar en cual hay comida. 3o.) Se emite un sonido en una parte de la jaula, en donde aparecerá un recipiente conteniendo comida; el mono -

debe identificar el sitio antes de que aparezca la comida. 4o.) El mono debe aprender a discriminar entre una esfera amarilla y un cubo azul. Las deficiencias selectivas y el aumento de la latencia, en el mono de doce meses de edad -- con lesión en el NC, sirvió como evidencia de que en el mono el NC ha alcanzado una madurez funcional a los doce meses de edad. Al utilizar la misma prueba, no se presentó deficiencia selectiva en esta misma edad (12 meses) en los monos con lesión en la corteza cerebral prefrontal dorsolateral, lo cual parece indicar que en dicha edad esta región cortical aún no se ha desarrollado totalmente y no participa. Los monos de 12 meses de edad a los que se habían hecho lesiones prefrontales dorsolaterales presentaron recuperación conductual, pensando Goldman que se restituía por el papel "compensador" del NC. Si las lesiones se hacían en la corteza prefrontal las funciones podían recuperarse, y se anulaban si se lesionaba el NC en monos jóvenes. Concluí que el NC ontogenéticamente llega a ser funcional antes que la corteza, y que el NC puede mediar funciones que finalmente asume la corteza.

Por lo tanto, al menos algunas partes del NC sirven a la misma función que ciertas áreas de la corteza cerebral -- aunque de diferente manera. Hay conexiones anatómicamente identificadas entre la corteza cerebral y el NC (Webster K. E., 1965; Divac I., 1968; Ermolenko S.F., 1971, 1972; - - -

Ermolaeva Vyu, 1973).

Albé-Fessard y cols. (1960,a) fisiológicamente demuestran la convergencia de las vías aferentes de origen periférico y cortical sobre los mismos elementos celulares de la cabeza del NC. Albé-Fessard y cols. (1960,b), en gatos inmovilizados con flaxedil, hicieron registros con macroelectrodos en un principio y posteriormente, en el mismo año, utilizando microelectrodos, de la actividad espontánea de la cabeza del NC, y vieron que desaparecía dicha actividad al anestesiarse los gatos con cloralosa, reapareciendo solo como respuesta a un impulso que le llegara al NC. Con la técnica de registro unitario, obtuvieron potenciales negativos en la cabeza del NC. Al descender el microelectrodo de registro, penetrando en la cabeza del NC, vieron que los potenciales se volvían bifásicos, y luego positivos. Vieron que la actividad espontánea de la cabeza del NC aumentaba al dar estímulos fóticos, auditivos, mecánicos al presionar una o más patas o estimulándolas directamente en el nervio, o mediante estímulos aplicados en la corteza cerebral motora y somática II particularmente, en mesencéfalo (formación reticular) y tálamo (núcleo centromediano). Además vieron que la misma neurona del NC responde a la estimulación de cada una de estas regiones, indicando una convergencia de aferencias de origen periférico y cortical sobre los mismos elementos celulares de la cabeza del NC. Esto determina el

diferente comportamiento de las neuronas de la cabeza del -
NC.

Se ha comprobado la importancia del NC en la conducta. Wang G.H. y Akert K. (1962) observaron reflejos y la conducta en gatos. Hicieron estudios comparativos entre gatos de corticados y con el tálamo íntegro, pero con el NC lesionado electrolíticamente (talámicos), y gatos decorticados con tálamo lesionado electrolíticamente pero con el NC íntegro (estriatales). También se hicieron estudios histológicos - para determinar el área lesionada. De sus observaciones de la conducta obtuvieron lo siguiente: 1) Los estriatales se acicalaban y los talámicos no; 2) Los estriatales comían normalmente; pero a los talámicos hubo la necesidad de introducir el alimento a su hocico; 3) Los talámicos presentaron falsa rabia, los otros no; 4) Los estriatales reaccionaban ante la presencia de otro gato, con una tendencia a lamerlo; no así los talámicos que permanecían indiferentes; - 5) Los talámicos presentaban hiperactividad, en cambio, los estriatales tendían a permanecer en un rincón; 6) Los estriatales presentaron estro; en los talámicos no pudo hacerse esta observación, pues murieron. De las observaciones que hicieron en el reflejo de estiramiento, vieron que eran exagerados en los estriatales y en los talámicos no. En cambio, los talámicos mostraron el reflejo galvánico exagerado. En 5 gatos con lesión o con extirpación unilateral del cuer

po estriado, permanecían con la cabeza volteada hacia el lado lesionado. Concluyeron que el estriado tiene sus funciones independientes de la neocorteza, y sería de inhibición por una parte y además de poder mantener una secuencia en movimientos más complejos, como los requeridos para efectuar los tres reflejos principalmente observados: acicalamiento, ingestión de alimento y conducta sexual. Además mencionan que por lesiones del NC se observó degeneración de algunas somas de la pars compacta de la sustancia "nigra".

Todo lo anterior nos indica una versatilidad del NC -- desde el punto de vista funcional, y que es capaz el NC de desempeñar funciones que pueden ser independientes de la integridad cortical. Esto se demuestra por la complejidad de la conducta observada en animales con lesiones corticales. El NC recibe aferencias sensoriales, del tipo de las inespecíficas o difusas, sin mediación cortical o directa, representando el NC un nivel importante en la integración de la conducta. Sin embargo, las conexiones cortico-caudales -- (Kemp J.M. y Powell T.P.S., 1971, a; Kitai S.T. y cols., -- 1976) sugieren una diversidad anatómica, dadas las funciones que integra. Los reportes que mencionan que la estimulación de diversas regiones periféricas y centrales producen respuestas localizadas en la estructura de la cabeza -- del NC; y por otra parte los resultados obtenidos por lesiones localizadas del NC y sus repercusiones específicas en -

la respuesta registrada sugieren que la estructura del NC no es homogénea. La inhibición de la actividad motora por estimulación localizada del NC, y facilitada por estimulación de otra región del NC, también sugieren una heterogeneidad funcional (Hauser G. y cols., 1961; Buchwald N.A. y cols., 1971; Feltz P. y cols., 1967; Drauthamer G. y Albefessard A., 1965; Liles S. L. y Davis G. D., 1969, a; Kocsis J.D. y cols., 1977).

ALGUNAS VIAS AFERENTES Y EFERENTES QUE SE SIGUEN EN LOS PROCESOS DE APRENDIZAJE.

Todos los antecedentes ya mencionados, nos citan algunos de los mecanismos tan complejos que intervienen en el aprendizaje. Por esto se hace necesario mencionar las vías posibles que se siguen en todo este proceso.

Los receptores son estructuras especializadas a donde llegan los cambios del medio y los transducen, es decir, -- que transforman los diferentes tipos de energía en impulsos nerviosos. Los potenciales propagados que pasan por las fibras aferentes sensoriales va en clave, codificada, entendiendo por codificación la representación y transformación de la información (Perkel D.H. y Holmes B.T., 1968), así la forma y la frecuencia de descarga de estos potenciales eléctricos dependerá de las características de la fibra que la conduce (Eyzaguirre, 1977 p. 37). En la vía que lleva los impulsos se encuentran relevos o sinapsis, en donde la señal es decodificada, considerando que la decodificación es la interpretación del conjunto de símbolos que lleva o trae una información, para continuar hasta llegar a un centro de integración que de manera principal es el complejo talámico, un elemento del diencefalo. Todos los sistemas sensoriales, además de los somestésicos, el de la audición, visión, gusto y olfato, tienen al menos una vía a través del tálamo o de estructuras asociadas a él. El tálamo es el --

intermediario final en las señales transmitidas que ascienden a la corteza cerebral, a través de las llamadas proyecciones tálamo-corticales (Carpenter, 1976 p. 462) que son de importancia primordial para la percepción consciente de la información sensorial; además este sistema de proyección es determinante de los estados de sueño-vigilia de los mamíferos. Según la forma de proyectarse a la corteza cerebral, los núcleos talámicos pueden dividirse en los de proyección generalizada, y la específica, que difieren funcional y morfológicamente. La estimulación de los núcleos talámicos de proyección generalizada o difusa (núcleos intralaminares y de la línea media) produce potenciales de larga latencia en grandes regiones de la corteza cerebral. Con excepción de la olfacción y de algunos tipos de dolor, todos los otros sentidos tienen al menos una ruta a la corteza cerebral que hace relevo a través de un núcleo talámico específico (Eyzaguirre, 1977 p. 131). Además de los núcleos de relevo sensorial específico del tálamo, que llevan los impulsos desde los ganglios basales y del cerebelo hacia la corteza cerebral, y otros a los sistemas límbico e hipotalámico (Carpenter 1977 p. 543; Eyzaguirre 1977 p. 421). A través de los núcleos de relevo motores específicos, pasa la información almacenada que puede manifestarse como una respuesta inmediata.

Anatómicamente se ha establecido que los núcleos --

talámicos llamados de proyección inespecífica: Núcleo "centralis medialis" (NCM), "paracentralis", y "centralis lateralis" (CL) se proyectan al núcleo caudado (NC) (Nauta W.J. H. y Witlock 1954; Johnson T.N., 1961a). El NC está relacionado con numerosas modalidades sensoriales (Shimamoto T. y Verzeano M., 1954). Así, surge la necesidad de investigar el origen de las aferencias al NC, así como sus eferencias.

Johnson T.N. (1961a) lesionando electrolíticamente y en forma unilateral, la cabeza del NC, el núcleo dorsomedial (NDM), el núcleo centro mediano (NCMo), y los núcleos laterales talámicos, demostró que el núcleo caudado envía fibras a la porción media y lateral del "globus pallidus" (GP), -- también a la porción rostral de la parte reticulada de la "substancia nigra" (SN), así como también hacia el tálamo dorsal. En este último caso, señala la posibilidad de que sea a través del GP, y por la banda H₁ de Forel hacia el núcleo ventral lateral (NVL); y ya que el NVL se proyecta al núcleo dorsomedial, al NCMo, y a los núcleos intralaminares de la línea media (NCM, "paracentralis" y CL) y de ahí al NC, sería la vía indirecta. Además, coincidiendo con Nauta (Nauta W.J.H. y Whitlock D., 1954) confirmó que el NCMo envía proyecciones hacia el GP y hacia el putámem (Pn) en gatos.

Johnson T.N., en su trabajo en Macaca mulata (1971),

lesionando con corriente eléctrica la cabeza del NC y del putámen (Pn) y basándose en su observación morfológica, de la degeneración de fibras, menciona la posibilidad de una subdivisión regional del NC y del Pn, en relación a sus proyecciones hacia el GP y SN. De acuerdo con sus resultados, acepta dos vías independientes hacia el GP: del NC a través de la cápsula interna hacia la zona dorsal y medial del GP, y de forma directa del Pn hacia la parte ventral y lateral del GP. Señala al GP como relevo de aferencias provenientes del NC, que atraviesan la cápsula interna y se dirigen hacia la substancia negra sin hacer relevo en el GP. Señala que por lo menos hay dos sistemas bien definidos de origen cortical e integración subcortical: el sistema "dorsal" o subtalámico, que va desde la corteza prefrontal dorsolateral, a través del NC anterodorsal y GP lateral a núcleos subtalámicos: y el sistema orbital o límbico, que va desde la corteza prefrontal orbital por el núcleo ventral y el GP medial al tálamo. Plantea la idea de una posible relación estructural y funcional de cada porción del NC en determinada manifestación motora conductual, aunque no logró demostrarlo.

Vernon L. y cols. (1969) hacen registros intracelulares de la actividad del NC, y analizan los cambios producidos por la estimulación ipsilateral de la corteza "pericruciatá" y de la región ventral del tálamo anterior. Las res

puestas eléctricas fueron muy similares cuando se estimuló en "corteza pericruciatá", más que cuando se estimuló la región ventral del tálamo anterior, consistiendo sus respuestas en una despolarización relativamente larga, y a veces con descarga de la célula, seguida de una larga y compleja hiperpolarización. La magnitud y latencia de la máxima despolarización variaba con el sitio estimulado, así como con la profundidad en que se estuviera registrando la actividad del NC. Las células más dorsales del NC respondían más rápidamente y tendían a presentar despolarizaciones más cortas, que las células más profundas. La duración de la hiperpolarización no varió con la profundidad del sitio de registro del NC, sin embargo, tenía más duración -- cuando se estimulaba la corteza que cuando se estimulaba el tálamo.

Horvath F.E. y Buser P., (1972), sugirieron la existencia de dos sistemas de proyección provenientes de diferentes fuentes que llamaron de integración: un sistema de proyección hacia la circunvolución sigmoidea anterior (CSA) y otro a la corteza suprasilviana (CSS). Para esto registrar en gatos la actividad eléctrica de la CSS y de la CSA, y provocaron la aparición de husos por estimulación de algunos núcleos talámicos inespecíficos, del NC, del GP, de la SN, y de la cápsula. Considerando como respuesta aquellos husos con al menos cuatro ondas cada uno, y con una amplitud de - 100 microvoltios mínimo, o que alcanzara tres veces la am-

plitud de la actividad de campo. Señalaron que el sistema CSA incluye los siguientes núcleos: CM rostral, VM "reuniens" (RE) lateral, "dorsalis medialis" (DM) ventral, y "ventralis lateralis" (VL). En el segundo sistema, comprendido en CSS, incluyen los núcleos: "centralis lateralis" (CL), "paracentralis" (Pc), "ventralis" anterior (VA), "reuniens" medial; "medialis" (M) dorsal, y "lateralis" posterior. Debido a la relativa orientación de los dos grupos de núcleos en el tálamo, los identificaron como sistemas de husos "dorsal" y "ventral". También se hizo una división anteroposterior del NC: NC posterior (A-P = 15) incluido en el sistema dorsal, el cuerpo principal del NC (A - P = 15 a 20) en el sistema ventral, y el NC anterior (A - P = 20). Al estimular en el NC anterior obtuvieron husos en ambos sistemas, CSS y CSA, a umbrales bajos. De esta manera establecen la existencia de una relación topográfica o regional de diferentes estructuras subcorticales, talámicas y de los ganglios basales, hacia determinadas regiones de la corteza.

En 1977, Díez-Martínez y cols, buscan algunas vías sensoriales involucradas en las respuestas provocadas en el NC. Mencionan el curso de aferencias subcorticales somáticas y visuales del gato a través de la formación reticular pontiana (FRP) y de los núcleos talámicos "centralis medialis" (NCM) y "ventralis posterior lateralis" (VPL), y de estos núcleos hacia el NC. Registran la actividad eléctrica

del NC, y sus cambios provocados por estimulación del nervio radial, con fotoestimulación, estimulación de formación reticular mesencefálica activadora, NCM, VPL, y por estimulación subtalámica. Atribuyen al NCM un papel de relevo de las fibras que llegan al NC. Por la duración de la latencia, piensan que esa vía está formada por fibras de conducción lenta, coincidiendo con los reportes de Kemp y Powell (Kemp J.M. y Powell T.P.S., 1971), quienes las describieron histológicamente mencionando que miden de 1.0 a 2.5 micras de diámetro. Los resultados de Díez-Martínez y cols. (1977) sugieren que la vía sensorial involucrada en la obtención de las respuestas provocadas en el NC, pueden estar relacionadas, funcionalmente, con proyecciones ascendentes de la formación reticular mesencefálica activadora, y propusieron dos posibles aferencias al NC: una que hace relevo a nivel del NCM y que de ahí continúa hacia el NC; y otra que pasa por debajo del VPL, ascendiendo hacia el NC. Además aceptan una tercer vía proveniente de la corteza cerebral y que desciende hacia el NC.

De lo anterior se desprende que: una manifestación del aprendizaje puede ser a través del movimiento para lo que se requiere de toda una vía que permita dar la respuesta. Sin embargo, se ha demostrado que para esta manifestación del aprendizaje puede prescindirse de algunas estructuras, por ejemplo, de algunas porciones de la corteza cere-

bral, tanto de manera ontogenética, pues se ha observado aún antes de alcanzar su madurez, como filogenética, observándose en organismos carentes de corteza, pero no de otros centros. Aunque el tálamo en todo ese sistema reflejo es muy importante como un centro de integración, los ganglios basales también juegan un papel indispensable. El NC es más -- complejo que un sistema simple de relevo: es una estructura clave en la integración de las respuestas motoras, ya que -- su lesión o su estimulación puede modificarlas. De esto -- surgió la necesidad de mencionar algunas posibles aferencias y eferencias a dicho núcleo.

DISTRIBUCION DE LAS NEURONAS EN LA CABEZA DEL NUCLEO CAUDADO.

Adinolfi A.M. y Pappas G.D. (1968) describieron las -- neuronas de la cabeza del NC del gato. Mencionan que existe una homogeneidad en su distribución, encontrando neuronas -- grandes y pequeñas dispuestas aparentemente al azar. Reportaron que las neuronas más abundantes son relativamente pe-- queñas y cuyo tamaño es de 10 a 15 micras. Las neuronas ma-- yores, cuyo tamaño promedio comprende de 18 a 20 micras, son menos abundantes. En general, el tamaño promedio de las neu-- ronas señalan que va desde 7.5 hasta 32.5 micras.

Entre los trabajos que mencionan una distribución pre-- ferencial de las neuronas en la cabeza del NC, tanto funcio-- nal como estructuralmente se encuentran los siguientes:

Ya en 1911, Cajal (Cajal, 1955) describió que en la -- parte dorsal de la cabeza del NC, y en disposición periféri-- ca se encontraban neuronas de tamaño menor que las neuronas que ocupan la parte medular del NC.

Liles S.L. y Davis (1969) demuestran que hay dos regio-- nes funcionalmente diferentes en la cabeza del NC del gato. Encontraron que la estimulación en la región anteroventral -- de la cabeza del NC causa inhibición del movimiento inducido al estimular la corteza cerebral. En cambio, localizaron -- una zona subliminar, en la región adyacente posterodorsal de la cabeza del NC, que al estimularla observaron facilitación de los movimientos inducidos por estimulación de la corteza

cerebral. Por otra parte, también observaron que la contracción muscular inducida corticalmente y que se inhibe al estimular el NC, desaparece al lesionar el tálamo rostral, específicamente al núcleo reticular talámico.

Druga R., y Malik M. (1977) estudiaron la distribución de las neuronas grandes (aproximadamente de 30 micras) en la cabeza del NC del gato. Hicieron sus observaciones en cortes histológicos teñidos con violeta de cresilo. Observaron que las neuronas que consideraron grandes (de 30 micras o más) no se encuentran distribuidas de manera difusa. La densidad de las neuronas grandes disminuye hacia la porción posterior del NC. Hicieron comparaciones con el putámen obteniendo lo siguiente: La distribución de las neuronas grandes en el putámen era más abundante hacia la porción posterior y menor en la frontal. También calcularon el número de neuronas grandes, y en un milímetro cúbico de NC encontraron aproximadamente 296 neuronas; y en el mismo volumen de putámen encontraron 602; proponiendo que por cada neurona grande del NC hay 2 o quizá 3 del putámen.

Vázquez Nin y cols. (1977) observaron al microscopio óptico cortes histológicos de la cabeza del NC del gato, y describieron una disposición de los somas neuronales de mayor tamaño en forma columnar, midiendo 35 micras el soma neuronal. Además encontraron que las neuronas más grandes son más numerosas en la porción inferoexterna de la cabeza del -

NC, en el área comprendida entre $A = 16$ y $A = 18$, en comparación con las que se encontraron entre $A = 18$ y $A = 19.5$ también en la porción inferoexterna, de acuerdo con el sistema de coordenadas mencionadas en el atlas de Jasper y de Ajmone Marsan (1954).

Tomando en cuenta los resultados de las investigaciones sobre los mecanismos de regulación motora (Forman D. y Ward J. W., 1957; Butcher L. y Fox S.S., 1968) y sensorial (Albe-Fessard y cols., 1960, a,b) y de acuerdo a los datos fisiológicos (Buchwald N. A. y cols. 1961; Liles S. L. y -- Davis G. D., 1969; Díez-Martínez y cols., 1977; Reyes-Vázquez y Brust-Carmona, 1980) y estructurales (Cajal S.R., -- 1955; Vázquez Nin y cols., 1977; Druga R., y Malik M., 1977) en el presente trabajo se ha postulado un circuito en el -- cual el NC es un centro de integración de las respuestas -- condicionadas. Se sugiere que la información necesaria para el establecimiento de las respuestas condicionadas motoras llega al NC, posiblemente por los núcleos talámicos inespecíficos. Y la posible existencia de por lo menos dos tipos de neuronas, que además guarden cierta disposición preferencial dentro de la estructura de la cabeza del NC.

O B J E T I V O

Existe diversidad de opiniones acerca de la estructuración de la cabeza del NC. El principal objeto de la presente tesis es investigar si existe una distribución preferencial de los somas neuronales según sus dimensiones, en la cabeza del NC del gato. Además indagar la posibilidad de correlación entre los tamaños de los soma neuronales y el tipo de actividad electrofisiológica manifestada por ellas. Para esto se desarrollarán los siguientes puntos:

1. Estudiar morfológicamente, al microscopio de luz, los somas neuronales de la cabeza del NC del gato, en las áreas comprendidas entre la región anteroposterior A = 16 y a = 18, lateral (L) 2 a 5 mm., según las coordenadas señaladas en el atlas de Jasper y de Ajmore-Marsan (1954). Cuantificar el diámetro de los somas neuronales y analizar la posible disposición preferencial de los somas.

2. Analizar al microscopio óptico los cambios morfológicos que ocurran en los somas neuronales de la cabeza del NC, en gatos lesionados en SN por una microinyección bilateral de 6-OHDA (Grupo experimental). Hacer comparaciones con los somas de las neuronas de las regiones equivalentes de la cabeza del NC de los gatos íntegros (grupo control).

3. Analizar las características de la actividad espontánea de las neuronas de la cabeza del NC del gato, registradas extracelularmente con microelectrodos. Hacer la correlación de esta actividad con los datos morfológicos.

4. Estudiar los cambios que se produzcan en la actividad espontánea unitaria, por la estimulación eléctrica con pulsos únicos de intensidad constante en: el nervio radial, el núcleo talámico "centralis medialis", en la "substancia nigra", y fóticamente.

