

MODELOS DE APRENDIZAJE Y LA FUNCION NEURONAL*

DR. CARLOS GUZMÁN-FLORES

LA TEORÍA neurofisiológica sostiene la hipótesis de que el comportamiento de los organismos superiores depende del funcionamiento del sistema nervioso central y supone que el estudio de la dinámica neuronal llevará a la comprensión racional del comportamiento. Los reflejos condicionados representan la situación experimental más adecuada para estudiar los procesos centrales que intervienen en el aprendizaje. Este último término tiene una connotación muy amplia; por una parte comprende los reflejos condicionados descritos por Pavlov¹⁰ y por la otra, todas las manifestaciones que ocurren en la conducta de adaptación como resultado de la experiencia.

Con el objeto de poder explicar y reproducir el comportamiento condicionado se han propuesto varios modelos de aprendizaje. Algunos de estos serán descritos a continuación, pero antes es oportuno mencionar las condiciones básicas para la formación de un reflejo condicionado, que son las siguientes: *a)* El estímulo no condicionado debe producir una respuesta natural y característica. *b)* El estímulo condicionado no debe producir dicha respuesta. *c)* La presentación asociada y repetida de ambos estímulos hace que el estímulo condicionado adquiera la propiedad de producir la respuesta natural y característica.

En los primeros intentos que se realizaron para explicar gráficamente un reflejo condicionado, la representación del fenómeno se llevó a cabo mediante el uso de flechas. Como puede verse en la figura 1, dos flechas convergen a un supuesto centro y de éste, sale una tercera. Una de las flechas convergentes corresponde al estímulo no condicionado, la otra al estímulo condicionado y la flecha de salida, representa la respuesta condicionada. Es evidente la simplicidad de estos modelos y destaca asimismo, la vaguedad de la teoría en que fueron basados. Así por ejemplo, dicha teoría señalaba: "un reflejo condicionado resulta del encuentro de ondas irradiadas de puntos diferentes" o bien, "cualquier centro de excitación atrae hacia él, en alguna forma, cualquier excitación débil".¹⁰

* Trabajo de ingreso a la Academia Nacional de Medicina leído por su autor en la sesión del 14 de octubre de 1965.

Con el avance de la neurofisiología en el conocimiento de la dinámica neuronal, los modelos de aprendizaje que acabamos de describir, fueron reemplazados por otros más explicativos en los cuales ya se representaron circuitos neuronales bien definidos. Así, en 1938 Rashevski,¹² propuso un modelo de aprendiza-

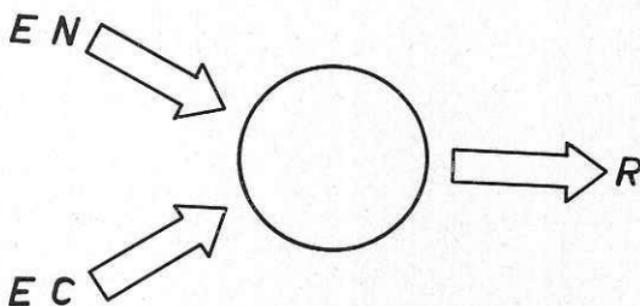


FIGURA 1

je basado en los circuitos reverberantes descritos por Lorente de Nó^{7 y 8} en 1934. En este modelo, ilustrado en la figura 2, se supone que para que una neurona descargue es necesario que simultáneamente reciba impulsos provenientes de por lo menos dos botones terminales. En la misma figura se observa que el estímulo no condicionado es capaz por sí solo, de hacer descargar la neurona efectora ya

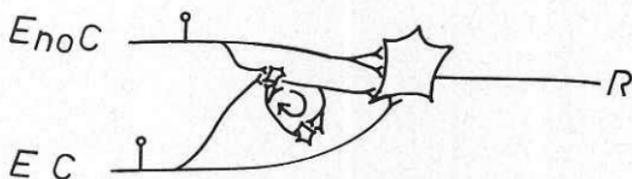


FIGURA 2

que la vía aferente de dicho estímulo, tiene dos botones terminales que actúan al mismo tiempo sobre la neurona efectora. Además, la vía aferente del estímulo no condicionado establece comunicación con una segunda neurona, ésta conecta a su vez con otra tercera y de tal modo se forma un circuito cerrado. La activación separada de la segunda y tercera neurona no produce la descarga de la neurona efectora, ya que el axón de cada una de ellas termina en la efectora mediante un solo botón y lo mismo sucede, cuando únicamente se estimula la vía aferente del estímulo condicionado. En cambio, cuando se activan simultáneamente las vías de los estímulos no condicionado y condicionado, la neurona efec-

