

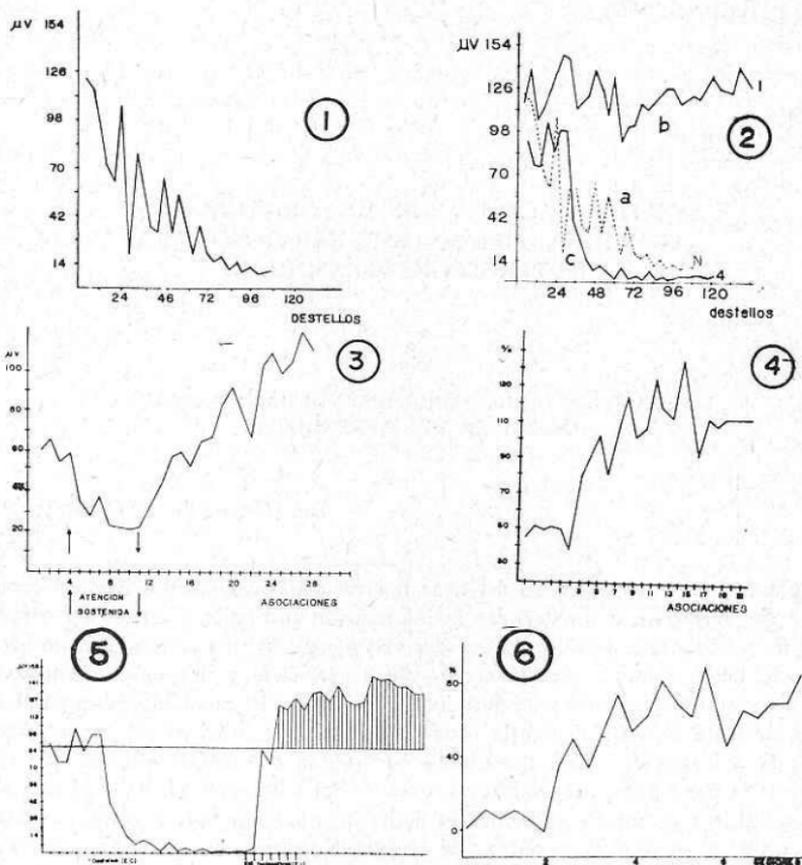
SIMPOSIO ACERCA DE LA ORGANIZACION
FUNCIONAL DEL SISTEMA NERVIOSO PARA
LA PERCEPCION SENSORIAL

3

LOS CAMBIOS DE LA PERCEPCION DURANTE ALGUNOS
PROCESOS DEL APRENDIZAJE

DR. HÉCTOR BRUST CARMONA

PARA empezar el desarrollo del tema que me ha sido señalado en este Simposio, recordaré a ustedes que la información proveniente de los receptores sigue en el sistema nervioso central dos vías aferentes: una conocida desde hace mucho tiempo como la *vía aferente específica o primaria*, y otra, más recientemente demostrada, que recibe y conduce impulsos de todas las modalidades sensoriales; debido a tal característica se la considera como un verdadero *sistema*, calificándolo de *polisensorial*.¹ Está constituido éste por la substancia reticular que extiende la masa gris periependimaria a través del tallo cerebral, hasta el tálamo. Cuando la vía aferente específica es activada, resulta posible registrar en todo su trayecto, cambios de potencial. Si el sistema polisensorial es estimulado, ocurren cambios eléctricos generalizados a toda la neocorteza así como en un conjunto de estructuras de la paleocorteza, tales como el hipocampo, la amígdala, etc., de cuya interacción probablemente resulta la percepción sensorial, la cual da lugar a la producción de respuestas. Una de las posibles de observar es la que comprobó Pavlov,² en perros, después de usar como estímulo un sonido que provocaba un reflejo de orientación (giro de la cabeza o de todo el cuerpo hacia el sitio de procedencia del estímulo). Recordado ésto, conviene considerar a continuación las variaciones que esta respuesta, del mismo modo que otras muchas, puede presentar como resultado de lo que se conoce como aprendizaje. En el caso particular considerado, la repetición del sonido acaba por suprimir el reflejo de orientación.



La tarea concreta que me compete, consiste en presentar a ustedes los resultados que han llevado a obtener los métodos electrográficos de gran precisión, acerca de las actividades en diferentes estructuras del sistema nervioso central, en el curso de estos reflejos en su forma original, o modificados por la habituación y el condicionamiento.