HIPOTESIS DE TRABAJO

El NC está modulando la conducta motora, y esta actividad es una de las manifestaciones en los procesos del aprendizaje. El NC recibe diversas aferencias entre las que podemos mencionar las del NCM y de la SN, como se ha comprobado anatómica y funcionalmente. El tálamo es una estructura clave como un centro de integración de casi todas las vías sensoriales. Si se registra la actividad espontánea unitaria de la cabeza del NC, puede observarse algún cambio en su frecuencia de descarga espontánea provocado por la estimulación de algunas aferencias como son el nervio radial, NCM, SN, o fóticamente. Es posible que todas las neuronas respondan igual a cualquiera de estos estímulos. Considerando que existe una distribución somatotópica preferencial en la cabeza del NC del gato, localizándose las neuronas de menor tamaño en la parte dorsal y periférica. Si esto último es cierto, podría descubrirse por variaciones en la magnitud y frecuencia de la respuesta de las neuronas, al estimular las diversas aferencias, dependiendo de las características estructurales y funcionales de las neuronas.

Si solo una parte del NC está relacionada con la SN y el resto recibe diversas influencias, y conociendo que la aplicación de 6-OHDA en la SN lesiona las estructuras dopaminérgicas, como consecuencia puede presentarse un cambio estructural y funcional de las neuronas de la cabeza del NC.

Si existe una distribución somátotópica de las neuronas de la cabeza del NC del gato, una de las formas como podrá estudiarse morfológica y funcionalmente es lesionando la SN.

MATERIAL Y METODOS

Se usaron 27 gatos (Felis catus) adultos, machos y -- hembras indistintamente, de 2.300 a 3.700 Kg de peso corporal. Se dividieron en dos grupos: A) El grupo control, -- constituido por 16 gatos, normales, y B) El grupo experimental, formado por 11 gatos lesionados bilateralmente en la SN por la aplicación local de una microinyección de 6-OHDA.

Para la preparación del grupo experimental se procedió de la siguiente manera: los gatos se anestesiaron con pentobarbital sódico, enseguida se colocaron en el aparato estereotáxico tipo de Horsley-Clark. Se hizo una incisión longitudinal en la piel que cubre el cráneo, dejándose al descubierto el hueso, el cual se perforó con un taladro de dentista, en A-P = 5, L = 5 mm de la línea media, según las coordenadas de Jasper y Ajmone-Marsan, (1954). Se preparó en ese momento una solución de 6-OHDA con solución salina isotónica para mamífero (NaCl 0.9%) y se mantenía en hielo hasta su utilización. Se introdujo una aguja hipodérmica, con la que pudo meterse una cánula de polietileno a través de las perforaciones practicadas en el cráneo, en A = 5, L = 5 y H = -5, en donde se localiza las SN, de acuerdo con el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Por este medio se aplicó una microinyección de 20 gammas de 6-OHDA contenida

en 5 microlitros de la solución, y dicha maniobra se efectuó en ambos hemisferios cerebrales. Al terminar toda esta intervención se suturaba la herida. Para evitar infecciones al gato, se trabajaba con las mayores medidas antisépticas y además se les inyectaba intramuscularmente penicilina conteniendo procaína.

La exploración de la actividad eléctrica de la cabeza del NC se llevó a cabo después de 8 a 40 días de la aplicación de 6-OHDA. De los 11 gatos lesionados en la SN, solo se emplearon 9 para el estudio histológico.

REGISTRO DE LA ACTIVIDAD ELECTRICA.

Para efectuar el registro de la actividad eléctrica de la cabeza del NC, tanto de los gatos del grupo control como los del grupo experimental, se procedía en forma rutinaria de la siguiente manera: los gatos se anestesiaban con éter, y bajo el efecto de esta anestesia, se hacía una incisión en la pata anterior derecha, para dejar expuesto el nervio radial y poder estimularlo eléctricamente con electrodos "bipolares" aislados con una vaina de hule excepto en los puntos de contacto con el nervio. También se exponía la vena radial, a la que se le hacía una pequeña incisión por donde se introducía un tubo de polietileno, que se ataba a la vena para fijarlo y sin obliterar la luz. Se ponía pomada de novocaína en la herida y se cubría con una gasa estéril, sosteniéndola con cinta adhesiva, y la aplicación de esta anestesia local se repetía cada 20 o 60 minutos. Rápidamente se les practicaba la traqueostomía, introduciéndole un tubo en Y. Se les quitaba el éter, y se administraba intravascularmente triyodo de galamina (Flexedil) para inmovilizar al animal. La inyección intravenosa de Flexedil inicialmente fué de 1 ml, y después se aplicó cada 30 a 60 minutos 0.5 ml, cantidad suficiente para mantener inmóvil al gato. Como los músculos respiratorios no escapan a la acción del Flexedil, hubo la necesidad de mantener al gato con respiración artificial, para lo cual se había -

hecho la traqueostomía, conectando el tubo en Y hacia un -- sistema de bombeo de aire, dando una frecuencia respiratoria de 31 por minuto, frecuencia que permite utilizar un volúmen de 50 cc de aire en cada inspiración.

El gato se colocaba en el aparato estereotáxico, y para evitarle dolor, en los sitios de sujeción al aparato se ponía pomada de novocaína, y se repetía esta aplicación cada 30 a 60 minutos. También se infiltraba novocaína en las zonas afectadas quirúrgicamente. Se le ponía al gato un cojín eléctrico, para conservar su temperatura corporal a 37°C , oscilando de 36.5° a 38°C , haciéndose la lectura en un termómetro que se le colocaba en el recto. Mediante un aparato se medía el CO_2 espirado, que normalmente fué de 2 a 3%.

Como indicador de la condición del gato se le tomaba registro electrocardiográfico, mediante electrodos de alfiler que se insertaban en su piel a uno y otro lado del tórax. La variación de la frecuencia cardíaca generalmente era de 130 a 150 latidos por minuto, alcanzando un promedio de 140/minuto. En algunas ocasiones se notaba un aumento de frecuencia cardíaca hasta de 190/minuto, que se interpretaba como un estado de posible sufrimiento del gato, indicándonos además que el efecto del Flaxedil estaba pasando. Cuando esto ocurría, el gato presentaba sacudidas del cuerpo, como pequeños estremecimientos; movimientos de las ore-

jas, de las vibrisas y de la cola, e inclusive se apreciaban movimientos de las patas. También ocurrió micción. En estos casos, inmediatamente se le aplicaba anestesia local en todos los puntos de sujeción del aparato y en las incisiones quirúrgicas, y se le administraba 0.5 ml de Flaxedil.

En la cabeza del animal totalmente anestesiado, se hacía una incisión longitudinal media. La piel y los músculos se desplazaban a uno y otro lado, dejando al descubierto el cráneo, y limpiando el periósteo con una legra.

Se taladraba el cráneo haciendo pequeños orificios, lo suficientemente grandes para pasar por ahí los electrodos de registro o de estimulación. Los sitios se elegían estereotáxicamente con base en las coordenadas señaladas en el atlas de Jasper y Ajmone-Marsan: para la localización en el hemisferio cerebral izquierdo de la SN se utilizó: A = 5 a 6, -- L = 5, H = -5; para el NCM: A = 9 a 10, L izquierdo = 0.2 a 1.0; H = -1 a 0; y para el NC: A = 15 a 17, L = 2 a 5.5 uni o bilateralmente. Para la estimulación eléctrica en el NCM y en la SN, se usaron electrodos bipolares de acero inoxidable, aislados excepto en la punta. Para el registro de la actividad unitaria del NC se utilizaron microelectrodos unipolares de acero inoxidable. Durante toda la sesión experimental los animales se mantenían en penumbra. Para la estimulación fótica se hacía lo siguiente: en ambos sacos conjuntivales del gato se ponían unas gotas de atropina para -

producir midriasis, y enfrente del animal y aproximadamente a una distancia de unos 40 cm, se dispuso una lámpara de un fotoestimulador Grass PS22, que emitía destellos a una frecuencia regulable.

Para la estimulación somática, se colocaron en el nervio radial unos electrodos bipolares de acero inoxidable. Y se utilizó un estimulador Grass Modelo S-88, conectado a una unidad de aislamiento de corriente constante marca Grass Modelo SIU 5.

En la cabeza del NC, y con fines únicamente de registro, se colocaba unilateralmente del lado izquierdo un microelectrodo de acero inoxidable, correspondiendo al mismo lado de la SN; cuando esta se lesionaba unilateralmente; en algunos casos el registro del NC se hizo bilateralmente. El área explorada de la cabeza del NC y siguiendo las coordenadas indicadas en el atlas de Jasper y Ajmone-Marsan (1954) eran las siguientes: A = 15 a 17, L = 2 a 5.5; sin embargo, el valor de la profundidad era variable, pero siempre por arriba de la cápsula interna. O sea que el microelectrodo se iba introduciendo paulatinamente, con un micromanipulador hidráulico DKI modelo 607 W, a pasos de 5 micras en cada -- ocasión. Este movimiento se detenía al detectar la actividad eléctrica generada espontáneamente, cuya magnitud sobresaliera de la actividad basal cuando menos al doble y que se mantuviera durante dos minutos. La mayor profundidad a

la que se introdujo el microelectrodo coincidió con el ce ro correspondiente en las coordenadas de el atlas de Jasper y Ajmone-Marsan (1954).

El registro se hizo en un osciloscopio, usándose una calibración de 50 microvoltios por centímetro.

Se cuantificaron los cambios de frecuencia de la actividad unitaria de la cabeza del NC al estimular con pul sos únicos al NCM, con una intensidad de 5, 10 y 15 vól- tios; y de igual manera se estimulaba la SN. También se cuantificaron los cambios de frecuencia de la actividad unitaria de las neuronas de la cabeza del NC por la estimulación del nervio radial, y por la estimulación con des tellos.

La actividad basal de la cabeza del NC, muchas veces enmascaraba a la actividad eléctrica provocada de las neuronas registradas, ya que la computadora no lograba dis- criminar entre ambos valores, para el análisis mediante este sistema se tomaban en cuenta aquellas espigas provocadas cuya intensidad, por lo menos duplicara, la magnitud de la actividad eléctrica espontánea.

En cuanto se terminaba el registro, algunas veces se pasó una corriente de 0.5 mA durante 30 segundos, con el mismo microelectrodo con el que se había registrado la actividad del NC, utilizando esa intensidad que era incapaz de "perforar" al tejido, además se agregaba ferrocianuro

de potasio, así se marcaba hasta donde había llegado dicho microelectrodo, como se verá más adelante. En seguida se administraba al gato una dosis letal de nembutal (60 mg. por Kg. de peso) e inmediatamente y mientras su corazón - continuaba latiendo se procedía a perfundirlo.

Para la perfusión previamente se preparaban las dos soluciones siguientes:

1. SOLUCION LAVADORA. Consistía de 300 ml de una - solución salina isotónica para mamífero (NaCl 0.9%), a la que se agregaba 1.5 ml de xilocaína al 1% por cada 100 ml de la solución, que servía para evitar que los vasos se - colapsaran. También se añadía 1 ml de heparina (de 1000 unidades) por cada 100 ml de la solución.

2. SOLUCION FIJADORA. Se preparaba una solución de formol al 10%. De esta solución se tomaban 300 ml, a los que se agregaba ferrocianuro de potasio en cantidad suficiente para que la solución adquiriera una tonalidad amarillo verdosa, quedando translúcida.

PERFUSION. De la manera más rápida posible se abría la porción torácica y el pericardio, dejando accesible el corazón. Se pinzaba la aorta descendente, asegurando así una buena perfusión cerebral. Se introducía una cánula - de plástico de aproximadamente 0.5 mm de diámetro, y cortada a bisel, directamente en el ventrículo izquierdo; la cánula a su vez estaba comunicada con un frasco que contenía 300 ml de la solución lavadora, y posteriormente - -

300 ml de la solución fijadora. Estas soluciones se inyectaban por la cánula, a una presión que podía medirse en un esfigmomanómetro conectado al frasco y que no excedía a los 40 mm de Hg. Para efectuar la perfusión se hacía una incisión bilateral en el cuello del gato para seccionar las dos yugulares, facilitando la salida del fluido.

Una vez terminada la perfusión, se extraía cuidadosamente el cerebro, y se colocaba en un frasco con formol al 10% y ferrocianuro de potasio en cantidad suficiente para dar una tonalidad amarillo-verdosa a la solución de formol, y que era suficiente para marcar el sitio en donde se depositaron los cationes por el paso de la corriente directa, y en ocasiones se teñía todo el trayecto del microelectrodo. Para asegurar una buena fijación de los tejidos, se dejaba el cerebro en esta solución desde 10 horas hasta 3 días.

Para el estudio histológico se hicieron cortes transversales del cerebro, por el método de congelación (de -15 a -25°). Sólo con el fin de una identificación de las estructuras que nos interesaron se hicieron cortes sagitales en dos de los cerebros, y también por el método de congelación. Los cortes fueron de 50 a 100 micras de espesor. Su montaje fué en portaobjetos de vidrio cubiertos con una ligera capa de clara de huevo para adherir el tejido y evitar su deterioro durante todo el procesamiento histológico.

TINCION. La tinción se basó en una modificación de la técnica de Nissl (Cajal S.R. y De Castro F., 1972). Las preparaciones se sumergieron en violeta de cresilo durante seis minutos aproximadamente. Se dieron dos cambios breves en agua destilada para quitar el exceso de colorante, y se procedió a deshidratar dándole dos cambios en alcohol al 96% durante un minuto cada uno, y dos en xilol durante 30 segundos o un minuto, tiempo necesario para lograr la deshidratación completa y aclaramiento del corte. Finalmente se ponía una gota o dos de resina sintética sobre el corte y se colocaba el cubre-objeto de vidrio.

OBSERVACION HISTOLOGICA. Los cortes histológicos primero se examinaban al microscopio de disección, a bajo aumento, y colocándolos sobre un papel milimétrico para determinar la situación del trayecto dejado por el microelectrodo en su penetración. En cada corte se identificaron las estructuras que lo constituían y que interesaban para este trabajo, basándonos en el atlas de Snider R.S. y Niemer W.T. (1961) y en el atlas de Jasper y Ajmone-Marsan (1954), logrando determinar la situación antero-posterior, lateral, y la profundidad a que penetraron los electrodos, especialmente los microelectrodos en el NC.

Para ampliar las observaciones de la estructura del NC, posteriormente se recurrió a un microscopio Axiomat -

Carl Zeiss. Con un vernier accesorio del mismo microscopio, se pudo medir el tamaño de los somas neuronales de la cabeza del NC, de $A = 17$ a $A = 19$. La medición se inició a partir del borde subcalloso del NC y siguiendo el trayecto dejado por la penetración del microelectrodo. Solo se midieron los somas neuronales situados en el borde del trayecto, agrupando los valores obtenidos en cada milímetro de profundidad, hasta 6 mm.

También se hicieron observaciones en cortes histológicos comprendidos en el $A-P = 3$ a 6 , para detectar una posible degeneración de la SN y de zonas adyacentes.

Lo mismo se hizo de $A = 9$ a 10 , para determinar la situación del trayecto del electrodo en el NCM.

Para analizar la significancia de las diferencias de los datos estadísticos, se aplicó la prueba "T" de Student.

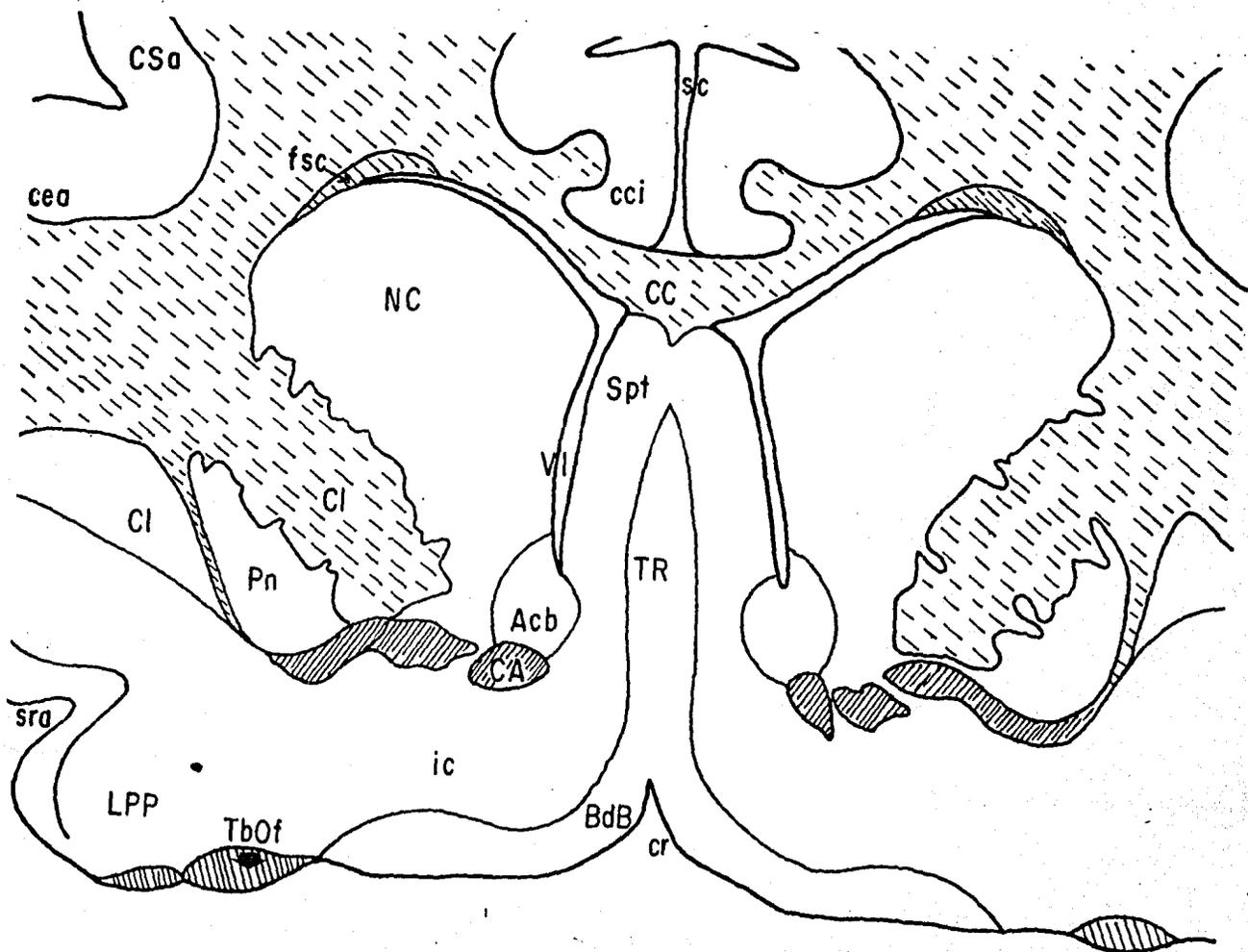
R E S U L T A D O S

I. HISTOLOGIA.

A) Localización de los trayectos de los electrodos.

En los cortes transversales, la cabeza del NC presenta un aspecto casi triangular. En su borde lateral externo está limitado por la cápsula interna (Ci), en su -- borde dorsal superior por el fascículo subcalloso (fsc), y por el ventrículo lateral hacia el borde superior interno, y entre este último y el borde lateral externo se localiza el núcleo "accumbens" (Acb) y la comisura anterior (CA). La región más medial de la cabeza del NC empieza - aproximadamente a 1 mm de la línea media (Fig. 1).

En los gatos del grupo control y del grupo experi-- mental, varió la situación del trayecto de los microelec-- trodos en la cabeza del NC, y de acuerdo con las coordena-- das de Jasper y Ajmone-Marsan (1954), se localizaron anteroposteriormente desde $A = 15$ hasta $A = 17$; y en los laterales desde 3 mm hasta 5 mm, como puede apreciarse en la Fig 2. En la Fig 2-A, puede observarse el trayecto del microelectrodo en una situación más medial, $L = 3$ mm, y - en la Fig 2B, $L = 4.5$ mm. En las Figs 2 A y B, el regis-- tro de la actividad eléctrica de la cabeza del NC fué unilateral, del lado izquierdo. En ambos casos se nota la -



Esquema tomado del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan (1954), y complementado con los datos tomados del atlas de Snider R.S. y Niemer W.T. (1961), para identificación de -- las estructuras observadas en un corte transversal del cerebro de gato, en A = 16.0. Se observa:

- acb = Núcleo Acumbens.
- BdB = Banda diagonal de Broca.
- CA = comisura anterior.
- CC = cuerpo calloso (parte rostral).
- cci = circunvolución del cíngulo.
- cco = circunvolución coronal.
- cea = circunvolución ectosilviana anterior.
- Ci = Cápsula interna.
- Cl = claustrum.
- cr = circunvolución recta.
- csa = circunvolución silviana anterior.
- fsc = fascículo subcalloso.
- iC = ínsula de Calleja.
- LPP = Lóbulo prepiriforme.
- NC = núcleo caudado.
- Pn = putámen.
- sc = sulcus cruciatus.
- Spt = septum.
- sra = sulcus rhinal anterior.
- TbOf = tubérculo olfatorio.
- tr = Taenia recta
- vl - ventrículo lateral

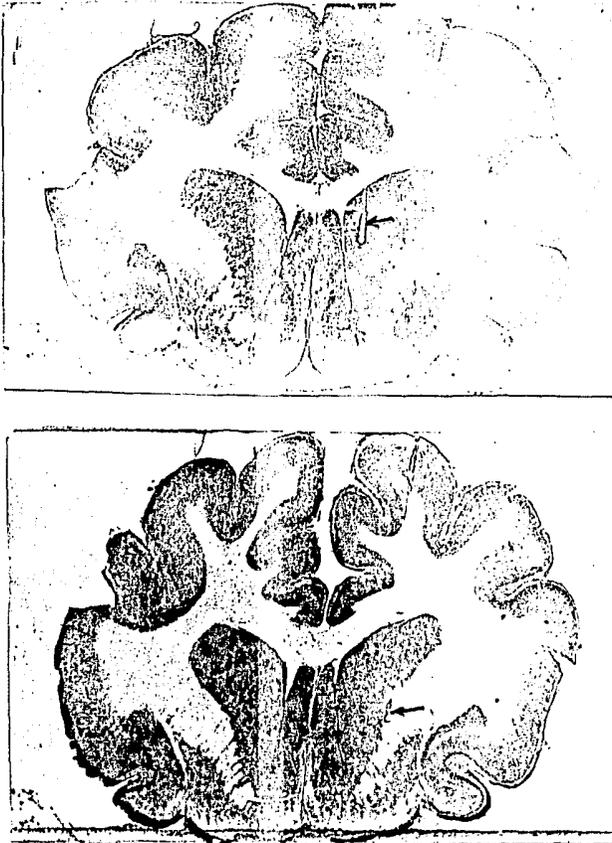


FIGURA 2. Fotografías que muestran un corte transversal del cerebro de dos gatos, teñidos con violeta de cresilo. La flecha señala el trayecto del microelectrodo de registro, que dejara al penetrar en la cabeza del NC, en el hemisferio izquierdo, en ambos casos. Siguiendo las coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan (1954) su localización fué en $\Lambda = 16$, $L = 5$, $li - 5$, en A; y en $\Lambda = 17$, $L = 4.5$, $li - 1.5$, en B. En ambos casos, en la parte más profunda del trayecto se nota una área lesionada, ocasionada al pasar una corriente eléctrica de 1 mA durante 10 segundos.

lesión ocasionada por el microelectrodo al pasar una corriente eléctrica de 1 mA durante 10 segundos, en la parte más profunda del trayecto. Solo en un gato control, - marcado con el número 14, se encontró que la localización anteroposterior correspondió al plano A = 14. Para medir la profundidad, se tomó en cuenta el borde dorsal del NC, y el máximo descenso del microelectrodo se determinó a - 6 mm de profundidad.