tora descarga, pues en estas condiciones dicha neurona recibe al mismo tiempo impulsos de varios botones terminales. Una vez que el circuito se ha puesto en marcha, éste continúa activo indefinidamente. Alcanzada esta situación, el estímulo condicionado es capaz por sí solo de provocar la descarga de la neurona efectora, ya que al efecto del estímulo condicionado se suman los impulsos que viajan por las otras ramas del circuito. Así pues, en los modelos de este tipo se presupone la existencia de una actividad constante en el circuito, así como una coincidencia temporal bastante rígida en la llegada de impulsos a la neurona efectora.

En todo proceso de aprendizaje se requiere que la experiencia pasada se almacene en alguna forma y también es cierto que los circuitos reverberantes representan un sistema de memoria capaz de cambiar la reactividad de un circuito neuronal. Existen sin embargo, numerosos datos experimentales que ponen de manifiesto la persistencia de un reflejo condicionado después de frenar la actividad neuronal mediante la terapia electroconvulsiva, anestesia profunda, estado de coma, etc. Estos hechos demuestran que el almacenamiento de información en el sistema nervioso central, no depende de la circulación continua de impulsos en las cadenas neuronales y asimismo están en desacuerdo con la hipótesis de que los circuitos reverberantes constituyen la base funcional de los reflejos condicionados.

Otros modelos de aprendizaje que han sido propuestos, se basan en la hipótesis de que en la formación de un reflejo condicionado, ocurren cambios en la resistencia sináptica.¹³ En los modelos de este tipo, (Fig. 3), existe una neurona intercalada entre las vías aferentes de los estímulos no condicionado y condicionado, y dicha neurona sólo descarga cuando recibe simultáneamente impulsos de ambas vías aferentes. En estos mismos modelos, también se supone que la

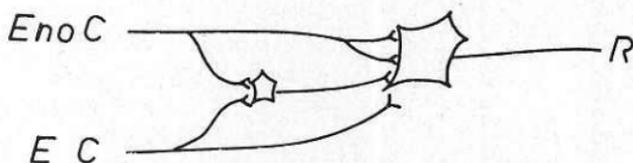


FIGURA 3

aplicación asociada y repetida de los estímulos no condicionado y condicionado, produce un descenso en el umbral de la neurona intercalar y en tal forma, el estímulo condicionado alcanza el umbral por sí solo haciendo descargar dicha neurona. Sin embargo, el descenso de umbral de las neuronas, como consecuencia de la actividad, no se ha demostrado experimentalmente.

Ramón y Cajal¹¹ señaló la posibilidad de que en el proceso de aprendizaje se desarrollaran nuevos botones terminales, de este modo se abrirían nuevas rutas y se facilitarían el paso de impulso a través de los distintos centros de integración. Basado en esta idea fundamental, Konorski⁶ elaboró un modelo de lo que ocurre en la formación de un reflejo condicionado (Fig. 4). Dicho autor considera que la vía aferente del estímulo no condicionado termina en un centro receptor y que la vía aferente del estímulo condicionado, termina en otro centro llamado emisor. Estos dos centros no están interconectados, pero sí se estimulan simultánea y repetidamente se establecen conexiones entre ambos; es decir, los cilindro-

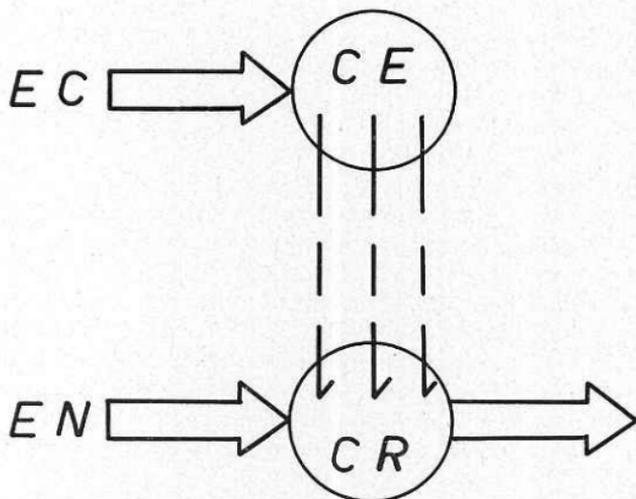


FIGURA 4

ejes del centro emisor crecen y son atraídos por el centro receptor (neurobiotaxis) y cuando se consolidan las conexiones entre ambos centros, se establece el reflejo condicionado. La hipótesis en que se basan los modelos de este tipo, se ha sometido a experimentación con resultados poco halagadores.²

