



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 esta 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.

A LA MEMORIA DE MI MADRE

A MI PADRE

A MIS HERMANOS

A LIZETTE

Mi novia y esposa, cuya dulzura y amor han sido aliciente y vida.

AGRADECIMIENTOS:

Debo especial agradecimiento al Dr. Héctor Brust Carmona cuyo alto sentido humano y científico han influido poderosamente en mi formación.

Al Dr. Alberto Guevara Rojas, por sus observaciones, críticas y profunda sabiduría.

Al Dr. Carlos Alcocer Cuarón, que como Jefe del Departamento de Fisiología de la Facultad de Medicina de la U.N.A.M. me brindó todas las facilidades que hicieron posible el presente trabajo.

A todas aquellas personas que contribuyeron a la realización de esta tesis.

I N D I C E

ACTIVIDAD ELECTRICA DE ESTRUCTURAS SUBCORTICALES DURANTE EL
APRENDIZAJE

| | PAGINA |
|---|--------|
| <u>INTRODUCCION Y RESUMEN.</u> | |
| | |
| <u>I.- METODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE LOS</u> <u>PROCESOS RESPONSABLES DEL APRENDIZAJE.</u> | 1 |
| A) CONDICIONAMIENTO CLASICO | 2 |
| B) CONDICIONAMIENTO INSTRUMENTAL | 5 |
| C) HABITUACION | 9 |
| | |
| <u>II.- ACTIVIDAD ELECTRICA EN EL SISTEMA NERVIOSO</u> <u>CENTRAL.</u> | 13 |
| A) ACTIVIDAD ELECTRICA ESPONTANEA | 13 |
| B) ACTIVIDAD ELECTRICA PROVOCADA | 16 |
| C) SISTEMAS REGULADORES DE LA ACTIVIDAD ELECTRICA ESPONTANEA Y PROVOCADA | 19 |
| | |
| <u>III.- ELECTROFISIOLOGIA DEL APRENDIZAJE.</u> | 26 |
| A) HABITUACION | 26 |
| 1. ACTIVIDAD ESPONTANEA DURANTE LA HABITUACION | 26 |
| 2. ACTIVIDAD PROVOCADA DURANTE LA HABITUACION | 29 |
| 3. ACTIVIDAD UNITARIA DURANTE LA HABITUACION | 33 |
| B) CAMBIOS ELECTROFISIOLOGICOS DURANTE EL CONDICIONAMIENTO CLASICO Y EL CONDICIO NAMIENTO INSTRUMENTAL. | 36 |
| 1. ACTIVIDAD ESPONTANEA DURANTE EL CON DICIONAMIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL | 36 |
| 2. ACTIVIDAD ESPONTANEA EN ESTRUCTURAS SUBCORTICALES DURANTE EL CONDICIONA- | |

| | |
|---|-----|
| MIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL | 37 |
| 3. ACTIVIDAD PROVOCADA DURANTE EL CONDI CIONAMIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL. | 42 |
| a) RESPUESTAS A ESTIMULOS INTERMITEN TES | 42 |
| b) POTENCIALES PROVOCADOS | 46 |
| c) POTENCIALES PROVOCADOS SECUNDARIOS | 48 |
| 4. ACTIVIDAD UNITARIA DURANTE EL CONDI- CIONAMIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL | 51 |
| 5. ACTIVIDAD ELECTROFISIOLOGICA DURANTE PROCESOS COMPLEJOS | 54 |
| | |
| IV. <u>TRABAJO EXPERIMENTAL.</u> | |
| <u>ACTIVIDAD ELECTROFISIOLOGICA DEL NUCLEO CAUDADO Y DEL TALAMO EN GATOS DURANTE EL APRENDIZAJE</u> | 61 |
| A) ANTECEDENTES DIRECTOS | 61 |
| B) HIPOTESIS DE TRABAJO | 75 |
| C) MATERIAL Y METODO | 76 |
| D) RESULTADOS | 94 |
| E) DISCUSION | 122 |
| F) INTERROGANTES POR RESOLVER | 125 |
| | |
| V. <u>BIBLIOGRAFIA</u> | 127 |

INTRODUCCION

En los últimos años se han realizado una enorme cantidad de investigaciones experimentales destinadas a descubrir los procesos relacionados con el aprendizaje.

Es innegable que uno de los factores más importantes que han permitido la realización de esas pruebas experimentales es la introducción y desarrollo de nuevos métodos en el campo de la psicofisiología. Con estos métodos se han podido efectuar valoraciones objetivas de "hipótesis" planteadas como meras ~~elucubraciones~~. (elucubraciones)

Uno de los enfoques más interesante al estudio de los procesos responsables del aprendizaje, y en el que se manifiesta más claramente la influencia del desarrollo metodológico es el estudio de las relaciones entre las manifestaciones conductuales asociadas al proceso de aprendizaje y los cambios en la actividad electrofisiológica del sistema nervioso.

Es precisamente el deseo de aportar, con una muy modesta contribución, un conocimiento acerca de las características de esta relación, lo que ha motivado el presente trabajo.