El área afectada por la penetración del microelectrodo fué de 48.8 micras aproximadamente, y cuando se pasaba corriente se lesionaba hasta un volúmen de 116.4 micras - de diámetro, distinguiéndose en los cortes histológicos - como una área más clara (Figs 3 y 4).

B) Descripción de las neuronas de la cabeza del NC, de las áreas comprendidas entre A= 15 y A = 17, según las coordenadas del atlas de Jasper y Ajmone-Marsan.

En los cortes transversales teñidos con violeta de cresilo, las neuronas presentan un aspecto piramidal. Su núcleo es grande y está situado centralmente en el pericarión. En el centro del núcleo se observa una congregación de color más oscuro, se trata del nucleolo. Del ápice - de su soma o cuerpo piramidal parte una prolongación, que al microscopio de luz y a bajos aumentos se observa poco contorneada en la parte proximal al soma y teñido menos intensamente que el resto del soma, es el llamado cono --

axónico (Figs 5 y 6).

Con frecuencia se observaron las neuronas de mayor tamaño formando grupos de tres a cinco (Figs 6 y 7). La distancia entre las neuronas y el número de somas dentro de cada área de 100 micras es variable. Así, en una misma región se distinguen tanto neuronas pequeñas, cuyos somas miden alrededor de 6 a 8 micras de diámetro, como neuronas grandes, de unas 15 a 20 micras de diámetro.

En los cortes tratados con tinción argéntica pudieron observarse las fibras, con su aspecto sinusoidal, ya descrito con anterioridad por otros autores (Kemp, 1968) - Figs 8 y 9). Su origen y terminación no se analizaron en la presente tesis. Sin embargo, puede observarse un plexo denso, en donde hay colaterales laterales de aspecto varicoso (Fig 9A). De los plexos axonales se distinguen dos tipos de fibras, unas arregladas con aspecto de haces, y otras a manera de una red tridimensional e inclusive se notan algunas fibras dispuestas perpendicularmente unas con respecto a las otras (Fig 8). Sobre todo cerca de la cápsula interna se observa una disposición de las fibras en haces dispuestos perpendicularmente a la cápsula interna, mientras otros se disponían oblicuamente (Fig 8).

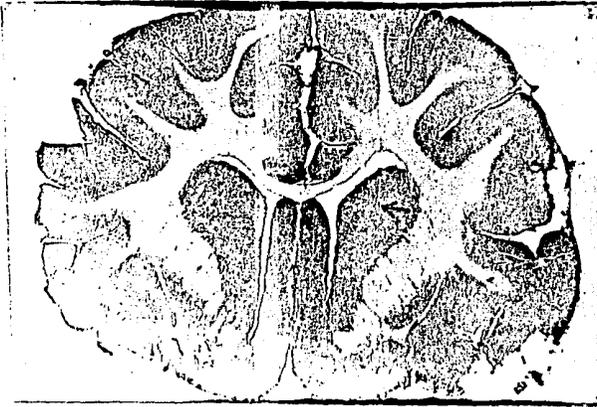


FIGURA 3. Corte transversal del cerebro de un gato control, teñido con violeta de cresilo. Según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan, el corte corresponde a A = 16. El trayecto dejado por el microelectrodo de registro, a través de la cabeza del NC del lado izquierdo, se -- señala con una flecha.

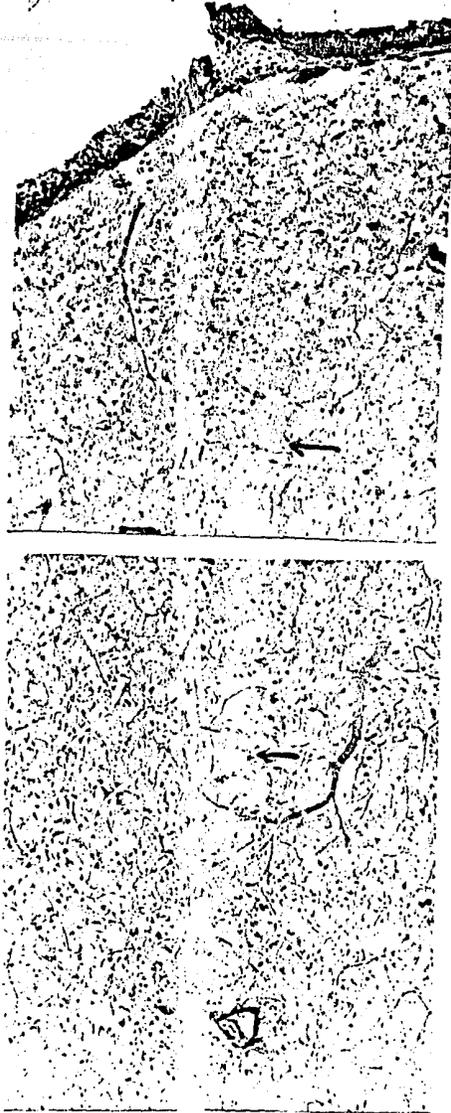


FIGURA 4. Fotomicrografía que muestra a mayor aumento la trayectoria del microelectrodo a través de la cabeza del NC. En A se observa la parte dorsal y en B la ventral. Los somas neuronales aparecen como pequeños puntos oscuros.



FIGURA 5. Fotomicrografía a gran aumento (X 256) de la cabeza del NC, teñidas con violeta de cesilo. El corte (transversal) corresponde a A = 16, L = 4.3 mm, y H = 3.5, de acuerdo con las coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Puede observarse un soma neuronal de 20 micras de diámetro, con su pericación (p), núcleo (N), nucleolo (n).



FIGURA 6. Fotomicrografía de un corte transversal de 100 micras de espesor, de la cabeza del NC, teñido con violeta de cresilo. El corte - corresponde a las siguientes coordenadas: A = 16, L = 5, H = 3. Se distinguen los somas neuronales, con su axón, (a) y su núcleo (N) dispuesto centralmente en el pericarión (p) y el nucleolo (N) más teñido. Puede - notarse la dispisición de las neuronas formando pequeños grupos (X 128).

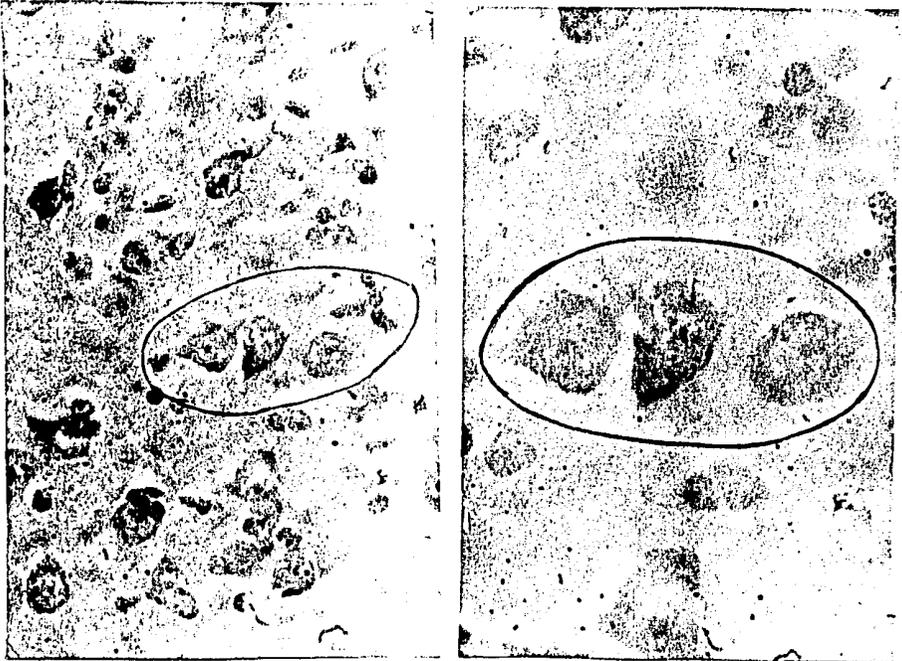


FIGURA 7. Fotomicrografías de un corte transversal de la cabeza - del NC, teñido con violeta de cresilo, de un gato del grupo control. La zona observada corresponde a las siguientes coordenadas: A = 16, L = 5, H - 3, según las coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Se nota una aparente congregación de las neuronas de gran tamaño. ● Dentro de los somas se distingue en medio del pericarión el núcleo conteniendo el nucleolo. Ambas fotomicrografías abarcan el mismo campo, pero fueron tomadas a diferentes aumentos: A) X 128 B) X 256.

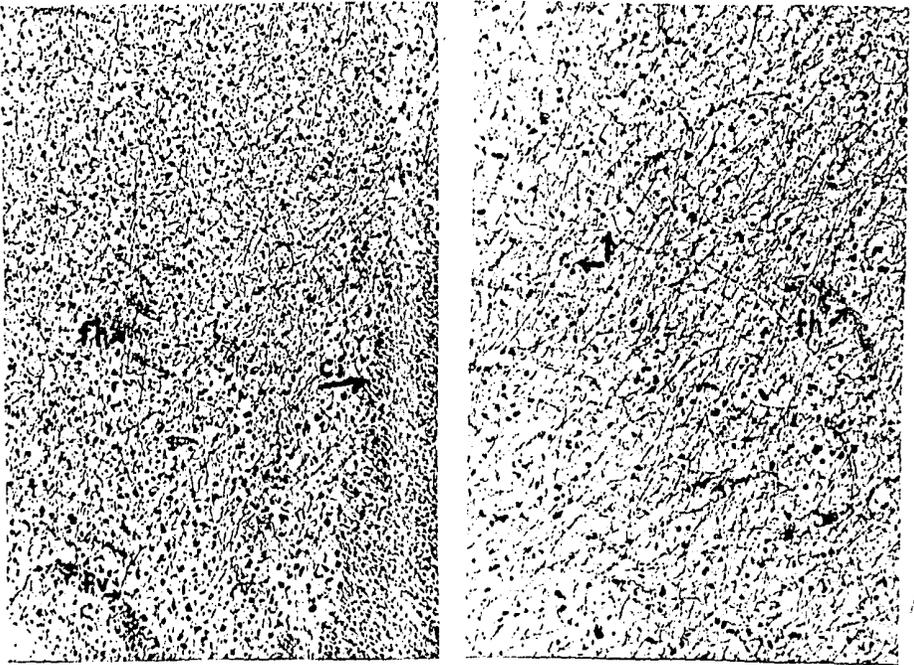


FIGURA 8. Fotomicrografías de un corte del NC, con tinción argéntica. En A puede notarse la cápsula interna (ci) delimitando al NC. Se observan las fibras dispuestas en haces (fh), y de aspecto varicoso (fv) (X32).

En B se muestra el arreglo tridimensional de las fibras, guardando una disposición perpendicularmente unas con respecto a las otras, señaladas con una flecha (X 51.2).

En ninguno de los dos casos se tiñeron los somas neuronales, debido a la técnica, que es exclusiva para teñir fibras.

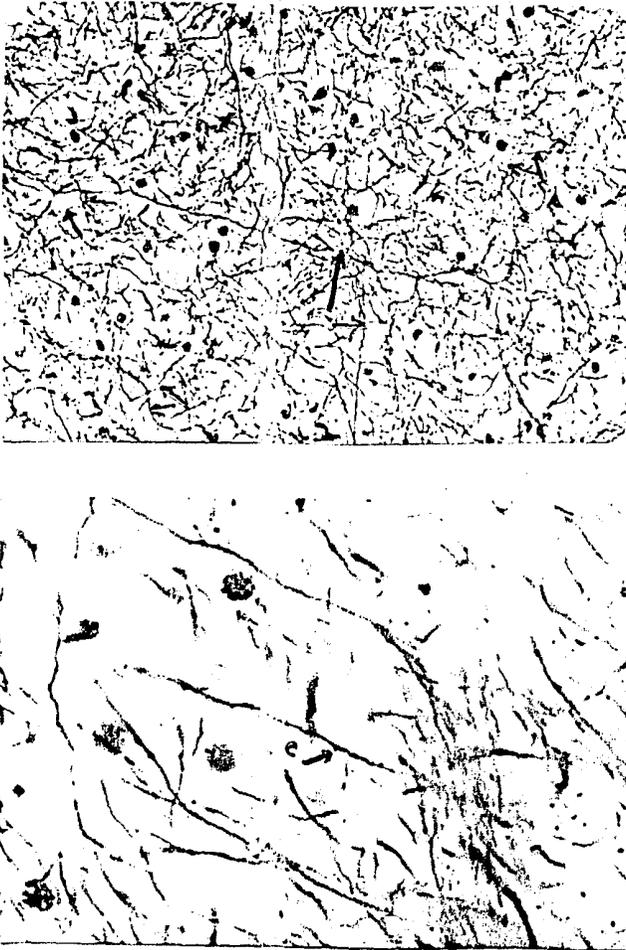


FIGURA 9. Fotomicrografías que muestran un detalle de la figura 9.

A) Nótese la disposición tridimensional de las fibras, así como la disposición perpendicular de algunas con respecto a las otras, que se indica con las flechas. Se nota su aspecto varicoso (X 81.9).

B) Fotomicrografía a mayor aumento, mostrando las espinas descritas por numerosos autores y señaladas con una flecha (e) (X 256).

DATOS ESTADISTICOS DE LOS TAMAÑOS Y DE LA DISTRIBUCION DE -
LOS SOMAS NEURONALES DE LA CABEZA DEL NC DE LOS GATOS DEL -
GRUPO CONTROL.

De los somas neuronales medidos y comprendidos en el primer milímetro de profundidad, a partir de la región dorsal de la cabeza del NC se obtuvo lo siguiente: en el área comprendida en $L = 2$ a 3 mm, el número de somas medidos fué de 102, su diámetro en valor promedio fué de 13.0 micras, con una desviación estándar de 2.99. En el segundo milímetro de profundidad, del mismo lateral, el número de somas medido fué de 99, su diámetro en valor promedio fué de 13.75 micras, con una desviación estándar de 3.59. Y en el tercer milímetro de profundidad, el número de somas medido fué de 84, con un tamaño en valor promedio de 14.37 micras, y una desviación estándar de 3.68.

En el área comprendida lateralmente de 3 a 4 mm, se obtuvo lo siguiente: en el primer milímetro de profundidad el número de somas medido fué de 166, midiendo en promedio 12.86 micras, con una desviación estándar de 3.66. En el segundo milímetro de profundidad el número de somas medidos fue de 163, alcanzando un valor promedio de 13.64, y con una desviación estándar de 3.76. En el tercer milímetro de profundidad, se midieron 149 somas, cuyo tamaño en promedio fué de 13.59 micras, con una desviación estándar de 3.34. En el cuarto milímetro de profundidad se midieron 62

somas, cuyo tamaño en valor promedio fué de 13.24 micras y con una desviación estándar de 3.56. En el quinto milímetro de profundidad se midieron 71 somas, midiendo 13.71 micras en promedio y con una desviación estándar de 3.39.

En el área comprendida de 4 a 5 mm, lateralmente, en el primer milímetro de profundidad se midieron 167 somas, midiendo 12.06 micras en promedio, con una desviación estándar de 2.81. En el segundo milímetro de profundidad se midieron 162 somas, alcanzando 14.27 micras de tamaño en valor promedio y con una desviación estándar de 2.86. En el tercer milímetro de profundidad se midieron 114 somas, alcanzando en valor promedio 15.67 micras, con una desviación estándar de 1.15. En el cuatro milímetro de profundidad se midieron 42 somas, midiendo 16.48 micras de diámetro, y con una desviación estándar de 2.02. En el quinto milímetro de profundidad se midieron 58 somas, con un valor promedio de 15.49 micras de tamaño, y con una desviación estándar de 1.76.

En el área comprendida lateralmente de 5 milímetros o más en el primer milímetro de profundidad se midieron 104 somas, alcanzando en valor promedio un tamaño de 13.70 micras, con una desviación estándar de 2.46. En el segundo milímetro de profundidad se midieron 91 neuronas, que alcanzaron 16.08 micras de tamaño en valor promedio, y con una desviación estándar de 2.32. En el tercer milímetro

de profundidad se midieron 42 somas, alcanzando en valor promedio un tamaño de 16.25 micras, y con una desviación estándar de 2.39. Y en el cuarto milímetro de profundidad se midieron 25 somas, alcanzando 16.44 micras de tamaño en valor promedio, y con una desviación estándar de 2.44.

La figura 10 es un esquema hecho a escala de un corte transversal de la cabeza del NC, del gato. Corresponde a A = 16, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Se ha dividido en áreas que representan un milímetro por lado. En cada cuadro se muestran los valores del número de somas me di dos (N), el tamaño dado en micras de los somas medidos y expresados en valor promedio (X), y la desviación estándar (). Nótese que para cada valor lateral, el primer milímetro de profundidad está representado aparentemente a diferentes alturas, dependiendo de su localización real en el NC y a partir de la región dorsal de dicha estructura. Este esquema ilustra que los diámetros somáticos mayores se disponen en la región ventrolateral, limitándose con una línea punteada. Nótese que el número de somas también decrece con la profundidad, encontrándose un mayor número en los tres primeros milímetros de la parte dorsal, como puede apreciarse en la misma figura 10.

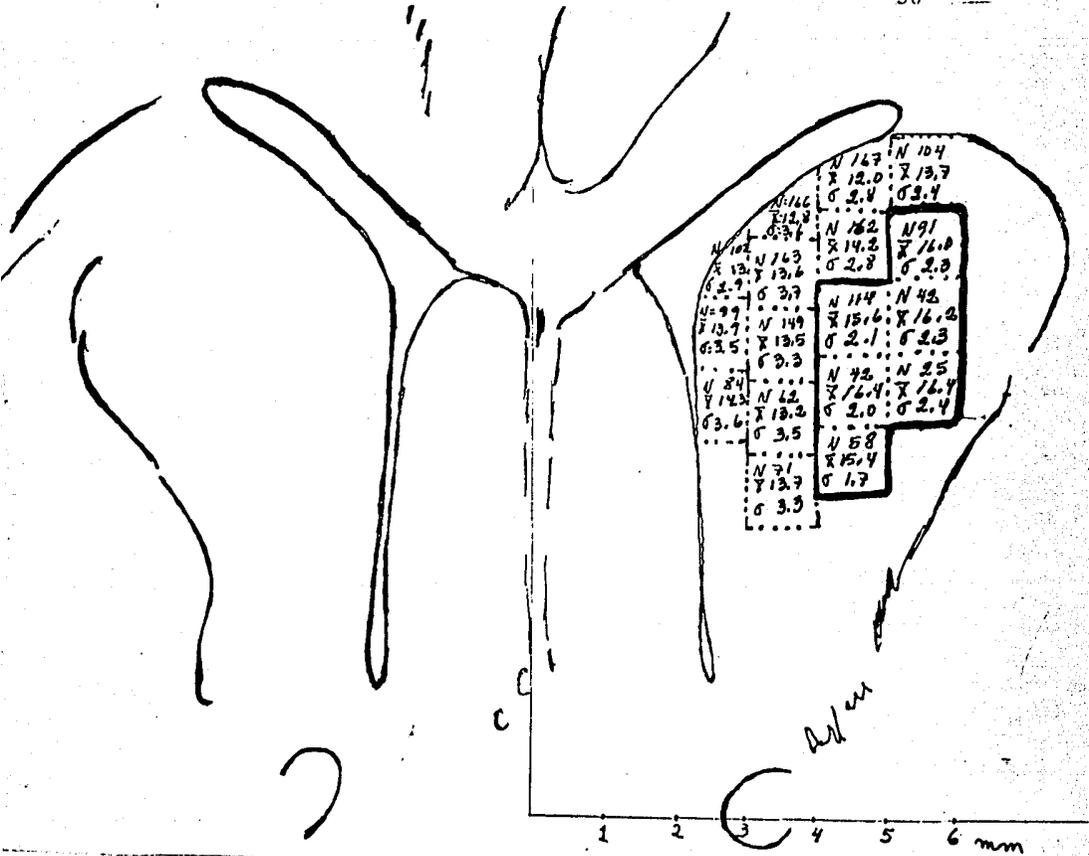


FIGURA 10. Esquema de un corte transversal de la cabeza del NC, hecho a escala. El anteroposterior corresponde a A = 16, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Resume los valores obtenidos en los gatos del grupo control. N indica el número de somas medidos en los trayectos dejados por la penetración de los microelectrodos de registro a los diferentes laterales y en cada milímetro de profundidad; X es el valor promedio del tamaño de los somas expresado en micras; y σ es la desviación estándar. El área punteada limita el área en donde predominan los mayores diámetros de los somas neuronales.

Se hicieron comparaciones entre los diferentes grupos de neuronas comprendidas dentro de cada milímetro.