Al respecto, Sharpless y Jasper (1956)³ registraron, en gatos, los cambios eléctricos corticales (ECG) que ocurren durante el reflejo de orientación. Las observaciones que recogieron en estos animales, durante el sueño fisiológico, consistieron en trazos de ondas lentas, de gran voltaje, 'sincronizadas'. Un sonido de quinientas vibraciones por segundo daba lugar a la reacción de orientación (o de alerta), que por la repetición del mismo estímulo se fue haciendo menos notable, igualmente en sus aspectos eléctrico y motor. Con treinta y seis repeticiones, desapareció el cambio eléctrico. A la supresión de la reacción motora, Pavlov ya la había llamado 'extinción del reflejo de orientación'. El cambio eléctrico es considerado como manifestación de habituación en la vía aferente polisensorial. Si cuando ya ha disminuido la respuesta al sonido de quinientas vibraciones por segundo, se hace oír uno de mil, ocurre nuevamente la desincronización cortical. Esto quiere decir que la habituación es específica para un determinado estímulo.

Es posible que cuando el animal deja de responder, es decir, 'aprende a no responder', su percepción sensorial esté disminuída o sea nula, como parecen sugerirlo algunos resultados obtenidos en el hombre, al estudiar las modificaciones del EEG por la aplicación repetida de estímulos. El electroencefalograma que se obtiene en los humanos, derivando la actividad eléctrica a través de electrodos aplicados sobre el cuero cabelludo, está formado por ondas de ocho a diez ciclos por segundo, de veinticinco a cincuenta microvoltios (ritmo alfa). La aplicación de destellos luminosos hace desaparecer las ondas de ritmo alfa, en lugar de las cuales aparecen ondas de trece a veinte ciclos por segundo, de quince a veinticinco microvoltios (ritmo beta). Tal cambio, adecuadamente designado como *bloqueo del ritmo alfa*, es manifestación evidente de desincronización electrocortical. Que ésta resulta de la activación de la formación reticular mesencefálica, lo demuestran las observaciones de Magoun.⁴ En monos con electrodos implantados en dicha substancia, la aplicación de estímulos produjo la desincronización electrocortical, y correlativamente despertaron y quedaron alerta los animales.

En el hombre siempre que ocurre la desincronización electrocortical por la aplicación de destellos luminosos, los individuos declaran ver luz centilante, y si se continúa con la fotoestimulación ya indicada, al cabo de cinco a diez repeticiones ya no se produce el bloqueo del ritmo alfa. El sujeto se ha habituado, y ya no percibe los destellos, o los percibe muy disminuidos. En tales condiciones, la respuesta en la vía específica, incluyendo al área cortical, disminuye, pero es aún

posible obtener potenciales de cierta magnitud, que al continuar la fotoestimulación también disminuyen. Este cambio lo hemos observado en gatos con electrodos crónicamente implantados en el nervio óptico. En uno de ellos (figura 1), los primeros destellos produjeron una respuesta de ciento treinta microvoltios, que, por la repetición del estímulo, fue disminuyendo en forma ondulante y progresiva hasta hacerse de unos diez microvoltios al cabo de ciento diez repeticiones. Tal disminución progresiva es característica de la habituación en la *vía aferente específica*. Fue interpretada, en un principio, como resultado de procesos inhibidores en la primera sinápsis de las diversas vías sensoriales.⁵ Observaciones posteriores autorizan a reafirmar que tales cambios ocurren en las sinápsis intrarretinianas por efecto de la activación del sistema reticular mesencefálico.⁶ Después se ha comprobado que también participan de modo importante los arreglos parasensoriales.⁷ Con relación a la vía visual, tal arreglo es la pupila, activada por un reflejo de integración mesencefálica. Después de su paralización por la atropina, la habituación no se logra sino hasta después de un número mayor de estímulos que en el animal normal.

Sin embargo, por la repetición en cuatro ocasiones de la misma prueba, en el mismo animal, es posible volver a lograr la habituación con igual número de estímulos que en el animal normal (figura 2).

Pavlov observó que asociando dos o tres veces la presentación de comida al sonido de una campana que ya no provocaba respuesta en el animal, éste presentaba de nuevo la reacción de alerta al sonar la campana. Tal cambio va acompañado del restablecimiento de la desincronización electrocortical. De la misma manera, si cuando los destellos luminosos ya han dejado de producir bloqueo del ritmo alfa, se les asocia un estímulo nociceptivo, la desincronización electrocortical reaparece. Después de varias asociaciones, se presenta, inclusive precediendo al estímulo condicionante, y persiste hasta después de la aplicación del estímulo incondicionado.