Los modelos de aprendizaje antes descritos, que tienden a reproducir el comportamiento condicionado, se basan en funciones hipotéticas del sistema nervioso central y su desarrollo ha sido de gran utilidad en el diseño de las computadoras electrónicas, o bien de máquinas que han servido para elaborar teorías del comportamiento. Sin embargo, no hay que olvidar que para el biólogo es más importante conocer los mecanismos reales de que dispone el sistema nervioso central para almacenar la información y cambiar sus respuestas de acuerdo con la experiencia.

Ya hemos señalado que uno de los requisitos fundamentales para la formación de un reflejo condicionado, consiste en que los estímulos no condicionado y condicionado deben aplicarse repetidamente con una secuencia temporal estrecha. Basados en este hecho, Eccles y McIntyre³ investigaron los cambios que produce en la función sináptica, el reposo prolongado y total. Para efectuar dicho estudio emplearon el arco reflejo bineuronal o monosináptico de la médula espinal y con el objeto de asegurar el desuso completo de la sinapsis en estudio, seccionaron una raíz dorsal en su cabo distal al ganglio raquídeo. Varias semanas después de verificada la sección, probaron la transmisión de impulsos en el arco

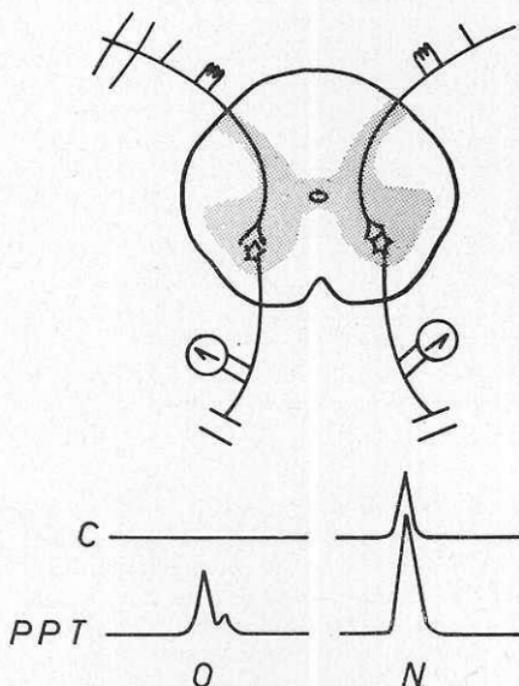


FIGURA 5

reflejo monosimpático y con tal fin, estimularon eléctricamente la raíz dorsal seccionada y su homóloga contralateral. Asimismo, registraron los potenciales de acción provocados por el estímulo eléctrico en la raíz anterior correspondiente a las raíces dorsales estimuladas (Fig. 5). Bajo estas condiciones, la estimulación de la raíz dorsal intacta producía un potencial de acción (reflejo monosi-

náptico) que se registraba en la raíz ventral correspondiente y por el contrario, la activación de la raíz dorsal seccionada, no producía dicha respuesta. Sin embargo, la estimulación tetánica de la vía refleja en desuso o sea de la raíz dorsal seccionada, produjo una restitución temporal de la función sináptica y la estimulación tetánica de la raíz dorsal intacta, produjo un incremento de la descarga refleja monosináptica. A este último fenómeno se le conoce con el nombre de potenciación post-tetánica.⁹

Es un hecho bien establecido que la tetanización de una vía aferente incrementa la efectividad de las sinapsis estimuladas. En este fenómeno no se modifica la excitabilidad de las motoneuronas pero sí ocurren cambios importantes en los elementos presinápticos; es decir, en los botones terminales.¹ Eccles¹ ha sugerido que en una vía aferente, la actividad incrementa la superficie de contacto entre los botones terminales y la membrana post-sináptica, facilitándose así el paso de impulsos a través de las sinapsis. A partir de estos datos, el mismo autor describió la primera teoría neurofisiológica del aprendizaje y propuso un modelo cuyo esquema se ilustra en la figura 6. En dicho modelo se supone la existencia de dos centros: uno de ellos, el receptor, está directamente conectado