En el primer milímetro de profundidad, el promedio de los diámetros de los somas mostró el menor valor a nivel de $L = 4$ a 5 , y el mayor valor se encontró en $L = 5$ a 6 . Comparando a estos dos se vió que hay diferencia estadísticamente significativa entre ambos. Entre $L = 2$ a 3 y 3 a 4 no hubo diferencia estadísticamente significativa. Entre $L = 3$ a 4 y $L = 4$ a 5 sí hubo diferencia, siendo mayores los valores en $L = 3$ a 4 (Cuadro 1).

En el segundo milímetro de profundidad, los somas de mayor tamaño se localizaron en $L = 5$ a 6 , habiendo diferencia estadísticamente significativa con los otros laterales. Entre $L = 2$ a 3 , $L = 3$ a 4 y $L = 4$ a 5 , no hubo diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 2).

En el tercer milímetro de profundidad, los mayores valores se encontraron en $L = 5$ a 6 , pero no hubo diferencia estadísticamente significativa con $L = 4$ a 5 . Los somas de menor tamaño se localizaron en $L = 2$ a 3 y $L = 3$ a 4 , sin que entre ellos hubiera diferencia estadísticamente significativa, pero sí la hubo con los otros dos valores (Cuadro 3).

En el cuarto milímetro de profundidad las neuronas de mayor diámetro se encontraron en $L = 4$ a 5 y $L = 5$ a 6 , no existiendo diferencias estadísticamente significativas en -

H = 1 mm	L = 2 a 3	L = 3 a 4	L = 4 a 5	L = 5 a 6
L = 2 a 3		0.46	2.72 *	1.96
L = 3 a 4	0.44		2.22 *	2.05
L = 4 a 5	2.72 *	2.22 *		4.86 *
L = 5 a 6	1.69	2.24 *	4.86 *	

L = 2 a 3 mm	L = 3 a 4 mm	L = 4 a 5 mm	L = 5 a 6 mm
\bar{X} = 13.06	\bar{X} = 12.86	\bar{X} = 12.06	\bar{X} = 13.70
N = 102	N = 166	N = 167	N = 104
σ^2 = 8.96	σ^2 = 13.52	σ^2 = 7.97	σ^2 = 6.13
σ = 2.99	σ = 3.67	σ = 2.82	σ = 2.47
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.29	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.28	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.21	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.24

CUADRO 1. Muestra el valor de T calculada, en el primer mm de profundidad, en cada mm lateral. Para todos los casos se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. Se señaló con un asterisco (*) cuando hubo diferencias significativas al comparar cada uno de los valores laterales. Abajo del cuadro se indican los valores de cada lateral, de la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

H = 2 mm	L = 2 a 3	L = 3 a 4	L = 4 a 5	L = 5 a 6
L = 2 a 3		0.24	1.40	5.47 *
L = 3 a 4	0.24		1.68	5.57 *
L = 4 a 5	1.38	1.68		5.10 *
L = 5 a 6	5.97 *	6.33 *	5.41 *	

L = 2 a 3 mm	L = 3 a 4 mm	L = 4 a 5 mm	L = 5 a 6 mm
$\bar{X} = 13.75$	$\bar{X} = 13.64$	$\bar{X} = 14.27$	$\bar{X} = 16.08$
N = 99	N = 163	N = 162	N = 91
$\sigma^2 = 12.88$	$\sigma^2 = 14.24$	$\sigma^2 = 14.27$	$\sigma^2 = 5.47$
$\sigma = 3.59$	$\sigma = 3.77$	$\sigma = 2.87$	$\sigma = 2.34$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.30$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.29$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.22$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.24$

CUADRO 2. Muestra el valor de T calculada, en el segundo mm de profundidad, en cada mm lateral. Se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. Se señaló con un asterisco cuando hubo diferencias significativas al comparar cada uno de los valores laterales. Abajo del cuadro se indican los valores de cada lateral, de: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

H = 3 mm	L = 2 a 3	L = 3 a 4	L = 4 a 5	L = 5 a 6
L = 2 a 3		1.63	3.11 *	2.99 *
L = 3 a 4	1,63		5.75 *	4.78 *
L = 4 a 5	2.88 *	5.75 *		1.98
L = 5 a 6	3.42 *	5.72 *	1.43	

L = 2 a 3 mm	L = 3 a 4 mm	L = 4 a 5 mm	L = 5 a 6 mm
$\bar{X} = 14.37$	$\bar{X} = 13.59$	$\bar{X} = 15.67$	$\bar{X} = 16.25$
N = 84	N = 149	N = 114	N = 42
$\sigma^2 = 13.56$	$\sigma^2 = 11.25$	$\sigma^2 = 4.68$	$\sigma^2 = 5.86$
$\sigma = 3.68$	$\sigma = 3.35$	$\sigma = 2.16$	$\sigma = 2.42$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.40$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.27$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.20$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.37$

CUADRO 3. Muestra el valor de T calculada, en el tercer mm de -- profundidad, en cada mm lateral. Se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. Se señaló con un asterisco (*) cuando hubo diferencia significativa al comparar cada uno de los valores laterales. Abajo del cuadro se indican los valores de cada lateral, de: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ), y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

tre ellos. En ambos, los valores fueron mayores que en $L = 3$ a 4 , encontrándose diferencia estadísticamente significativa con éste. En esta profundidad no hubo más valores laterales (Cuadro 4).

En el quinto milímetro de profundidad, las de mayor tamaño se encuentran en $L = 4$ a 5 , y las menores en $L = 3$ a 4 , habiendo diferencias estadísticamente significativas entre ambos. No hubo más valores laterales a esta profundidad (Cuadro 5).

También se hicieron comparaciones en cada mm de profundidad, entre los diferentes grupos de neuronas comprendidos lateralmente en cada mm (Fig 10).

En el área comprendida en el lateral 2 a 3 mm, los somas más pequeños se encontraron en el primer milímetro de profundidad, y los mayores en el tercero. Sin embargo, al compararlos entre sí, y con los valores obtenidos en el segundo mm de profundidad, la diferencia no fué estadísticamente significativa (Cuadro 6).

En el lateral de 3 a 4 mm: el valor promedio obtenido indica que los somas más pequeños se encuentran en el primer mm de profundidad, y los mayores en el quinto. Sin embargo, no hubo diferencia estadísticamente significativa al hacer comparaciones entre los cinco mm de profundidad (Cuadro 7).

En el área comprendida entre 4 a 5 mm lateralmente,

H = 4 mm	I = 3 a 4	L = 4 a 5	L = 5 a 6
L = 3 a 4		6.33	4.09
L = 4 a 5	6.26		0.08
L = 5 a 6	4.75	0.08	

L = 3 a 4 mm

$$\begin{aligned} \bar{X} &= 13.24 \\ N &= 62 \\ \sigma^2 &= 12.71 \\ \sigma &= 3.56 \\ \frac{\sigma}{\sqrt{N}} &= 0.45 \end{aligned}$$

L = 4 a 5 mm

$$\begin{aligned} \bar{X} &= 16.48 \\ N &= 42 \\ \sigma^2 &= 4.10 \\ \sigma &= 2.02 \\ \frac{\sigma}{\sqrt{N}} &= 0.25 \end{aligned}$$

L = 5 a 6 mm

$$\begin{aligned} \bar{X} &= 16.44 \\ N &= 25 \\ \sigma^2 &= 6.20 \\ \sigma &= 2.49 \\ \frac{\sigma}{\sqrt{N}} &= 0.49 \end{aligned}$$

CUADRO 4. Muestra el valor de T calculada, en cada mm lateral, en el cuarto mm de profundidad. Se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianza. Se señaló con un asterisco (*) - cuando hubo diferencia significativa al comparar cada uno de los valores de cada lateral, de: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

H = 5mm ' L = 3 a 4 ' L = 4 a 5

L = 3 a 4

3.57
*

L = 4 a 5

3.79
*

L = 3 a 4mm

\bar{X} = 13.71

\bar{N} = 71.

σ^2 = 11.67

σ = 3.41

$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.40

L = 4 a 5mm

\bar{X} = 15.49

\bar{N} = 58

σ^2 = 3.18

σ = 1.78

$\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ = 0.23

CUADRO 5. Muestra el valor de T calculada, en cada mm lateral, en el quinto mm de profundidad . Se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. Se señaló con un asterisco (*) cuando hubo diferencias significativas al comparar cada uno de los valores laterales. A la derecha del cuadro se indican los valores de cada uno de los laterales, de: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ), y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

L = 2 a 3mm	H = 1mm	H = 2mm	H = 3mm
	H = 1mm	1.63	2.62*
	H = 2mm	1.58	1.23
	H = 3mm	2.67*	1.23

H = 1mm	H = 2mm	H = 3mm
$\bar{X} = 13.06$	$\bar{X} = 13.75$	$\bar{X} = 14.37$
N = 102	N = 99	N = 84
$\sigma^2 = 8.96$	$\sigma^2 = 12.88$	$\sigma^2 = 13.56$
$\sigma = 2.99$	$\sigma = 3.59$	$\sigma = 3.68$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.29$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.30$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.40$

CUADRO 6. Muestra los resultados obtenidos en el lateral 2 a 3 mm, al comparar los grupos comprendidos en cada mm de profundidad. Para todos los casos se aplicó la prueba t, considerando un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. En cada cuadro aparece el valor de T calculado, señalando con un asterisco (*) cuando hubo diferencias estadísticamente significativas. A la derecha se presentan los valores de cada mm de profundidad (H), de la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

L = 3 a 4mm ' H = 1mm ' H = 2mm ' H = 3mm ' H = 4mm ' H = 5mm

H = 1mm		1.89	1.81	0.69	1.65
H = 2mm	1.89		0.13	0.72	0.13
H = 3mm	1.81	0.13		0.67	0.25
H = 4mm	0.69	0.72	0.67		0.77
H = 5mm	1.65	0.13	0.25	0.77	

H = 1mm	H = 2mm	H = 3mm	H = 4mm	H = 5mm
$\bar{X} = 12.86$	$\bar{X} = 13.68$	$\bar{X} = 13.59$	$\bar{X} = 13.24$	$\bar{X} = 13.71$
N = 166	N = 163	N = 149	N = 62	N = 71
$\sigma^2 = 13.52$	$\sigma^2 = 14.24$	$\sigma^2 = 11.25$	$\sigma^2 = 12.71$	$\sigma^2 = 11.67$
$\sigma = 3.67$	$\sigma = 3.77$	$\sigma = 3.35$	$\sigma = 3.56$	$\sigma = 3.41$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.28$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.29$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.27$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.45$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.40$

CUADRO 7. Muestra el valor de T calculada, en lateral 3 a 4 mm, en cada mm de profundidad. Pata todos los casos se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. No hubo diferencia estadísticamente significativa en ninguno de estos casos. A la derecha y en la parte inferior del cuadro se indican los valores para cada mm de profundidad (H), señalando: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ), y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

los somas más pequeños se encontraron en el primer mm de profundidad, con diferencias estadísticamente significativas con los otros valores obtenidos en los 4 mm de profundidad restantes. En el cuarto mm de profundidad se encontraron los somas mayores, con diferencias estadísticamente significativas al compararlo con los otros mm de profundidad; pero no hubo tal diferencia al compararlo con el quinto mm de profundidad. En el tercer mm se encontraron valores que no presentaron gran diferencia con los del quinto mm de profundidad, pero el valor promedio fué mayor en comparación con el segundo mm de profundidad (Cuadro 8).

En la zona comprendida lateralmente de 5 a 6 mm, también en el primer mm de profundidad se encontraron los somas más pequeños, y al compararse con el segundo mm de profundidad, presentaron diferencia estadísticamente significativa. Así mismo, cuando se comparó con el segundo, tercero y cuarto mm de profundidad, se encontró diferencia estadísticamente significativa. Aunque en promedio el cuarto mm dió los mayores valores, no hubo diferencia estadísticamente significativa cuando se comparó con el segundo y tercer milímetro de profundidad, ni entre el segundo con el tercero (Cuadro 9).

L = 4 a 5mm ' H = 1mm ' H = 2mm ' H = 3mm ' H = 4mm ' H = 5mm

H = 1mm		7.01 *	11.50 *	11.51 *	8.64 *
H = 2mm	7.01 *		4.38 *	5.66 *	3.01 *
H = 3mm	12.08 *	4.60 *		2.48 *	0.54
H = 4 mm	13.27 *	6.55 *	2.48 *		2.87 *
H = 5mm	10.68	3.71	0.54	2.87	

H = 1	H = 2	H = 3	H = 4	H = 5
$\bar{X} = 12.06$	$\bar{X} = 14.27$	$\bar{X} = 15.67$	$\bar{X} = 16.48$	$\bar{X} = 15.49$
N = 167	N = 162	N = 114	N = 42	N = 58
$\sigma^2 = 7.97$	$\sigma^2 = 8.28$	$\sigma^2 = 4.68$	$\sigma^2 = 4.10$	$\sigma^2 = 3.18$
$\sigma = 2.82$	$\sigma = 2.87$	$\sigma = 2.16$	$\sigma = 2.02$	$\sigma = 1.78$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.21$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.28$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.20$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.25$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.23$

CUADRO 8. Muestra el valor de T calculada, en lateral 4 a 5mm, en cada mm de profundidad. Para todos los casos se dió un valor de 0.05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. En cada cuadro aparece el valor de T calculado, señalando con un asterisco (*) cuando hubo diferencia estadísticamente significativa. En la parte inferior presentan los valores de cada mm de profundidad (N), de la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

L = 5 a 6 mm ' H = 1mm ' H = 2mm ' H = 3mm ' H = 4mm

H = 1mm		6.84	5.64	4.95
H = 2mm	6.84		0.38	0.32
H = 3mm	5.64	0.38		0.68
H = 4mm	4.95		0.68	0.32

H = 1mm	H = 2mm	H = 3mm	H = 4mm
$\bar{X} = 13.70$	$\bar{X} = 16.08$	$\bar{X} = 16.25$	$\bar{X} = 16.44$
N = 104	N = 91	N = 42	N = 25
$\sigma^2 = 6.13$	$\sigma^2 = 5.47$	$\sigma^2 = 5.86$	$\sigma^2 = 6.20$
$\sigma = 2.47$	$\sigma = 2.34$	$\sigma = 2.42$	$\sigma = 2.49$
$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.24$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.24$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.37$	$\frac{\sigma}{\sqrt{N}} = 0.49$

CUADRO 9. Muestra el valor de T calculada, en lateral 5 a 6mm, en cada mm de profundidad (H). Para todos los casos se dió un valor de -- 0,05 del nivel de significancia para igualdad de varianzas. En cada cuadro aparece el valor de T calculado, señalando con un asterisco (*) cuando hubo diferencia estadísticamente significativa. En la parte inferior del cuadro se presentan los valores de cada mm de profundidad de: la media aritmética (\bar{X}), varianza (σ^2), desviación estándar (σ) y error estándar ($\frac{\sigma}{\sqrt{N}}$).

Grupo Experimental.

En los gatos, en los cuales se comprobó histológicamente la lesión de la SN, algunos somas neuronales de la cabeza del NC presentan su soma con aspecto hinchado (Fig 11). Dentro del cuerpo neuronal, en el sitio ocupado por el núcleo, se observa una zona hialinoá, como una gran vacuola, cuyo contenido apenas presenta una coloración muy tenue, y tiene un aspecto de semiluna por la cual es desplazado el núcleo excéntricamente. Esto coincide con lo que algunos autores (Price D.L. y Porter K.R., 1972) han descrito con el nombre de cromatolisis, en cuyos trabajos también mencionan una hipertrofia del nucleolo, interrupción de la red neurofibrilar, cambios en el tamaño y posición del aparato de Golgi, y una disolución de los cuerpos de Nissl, como consecuencia de lesión axonal.

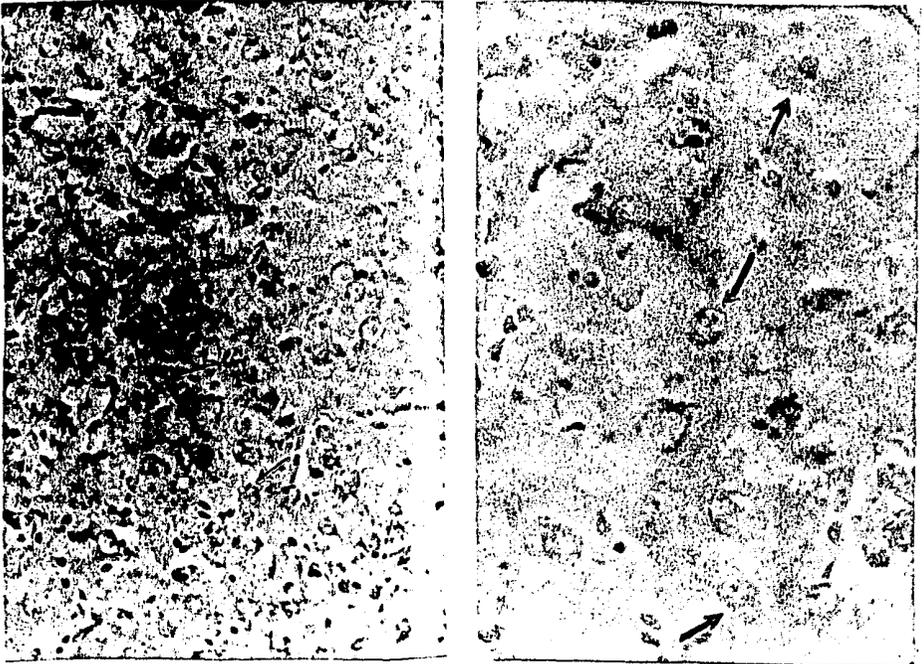


FIGURA 11. Fotomicrografías del corte transversal de la cabeza del NC de un gato lesionado en la SN. Los cortes se tiñeron con violeta de cresilo. El área comprendida en las fotomicrografía corresponde a las siguientes coordenadas: A = 15.5, L = 4, H = 3, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan.

- A) Se observan algunos somas neuronales que han perdido su aspecto característico: están hinchadas y el núcleo se ve excéntrico (X 64).
- B) Se muestra a mayor aumento el área presentada en A. Se señalan con flechas las mismas neuronas alteradas indicadas en A (X 128).



FIGURA 12. Corte transversal del cerebro de un gato. Tinción: con violeta de cresilo. Según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan, coincide con las siguientes coordenadas: $A = 6.5$, $L = 4$, $H = -5$. Se observan los trayectos dejados por la cánula en la aplicación de la 6-OHDA en la SN. En el hemisferio izquierdo además se observa el trayecto del macroelectrodo utilizado para la estimulación eléctrica de la misma SN, en situación más lateral, y aparece como una línea vertical más oscura por los eritrocitos arrastrados. En este corte solo el trayecto de la cánula en el hemisferio izquierdo se ve que alcanza a la SN. En la SN del lado derecho la llegada de la cánula se observó en otro corte, en $A = 6$.



FIGURA 13. Fotografía del corte transversal del cerebro de un gato. Tinción con violeta de cresilo. Puede observarse el trayecto de la cánula con que se aplicó la 6-OHDA, en cada hemisferio. Las coordenadas fueron $A = 6.5$; ára el lado derecho: $L = 4.5$, $H = -5$, observándose la punta en la substancia nigra. En el hemisferio izquierdo, con $L = 3.5$, no se aprecia en este corte la llegada de la cánula a la SN, pero se encontró en otro corte en $A = 6$.

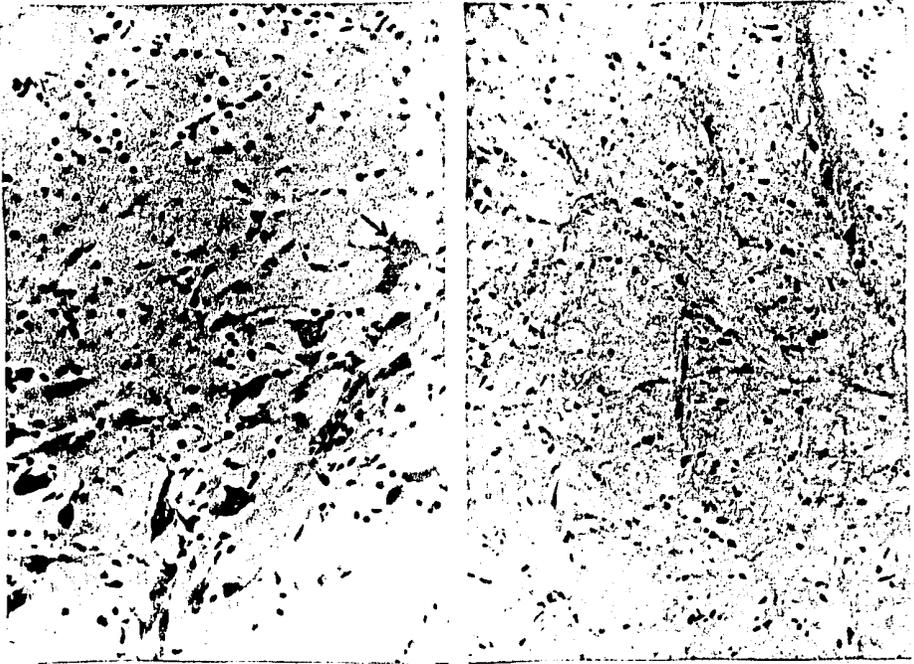


FIGURA 14. Fotomicrografías de un corte transversal del cerebro de gato, teñidos con violeta de cresilo. En A) gato control y en B) con lesión. Las coordenadas fueron las mismas para ambos casos: A = 5, -- L = 5, H = -5, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. En ambos casos se muestra un detalle de la SN, al mismo aumento (X 64).

A) Se observan los somas neuronales de la SN (flecha) con su pericarión, núcleo y nucleolo; en algunos se observan sus prolongaciones somáticas. También se observan los gránulos de pigmento típicos de este núcleo.

B) Se muestra el área cerebral comparable a la Fig 15A, pero después - de 10 días de haber aplicado 6-OHDA en la SN. Nótese que los somas han desaparecido. Solo se conservan los gránulos de pigmento característicos de esta estructura (X 64).