R E S U M E N

I.- METODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE LOS PROCESOS RESPONSABLES DEL APRENDIZAJE.

El aprendizaje se define como una modificación conductual relacionada con una práctica previa y no producida por fatiga, adaptación, procesos patológicos o ingestión de sustancias.

A) El condicionamiento clásico involucra una sustitución de estímulos en la cual un estímulo que no provoca ninguna respuesta específica, llega a hacerlo a través de un procedimiento de asociación con otro estímulo que sí provoca una respuesta específica.

B) En el condicionamiento instrumental, las respuestas que emite el sujeto involucran una modificación en el ambiente, que tiene como consecuencia el alterar las probabilidades de emisiones subsecuentes.

C) La habituación es un proceso de aprendizaje en el cual la repetición monótona de un estímulo provoca la disminución de una respuesta, siendo esta disminución específica y dependiente de los parámetros del estímulo repetido.

II.- ACTIVIDAD ELECTRICA EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.

A) La actividad eléctrica espontánea del cerebro consiste en oscilaciones eléctricas que se han categorizado como ritmos, dependiendo de su frecuencia y voltaje. Estos ritmos sufren variaciones dependiendo del lugar de registro y de la situación conductual del sujeto.

B) La actividad eléctrica provocada se refiere a los cambios eléctricos detectables que guardan una relación muy estrecha con un estímulo y tienen una morfología específica.

C) Existen varios sistemas cerebrales que modulan la actividad eléctrica espontánea y provocada en el sistema nervioso. Los más importantes son:

- 1.- Formación Reticular del tallo cerebral y del tálamo.
- 2.- Núcleo Caudado.

III.- ELECTROFISIOLOGIA DEL APRENDIZAJE

A) El fenómeno de habituación electrofisiológica involucra la desaparición o la reducción de una respuesta eléctrica por la repetición monótona del mismo estímulo. La habituación se manifiesta tanto en las estructuras corticales como en las subcorticales, en la vía sensorial específica y en la inespecífica. El proceso se ha podido observar registrando la actividad:

- 1.- Espontánea.
- 2.- Provocada.
- 3.- Unitaria.

B) Existen evidencias que indican que la actividad eléctrica espontánea y provocada se puede condicionar. Este condicionamiento sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual.

1.- Es posible condicionar la desincronización electroencefalográfica.

2.- Existe una relación entre la actividad theta del hipocampo y la actividad conductual durante el condicionamiento. Sin embargo hay controversias acerca de las características de esta relación.

3.- a) El registro de la actividad eléctrica provocada por estímulos intermitentes ha permitido empezar a conocer las estructuras cerebrales relacionadas con la "codificación" de la información y sus cambios durante el aprendizaje.

b) Existen cambios en la magnitud de los potenciales provocados por los estímulos condicionantes durante el aprendizaje.

c) El estudio de los potenciales provocados secundarios durante el aprendizaje ha demostrado que su amplitud y sus características se relacionan con los procesos de atención, con los de significación de los

estímulos y con la actividad motora.

4.- Los registros de la actividad unitaria durante el aprendizaje han encontrado en algunos casos una relación estrecha entre la conducta y las descargas neuronales, aunque en otros casos esta relación no se confirma.

5.- Estudios realizados en humanos, registrando potenciales lentos de gran latencia han encontrado una relación entre la aparición y las características de estas respuestas eléctricas y procesos complejos tales como los de toma de decisión, atención, intención de responder, significancia del estímulo, expectancia y grado de incertidumbre.

IV.- TRABAJO EXPERIMENTAL.

A) Los antecedentes del trabajo experimental indican que el núcleo caudado tiene una composición neuronal homogénea, gran proporción de axones amielínicos y neuronas pequeñas. Además se conecta en forma bidireccional con estructuras del sistema eferente somático, con estructuras del sistema eferente visceral, con estructuras del sistema aferente y con estructuras del sistema límbico.

El núcleo caudado se relaciona con diversos procesos y fases del aprendizaje, con la modulación de la actividad sensorial, y la actividad del sistema talámico y de la formación reticular mesencefálica. Por otro lado el núcleo caudado es una estructura polisensorial.

B) Se hipotetizó que la actividad eléctrica del núcleo caudado y de los núcleos mediales del tálamo se relaciona en forma directa con la adquisición de una respuesta condicionada.

C) Fueron utilizados en el experimento 9 gatos adultos. El entrenamiento conductual consistió en enseñar al animal a permanecer en una plataforma y ante la aparición de un estímulo condicionante (EC), salir de ella, y dirigirse a un bebedero, tomar leche y regresar a la plataforma. Se realizaron registros poligráficos y osciloscópicos de la actividad eléctrica del núcleo caudado,

del núcleo centro mediano y medio-dorsal talámicos ~~durante el entrenamiento conductual~~ ~~de la corteza frontal~~ durante el entrenamiento conductual.