Tal cambio, como ya quedó explicado en lo que antecede, resulta de la activación del sistema polisensorial por la vía aferente específica. Que además ocurren cambios en el sistema aferente específico, lo demuestra el que aumenten las respuestas provocadas por el estímulo condicionante, en el área cortical específica,⁸ así como que se producen cambios eléctricos análogos en otras estructuras cerebrales no directamente involucradas en el proceso aferente, como el núcleo caudado y el hipocampo.⁹

Hay bases experimentales que autorizan a pensar que al aumento de la actividad aferente, ha de corresponder mejor percepción sensorial, y que tal aumento tenga su origen en los receptores o en las primeras sinápsis, por ejemplo en la retina misma. Para averiguarlo, en el Departamento hemos realizado los siguientes experimentos, en gatos con electrodos crónicamente implantados en el nervio óptico. Días después de hecha la implantación, antes de efectuar las

pruebas los animales eran encerrados diariamente en la cámara aislada eléctricamente, y en forma relativa, de ruidos, durante cuarenta a sesenta minutos, para 'habituarlos al medio'. En cada asociación se les aplicaron cuatro destellos como estímulo condicionante, seguidos inmediatamente de la presentación, como estímulo incondicionado, de un trozo de carne, contenido en una de las ocho escudillas de un comedero que podía hacerse girar desde el exterior de la cámara.

Los potenciales visuales (figura 3) disminuyeron durante las primeras asociaciones. Al repetir éstas, paulatinamente, volvieron a crecer y llegaron a sobrepasar la magnitud inicial, en un ochenta por ciento. Tomando en cuenta que durante la primera fase de disminución de los potenciales, la actitud del gato es de atención al comedero, la hemos interpretado como de 'enfoque sostenido de la atención'. Durante ella se ejerce una influencia inhibitoria sobre la retina.

En los animales ya habituados a los destellos, las primeras asociaciones de éstos con la comida, hicieron que la segunda fase de aumento ocurriera brusca-mente (figura 4); continuando las aplicaciones, los potenciales crecieron aún más. La fase de reaparición brusca de los potenciales nos ha parecido debida a la pupilo-dilatación; la fase de aumento tardío, a la acción de una influencia facilitadora. Esto es lo que pudo observarse en un gato con pupila atropinizada (figura 5). Los potenciales del principio, fueron mayores que en el animal con pupila normal. Al someter después al animal al proceso de habituación (series de cuatro destellos), la asociación de un estímulo nociceptivo incrementó los potenciales, que al cabo de varias aplicaciones se fueron haciendo mayores y sobrepasaron considerablemente la magnitud inicial.

Estos resultados, logrados en la vía visual, autorizan a pensar que la percepción sensorial, en general, disminuye durante la habituación y aumenta durante el condicionamiento.

El aumento de información aferente podría resultar de la intervención de estructuras corticales o subcorticales, o quizá, de ambas. Para investigarlo se preparó previamente a un grupo de gatos, extirpándoles la neocorteza, por succión a cielo abierto. Cuando al cabo de unos días su modo de conducirse (reacción de enderezamiento; capacidad de marcha libre, evitando obstáculos) casi se había recuperado, bajo anestesia se les implantaron electrodos bipolares en el nervio óptico. Después fueron sometidos al mismo proceso de condicionamiento, series de cuatro destellos luminosos, aplicados uno cada segundo, como estímulo condicionante, asociados a la presentación del estímulo incondicionado (trozo de carne). Adquirieron desde luego la respuesta motora condicionada, que consistía en que el gato se pusiera alerta, y se inclinara a tomar la carne (figura 6). Los potenciales registrados en el nervio óptico durante estas reacciones aumentaron desde la séptima a la décima asociación, y llegaron a un máximo al cabo de quince a veinte. La respuesta condicionada consistió en que

el gato, además de la reacción de alerta, se enderezaba, caminaba y tomaba el trozo de carne.

Esto autoriza a pensar que lo que ocurre en el animal decorticado no difiere de lo observado en el animal íntegro. El incremento de los potenciales, después de la asociación con el estímulo incondicionado, es atribuible a cambios adaptativos subcorticales, más o menos duraderos, que dan lugar a: *a*, cambios funcionales en los arreglos parasensoriales, y *b*, mejor recepción y transmisión sináptica (figura 7).