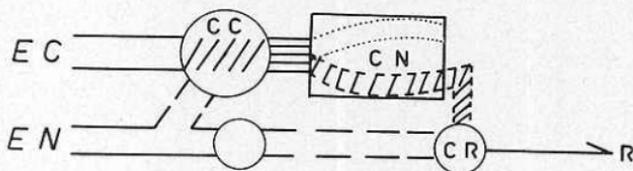


FIGURA 6

con la vía aferente del estímulo no condicionado y el otro centro, de convergencia, recibe conexiones de las vías aferentes que pertenecen a los estímulos no condicionado y condicionado. La llegada de impulsos al centro de convergencia, a través de las dos vías aferentes, produce la descarga de dicho centro. Además, los dos centros están interconectados por medio de una larga cadena neuronal, pero el paso de impulsos a través de esta conexión es incapaz de producir una respuesta debido a la ineficiencia de sus conexiones sinápticas. La aplicación asociada de los estímulos no condicionado y condicionado, en un número adecuado de veces, produce el desarrollo de un patrón característico espacio-temporal en la cadena de neuronas que conecta ambos centros. Así, la actividad repetida a través de dicho sistema neuronal, incrementa la eficacia de la transmisión sináptica y de tal modo se establece la respuesta condicionada. No vamos a discutir las críticas que pueden hacerse a este modelo, pues el propio autor las ha expuesto ampliamente. Nosotros sólo insistiremos en que dicho modelo de aprendizaje, es

el primero que se basa en datos experimentales que estudian la función neuronal en condiciones de aumento y disminución de actividad.

En los últimos años hemos venido estudiando la organización refleja de la unidad mototática de los gastrocnemios en distintos estados de actividad.⁵ En el curso de estas investigaciones hemos observado toda una gama de cambios en la organización refleja de dicha unidad y, asimismo, ha sido posible fijar dos situaciones experimentales y extremas.⁵ La primera corresponde a una situación en la cual el arco reflejo de la unidad se ha mantenido en un grado mínimo de funcionamiento durante varios meses y tal fin se logró impidiendo el estiramiento del músculo gastrocnemio, mediante la sección de su tendón de inserción. En la segunda situación, la actividad refleja de la unidad mototática en estudio, se mantuvo exagerada a un grado máximo durante varios meses y esta condición se hizo posible mediante la extirpación de la corteza sensitivo-motora, pues es bien sabido que dicha lesión produce hipertonía de los músculos extensores.

La vía aferente del músculo gastrocnemio se encuentra naturalmente dividida en dos vías, cada una de ellas corresponde a un vientre del músculo y así se obtienen dos canales aferentes separados y fácilmente manejables. (Fig. 7). La organización refleja de la unidad mototática de los gastrocnemios, cuando ésta se ha mantenido en reposo durante períodos prolongados, es la siguiente. La zona de descarga del nervio gastrocnemio lateral se encuentra limitada a las motoneu-

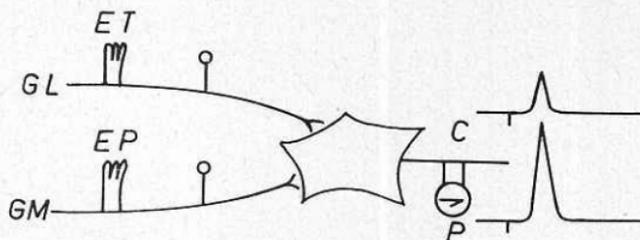


FIGURA 7

ronas del séptimo segmento lumbar (L_7) y en consecuencia, siempre que se estimula dicho nervio se produce un potencial de acción que corresponde al reflejo monosináptico. En cambio, cuando se estimula el nervio gastrocnemio medio, no se produce dicho potencial de acción en el citado segmento. Sin embargo, cuando el sistema reflejo de la unidad mototática de los gastrocnemios se ha mantenido en hiperactividad durante varios meses, la estimulación de los aferentes originados en el músculo gastrocnemio medio produce, en el segmento L_7 , un reflejo monosináptico cuyas características son semejantes al que provoca la estimulación del nervio gastrocnemio lateral. Es decir, con el aumento de actividad, el gas-

trocnemio medio adquiere la propiedad de provocar la respuesta producida por la estimulación del gastrocnemio lateral. Así pues, la organización refleja de la unidad miotática en estudio, cambia como consecuencia de la actividad asociada de sus dos vías aferentes y por lo tanto, dicho sistema neuronal se ajusta a las condiciones básicas para representar un modelo de reflejos condicionados.