D) En todos los animales, después de varias asociaciones EC-respuesta-estímulo incondicionado, se observó un potencial trifásico de gran latencia que en 2-4 sesiones se hizo más constante y de mayor magnitud, en los registros mono y bipolares. La magnitud del potencial disminuía rápidamente e inclusive desaparecía al suprimirse el reforzamiento y extinguirse la conducta condicionada, mientras que nuevas asociaciones hacían reaparecer tanto el potencial como la conducta. El potencial pudo registrarse aunque el animal estuviera paralizado (flaxedil intraperitoneal) y no manifestara la conducta condicionada. Los potenciales sufrieron un aumento considerable en su magnitud durante conductas caracterizadas por un estado de "incertidumbre".

E) Los resultados indican la aparición o el incremento de cambios eléctricos en algunas áreas del sistema polisensorial y en el Núcleo Caudado, correlativamente con la adquisición de la respuesta condicionada, lo que puede ser una manifestación de las influencias reguladoras que hacen posible el establecimiento de nuevas conexiones funcionales.

F) Se plantean varias interrogantes y se proponen diseños experimentales para contestarlas.

CAPITULO I

METODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE LOS PROCESOS RESPONSABLES DEL APRENDIZAJE

CAPITULO I

I.- METODOS UTILIZADOS EN EL ESTUDIO DE LOS PROCESOS RESPON- SABLES DEL APRENDIZAJE.

El presente capítulo tiene como finalidad principal la de hacer una breve revisión de los procedimientos utilizados en el estudio conductual de los diferentes tipos de aprendizaje; fundamentalmente algunas manipulaciones relacionadas con la habituación, el condicionamiento clásico, y el condicionamiento instrumental. Esto permitirá fundamentar los con-
ceptos que en subsecuentes capítulos serán utilizados con fre-
cuencia.

La razón para circunscribir esta revisión a tres tipos de aprendizaje se basa en la consideración de que son los que más se han estudiado desde el punto de vista psicofisiológico. Esto de ninguna manera quiere decir que ~~los~~ otros tipos de aprendizaje se les considere de menor importancia.

Es necesario empezar por hacer una breve reflexión para definir el concepto de "aprendizaje".

Si conceptualizamos a la conducta como cualquier manifes-
tación observable de la actividad de un organismo, se puede decir que el aprendizaje involucra una modificación conductual, la que posee cierta permanencia temporal, es decir, se mantiene durante un lapso de tiempo mayor que los eventos que la pro-
dujeron, por otro lado, estos eventos generalmente están aso-
ciados con una recurrencia de estímulos y respuestas manipula-
das, de tal forma, que den lugar a la modificación. Esta mo-
dificación, para ser llamada aprendizaje, no debe ser un resul-
tado, ni de procesos patológicos, de fatiga o de ingestión de sustancias de cualquier tipo.

Esta definición es el resultado de observaciones empíricas y por lo tanto, no explica ni hace mención de ningún pro-

ceso subyacente a estas modificaciones conductuales.

La razón de lo anterior es que el conocimiento que existe acerca de los procesos responsables del aprendizaje es pobre y a menudo contradictorio, por lo que resultaría sumamente arriesgado incluir en la definición una explicación que probablemente resultaría parcial y cambiaría en algunos meses o años.

Nuestro propósito inmediato será considerar las manipulaciones de eventos que dan lugar a estas modificaciones conductuales relacionadas con los procesos del aprendizaje.

A) CONDICIONAMIENTO CLASICO.

El estudio experimental del condicionamiento clásico se desarrolla con los trabajos de Pavlov.

El método desarrollado por Pavlov permite la manipulación de variables independientes (estímulos) que provocan una modificación conductual con características muy especiales y que es denominada: condicionamiento clásico. La manipulación consiste en asociar un estímulo que provoca una respuesta específica, generalmente de tipo reflejo, con otro estímulo que no provoca esta respuesta refleja.

Al primer tipo de estímulo se le denomina: Estímulo Incondicionado (E.I.), y a la respuesta que provoca se le califica de: Respuesta Incondicionada (R.I.); esto es lo que constituye un Reflejo Incondicionado. El estímulo que no provoca la R.I. se conoce como Estímulo Condicionante (E.C.).

La asociación del E.I. con el E. C. involucra la presentación de los dos estímulos con cierta proximidad temporal.

La modificación conductual se manifiesta después de la aplicación de un número variable de asociaciones, cuando el E.C. empieza a provocar la respuesta, que antes de las asociaciones era privativa del E.I. Esta respuesta, ahora provocada por el

E.C., se le llama Respuesta Condicionada (R.C.), y la conexión entre E.C. y R.C. se dice que constituye un Reflejo Condicionado.

El procedimiento podrá entenderse con mayor facilidad al mencionar el ejemplo "clásico" de los experimentos de Pavlov; el Condicionamiento Secretorio Salival:

El sonido de un metrónomo (que no produce salivación) es el E.C. El E.I. es la presentación de comida, la que incrementa la secreción salival.

El procedimiento en el Condicionamiento Secretorio Salival consiste en hacer sonar el metrónomo y segundos después presentarle la comida a un sujeto. La asociación entre sonido y comida se repite varias veces, después de las cuales, basta aplicar el sonido para que el sujeto incremente su salivación. En este momento se ha logrado formar un Reflejo Condicionado.