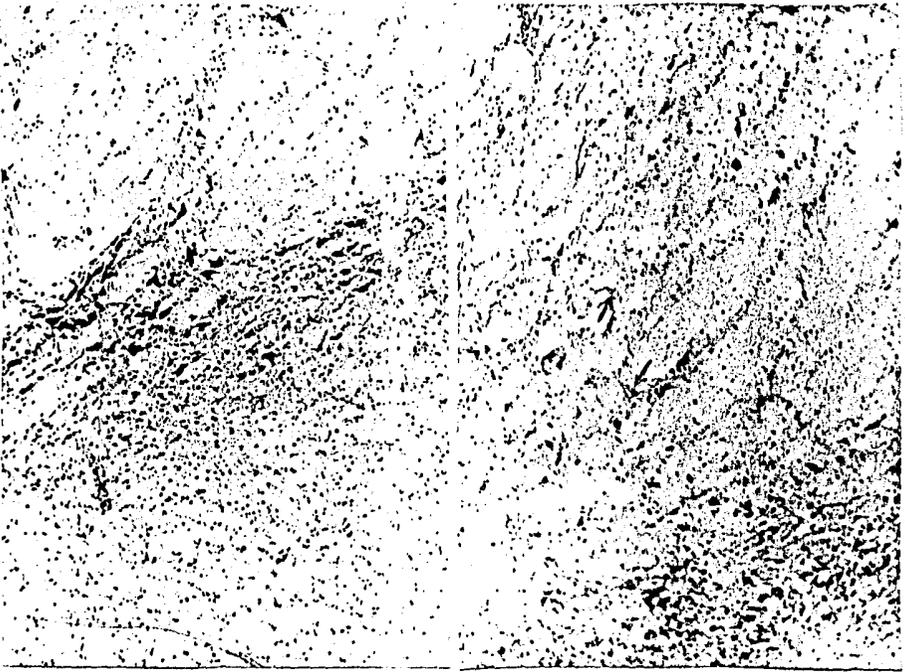


FIGURA 15. Dos fotomicrograffias de dos cortes histológicos teñidos con violeta de cresilo del cerebro de gato. En A se muestra un control; en B un lesionado. En ambos casos se presenta la estructura de la SN, aproximadamente al mismo nivel. En ambos casos el aumento fué el mismo (X 25).

B) Treinta y cinco días después de haber aplicado 6-OHDA. Se observan algunos somas neuronales (X 25).



FIGURA 16. Fotomicrografía que muestra la estructura histológica de de la SN después de 35 días de aplicada la 6-OHDA. Se indica con flecha la lesión ocasionada por la penetración de la cánula, que llegó a A = 6, L = 4, H = -4, quedando sobre la SN. Se observan algunos somas neuronales de la SN, así como los pigmentos característicos de esta estructura (X 25).

Localización de la lesión en la SN, causada por la aplicación de 6-OHDA.

Los trayectos dejados por la cánula en la aplicación de 6-OHDA, se localizaron de $A = 3$ hasta $A = 6.5$; $L = 2.5$ a 5 mm; y la profundidad generalmente de -5 (Figs 12 y 13). En los cortes histológicos de tres gatos se observó la SN bilateralmente lesionada, sobre todo en la "pars reticulata". La lesión se manifestó como una disminución del número de somas de la propia SN (Figs 14 y 15) y la zona lesionada abarcaba una área aproximadamente de 1 mm en la zona de aplicación. En algunos casos pudieron distinguirse somas en la SN y en otros desaparecieron totalmente (Figs 14B y 15B). No se cuantificó la reducción numérica de estos somas.

Sin embargo, hubo seis gatos en que la zona afectada por la aplicación de la 6-OHDA quedó suprayacente a la SN, variando su localización en cada caso (Fig 16). En un gato la lesión se observó entre la zona incierta y la "lámina medullaris externa", y de acuerdo con el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan (1954), en $A = 6.5$; $L = 4$; $H = -3$. En otro gato, la lesión se encontró por debajo del "lemniscus medialis", y según las coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan, en $A = 16$, $L = 4$ mm del lado izquierdo únicamente, y $H = -4$. En tres gatos la lesión se localizó en

el "lemniscus medialis", y de acuerdo con las coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan, en $A = 4$, $L = 5$, y $H = 3$. En un gato se vió la lesión en "Lemniscus medialis", coincidiendo con las siguientes coordenadas del atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan: $A = 3$; $L = 5$; $H = -2.5$.

Por esto, a los gatos a los que se les aplicó la 6-OHDA, se les dividió en dos subgrupos: el primero comprendía a aquellos gatos en que la lesión se localizó en la SN. En el segundo subgrupo se incluyeron aquellos gatos en que la lesión se localizó en zonas suprayacentes de la substancia nigra, y se utilizaron como controles.

Se comparó el primer mm de profundidad del grupo control, con el correspondiente de este grupo, y no hubo diferencia estadísticamente significativa.

Se comparó el segundo mm de profundidad con el de los gatos del grupo control y se obtuvieron los siguientes resultados: para los controles hubo una media aritmética de 13.64 micras, como ya se mencionó con anterioridad, y para este grupo de gatos lesionados en zonas suprayacentes a la SN, la media aritmética fué de 14.44 micras. La diferencia entre ambos grupos no es estadísticamente significativa a nivel de 0.05. Todas estas mediciones se hicieron

en cortes histológicos correspondientes a $L = 3$ a 4 mm en la cabeza del NC.

En el grupo de gatos con lesión en la SN, al igual que en los dos grupos anteriores, se midieron los somas neurales comprendidos en los dos primeros mm de profundidad, y en $L = 2$ a 4 mm. Se procesaron estadísticamente y se obtuvo lo siguiente:

En el primer mm de profundidad se midieron 129 somas neuronales. El valor de la media aritmética fué de 13.05, con una desviación estándar de 2.78.

En el segundo mm de profundidad se midieron 61 somas. Puede apreciarse que, al igual que en el grupo control, el número de somas resultante en los animales lesionados en SN, es mayor en el primer mm de profundidad que en el segundo. El valor de la media aritmética fué de 15.71 micras, con una desviación estándar de 3.26 (Fig - 18).

Se compararon los valores obtenidos en el primer mm de profundidad contra los obtenidos en el segundo mm de profundidad. Se aplicó, igual que en todos los casos anteriores la prueba t. La T calculada fué de 5.77 y la T de tablas fué de 1.97. Hubo una diferencia estadísticamente significativa a nivel de 0.05.

Al hacer la comparación en los grupos control correspondientes, en el primer mm, al aplicar la prueba t no -

hubo una diferencia estadísticamente significativa entre -
ambos grupos.

En el segundo mm de profundidad, los somas del NC de los gatos lesionados en la SN al compararse con los datos resultantes del grupo control, también en el segundo fueron mayores que los del grupo control, habiendo diferencia estadísticamente significativa.

También se hicieron comparaciones de los valores obtenidos en el mismo L = 3 a 4, y del primero y segundo mm de profundidad, entre los dos grupos de gatos tratados con 6-OHDA. Al comparar el área comprendida en el primer mm de profundidad, de ambos grupos, no hubo diferencia estadísticamente significativa entre ambos, su T calculada fué de 0.33.

Al hacer comparaciones entre las áreas comprendidas a los 2 mm de profundidad, los valores promedio obtenidos en el grupo de gatos con SN lesionada, fueron mayores que los del grupo de gatos con lesiones suprayacentes a la SN. La T calculada fué de 2.33, siendo la diferencia estadísticamente significativa.

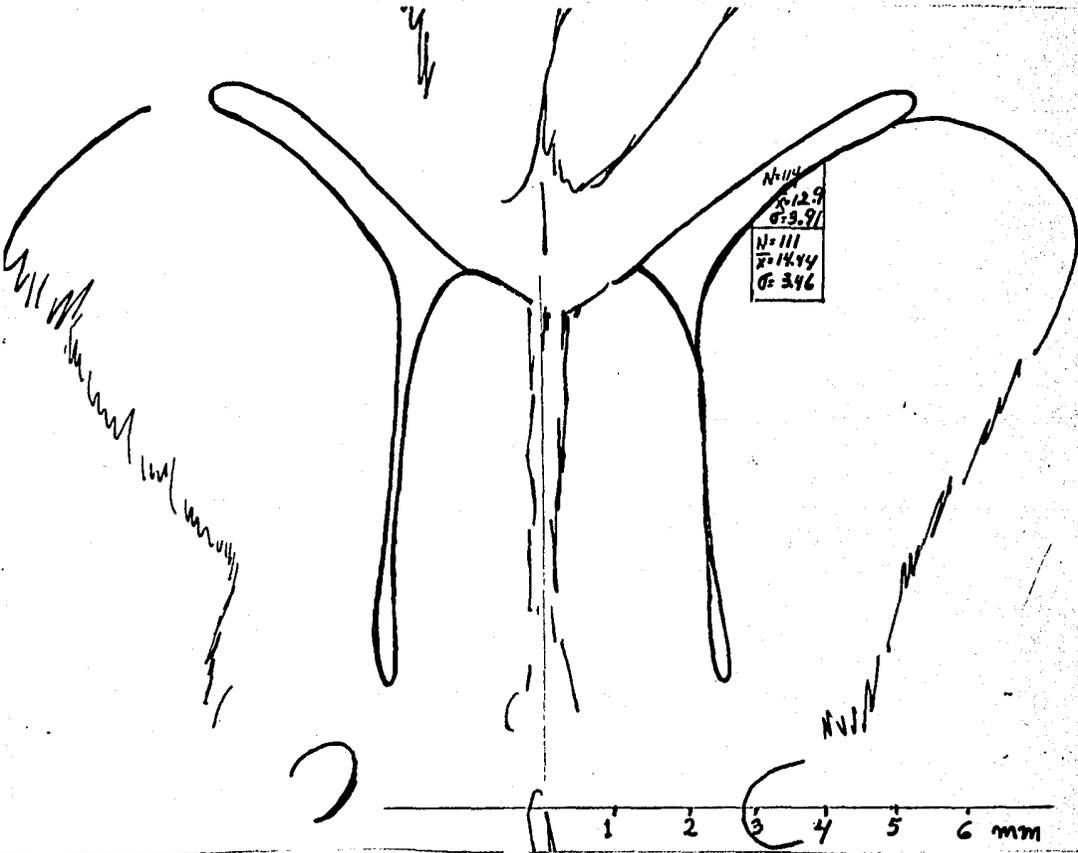


FIGURA 17. Esquema de un corte transversal de la cabeza del NC, hecho a escala. El anteroposterior corresponde a A = 16, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Resume los valores obtenidos en el grupo de gatos cuya aplicación de la 6-OIDA quedó en zonas suprayacentes a la sustancia nigra. N indica el número de somas medidos en los trayectos dejados por la penetración de los microelectrodos de registro, encontrados en L = 3 a 4mm y hasta dos mm de profundidad. X es el valor promedio del diámetro de los somas expresado en micras; y σ es la desviación estándar.

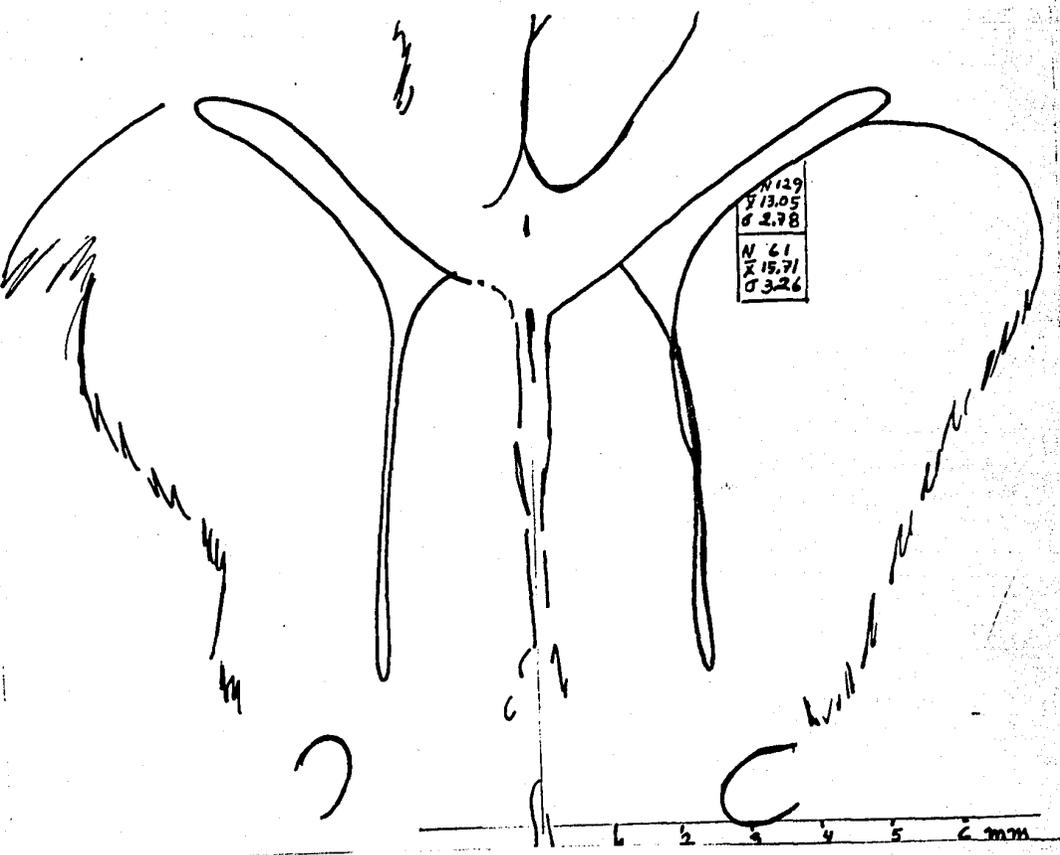


FIGURA 18. Esquema de un corte transversal de la cabeza del NC, re presentado a escala. El antero-posterior corresponde a A = 16, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. Resume los valores obtenidos en los gatos a los que se les aplicó 6-OHDA en la SN. N indica el número de so mas medidos en los trayectos dejados por la penetración de los microelec trodos de registro, encontrados en L = 3 a 4mm, y hasta dos mm de profun didad. X es el valor promedio de los diámetros de los somas, expresado en micras; y es la desviación estándar.

ANALISIS ELECTROFISIOLOGICO.

Los resultados de la medición del tamaño de los potenciales generados como actividad espontánea unitaria de algunas neuronas de la cabeza del NC, se presentan en la Fig 19. Los valores se obtuvieron de seis gatos del grupo control. Sólo se consideraron las áreas comprendidas en $A = 16$, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan, de $L = 2$ a 4 mm; y a diferentes mm de profundidad. Los valores se obtuvieron midiendo pico a pico el tamaño de los potenciales espontáneos en relación con la actividad de campo.

EFFECTO DE DIFERENTES ESTIMULOS EN LA FRECUENCIA DE DESCARGA DE LAS NEURONAS DE LA CABEZA DEL NC DE LOS GATOS DEL GRUPO CONTROL.

Se registró la actividad espontánea unitaria de las neuronas de la cabeza del NC, de gatos del grupo control. Las neuronas registradas siempre presentaron una constante actividad, que se manifestaba por una frecuencia de descarga variable. Los valores se obtuvieron de neuronas localizadas en $A = 15.5$, $L = 3$ a 4 mm, y de 1 a 5 mm de profundidad. Se determinó la posible variación de la frecuencia de descarga al estimular el NCM a 5 , 10 y 15 V; por estimulación en el nervio radial con 15 V, por estimulación de -

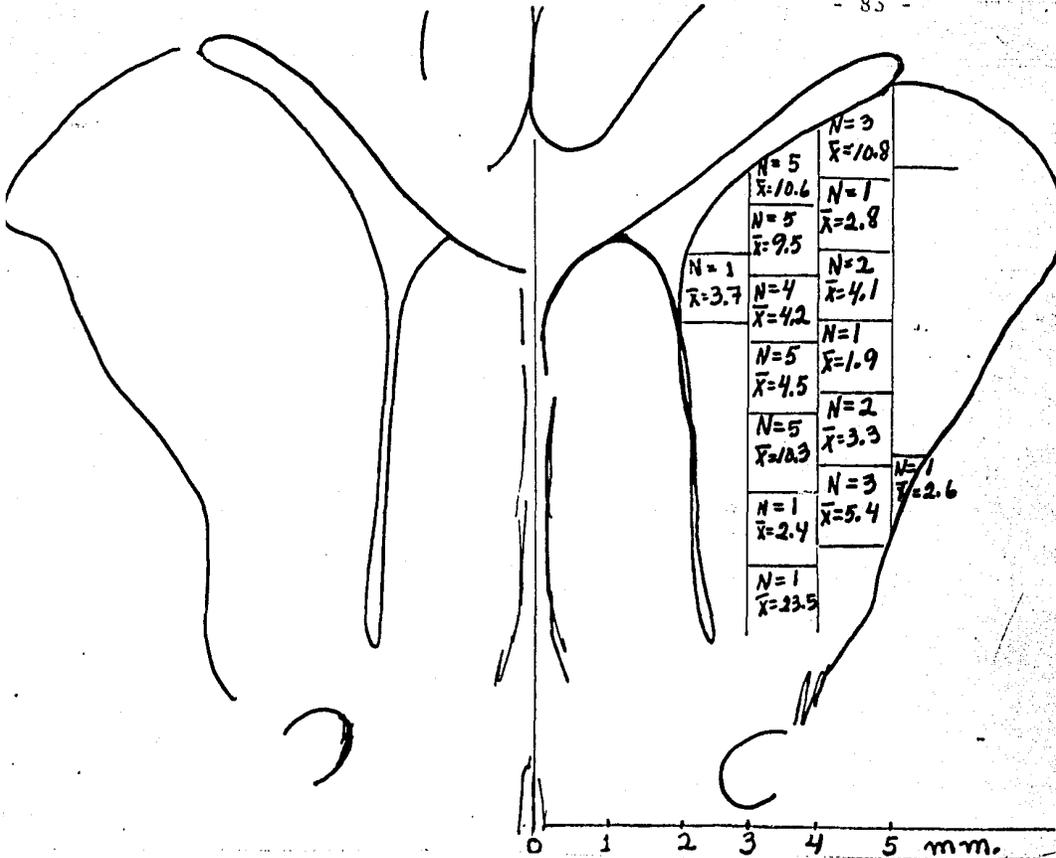
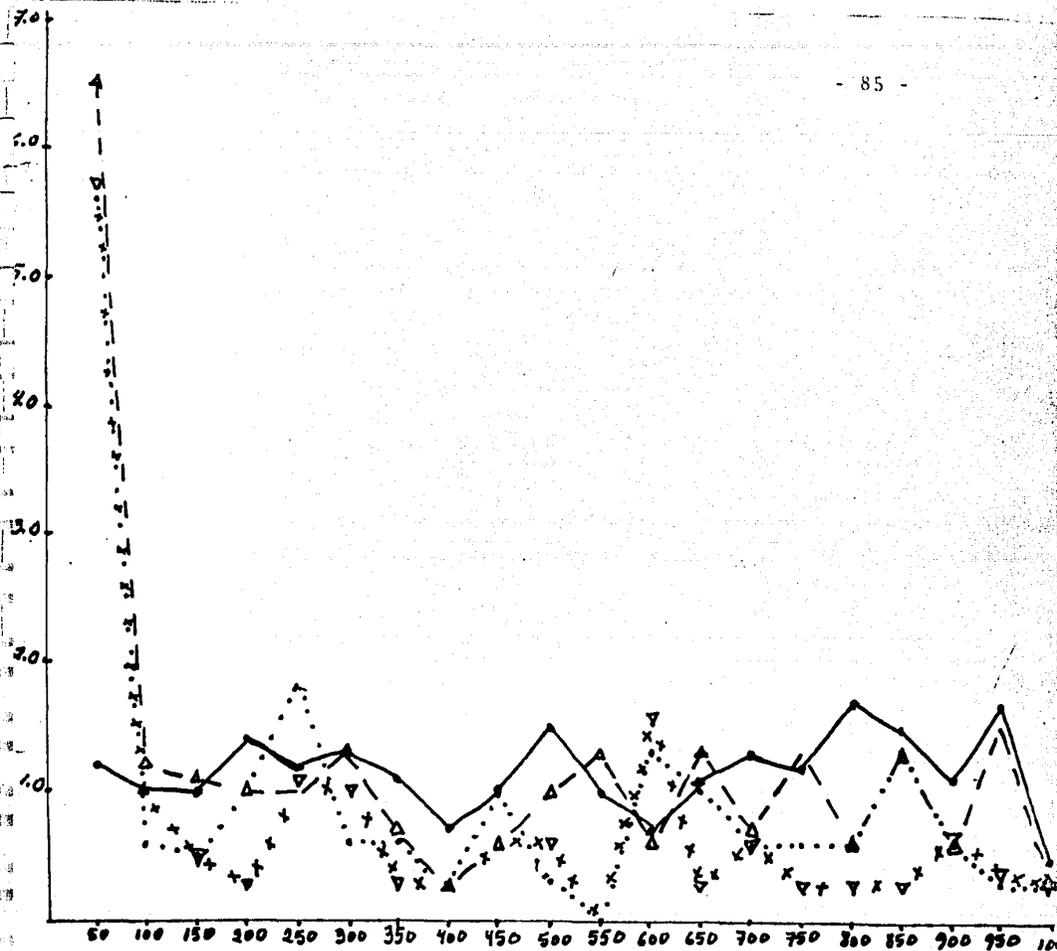


FIGURA 19. Esquema de un corte transversal de la cabeza del NC, hecho a escala. El anteroposterior corresponde a A= 16, según el atlas de Jasper y de Ajmone-Marsan. En cada cuadro se presentan los valores obtenidos del tamaño de los potenciales generados espontáneamente y registrados extracelularmente. En cada mm se señalan los valores promedio de varias unidades registradas en diferentes gatos control. N = número de -- neuronas analizadas. X = promedio de los potenciales medidos expresado como la resultante de la relación entre el tamaño de los potenciales y la actividad de campo.

SN y por estímulos luminosos. Los resultados se presentan en seguida, y a manera de gráficas, que representan la frecuencia de descarga de las neuronas registradas. En el -- eje de las ordenadas se indica el número de espigas descargadas por cada neurona, y en el eje de las abscisas se indica el tiempo transcurrido.