Como ya fue señalado en párrafos anteriores, se ha propuesto que la efectividad de la transmisión sináptica aumenta como consecuencia de la actividad refleja prologada.^{1 y 6} Buscando apoyo experimental a tal hipótesis, nosotros investigamos el número de motoneuronas que descargan cuando se activan todas las fibras aferentes gruesas originadas en el gastrocnemio lateral. Con tal fin se escogió una muestra de 100 motoneuronas del segmento L₇ y se aplicó asimismo un estímulo de intensidad máxima al nervio gastrocnemio lateral. Cuando la unidad miotática de los gastrocnemios había permanecido en reposo, dicha estimulación sólo provocó la descarga de 40 motoneuronas y en el caso contrario, cuando el sistema neuronal había permanecido hiperactivo, se duplicó el número de motoneuronas que descargaban monosinápticamente al mismo estímulo. Estos hallazgos nos indican que la efectividad de la transmisión sináptica se incrementa como consecuencia de la actividad. Sin embargo, no es éste el único mecanismo por el cual la vía aferente del gastrocnemio medio, adquiere la propiedad de provocar la respuesta producida por la estimulación del gastrocnemio lateral.

El hecho de haber observado en el sistema neuronal que nos ocupa el fenómeno de potenciación post-tetánica heterosináptica,⁴ nos indica que la actividad no sólo modifica la efectividad sináptica sino que también produce cambios importantes en la responsabilidad del núcleo motor. El fenómeno de potenciación post-tetánica, originalmente descrito por Lloyd,⁹ se limita a la vía refleja estimulada y no se transfiere a las otras vías que convergen al mismo núcleo motor. En cambio, en la potenciación post-tetánica heterosináptica observamos que hay una transferencia de el efecto de potenciación. Es decir, si se estimula tetánicamente la vía aferente del gastrocnemio lateral y a continuación se aplica un estímulo a la vía aferente del gastrocnemio medio, se observa que la respuesta monosináptica provocada por este último estímulo, se potencia. A partir de este hecho es posible señalar, que las neuronas del núcleo motor del gastrocnemio han cambiado su reactividad por la tetanización.

En las motoneuronas es difícil observar los cambios de responsividad ya que la activación monosináptica, provocada por una salva de impulsos aferentes, sólo produce una respuesta. Por tal motivo es más conveniente estudiar dichos cambios en las neuronas intercalares de la médula espinal, pues estas células responden a la estimulación aferente con una descarga repetitiva de duración variable y además, establecen conexiones monosinápticas con las fibras aferentes de origen muscular. Cuando se registra con microelectrodos la respuesta de las intercalares,

en un sistema neuronal en reposo, se obtiene una espiga que corresponde a la activación monosináptica. Después de un período de silencio de 2 a 4 milisegundos, se presenta una post-descarga formada por un tren de espigas de muy breve duración y en ocasiones, no se obtiene la post-descarga. En las interneuronas de un sistema en hiperactividad, la estimulación aferente produce la espiga monosináptica seguida de una post-descarga que en ocasiones dura hasta 60 milisegundos. En estos resultados experimentales basamos nuestro modelo de aprendizaje, (figura 8). En este modelo vamos a considerar, una motoneurona que representa el núcleo motor de la respuesta condicionada y dos vías aferentes que en forma respectiva corresponden a los estímulos no condicionado y condicionado,