Si el orden de presentación se invierte, es decir, si prmero se presenta la comida y después el sonido del metrónomo, el condicionamiento no se produce (Pavlov).

Los estudios de Pavlov tienen suma importancia, sobre todo por el descubrimiento y estudio de numerosas relaciones empíricas que sin lugar a dudas forman la base de nuestro actual conocimiento acerca de los procesos responsables del aprendizaje.

Las principales relaciones empíricas son:

- 1.- El condicionamiento secundario
- 2.- La extinción
- 3.- La recuperación espontánea
- 4.- La generalización
- 5.- La discriminación
- 6.- El condicionamiento con retardo
- 7.- El condicionamiento huella
- 8.- El condicionamiento temporal
- 9.- La inhibición condicionada

Condicionamiento Secundario:

Cualquier E.C. que ha adquirido, por medio del procedimiento de condicionamiento, la capacidad de provocar una R.C., puede ser utilizado en sucesivos procedimientos como si fuera un E.I. En estas condiciones se dice que ha ocurrido un proceso de condicionamiento secundario.

Extinción:

El proceso de extinción tiene lugar cuando se deja de aplicar el E.I., es decir, se aplica el E.C. en forma aislada. En esta situación, se observa una disminución en la magnitud de la R.C. Este procedimiento de ser continuado, produce la desaparición completa de esta respuesta.

Recuperación Espontánea:

Durante el proceso de extinción, en un momento dado, súbitamente y sinninguna causa aparente, la R.C. reaparece en toda su magnitud. Esta recuperación espontánea de la R.C. puede exagerarse si durante la extinción es aplicado un estímulo completamente nuevo.

La recuperación espontánea hace pensar que el proceso de extinción no es sinónimo de olvido, es decir que "desaparezca" la conexión temporal responsable del condicionamiento si no más bien que se inhibe dicha conexión, esto se pone de manifiesto más claramente cuando se presenta el estímulo nuevo, el que probablemente "desvía" las influencias inhibitorias.

Generalización:

Una R.C. producida por un E.C. puede, al principio del establecimiento del condicionamiento, ser también provocada por otro estímulo que se presente sorpresivamente, sin que necesariamente los estímulos sean parecidos o pertenezcan a la misma modalidad sensorial. Esto sugiere que en la fase inicial del establecimiento de la conexión funcional, hay un aumento en la "excitabilidad" en forma indiscriminada de tal manera, que cual

quier estímulo puede alcanzar el "umbral" y producir la respuesta.

En una etapa avanzada del condicionamiento, la R.C. provocada por el E.C., puede también ser producida por cualquier otro estímulo siempre y cuando éste último se asocie con el mismo E.I.

A este proceso de dar una misma respuesta ante dos o más estímulos diferentes, se le denomina Generalización.

Discriminación:

En este caso, el animal es capaz de responder en forma diferente a dos E.C. parecidos entre sí. La discriminación de estímulos se lleva a cabo al asociar uno de ellos con un E.I. y no asociando el mismo E.I. con el E.C. semejante.

Condicionamiento con retardo:

En este caso, el tiempo que media entre la presentación del E.C. y el E.I. puede ser de varios segundos e inclusive variar dentro de un margen determinado, de tal manera que se logra después de varias asociaciones que la R.C. aparezca con un retardo similar al de la aplicación del E.I.

Condicionamiento huella:

En este procedimiento, se aplica el E.C. en forma más o menos breve y después de un lapso de tiempo se aplica el E.I.

Condicionamiento temporal:

En el condicionamiento temporal el E.I. se presenta a intervalos regulares de tal forma que después de varias aplicaciones del mismo se produce la respuesta con un intervalo semejante sin necesidad de aplicar el E.C. En este caso el tiempo actúa como E.C.

Inhibición Condicionada:

El proceso consiste en condicionar una respuesta utilizando cualquier E.C. asociado con un E.I. Este E.C. se presenta en diferente ocasión combinado con un estímulo neutral el que generalmente pertenece a distinta modalidad sensorial. La combinación E.C.-estímulo neutral nunca es asociada con el E.I.; de esta manera se logra que el E.C. aislado provoque la R.C. pero que en combinación con el estímulo neutral no la provoque.

B) CONDICIONAMIENTO INSTRUMENTAL.

El condicionamiento instrumental se relaciona con una modificación y reordenamiento en la jerarquía de respuestas que forman parte del repertorio conductual de un sujeto. Esta modificación se lleva a cabo mediante contingencias de eventos que aumentan las probabilidades de emitir respuestas. Estos eventos se denominan reforzamientos.

La diferencia fundamental entre el condicionamiento clásico y el instrumental, estriba en que en este último, el sujeto debe manipular en forma activa el ambiente que lo rodea a través de la emisión de respuestas, con el objeto de recibir reforzamientos, situación que no es observada en el condicionamiento clásico. Además, en el condicionamiento instrumental, los reforzamientos que recibe el sujeto son siempre dependientes y consecuentes a su emisión de respuestas. En cambio, en el condicionamiento clásico, la aplicación de un estímulo incondicionado (reforzamiento) no es dependiente de la respuesta del sujeto, sino más bien, del E.C.