La primera gráfica muestra el comportamiento de tres neuronas, expresado en valor promedio. Estas neuronas se localizan en $A = 15$, $L = 3$ a 4 mm, a partir de la porción dorsal del NC. Estas neuronas presentaron actividad espontánea. La gráfica, muestra en el eje de las ordenadas el número de espigas o potenciales eléctricos disparados por la neurona en consideración. El eje de las abscisas representa el tiempo transcurrido, comprendido en un segundo y expresado en milisegundos (mseg). Cada intervalo de tiempo representa 50 mseg transcurridos. El trazo de línea continua representa la frecuencia de descarga espontánea de esas neuronas, y en promedio dan 20 espigas en un segundo. En este caso se vió el efecto en la actividad espontánea por estimulación del NCM a diferentes intensidades: 5, 10 y 15 voltios. En los tres casos se observó un aumento inicial de la frecuencia de descarga. El aumento inicial más notable fué con una intensidad de 5 V, pero se recupera rápidamente su frecuencia de descarga inicial, de 20 -- por seg. Sin embargo, al estimular con 15 V, después de -



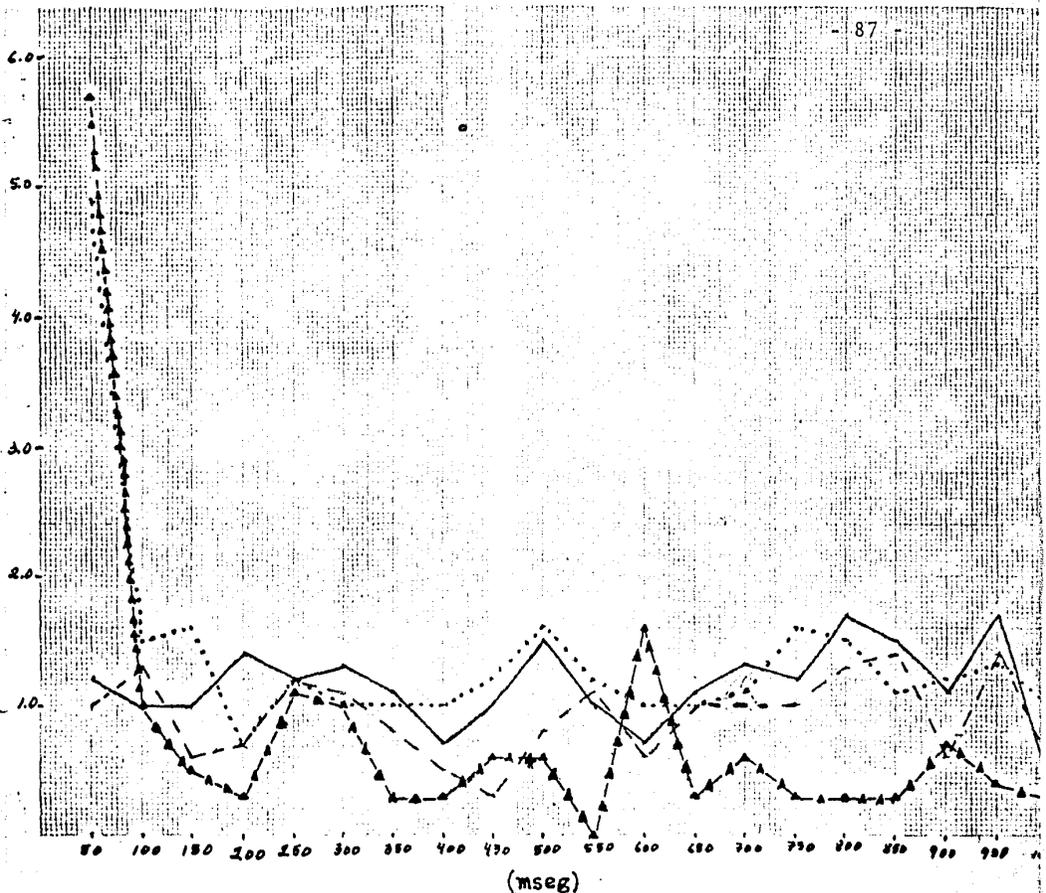
GRAFICA 1. Muestra la frecuencia de descarga expresado en valores promedio de 3 neuronas, situadas en A = 15, L = 3 a 4, H = 1mm. En el eje de las ordenadas se indica el número de espigas registradas en cada intervalo de 50 mseg. En el eje de las abscisas se indica el tiempo --transcurrido (1 segundo) expresado en mseg. El trazo de línea continua representa la frecuencia de descarga por actividad espontánea de las neuronas. Las otras gráficas indican el efecto en la frecuencia de descarga, por estimulación del NCM: a 5 V. (línea interrumpida y triángulos), 10 V (línea punteada), 15 V (línea de cruces y triángulos invertidos).

un aumento en la frecuencia de descarga se observa una disminución a 10.5 por segundo; y a los 550 mseg de estimular se observa una frecuencia de cero, que dura 50 mseg.

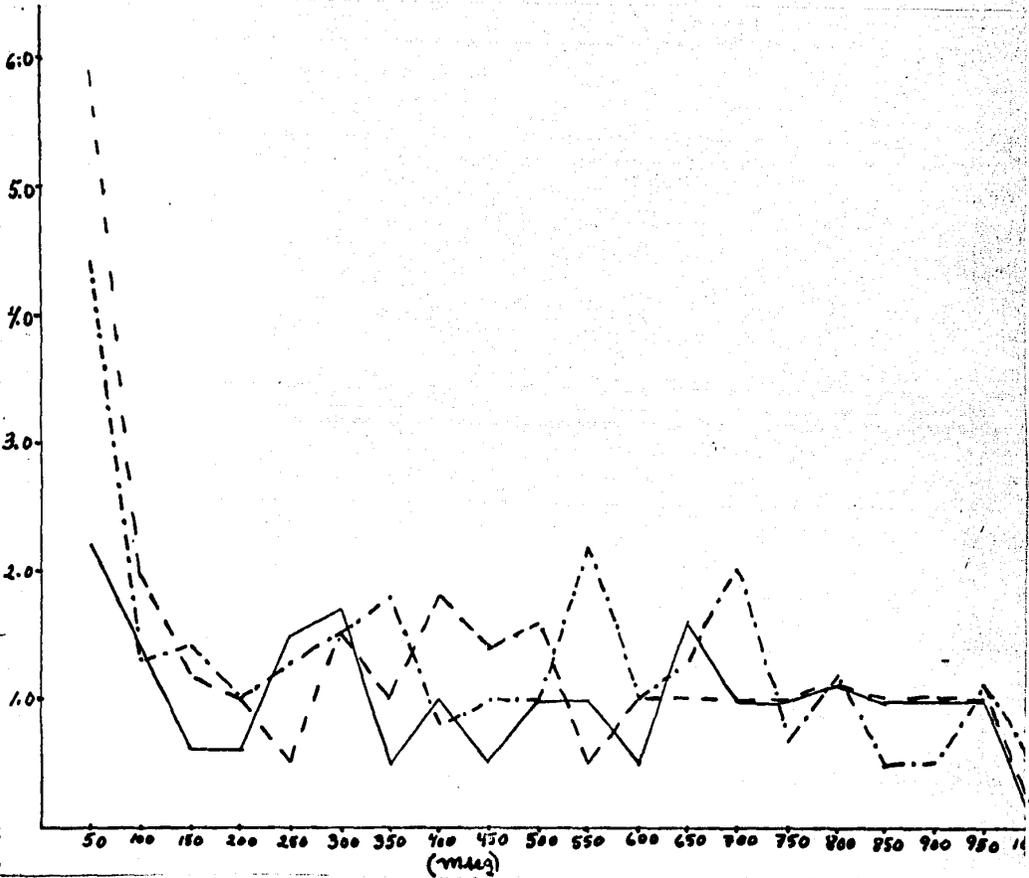
También considerando el valor promedio de las 3 neuronas anteriores, localizadas a 1 mm de profundidad, se observaron variaciones de su frecuencia de descarga por estimulación en el NCM con 15 V, estimulando el nervio radial con 15 V, y solo el promedio de dos neuronas al estimular fóticamente. Se observó a los 50 mseg de la estimulación un aumento en la frecuencia de descarga, seguida de una --disminución a 10.5 por seg al estimular el NCM con 15 V. Al estimular el nervio radial con 15 V no se observa una --variación notable en la frecuencia de descarga, siendo de 20.5 por seg. Al estimular fóticamente, se presentó un aumento de frecuencia, durante los primeros 50 mseg, mante--niéndose en 22.4 por segundo en promedio (Gráfica 2).

En la gráfica 3 se presenta gráficamente la activi--dad de dos neuronas localizadas en L = 3 a 4 mm, y H = 2mm. También sus valores se presentan en promedio. Su actividad espontánea presentó una frecuencia de descarga de 22.5 por seg. Se estimuló el NCM con 10V y con 15V observándose variación de la frecuencia de descarga: a 10 V aumentó a --28.7 por seg, y con 15 V a 26.4, en promedio.

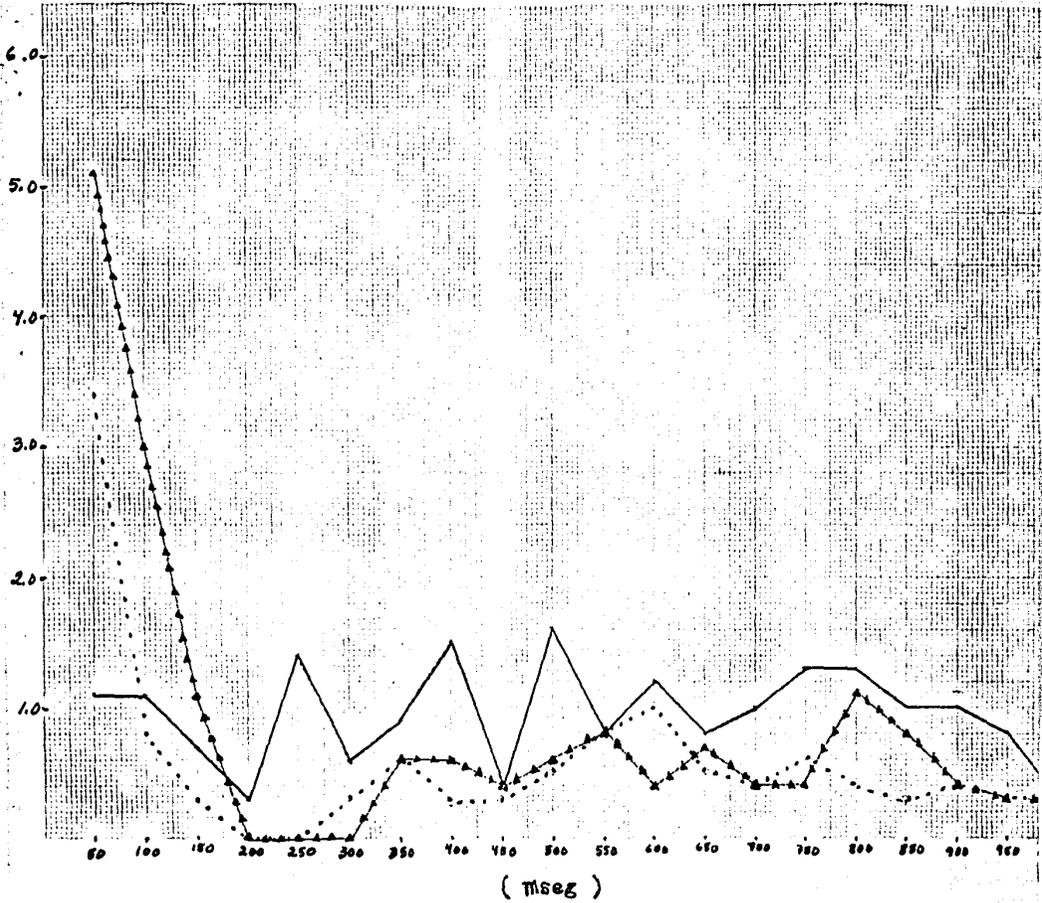
En la gráfica 4 se presentan los valores promedio de la frecuencia de descarga de tres neuronas localizadas --



GRAFICA 2. Muestra el valor promedio de la frecuencia de descarga de tres neuronas situadas en A = 15, L = 3 a 4 mm, H = 1mm. La línea - continua representa su actividad espontánea. Se representa la modificación de la frecuencia de descarga por estimulación en el NCM con 15 V - (línea con triángulos), estimulando el nervio radial con 15V (línea -- interrumpida), y por estimulación fótica (línea punteada).



GRAFICA 3. Representa la frecuencia de descarga de 2 neuronas, expresado en valor promedio. Estas neuronas se localizaron en A = 15, -- L = 3 a 4mm, H = 2mm. El trazo de línea continua representa la frecuencia de descarga por su actividad espontánea. Los otros trazos indican cambios de la actividad por estimulación del NCM, a 10 V (línea de puntos y guiones) y 15 V (línea de guines).

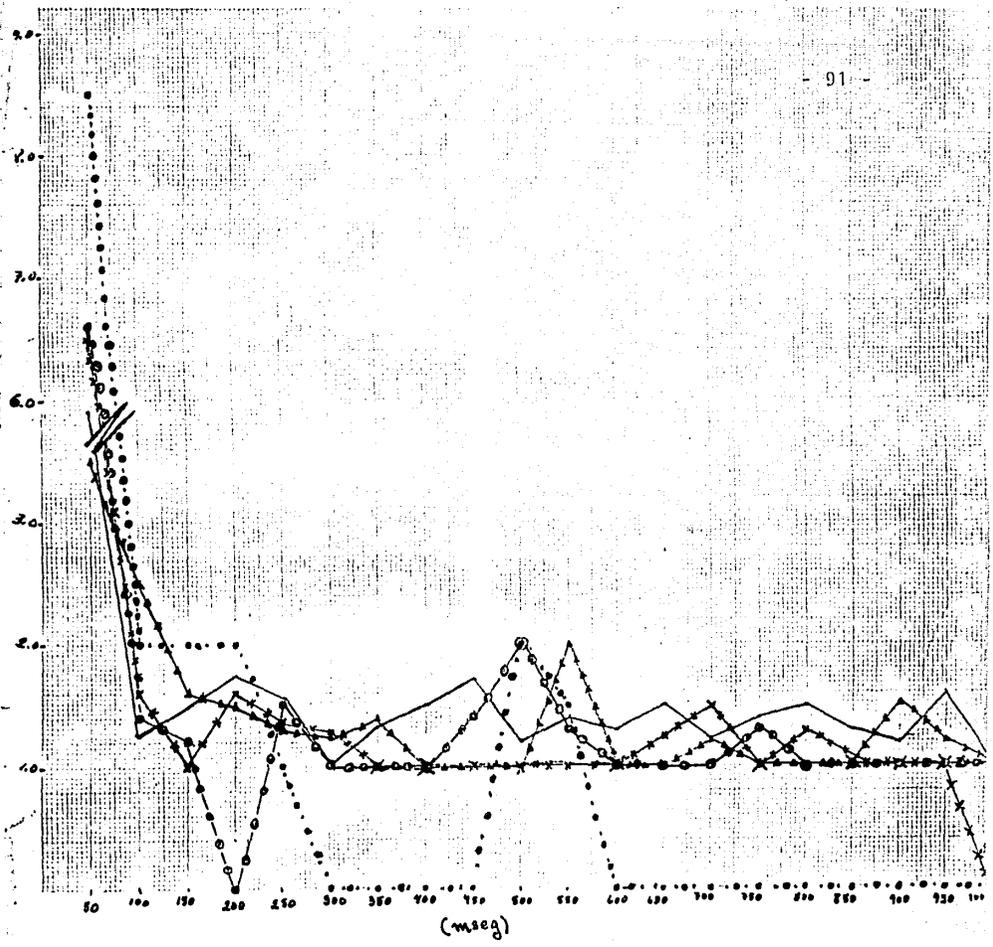


GRAFICA 4. Representa la frecuencia de descarga de tres neuronas, - considerando el valor promedio. Estas neuronas se localizaron en A = 15, L = 3 a 4mm, H = 5mm. La línea continua representa su frecuencia de des carga espontánea. Se ve el cambio de frecuencia de descarga por estimulación del NCM, a 10 V (línea punteada) y 15 V (línea de triángulos).

profundamente, a 5 mm, en L = 3 a 4 mm. Su actividad espontánea presentó en promedio una frecuencia de descarga de -- 20.1 por seg. Al estimular el NCM, se observó un aumento inicial en la frecuencia, seguida de una disminución: con 10 V de intensidad hubo una frecuencia de 7.2 por segundo, en promedio. Al estimular con 15 V, su frecuencia aumenta durante los primeros 50 milisegundos de estimulación, pero decrece, hasta cero a los 200 mseg, y permanece en cero durante los siguientes 100 mseg, y su frecuencia de descarga se mantiene por debajo de los valores de la actividad espontánea, siendo de 16.7 por segundo, en valores promedio.

Se observó la variación de la frecuencia de descarga de 5 neuronas situadas a diferentes profundidades de la cabeza del NC, al estimular fóticamente (Gráfica 5). Se nota un incremento en la frecuencia de descarga durante los 100 primeros mseg. La frecuencia de descarga sigue ligeramente aumentada para 4 neuronas. Pero una neurona situada en el cuarto mm de profundidad presentó disminución de la frecuencia de descarga, habiendo un cese de su actividad como puede apreciarse en la gráfica.

En las mismas cinco neuronas localizadas en L= 3 a 4 mm y situadas a diferentes profundidades (1, 2, 3, 4 y 5 mm), se estimuló el nervio radial y se vió su efecto en la frecuencia de descarga de estas unidades. La frecuencia tiende a disminuir. La neurona situada a 4 mm de profundidad -



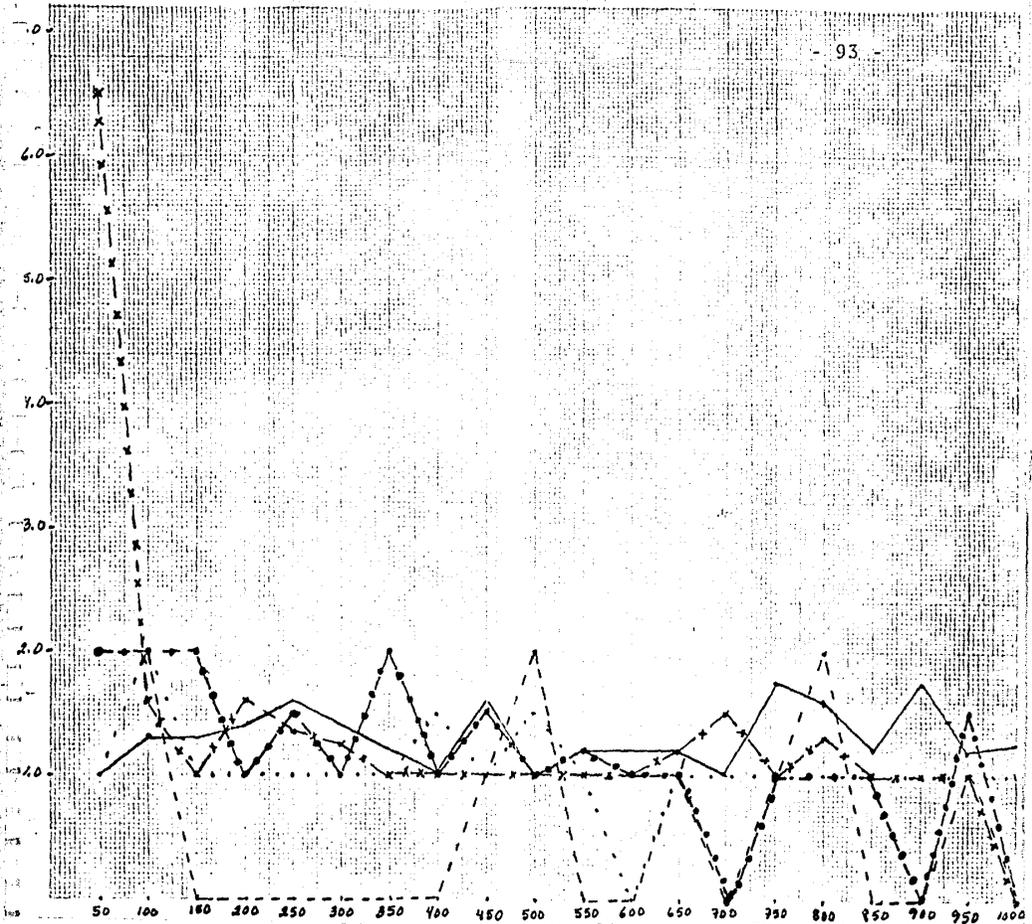
GRAFICA 5. Muestra el efecto por estimulación fónica de la frecuencia de descarga de cinco neuronas situadas a diferentes profundidades: a 1 mm (línea de guiones y círculos), 2 mm (trazo de puntos y círculos), 5 mm (línea continua).

presenta un lapso de 250 mseg con su frecuencia de descarga en cero (Gráfica 6).