Debe hacerse notar, que el aumento de la iluminación general de la cámara, hizo que las respuestas condicionadas disminuyeran, tanto en el gato hemidecorticado como en el decorticado, en grado diferente. Cuando se utilizó una

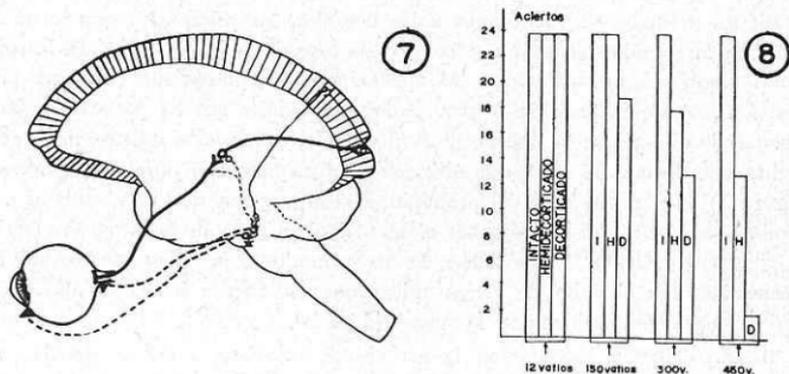


Fig. 7. Esquema de las probables conexiones que modifican la información aferente durante la habituación y durante el condicionamiento. Las fibras de la retina, activan la porción rostral del mesencéfalo. De ésta parten nuevas influencias, de las cuales unas obran sobre la pupila por intermedio del tercer par craneal y otras sobre la retina, por el nervio óptico. Es probable que además intervengan influencias humorales. No comprende el esquema conexiones con la neocorteza, debido a que lo observado no autoriza a pensar que participe en estos procesos. FIG. 8. En los animales decortificados y en los hemidecortificados, pero no en los íntegros, el aumento de la iluminación de fondo de la cámara de reflejos disminuye los aciertos. Esto parece ser indicio de que para la discriminación sensorial más fina se requieren las conexiones tálamo-cortico-reticulares.

lámpara de doce vatios, los gatos tuvieron veinticuatro aciertos en veinticuatro pruebas, lo mismo que estuviesen íntegros, hemidecortificados o decortificados. Con una iluminación mayor (lámpara de ciento cincuenta vatios), el número de aciertos disminuyó en los gatos decortificados. Usando dos lámparas de ciento cincuenta vatios, el número de aciertos fue menor, con resultado casi igual en los gatos hemidecortificados. Con tres lámparas análogas, los aciertos de los animales decortificados y hemidecortificados disminuyeron todavía más (figura 8). Los

resultados logrados con estas diversas condiciones, confirman antiguas interpretaciones, según las cuales, para la discriminación sensorial más fina se requiere la participación cortical.

En suma, podemos decir que experimentalmente está comprobado, que la percepción sensorial resulta integrada en diferentes estructuras del sistema nervioso central, según la cantidad de información aferente. Además, que para ella tienen importancia fundamental las modificaciones que ocurren en el proceso aferente durante el aprendizaje, y que constituyen parte de él. No hace falta enumerar los numerosos ejemplos que por vía de ilustración podrían ser señalados con relación, ya sea a los animales, o bien al hombre.

BIBLIOGRAFIA

1. French, J. D.: *Handbook of Physiology*, Section I, Vol. II: 1281-1305.
2. Pavlov, J. P.: *Lectures on conditioned reflexes*. New York International Publishers.
3. Sharpless, S. and Jasper, H.: *Habituation of the arousal reaction*. *Brain* 79: 615-680, 1956.
4. Magoun, H. W.: *The waking Brain*. Charles C. Thomas Publishers, 1960.
5. Hernández Peon, R.; Guzmán Flores, C.; Alcaraz, M. y Fernández Guardiola, A.: *Habituation in the visual pathway*. *Acta Neurol. Latinoamer.* 4: 121, 1958.
6. Brust, Carmona, H.; Mascher, I.; Miyamoto, J.; Manaut Gil, E. y Alcocer Cuarón, C.: *Cambios pupilares y retinianos durante la habituación y condicionamiento aferente*. *Res. Cong. Nac. de C. Fisiol.* pág. 29, 1962.
7. Fernández, Guardiola, A.; Roldán, E.; Fanjul, C. y Castellis, C.: *Role of pupillary mechanism in the process of habituation of the visual pathway*. *E. E. G. and Clin. Neurophysiol.* 13: 564-576, 1961.
8. Moushegian, G.; Rupert, A.; Marsch, J. T. y Galambos, R.: *Evoked potentials in absence of middle ear muscles*. *Science* 133: 582-583, 1961.
9. John, E. R. y Killam, K. F.: *Electrophysiological correlates of avoidance conditioning in the cat*. *J. Pharmacol. Exp. Therap.* 125: 252-274, 1959.