Uno de los procedimientos más utilizados en el estudio del condicionamiento instrumental, consiste en introducir a un animal a una caja en la que hay una palanca al alcance del mismo, y la que al ser apretada activa un mecanismo que proporciona al animal un poco de comida, agua, etc. (reforzamiento).

Al ser introducido el animal a la caja, y durante su conducta "exploratoria" puede (por azar) apretar la palanca y por

lo tanto recibir el alimento. De esta manera se aumenta la pro ba bi li dad de que el sujeto vuelva a emitir la respuesta de ap re ta r la palanca.

El hecho de que el animal emita la primera respuesta esp ón t á n e a m e n t e o r a z a r, indica que esta respuesta antes de ser reforzada ya forma parte del repertorio conductual del sujeto, aunque seguramente ocupaba los últimos lugares en la jerarquía de respuestas, el reforzarla tiene como consecuencia modificar la jerarquía de tal manera que esta respuesta llega a ocupar los primeros lugares, y esto se manifiesta en este caso particular, en un aumento en la frecuencia de emisión.

Obviamente el procedimiento ilustrado, se relaciona con la modificación de una unidad simple de conducta. Esto no quiere decir que el proceso de condicionamiento instrumental no ocurra en relación a conductas más complejas. De hecho, cualquier con du ct a que sea modificada, a través de sus consecuencias (reforzamientos) está asociada a un proceso de condicionamiento instrumental.

De acuerdo con Skinner (1966), el condicionamiento instru men ta l está relacionado con un proceso de reforzamiento de res p ue sta a diferencia del clásico en donde el reforzamiento se hace contingente con un estímulo. A pesar de esta diferencia, muchas de las relaciones empíricas observadas en el condicionamiento clásico, también se presentan en el condicionamiento ins tru men ta l.

Estas similitudes se observan en los procedimientos de:

Extinción:

La extinción de la respuesta condicionada instrumental se manifiesta cuando se deja de reforzar una respuesta emitida (operante) observándose un decremento en la respuesta hasta su total desaparición. El número de operantes emitidas durante el proceso de extinción constituye una medida de la fuerza del reforzamiento (Skinner, 1966).

Recuperación espontánea:

Una respuesta previamente extinguida vuelve a aparecer súbitamente después de cierto tiempo sin necesidad de aplicar un reforzamiento.

Discriminación:

Si el reforzamiento de una respuesta emitida solamente se produce en presencia de un estímulo específico aplicado al sujeto, se puede lograr que subsecuentes emisiones sólo se produzcan cuando este estímulo es aplicado. En esta situación el estímulo se convierte en discriminado (Skinner, 1966) y la respuesta asociada a este estímulo discriminado se denomina; operante discriminada. La aplicación de un estímulo diferente al discriminado puede no producir la emisión de la respuesta. En este caso se dice que ha ocurrido un proceso de discriminación de estímulos.

Generalización:

Si un sujeto emite una operante discriminada frente a un estímulo discriminado y la aplicación de un nuevo estímulo dá ocasión a la emisión de la misma respuesta, se habla de un proceso de generalización.

Condicionamiento secundario:

Este proceso se refiere al aumento en la probabilidad de emitir una respuesta operante utilizando para ello un reforzamiento secundario. Un reforzador secundario se obtiene apareando un estímulo neutral con otro estímulo que sea por su propia naturaleza reforzante (reforzador primario como la comida) hasta que el estímulo neutral adquiera las características del reforzamiento primario.

De la misma manera que en el condicionamiento clásico, en el instrumental pueden lograrse respuestas de inhibición condicionada, condicionamiento con retardo, condicionamiento huella etc.

Pero además de todo lo anterior, es posible realizar manipulaciones que aparentemente son privativas del condicionamiento instrumental, por ejemplo la situación de reforzamiento intermitente. En este caso el reforzamiento no se relaciona directamente con cada respuesta sino con el tiempo, o con un número de respuestas.

El efecto conductual producido por la aplicación de reforzamientos intermitentes, ha dado lugar a una clasificación de esquemas de reforzamiento (Ferster y Skinner, 1957). Estos se dividen en dos grandes ramas: 1.- Esquema de intervalo y 2.- Esquema de razón.

En el primer caso, el reforzamiento se aplica cada determinado tiempo a partir de la primera respuesta emitida por el sujeto. El intervalo puede ser fijo o variable pero dentro de un promedio. En el segundo caso, el reforzamiento se aplica después de un número de respuestas, número que también puede ser fijo o variable sujeto a un promedio.

Este tipo de reforzamiento intermitente puede dar lugar a un número muy grande de combinaciones con los esquemas de reforzamiento básicos, clasificándose como: esquemas alternativos, conjuntivos, múltiples, interpolados, concurrentes, etc. (Ferster y Skinner, 1957). La utilización de un tipo particular de esquema tiene como efecto una alteración específica en algún parámetro de la R.C. (Ferster y Skinner, 1957).