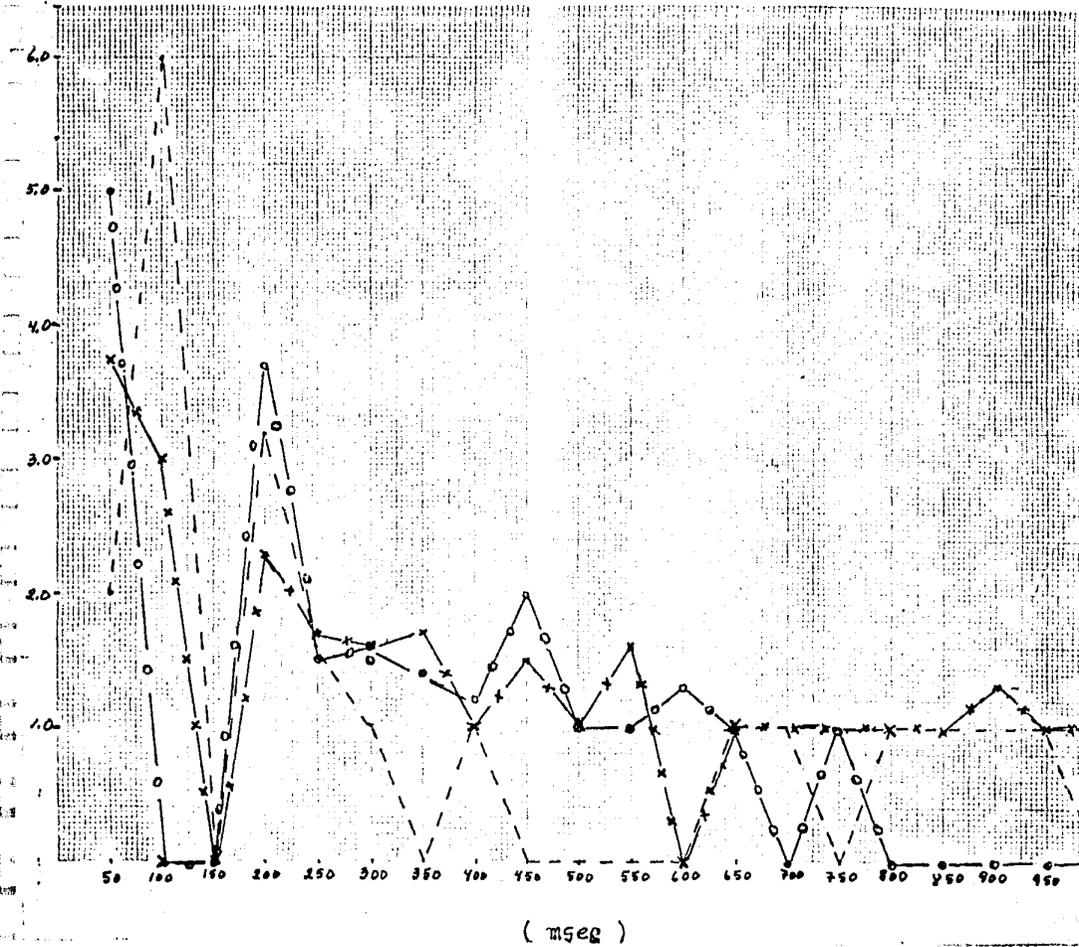
En la pág 94 se muestra la gráfica 7 obtenida de la frecuencia de descarga de 3 neuronas, localizadas en L= 3 a 4 , y situadas a 1, 2 y 5 mm de profundidad. A los 50 mseg de estimulación la frecuencia está aumentada para los tres casos. A los 150 mseg las tres presentaron un valor promedio de cero en su frecuencia de descarga, y las tres nuevamente aumentaron su frecuencia de descarga al transcurrir 50 mseg. Su frecuencia vuelve a disminuir y así se mantiene.

Se vió el comportamiento de la neurona situada en L = 3 a 4 mm y en el quinto mm de profundidad del NC y sus variaciones en la frecuencia de descarga al estimular el nervio radial con 15 V, el NCM con 15 V, y con destellos. La neurona presentó una frecuencia de descarga de 26.7 por seg. Al estimular el nervio radial durante los primeros 50 mseg la frecuencia aumentó, cayendo a los 100 mseg, con una frecuencia de 26 por seg en promedio. Al estimular el NCM con 15 V, durante los primeros 50 mseg hubo un aumento de la frecuencia, que posteriormente disminuyó; y la frecuencia de descarga fué de 29.5 por seg en promedio. Al estimular fóticamente, la frecuencia aumentó a 32.3 por seg en promedio (Gráfica 8).

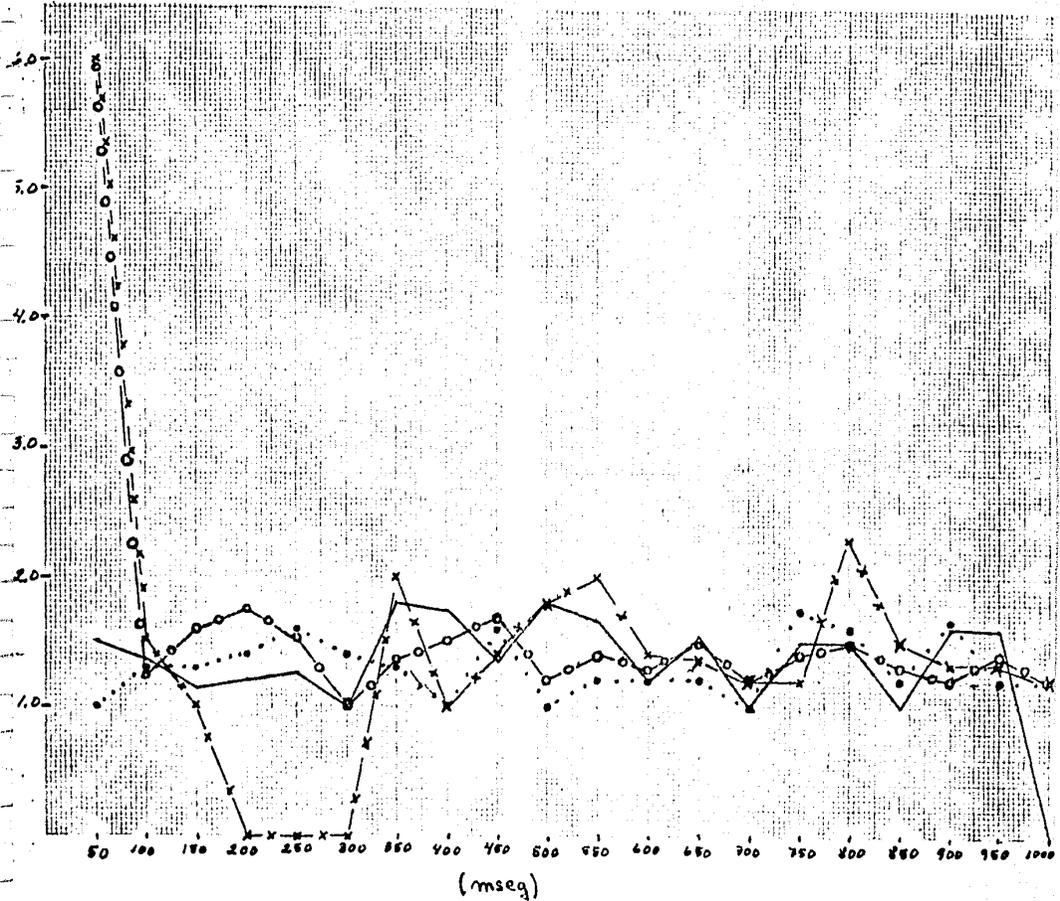
En la misma neurona anterior, localizada en L 3 a 4mm



GRAFICA 6. Efecto por la estimulación en el nervio radial sobre la frecuencia de descarga de 5 neuronas situadas a diferentes profundidades en L = 3 a 4mm. En 1 mm (línea punteada), 2 mm (trazo de guiones y círculos), 3 mm (trazo de guiones y cruces), 4 mm (línea interrumpida), 5 mm (línea continua).

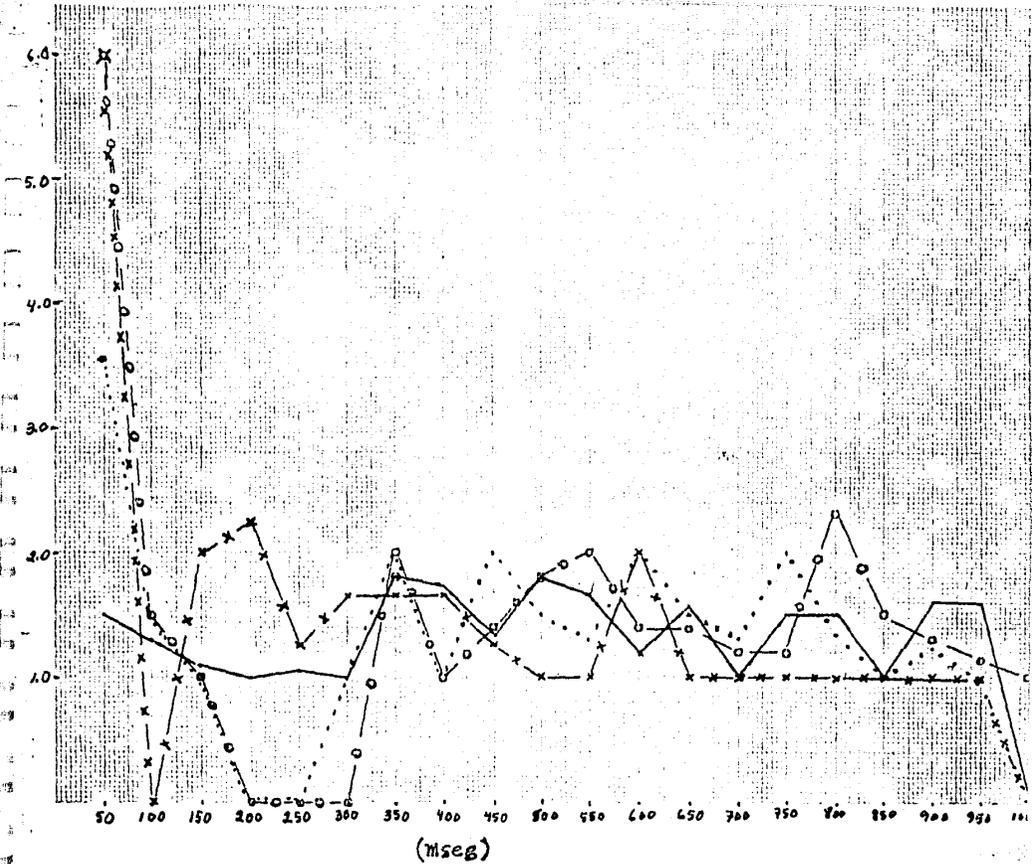


GRAFICA 7. Efecto por estimulación de la SN con 15 V, sobre la -- frecuencia de descarga de 3 neuronas situadas a diferentes profundidades, en L = 3 a 4. 1mm (trazo de guiones y círculos), 2mm (trazo de guiones y cruces), 5mm (línea interrumpida).



GRAFICA 8. Frecuencia de descarga de una neurona situada en L = 3 a 4, H = 5mm (línea continua); y el efecto por estimulación en: nervio radial con 15 V (trazo de puntos y círculos), por estimulación fónica (trazo de guiones y círculos), y por estimulación en el NCM con 15 V -- (curva de guiones y cruces).

y en el quinto mm de profundidad, se vieron los cambios en la frecuencia de descarga por estimulación en el NCM a diferentes intensidades: 5, 10 y 15 V. La frecuencia de des ca rg a fu é d e 2 6 . 7 por seg en promedio. Al estimular el -- NCM con 5 V se presentó una frecuencia de descarga de 28.6 por seg, en promedio. Al estimular con una intensidad de 10 V, la frecuencia en promedio fué de 29.3 por seg. Al es ti m u l a r el NCM con 15 V la f r e c u e n ci a a u m e n t ó, pre se n t a n d o (pre se n t a n d o) en promedio 29.5 por seg. En los tres casos - se presentó un aumento seguido de una disminución en la fre cu e n ci a de des ca rg a, pe ro va ri ó el ti e m p o en que se pre se n t ó esta dis mi n u i c i ó n: primero ocurrió cuando se estimuló el NCM con 5 V, que cuando se estimuló con 10 y con 15 V en - que la disminución a cero se presentó hasta los 200 mseg - pero duró mas tiempo que cuando se estimuló con 5 V (Gráfica 9).



GRAFICA 9. Muestra la frecuencia de descarga espontánea de una neurona situada en L= 3 a 4 mm, y en H - 5 mm (línea continua). Y los cambios de la frecuencia de descarga por estimulación del NCM a 5 V (curva de guiones y cruces), 10 V (curva de guiones y círculos), y a 15 V (línea punteada).

D I S C U S I O N

El aprendizaje es una manifestación del sistema nervioso, que modifica la conducta ante un determinado estímulo (Hilgard y Marquis, 1975). Las respuestas a esos estímulos muchas veces se manifiestan como movimientos, que dependen de la contracción muscular.

Estos movimientos voluntarios están regidos principalmente por la corteza piramidal (motora) (Eyzaguirre F. p. 362, 1977). De ahí van los potenciales por la vía piramidal (Eyzaguirre F. p. 356, 1977; Carpenter M. B. p. 548, - 579, 1976) a las motoneuronas espinales; también por medio de colaterales, los potenciales pasan y activan a los núcleos subcorticales como: el cuerpo estriado, el putámen y otros núcleos que forman el sistema extrapiramidal. Este sistema extrapiramidal también tiene un componente en la corteza motora. Tanto las fibras corticales como las del NC y de otros núcleos, descienden por la formación reticular a los cordones anterior y lateral de la médula (Carpenter M.B., p. 238, 1976) Como se consideró en la introducción, los movimientos motores voluntarios, también parecen depender de la actividad de los ganglios basales, que constituyen la mayor parte del sistema motor extrapiramidal --

(Laurson A.M., 1963; Yahr M.D., 1976). Sin embargo, aún - hay preguntas sin contestar, como: ¿cuál es la organización funcional y como participan los ganglios basales en los movimientos voluntarios?. Se reportó que los movimientos -- provocados al estimular la corteza cerebral se inhibían al estimular el cuerpo estriado (Mettler F.A. y cols, 1939; - Villablanca R. y cols, 1976a, b). Pero otros autores provocaron movimientos al estimular el NC (Forman D. y Ward J.W., 1957). El tipo de respuesta provocada parece depender de la zona del NC estimulada. Esto sugiere la existencia de diferencias funcionales en la neuronas constituyentes de la cabeza del NC (Forman D. y Ward J.W., 1957; Divac I., 1968a, b), y es posible que tengan diferentes tipos de neuronas cuya función sea de tipo excitador o de tipo inhibitor. De hecho, Brust Carmona y cols (Reyes-Vázquez C. y Brust-Carmona H., 1980) han explicado la manifestación de respuestas condicionadas motoras instrumentales, tomando - como base la existencia de neuronas excitadoras; así mismo la inhibición condicionada o la supresión condicionada, como resultado de la acción inhibitora, probablemente ejercida por otro tipo de neurona (Brust-Carmona y cols 1981).

Por otra parte, hay antecedentes morfológicos de que en la cabeza del NC del gato existen, cuando menos, dos tipos de células, siendo más numeroso uno que otro (Cajal, - 1955; Adinolfi A.M. y Pappas G.D., 1968; Kemp J.M. y Powell

T.P.S., 1971 b). Sin embargo, esos autores no describieron la distribución de esos somas neuronales en el NC, de --- acuerdo con su tamaño u otras características morfológicas.

En numerosos trabajos morfológicos, se propone que - los somas de diferente tamaño se distribuyen homogéneamente en la cabeza del NC. Así, Adinolfi A.M. y Pappas G.D. (1968) describieron que la cabeza del NC es una estructura relativamente homogénea, y que las neuronas y las células gliales se distribuyen relativamente al azar, entre los -- elementos mielínicos y amielínicos de una densa neuroplila. También mencionan que las neuronas más abundantes miden de 10 a 15 micras y las consideran pequeñas, y otras, consideradas grandes, de 18 a 20 micras. En esta tesis, los datos obtenidos con los descritos por Adinolfi A.M. y Pappas G.D. (1968), en lo que respecta a los tamaños neuronales, expresados en valores promedio, e inclusive se observaron neuronas mayores, de manera excepcional, como también lo - mencionan Adinolfi A.M. y Pappas G.D. (1968).

Kemp J.M. y Powell T.P.S. (1971 b) con sus trabajos - contribuyen a hacer énfasis sobre la aparente homogeneidad de la cabeza del NC; exceptuando la zona ependimaria que - circunscribe superficialmente al NC en la región del ventrículo lateral, y que parece estar formada principalmente por numerosas células gliales. Los mismos autores describieron que las neuronas más abundantes son aquellas de 12

a 14 micras. Mencionan la existencia de neuronas hasta de 20 micras. Aseguran que el 96% de las neuronas son poligonales o redondas. Pero en este trabajo no se observaron neuronas que pudieran considerarse redondas; más bien presentan un aspecto poligonal o piramidal.

Por otra parte, diversos autores (Cajal, 1955; Vázquez Nin y cols, 1977; Druga R. y Malik W., 1977) proponen que en la cabeza del NC hay una distribución estructural preferencial de algunos de los tamaños de las neuronas. Sin embargo, difieren en sus conclusiones de la forma como se distribuyen. Cajal (1955) menciona que los somas de menor tamaño se localizaron en la parte dorsal de la cabeza del NC y los somas de mayor tamaño hacia la parte rostral y ventral. Vázquez Nin y cols (1977) mencionan que las neuronas de mayor tamaño se encuentran hacia la porción rostral ventral y externa de la cabeza del NC, y dispuestos a manera de columnas. Por su parte, Druga R. y Malik W. (1977), describen que neuronas grandes, aproximadamente de 30 micras, son más abundantes en la porción frontal del NC, disminuyendo en número hacia su región caudal.

Como en el presente trabajo no se cuantificó la totalidad de la cabeza del NC, por el momento, no se puede asegurar si, en general, son más abundantes las de un determinado tamaño y que se encuentren localizadas únicamente en una parte del NC. Sin embargo, en las observaciones al

microscopio de luz, se vió en esta región que el número de somas es mayor en la parte dorsal de la cabeza del NC y va disminuyendo en las partes más profundas. Esto puede observarse en la Fig 10. La mayoría de estas neuronas son del tipo calificado de pequeño (8 a 12 micras). Por su aspecto y por su tamaño hay la posibilidad de confundir a las neuronas pequeñas con las células gliales. Sin embargo, en las preparaciones obtenidas en el presente trabajo, pudo distinguirse entre las células gliales y las neuronas pequeñas: las neuronas pequeñas tienen un núcleo pálido, redondeado, y un nucleolo definido; en cambio, las células gliales poseen un núcleo irregular, a veces más oscuro, y el nucleolo no está bien definido, correspondiendo a las características ya descritas por Kemp J.M. y Powell T.P.S. (1971 b).

En las porciones ventrales del núcleo disminuye el número de neuronas, pero aumenta el tamaño de los somas. De tal manera que el promedio del diámetro de los somas es significativamente ($P < 0.05$) mayor en las porciones ventrales, sobre todo en las partes laterales (Fig 10). Los resultados descritos en la presente tesis muestran, por lo tanto, una distribución preferencial de los tamaños de los somas neuronales, en la cabeza del NC del gato, en las áreas comprendidas entre la región anteroposterior $A = 16$ y $A = 18$, $L = 2$ a 5 mm, según las coordenadas señaladas en

el atlas de Jasper y Ajmone Marsan (1954). Las diferencias descritas en esta tesis (Cuadro 1 a 5) se consideran estadísticamente significativas a nivel de 0.05, de acuerdo a la prueba T de student.

En algunos cortes histológicos se observó que algunos de los somas neuronales de mayor tamaño podían encontrarse formando grupos de 3 a 5 unidades, como lo muestran las Figs 6 y 7. No se descarta un posible significado fisiológico que pueda tener este agrupamiento, para lo cual es necesario un estudio más profundo de las vías aferentes y eferentes de dichas unidades, y de una posible influencia intracaudada. Para esto se requiere de la utilización de técnicas adecuadas que señalen la existencia de tales conexiones, su origen y su terminación. También es necesario hacer apreciaciones cuantitativas y de localización de estas aparentes agrupaciones neuronales. Sin embargo, es interesante mencionar, como se hizo en la introducción, el modelo neuronal intracaudado que se ha propuesto para explicar algunas respuestas aprendidas, que puede ser en base a grupos de tres neuronas; una de ellas actuaría como eferente, otra como excitadora o como inhibidora. En el mismo modelo se ha propuesto que estas neuronas inhibidoras sean aminérgicas. Por otro lado, se ha descrito que las concentraciones de aminas se relacionan con la SN (Faull - R.L. and Laverty R., 1969). De aquí surgió el interés de

de estudiar los cambios de neuronas aminérgicas,

Se ha demostrado que la aplicación de 6-OHDA provoca una degeneración de las estructuras catecolaminérgicas. Sin embargo, algunos autores niegan su acción específica, y aseguran que la 6-OHDA provoca lesiones generalizadas, muy similares a las de tipo electrolítico (Poirier L.Y. y cols, 1972).

Por otra parte, hay numerosos trabajos que describen la existencia de estructuras catecolaminérgicas en la SN -- (Faull R.L. y Laverty R., 1969; Breese G.R. y Taylor T.D., 1970; Feltz P., 1972; Maler L. y cols, 1973). En el presente trabajo, cuando se aplicó la 6-OHDA en la SN, el examen de las preparaciones histológicas reveló una disminución de sus somas neuronales y en ocasiones su desaparición (Fig 15).

También en el presente trabajo, la aplicación de 6-OHDA en la SN, provocó cambios en la cabeza del NC que pudieron detectarse morfológicamente, distinguiéndose de su aspecto normal descrito por numerosos autores (Rinvik E. y Grofová I., 1970).

En el grupo de gatos con lesión en la SN por la aplicación de 6-OHDA, se encontró que en la cabeza del NC, al comparar el primer milímetro de profundidad con el segundo, en L = 3 a 4 mm, había un mayor número de somas en el primer milímetro en relación al segundo. Al comparar el pri-

mer milímetro de profundidad de este grupo con el control, el número de somas neuronales fué semejante. Pero al comparar el segundo milímetro de profundidad correspondiente a ambos grupos: control y con la SN lesionada, sí se encontró una mayor cantidad de neuronas en los gatos control, siendo esta diferencia estadísticamente significativa. Esta observación indica una reducción en el número de somas en el NC a este nivel en los gatos del grupo experimental. Lo cual puede atribuírse a que en este nivel se localicen neuronas cuyos axones se dirigen hacia la SN, y que al ser destruídos, por la aplicación de la 6-OHDA, los somas en el NC degeneraron y desaparecieron, reduciéndose aproximadamente un 37% el número de cuerpos neuronales del NC. Las neuronas del NC que permanecieron, probablemente fueron aquellas que no envían terminales principales hacia la SN.