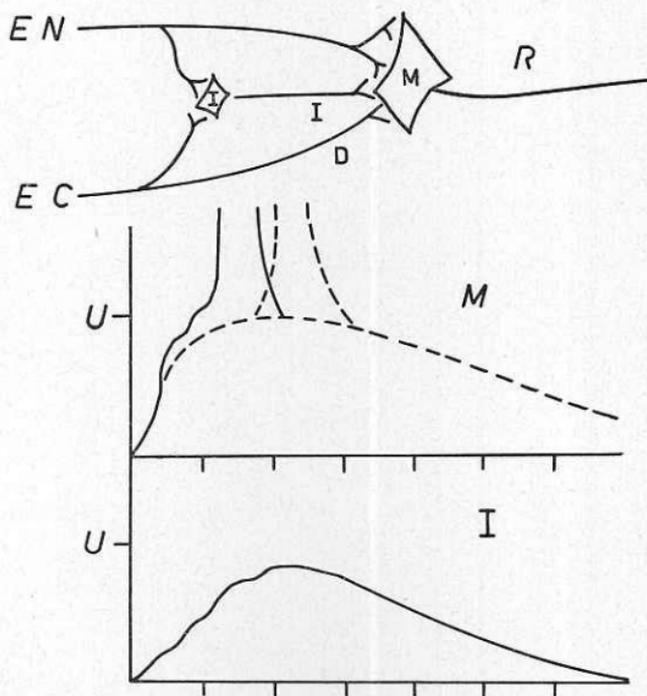


FIGURA 8

estas dos vías conectan a su vez con una neurona intercalar. En condiciones de reposo, dicho sistema neuronal funciona del modo siguiente: cuando se activa la vía aferente del estímulo no condicionado se produce la respuesta característica, ya que sus conexiones con la motoneurona son efectivas para transmitir impul-

sas a dicha motoneurona. En cambio la vía aferente del estímulo condicionado, por la naturaleza de sus conexiones con la motoneurona y con la célula intercalar, es incapaz de activar a estas células nerviosas. Con la repetición asociada de los impulsos que viajan por ambas vías aferentes, sabemos que cambia la responsividad de la neurona intercalar. La sumación temporal, de la descarga repetitiva y de los impulsos que llegan a la motoneurona a través de la vía directa, produce la respuesta condicionada.

El planteamiento de dicho modelo nos llevó a verificarlo a nivel unicelular y en una motoneurona, que tenía un índice de descarga de 100 para el estímulo no condicionado y un índice de descarga de 5 para el estímulo condicionado, se investigó el efecto que producía la tetanización de la vía aferente del estímulo no condicionado, sobre la vía del estímulo condicionado. En estas condiciones, el índice de descarga de la motoneurona a los impulsos del estímulo condicionado, llegó a 100 y además la latencia de la respuesta refleja, se hizo más breve alcanzando los límites de la respuesta producida por el estímulo no condicionado. Estos datos concuerdan exactamente con el análisis de los potenciales excitatorios post-sinápticos,¹ cuyo curso temporal puede predecir que la hipótesis de nuestro modelo es correcta.

REFERENCIAS

1. Eccles, J. C.: *The Neurophysiological Bases of Mind*. Oxford, 1953.
2. Eccles, J. C., Eccles, R. M. y Magni, F.: *Monosynaptic excitatory action on motoneurons regenerated to antagonistic muscles*. J. Physiol. 154: 68-88, 1960.
3. Eccles, J. C. y McIntyre, A. K.: *The effects of disuse and of activity on mammalian spinal reflexes*. J. Physiol., 121: 492-516, 1953.
4. Guzmán-Flores, C., Pacheco, P. y Salas, M.: *Potenciación post-tetánica heterosináptica*. Acta Physiol. Lat-amer. 25: 111-112, 1965.
5. Guzmán-Flores, C., Pacheco, P., Salas, M. y Alcaraz, M.: *Some data for a neurophysiological model of learning*. Bol. Inst. Estud. Méd. Biol. Méx., 21: 247-257, 1963.
6. Konorski, J.: *Conditioned Reflex and Neuron Organization*. Cambridge, 1948.
7. Lorente de No, R.: *Studies on the structure of the cerebral cortex. I. The area entorhinal*. Jour. Psy. Neurol., 45: 381-438, 1934.
8. Lorente de No, R.: *Studies on the structure of the cerebral cortex. II. Continuation of the study of the ammonic system*. Jour. Psy. Neurol., 46: 113-177, 1934.
9. Lloyd, D. P. C.: *Post-tetanic potentiation of response in monosynaptic reflex pathways of the spinal cord*. J. Gen. Physiol., 33: 147-170, 1949.
10. Pavlov, I. P.: *Los reflejos condicionados*. 2a. edición española. México, D. F., 1942.
11. Ramón y Cajal, S.: *Las fibras nerviosas de origen cerebral del tubérculo cuadrángulo anterior y tálamo óptico*. Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Madrid. Tomo II, Fascículos 1, 2 y 3, pp. 5-21, 1903.
12. Rashevsky, N.: *Mathematical Biophysics*. University of Chicago Press, Chicago, 1938.
13. Shimbel, A.: *Input-output problem in simple nerve-ganglion systems*. Bull. Math. Biophysics, 11: 165-171, 1949.