Es interesante mencionar que posiblemente la técnica de condicionamiento clásico temporal sea similar a la aplicación de un esquema de intervalo en el condicionamiento instrumental, sin embargo, en el caso del condicionamiento clásico lo que se manipula es el E.I. y no la respuesta del sujeto, y lo inverso en el segundo caso.

Un hecho que parece privativo del condicionamiento instrumental es la posibilidad de modificar en forma regulable la intensidad de la respuesta al ser reforzada en forma diferencial. Es decir, se refuerza solamente un aspecto de la respuesta, por

ejemplo, la fuerza con la que se aprieta la palanca de tal manera que el sujeto sólo obtiene un reforzamiento cuando esta característica de la respuesta es emitida.

Por último en el condicionamiento instrumental se reconocen dos tipos de reforzamientos; positivo y negativo.

El reforzamiento positivo es cualquier E.I. que añadido a una situación aumenta las probabilidades de una respuesta. Un reforzamiento negativo es la suspensión de un E.I., el que al ser removido de una situación aumenta las probabilidades de aparición de una respuesta específica. En esta situación es el sujeto experimental quien remueve el E.I. emitiendo respuestas operantes, de tal manera que lo que se refuerza es precisamente esta emisión, que le permite escapar o prevenir un castigo. A este tipo de aprendizaje se le denomina condicionamiento de escape (cuando el E.I. alcanza a ser aplicado) o condicionamiento de prevención (cuando de alguna manera el sujeto prevee la aplicación, y el E.I. no es aplicado).

C) HABITUACION.

La primera ocasión en la que es presentado un estímulo indiferente a un sujeto, provoca en éste una serie de respuestas, las que fueron llamadas por Pavlov "reflejo de orientación". El reflejo de orientación tiene como componente conductual principal la tendencia del sujeto a dirigir sus telereceptores en la dirección de donde provino el estímulo.

Si se aplica el estímulo repetitivamente en forma aislada, es decir, sin reforzarlo, el reflejo de orientación disminuye y llega a desaparecer. Este fenómeno de dejar de responder ante un estímulo que se repite en forma monótona, se conoce como habituación.

La habituación como modificación conductual, relacionada con proceso de aprendizaje se diferencia de cualquier otro proceso similar de disminución de una respuesta como en la adapta

ción o en la fatiga, en que en la habituación la disminución o falta de respuesta es específica y dependiente de los parámetros de la estimulación utilizada para provocarla. Por otro lado, la adaptación como fenómeno que involucra una disminución de respuesta se lleva a cabo en un receptor aún en el caso extremo de que esté aislado del sistema nervioso, en cambio, el fenómeno de habituación parece involucrar y depender de una organización neural mas o menos compleja. El estímulo más adecuado que produce adaptación es un estímulo continuo, en la habituación no. En la fatiga, la aplicación de un estímulo menos intenso que el que produjo la fatiga de respuesta no evoca nuevamente a ésta, en la habituación sí lo puede hacer. Puede decirse entonces que la habituación resulta de un proceso relacionado con el funcionamiento del sistema nervioso que involucra y resulta en una modificación específica de la actividad conductual. Este "fenómeno" relacionado con la modificación en el funcionamiento del sistema nervioso se le llama "plasticidad".

Es posible habitar un número de respuestas, las que analizaremos con detalle en los próximos capítulos. Basta recordar aquí que el procedimiento de habituación en todos los casos consiste en la aplicación repetitiva de un estímulo sin asociar un reforzamiento, y por supuesto en la medición de una respuesta asociada a la estimulación.

R E S U M E N

1.- El aprendizaje se define como una modificación conductual relacionada con una práctica y no producida por fatiga, adaptación, procesos patológicos o ingestión de sustancias.

2.- El condicionamiento clásico involucra una sustitución de estímulos, en la cual un estímulo que no provoca ninguna respuesta específica llega a hacerlo a través de un procedimiento de asociación con otro estímulo que sí provoca una respuesta específica.

3.- En el condicionamiento instrumental, las respuestas que emite el sujeto involucran una modificación en el ambiente, que tiene como consecuencia el alterar las probabilidades de emisiones subsecuentes.

4.- La habituación es un proceso de aprendizaje en el cual la repetición monótona de un estímulo provoca la disminución de una respuesta, siendo ésta específica y dependiente de los parámetros del estímulo repetido.

CAPITULO II

ACTIVIDAD ELECTRICA EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

CAPITULO II

II.- ACTIVIDAD ELECTRICA EN EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL.

La finalidad de este capítulo es el análisis de la actividad eléctrica del cerebro y de los sistemas reguladores de esta actividad.

A) ACTIVIDAD ELECTRICA ESPONTANEA.

En 1875 Caton en un artículo titulado "Las corrientes eléctricas del cerebro", describe los registros de la actividad eléctrica de ese organo, en forma de fluctuaciones oscilantes de potenciales con una magnitud del orden de microvoltios (μ v.) Este descubrimiento fué confirmado años después por Neminsky quien encuentra que en perros las oscilaciones son mas o menos ritmicas y tienen dos tipos de frecuencias.