Otro efecto probable de la aplicación de la 6-OHDA, fué el hinchamiento de algunas neuronas de la cabeza del NC, lo cual fué más notable en el segundo milímetro de profundidad, y que no fué perceptible cuantitativamente en el primer milímetro de profundidad. El aspecto de estas neuronas coincide con lo que algunos autores (Porter K.R. y Bowers, M.B., 1963; Price D.L. y Porter K.R., 1972) han descrito con el nombre de cromatolisis, en cuyos trabajos también mencionan una hipertrofia del nucleolo, interrupción de la red neurofibrilar, cambios en el tamaño y en la

posición del aparato de Golgi, y una disolución de los cuerpos de Nissl. Todo esto es una evidencia de una reacción de la célula nerviosa, al lesionar o seccionar su axón, sufriendo la neurona cambios morfológicos y bioquímicos, que han sido objeto de investigación desde Franz Nissl en 1892 (Price D.L. y Porter K.R., 1972). Esta observación permite sugerir que las neuronas localizadas en el segundo milímetro envían su prolongación principal a la SN y que son aminérgicas. Además esto da mayor apoyo a la propuesta distribución topográfica. Sin embargo, en contadas preparaciones de los cortes histológicos del grupo control, de la cabeza del NC, se observaron alguna que otra neurona destruída, destrucción posiblemente causada por variación del pH de las soluciones con las que se perfundi6 el animal; por esto es recomendable mantener un pH aproximadamente de 7.3, de las soluciones utilizadas. Sin embargo, este tipo de deterioro difiere del aspecto presentando en la cromatolisis, ya que se not6 un franco estallamiento de las células.

Debe hacerse la aclaración de que, en este trabajo, no se observaron detalladamente las membranas celulares, debido a la técnica de tinción utilizada. La comparación entre ambos tipos de somas neuronales lesionados, sirvió de índice, permitiendo asegurar en esta tesis, que los somas alterados por la aplicación de la 6-OHDA, no debían su aspecto a cambios provocados por efectos técnicos.

Los resultados obtenidos en el grupo de gatos en los que la aplicación de 6-OHDA se localizó en una zona suprayacente a la SN, también mostraron cromatolisis en algunos somas neuronales de la cabeza del NC. Sin embargo, el número de estos somas afectados fué menor que el grupo de gatos -- con lesión en la SN, lo que se comprobó estadísticamente. -- El segundo mm de profundidad presentó cambios más notables en ambos casos. Esto sugiere que las fibras que pasan por zonas suprayacentes a la SN también tienen una proyección -- determinada más que generalizada hacia la cabeza del NC, -- más al segundo milímetro de profundidad que al primer.

Trabajos anteriores demostraron que el movimiento -- provocado por la estimulación de la corteza cerebral motora, cesaba al estimular la cápsula interna (Smith D.T., 1954); posiblemente sean vías al NC algunas de estas fibras. Estas observaciones también requieren de un estudio más detallado, que indiquen las diferencias o semejanzas cualitativas de -- los somas neuronales del NC afectados en ambos casos: con la lesión en zonas suprayacentes a la SN. Estos datos estructurales posteriormente podrán contribuir al conocimiento de algunas vías sensoriales involucradas en las respuestas del NC. En la introducción se describieron los datos morfológicos y funcionales que indican que hay convergencia de afe-- rencias de origen periférico y cortical sobre los mismos -- elementos celulares de la cabeza del NC. Es probable que --

el tipo y magnitud de convergencia determine el diferente comportamiento de las neuronas del NC. Los datos electrofisiológicos de la actividad unitaria de las neuronas del NC obtenidos en este trabajo se discutirán más adelante. Todo esto aunado al conocimiento de la diferencia estructural y distribución preferencial somatotópica de la cabeza del NC, pueden dar una explicación para considerar al NC más que como a un relevo, como a una estructura de integración de diversas funciones a cual más complejas, como la conducta y el aprendizaje (Wang G.H. y Akert K., 1962; Goldman P.S., 1972). Las pruebas acumuladas por diversos autores y los resultados del presente trabajo permiten considerar el que el NC actúe "per se" (Wang G.H. y Akert K., 1962), aunque como parte de un sistema que se encuentra influenciado por aferencias extracaudadas.

La manifestación de la actividad eléctrica de las neuronas del NC varía en el aspecto de los potenciales (Fig 19) de la actividad espontánea de una zona a otra. Además, las neuronas del NC no se ven igualmente influenciadas por la estimulación eléctrica de diferentes aferencias. Estos son dos aspectos sobresalientes que mencionan varios autores que han registrado la actividad eléctrica de las neuronas de la cabeza del NC (Albó-Fessard y cols, 1960; Liles S.L. y Davis G.D., 1969).

La medición de la magnitud de los potenciales espon-

táneos de las neuronas dorsales, probablemente pequeñas, y de las ventrales, posiblemente grandes, no comprobó la suposición de que los potenciales serían más pequeños en las porciones dorsales. Esto se describió en la Fig 19. Sin embargo, debe mencionarse que el número de neuronas consideradas fué pequeño, y por ello no pudieron obtenerse mayores detalles para determinar si existe o no esta relación del tamaño del potencial registrado en el tamaño del soma neuronal. Un dato que parece ser constante, es que existen dos tipos de actividad espontánea: una constituida por descargas iterativas, con un intervalo más o menos constante y otro que consiste en trenes que aparecen repetitivamente. En dos o tres ocasiones se pudo observar que la actividad de un tipo pasaba a la del segundo tipo. Desafortunadamente, en este trabajo, no pudo especificarse si en una parte del NC aparece más frecuentemente un tipo de descarga espontánea, así como tampoco pudo correlacionarse con el diámetro de los somas neuronales. Esto es tema de un trabajo posterior.

Las características de los potenciales eléctricos espontáneos en las neuronas del NC son modificados por diferentes aferencias. Por ejemplo, la estimulación del NCM con intensidad de 15V, en tres neuronas situadas en el primer milímetro de profundidad en la cabeza del NC, presentaron un aumento notable en la frecuencia de descarga, seguida

de una disminución de la frecuencia de descarga (ver Gráfica 2). Con el mismo tipo de estimulación, dos neuronas situadas en el segundo milímetro de profundidad, también inicialmente presentaron un aumento en su frecuencia de descarga, seguida de una disminución, pero en ningún momento dejaron de descargar (ver Gráfica 3). En contraste, en tres -- neuronas localizadas en el quinto milímetro de profundidad, la estimulación también produjo un incremento de la frecuencia seguida de la suspensión completa de su descarga durante 100 mseg, y después su frecuencia se mantuvo disminuída (Gráfica 4).

Otra observación importante es que con intensidades de 5 y 10V, generalmente esta inhibición postexcitación, ca si no se observó. Estos datos demuestran un diferente comportamiento de las neuronas, apoyando la suposición de una distribución funcional heterogénea y que las neuronas de -- las porciones ventrales, al aumentar su descarga, activarían una interneurona que produce inhibición de ellas mismas, -- por autoinhibición. Aunque hay otras posibilidades, por -- ejemplo que la interneurona inhibidora tenga un mayor um---bral.

También podría explicarse por la existencia de • fibras de diferente velocidad de conducción. Se sabe que la velocidad de conducción es directamente proporcional al diámetro de las fibras, y en el NC se han descrito fibras de --

diferente tamaño (Kemp J.M. y Powell T.P.S, 1971b). Pero se requiere de técnicas especiales para confirmar estas otras interpretaciones. Considerando que probablemente la organización funcional del sistema nervioso sea similar en diferentes partes del mismo, únicamente variando la complejidad; este circuito en el NC sería el equivalente del circuito en el NC sería el equivalente del circuito inhibitor de Renshaw en el asta ventral de la médula espinal.

La estimulación fótica produjo un aumento de la frecuencia de descarga inicial. Seguida a los 100 mseg de una disminución (Gráficas 2, 5 y 8). Esta disminución fué más notable en una neurona situada en el cuarto milímetro de profundidad, la cual permaneció silente, durante un segundo; sin embargo, fué una excepción. Esto confirma, una vez más, la proyección del sistema visual al NC, y agrega datos del posible circuito de servoinhibición en las neuronas ventrales.

Por estimulación del nervio radial (Gráfica 6) se observó un aumento notable en la frecuencia de descarga de una neurona situada en el tercer milímetro de profundidad en el NC, seguida de disminución a los 50 mseg.

En la misma Gráfica 6, se muestra el tipo de la frecuencia de descarga de una neurona situada en el cuarto milímetro de profundidad en el NC. Inicialmente también se presentó un aumento en su frecuencia, pero a los 100 mseg

dejó de descargar, durando silenciosa durante 250 mseg; -- luego aumentó su frecuencia para volver a disminuir ligeramente. Nuevamente se encuentra una diferente respuesta de las neuronas a la estimulación del nervio radial, que parece estar relacionada con su localización. Ciertamente, las neuronas ventrales siguen presentando la inhibición post--- excitación.

En la misma gráfica 6, vemos otro comportamiento manifestado por una neurona situada en el quinto milímetro de profundidad. Inicialmente su frecuencia disminuye al estimular el nervio radia (compárese con la Gráfica 8). Pero -- seguida de una tendencia a un aumento en su frecuencia de -- descarga. Entonces, la influencia del nervio radial difiere en cada neurona del NC. O es posible que a un mismo tipo de influencia cada neurona responda diferente. De una o de otra forma, en ambos casos, se apoya la idea de la diferencia estructural y funcional de las neuronas en cada región de la cabeza del NC.

Cuando se estimuló la SN con 15 V (Gráfica 7), en -- unas neuronas situadas en el primero y segundo milímetro de profundidad en la cabeza del NC, se observó inicialmente un aumento en su frecuencia de descarga, que cesó después de -- 50 mseg, y nuevamente aumentó, con posterior tendencia a -- disminuir a cero. En cambio, una neurona situada a cinco -- milímetros de profundidad, aumentó su frecuencia, sobre --

todo a los 100 mseg de estimulación y enseguida disminuyó. Las tres neuronas tenían cero frecuencia a los 150 mseg, y en esto coincidieron, como también en el posterior aumento de frecuencia. Esta observación de inhibición, con un consecuente aumento de la frecuencia coincide con los datos -- reportados por Kitai y otros autores (Kitai S. T., 1981). La influencia de la SN sobre el NC puede ser directa y en este caso facilitar. Pero si no es directa, posiblemente active unidades con umbral más alto o de mayor latencia que produjeron la inhibición. El comportamiento de estas neuronas no descarta la posibilidad de una habituación.

El aumento de la frecuencia de descarga de las neuronas, como consecuencia de la estimulación de alguna aferencia, puede interpretarse como un aumento de su excitabilidad. En el presente trabajo se puede hablar de una influencia de aferencias que, al ser estimuladas, produzcan facilitación en las neuronas de la cabeza del NC. Si, por el contrario, producen una disminución en la frecuencia de descarga, puede decirse que tales aferencias producen una inhibición en algunas de las neuronas de la cabeza del NC.

El hecho de que aparezca primero una excitación seguida de una inhibición, por estimulación de algunas aferencias al NC, como en el caso del NCM, puede ser un índice de que las fibras excitadoras e inhibitoras tengan diferente - velocidad de conducción (Kemp J.M. y Powell T.P.S, 1970a; --

1971d; Kitai S.T. y cols 1976a). O quizá depende del número de sinapsis.

Otra posibilidad es la existencia de interneuronas dentro de la misma estructura de la cabeza del NC, incluidas en los grupos de somas observados. Así al estimular la misma aferencia, pero con diferentes intensidades, pudieron alcanzarse los umbrales con actividad inhibitora.

En este trabajo, las neuronas de la cabeza del NC manifestaron su propio patrón conductual.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Adinolfi A. E. y Pappas G.D. : "The fine structure of the caudate nucleus of the cat." J. Comp. Neur. 133 : 167 - 184; 1968.
- 2) Albe-Fessard A., Oswaldo-Cruz E., y Roche-Miranda: "Activités évoquées dans le noyau caudé du chat en réponse á des types divers d'afférences. I. Étude macrophysiologique". Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 12 : 405 - 420, 1960 a.
- 3) Albe-Fessard A., Roche-Miranda C., y Oswaldo-Cruz E. : "Activités évoqués dans le noyau caudé du chat en réponse a des types divers d'afférences. II. Étude microphysiologique." Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 12 : 649 - 661, 1960 b.
- 4) Breese G.R. y Taylor T. D. : " Effect of -----
6 - OH dopamine on brain norepinephrine and dopamine: evidence for selective degeneration of catecholamine neurons." J. Pharmacol. Exp. Ther. 174 : 413 - 420, 1970.
- 5) Brust - Carmona H., Zarco - Coronado I., Estrada Palma L.Y., Gasteiger E. L., y Reig - Varela J. A. : "Características de la actividad unitaria en la cabeza del núcleo caudado; modificación de la misma por estimulación somática, talámica y lesiones de substancia nigra". XXI Congr. Nal. p. 67, 1981.

6) Buchwald N.A., Myers E.J., Okuma T. y Hensler G. : " The "caudate spindle". I. Electrophysiological properties." E.E.G. Electroenceph. Clin. Neurophys. 13 : 509 - 518, 1961 ..

7) Butcher L. L. y Fox : " Motor effects of copper in the caudate nucleus : reversible lesions with ion-exchange resin beads." Science 160 (3833) : 1237 1968.

8) Cajal S.R. : "Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vetérinés." T.H. Paris: Maloine, 1911. II : 513. Madrid : Consejo Superior de Investigaciones Científicas." 1955.

9) Cajal S.R. y De Castro F. : " Elementos de técnica micrográfica del sistema nervioso." Ed. Salvat S.A. Cap. III : 97 - 100, 1972.

10) Carpenter M.B. : "Human neuroanatomy". The Williams and Wilkins Company Baltimore. 7^a Ed., 1976

11) Connor J.D. : Caudate nucleus neurones : - - Correlation of the effects of substantia nigra - - stimulation with iontophoretic dopamine." J. Physiol. Lond. 208 : 691 - 700, 1970.

12) Díez-Martínez G., Roig J.A., Vargas J.E., -- Sepúlveda J. y Brust-Carmona H. : "Neural pathway mediating somatic evoked responses in the caudate nucleus of cats." Phys. and Beh. 19 : 269-276, 1977.

13) Divac I., Rosvold H.E., y Szwarcbart M^a K.S.:
"Behavioral effects of selective ablation of the
caudate nucleus." J. of Comp. and Phys. Psych.
63(2) : 184 - 190, 1967.

14) Divac I. : "Functions of the caudate nucleus".
Acta Biol. Exp. (Warsaw) . 23 (2) : 107-120, 1968.

15) Druga R. Malik B. : " Distribution of the
large neurons in the caudate nucleus and putamen of
the cat." Folia morphol. XXV (2) : 151-153, 1977.

16) Ermolaeva V. : " Reciprocal connections between
the first and second somatosensory cortical areas
and the caudate nucleus." Neurosci. Behav. Physiol.
6 : 325-332, 1973.

17) Ermolenko S.F. : Cortical projections of the
caudal part of the head and body of the caudate nucleus
in cats." Arkhiv. Anatomii, Gistologii i Embriologii
61 (9) : 24 - 32, 1971.

18) Eyzaguirre C. y Fidone S.J. : " Fisiología del
sistema nervioso." Ed. Médica Panamericana. (c) 1977.

19) Faull R.L.H. y Lavery R. : "Changes in dopamine
level in the corpus striatum following lesions in the
substantia nigra." Exp. Neurol. 23: 332-340, 1969.

20) Feltz P., Krautnamer G. y Albe-Fessard A. :
"Neurons of the medial diencephalon. I.-Somatosensory
responses and caudate inhibition." J. Neurophysiol.
30 : 55 - 80, 1967.

21) Forman D., y Ward J.W. : Responses to electrical stimulation of caudate nucleus in cats in chronic experiments." J. Neurophys. 20 : 230-244, 1957.

22) Goldman P.S. : "The effects of selective caudate lesions in infant and juvenil Rhesus monkeys." Brain Res. 43: 53-66, 1972.

23) Hensler G.; Buchwald H.A. y Myers E.J. : "The "caudate-spindle". II. Facilitatory and inhibitory caudate-cortical pathways." E.E.G. Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 13 : 519-524, 1961.

24) Hilgard y Harpiss : "Condicionamiento y aprendizaje". (Actualización y revisión de Kimble G.A.). Ed. Trillas. Méx. 1975.

25) Horvath F.E. and Buser P. : "Thalamo-caudate-cortical relationships in synchronized activity. I. Differentiation between ventral and dorsal spindle systems. II." Brain Res. 29 : 21 - 41, 1972.

26) Jasper H.H. y Ajmone-Marsan G. : "A stereotaxic atlas of the cat." Nat. Res. Council of Canada, Ottawa. 1954.

27) Johnson T.N. : "Fiber connections between the dorsal thalamus and corpus striatum in the cat." Exp. Neur. 3 : 556-569, 1961 .

28) Johnson T.N. : "Topographic projection on the globus pallidus and the substantia nigra of selectively placed lesions in the precommissural caudate nucleus and putamen on the monkey." Exper. Neur. 33: 584-596 1971.

29) Kemp J. M. : "Observation on the caudate nucleus of the cat impregnated with the Golgi method." Brain Res. 11 : 467-470 , 1968.

30) Kemp J.M. y Powell T.P.S. : " The termination of fibres from the cerebral cortex and thalamus upon dendritic spines in the caudate nucleus : a study with the Golgi method." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 262 : 429 - 439, 1971 a.

31) Kemp J.M. y Powell T.P.S.: "The structure of the caudate nucleus of the cat : light and electron -- microscopy." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 262: 383-401, 1971 b.

32) Kemp J.M. y Powell T.P.S.: "The site of termination of afferent fibres in the caudate nucleus." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 262 : 413 - 427, 1971 c.

33) Kitai S.T. , Kocsis J.D., Preston R.J. y Sugimori M.: "Nonsynaptic inputs to caudate neurons identified by intracellular injection of horseradish peroxidase". Brain Res. 109(3) : 601- 606, 1976a.

34) Kitai S.T., Kocsis J.D. y Wood J. : "Origin and characteristics of the cortico-caudate afferents : an anatomical and electrophysiological study." Brain Res. 112 (1) : 137 - 141, 1976 b.

35) Kocsis J.D. et al. : "Convergence of excitatory synaptic inputs to caudate spiny neurons." Brain Res. 124 (3) : 403 - 413, 1977.

36) Krauthamer G., y Albe Fessard D. : "Inhibition of nonspecific sensory activities following striopallidal and capsular stimulation." J. Neurophysiol. 28 : 100-124, 1965.

37) Laursen A.M. : "Corpus striatum". Acta Physiol. Scand. 59 Suppl: 211 : 9 - 102, 1963.

38) Liles S.L. y Davis G.D. : " Interrelation of caudate nucleus and thalamus in alteration of cortically induced movement." J. Neurophysiol. 32 : 564-573, 1969.

39) Maler L. Fibiger H.C., y M^c Geer P.L. : -
"Demonstration of the nigrostriatal projection by silver staining after nigral injections of -
6 - hydroxydopamine." Experim. Neur. 40 : 505-515, 1973.

40) Mettler F.A., Aden H.W., Lipman E. y Culler E.A. : " The extrapyramidal system." Arch. Neurol. Psychiat. 41: 984 - 995, 1939.

41) Mettler F.A. : "Nigrofugal connections in the primate brain." J. Comp. Neurol. 138: 291-320, 1970.

42) Nauta W.J. H. y Whitlock D. : " An anatomical analysis of the nonspecific thalamic projection system." Brain mechanisms and consciousness.
pp: 81 - 116, 1954.

43) Perkel D.H. y Holmes B. T. : " Neural Coding. A report based on an NRP work session." Neurosc. Res. Progr. Bull. 6(3) : 231 - 239, 1968.

44) Poirier L.J., Langier P., Roberge A., Boucher R., y Kitsikis A.: "Non-specific histopathological changes induced by the intracerebral injection of 6-CHD (6 hydroxydopamine)." Jour. Neurol. Sci. 16:
401 - 416. 1972.

45) Porter K.R., Bowers M.B. : "A study of chromatolysis in motor neurons of the frog Rana pipiens." The J. of Cell Biol. 19 : 56 A - 57 A, 1963.

46) Price D.L. y Porter K.R. : "The response of ventral horn neurons to axonal transection." J. of Cell Biol. 53: 24 - 37, 1972.

47) Reyes-Vázquez C. y Brust-Carmona H. : Facilitation of the suppressing effect of dopamine upon a motor conditioned response by 6-OHDA applied into the caudate nucleus in cats." Pharm. Biochem. and Beh. 13: 97-101, 1980.

48) Rinvik E. y Grofová I. : "Observations on the fine structure of the substantia nigra in the cat." Exp. Brain Res. 11 : 229 - 248, 1970.

49) Shimamoto T., y Verzeano K. : " Relations between caudate and diffusely projecting thalamic nuclei." J. Neurophysiol. 17 : 278 - 289, 1954.

50) Smith D.T.: "An experimental investigation of the strionigral relationships in the cat brain ". Anat. Record 118 : 255, 1954.

51) Snider R.S., y Hiember W.T. : "A stereotaxic atlas of the cat brain." The University of Chicago Press. 1961.

52) Usunoff K.G., Hassler R., Wagner A. y I.J. Bak: "The efferent connections of the head of the caudate nucleus in the cat : an experimental morphological study with special reference to a projection to the raphe nuclei." Brain Res. Short Communications. 74 : 143 - 148, 1974.

53) Vázquez-Nin G.R., Donati G., Echeverría O.M., Díez-Martínez O. y Roig-Varela J.A. : "Neuronal distribution in caudate nucleus and reticular-caudate pathways." Brain Res. Bull. 3 : 419-424, 1977.

54) Vernon L., Hull C.D., Bernardi F., y Buchwald N.A.: "Cortical and thalamic inputs to caudate neurons." Anat. Rec. 153 : 280, 1969.

55) Villablanca J.R., Marcus R.J., y Olmstead Ch.E.: "Effects of caudate nuclei or frontal cortical ablations in cats. I. Neurology and gross behavior." Exp. Neurol. 52 : 389 - 420, 1976 a.

56) Villablanca J.R., Marcus R.J., y Olmstead Ch. E.: "Effects of caudate nuclei or frontal cortex ablations in cats. II. Sleep-wakefulness, EEG, and motor activity." Experim. Neur. 53 : 31-50, 1976 b.

57) Wang G. H. y Abert K. : " Behavior and reflexes of chronic striatal cats." Arch. Ital. Biol. 100 : 48 - 85, 1962.

58) Webster K.E. : "The cortico-striatal projection in the cat." J. Anat. (Lond.) 99 : 329 - 337, 1965.

59) Yahr M. D. (Editor) : "The basal ganglia". Research Publications : Association for Research in Nervous and Mental Disease." Vol. 55 Raven Press, N.Y. (c) 1976.

60) Zarco-Coronado I., Reyes-vázquez C., y Brust-Carmona H. : "Facilitation of conditioned motor suppression by microinjections of dopamine in the caudate nucleus of cats." 1978.