En 1929 Hans Berger, publica los registros obtenidos en humanos en donde se observa una actividad eléctrica similar a la estudiada por Neminsky en los perros, estableciendo que unas oscilaciones ocurren a frecuencias de 8-13 ciclos por segundo (c.p.s.) "ritmo alfa" y otras, a mayor frecuencia "ritmo beta". Berger, al conjunto de estas oscilaciones espontáneas registradas extracranealmente las denomina:; Electroencefalograma (EEG).

Es a partir de los trabajos de Berger que el estudio del EEG se desarrolla apoyado en los logros de la tecnología electrónica.

Así, en la actualidad se han podido identificar diferentes ritmos EEG además del alfa y beta.

Schwab (1951) menciona los siguientes:

| RITMO | FRECUENCIA |
|-----------|------------------|
| 1.- DELTA | 0.5 a 3.5 c.p.s. |
| 2.- THETA | 4 " 7 " |

| RITMO | FRECUENCIA |
|-----------------------|----------------|
| 3.- ALFA | 8 a 13 c.p.s. |
| 4.- INTERMEDIO RAPIDO | 14 " 17 " |
| 5.- BETA | 18 " 30 " |
| 6.- MUY RAPIDO | mayor que 30 " |

La distribución de estos ritmos en las diferentes áreas cerebrales no es igual, así las porciones posteriores presentan con más frecuencia ritmo alfa, el que tiende a disminuir en las porciones anteriores (Milnarich, 1958).

Por otro lado, la actividad electroencefalográfica no es estática sino más bien dinámica, y resulta de una multitud de factores, por ejemplo, el mismo Berger (1929) observó que en un sujeto humano normal con los ojos cerrados y en estado de reposo, aparecía una actividad alfa regular, en cambio, cuando se aplicaba un estímulo o simplemente cuando el sujeto abría los ojos, la actividad se convertía en beta.

Rheinberger y Jasper (1937) hacen una observación similar en gatos; si el animal se encontraba relajado y aparentemente dormido, registraban una actividad EEG lenta, regular y de un voltaje que oscilaba entre 100 a 200 μ v. Si estimulaban a su sujeto, aparecía un ritmo rápido (20 a 50 c.p.s.) irregular con un voltaje de 30 a 50 μ v. Este cambio fué denominado por los mismos autores como un "patrón de activación".

Este patrón de activación se presenta también durante el estado de alerta, durante la atención y cuando el sujeto se prepara para dar un movimiento (Rheinberger y Jasper, 1937), por lo que también se le conoce como; reacción de alerta, desincronización electroencefalográfica, bloqueo del ritmo alfa.

La desincronización electroencefalográfica se manifiesta en forma más significativa en el área cortical relacionada con la modalidad del estímulo, aunque si éste es muy intenso, se observa una generalización a otras áreas. La duración de la desincronización es mayor que la duración del estímulo que la

produce y se relaciona en forma proporcional con la intensidad del mismo (Rheinberger y Jasper, 1937).

Otro de los factores que se relacionan con el EEG es la edad del sujeto, y se puede considerar como un índice de la maduración del Sistema Nervioso Central (Milnarich, 1958).

El EEG de un recién nacido se compone de ondas muy lentas (0.5 c.p.s.) irregulares, de voltaje moderado con ondas rápidas superpuestas. A los tres meses pueden registrarse ritmos de 4-5 c.p.s. y cuando el sujeto tiene un año de edad se empieza a observar una actividad de 5-8 c.p.s. Conforme el sujeto madura, la actividad EEG se vuelve más rápida y de menor voltaje de tal manera que después de los 15 años, el trazo EEG está formado primordialmente por ondas de 8-13 c.p.s. en las condiciones mencionadas previamente.

Durante el sueño, se producen cambios electroencefalográficos muy característicos, a tal grado, que esto ha permitido un mejor estudio de los mecanismos responsables del mismo. En las primeras etapas del sueño (Milnarich, 1958) la actividad EEG es lenta y de alto voltaje sobretodo en las porciones anteriores del cráneo. Intercalados con esta actividad aparecen trenes de ritmo alfa. Conforme el sueño es más profundo, se empiezan a registrar ondas de mayor voltaje y al mismo tiempo husos de 14 c.p.s. Durante la siguiente fase de sueño el registro está formado por ondas lentas (4-7 c.p.s.). Sin embargo, en la siguiente fase la actividad se vuelve de mayor frecuencia y menor voltaje a pesar de que el sujeto siga dormido. Esta actividad desincronizada durante el sueño se ha relacionado con los "ensueños" y se le llama "sueño paradójico".

Otro de los factores que alteran el EEG es la actividad cognitiva, Kennedy et. al. (1966) reportan que durante el pensamiento, se registra un ritmo de 10 c.p.s. denominado Kappa.

La actividad eléctrica espontánea de algunas estructuras subcorticales presenta características diferentes a la actividad EEG registrada con electrodos extracraneales. Pagano y

Gault (1964) reportan que los registros obtenidos con electrodos implantados en la amígdala están formados por oscilaciones de frecuencias altas (más de 30 c.p.s.) que parecen correlacionarse con el estado de alerta conductual.

Por otro lado, Green y Arduini (1954) encuentran actividad theta en el hipocampo casi siempre relacionada con desincronización cortical. Esta actividad del hipocampo se manifiesta aplicando un estímulo sensorial al sujeto. De la misma manera, registran desincronización hipocámpica que precede a una actividad lenta y con espigas en la corteza.

B) ACTIVIDAD ELECTRICA PROVOCADA.

Un potencial provocado de acuerdo con Chang (1965) es cualquier cambio eléctrico detectable en cualquier parte del cerebro resultante de la estimulación de un organo sensorial, un nervio sensorial, un punto en la vía sensorial o cualquier estructura relacionada con el sistema sensorial.

El potencial provocado, difiere de la actividad espontánea en que:

- a) Tiene una relación temporal definida con el comienzo de la estimulación, en otros términos, tiene un período de latencia.
- b) Tiene una morfología predecible y que se puede reproducir en circunstancias similares.
- c) Es registrable unicamente en una área circunscrita del sistema nervioso central.

Haremos una breve revisión de las características de los potenciales provocados en algunas estructuras de la vía visual de la auditiva y de la somática.

En general, los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación sensorial constan de dos componentes, uno de poca latencia, primario, que traduce los cambios eléctricos presinápticos y postsinápticos en las estructuras corticales y se relaciona con la vía sensorial específica. El

segundo de mayor latencia, secundario, que puede registrarse en varias áreas corticales (Galambos, et. al., 1955; Galambos, 1958; Galambos y Sheatz, 1962) y que no depende de la vía sen social específica. Este componente secundario resulta posiblemente de la actividad del sistema sensorial inespecífico relacionado con la formación reticular. (Brazier, 1960).

Potenciales provocados en la vía visual.

La respuesta cortical primaria provocada por estimulación eléctrica del nervio óptico tiene 6 deflexiones de acuerdo con Chang y Kaada (1950). La primera es una pequeña onda difásica o trifásica con muy poca latencia que posiblemente sea un artefacto de registro relacionado con la conducción electrotónica del estímulo eléctrico, Las deflexiones segunda, tercera y cuarta son positivas en la superficie y tienen forma de espigas con latencias de 1.6-1.7 mseg., 2.7 mseg., y 3.3. mseg. respectivamente; son resistentes a la acción de la novocaína, de la estri cnina y de la presión mecánica aplicada localmente sobre la corteza. Se postula (Chang y Kaada, 1950) que dichas ondas positivas resultan de la actividad en el sistema geniculo-cortical, La quinta deflexión es la más grande y varía su magnitud en rela ción directa con la intensidad del estímulo. Esta última deflexión es muy lábil, la anoxia, por un tiempo corto la depre me lo mismo que la aplicación superficial de novocaína y de pre sión mecánica. Esto permite suponer que su origen es intracortical. La sexta deflexión es negativa, de larga duración y po siblemente resulta de la actividad de las dendritas apicales. Además se registra un potencial tardío, secundario con una latencia de 70-80 mseg. y que puede ser observado en otras áreas corticales además de la visual (Brazier, 1960) este potencial se ha relacionado con la actividad del sistema sensorial inespecífico.

El registro de potenciales provocados en el cuerpo geniculado lateral por estimulación del nervio óptico está formado por dos componentes principales (Bishop y O'leary, 1942): el primero comprende los potenciales de acción que se propagan a

lo largo del tracto óptico y activan las neuronas del cuerpo geniculado lateral originando el segundo componente que es un potencial post-sináptico. Estos componentes pre y postsinápticos registrados con respecto a un electrodo indiferente, se manifiestan como deflexiones positivas en la porción anterior del cuerpo geniculado lateral, y como negativas en la porción posterior del mismo. La morfología del potencial presináptico se modifica en relación con la posición del electrodo, así, cuando este penetra en la capa celular del cuerpo geniculado lateral, ~~se~~ se vuelve difásico; y se vuelve trifásico cuando el electrodo pasa por el tracto óptico.

Potenciales provocados en la vía auditiva:

En la corteza auditiva con un electrodo superficial, se registra un potencial con una latencia de aproximadamente 8 mseg. provocado por un sonido intenso (Brazier, 1960). La latencia del potencial guarda una relación inversa con la intensidad del estímulo. Este potencial presenta una primera fase positiva que representa la suma algebraica de los impulsos que vienen a la corteza cerebral desde cuerpo geniculado medial (Brazier, 1960). La segunda fase es negativa y refleja la depolarización de las neuronas corticales.

Cuando pudieron efectuarse registros en "animales crónicos", es decir, no anestesiados y conductualmente activos, se observó además de los dos componentes anteriormente descritos, un potencial tardío secundario que no depende de la integridad de las vías auditivas específicas sino de la actividad del llamado sistema inespecífico o polisensorial.

La investigación de los potenciales registrados en las primeras porciones de la vía auditiva (en la ventana redonda por ejemplo), despertó mucho interés debido a que los primeros componentes pueden registrarse en animales muertos y únicamente traducen las características de los receptores (transductores) auditivos. Esto es lo que se conoce como componente microfónico (M). Las ondas que siguen a este microfónico coclear se conocen como deflexiones N1 y N2 y representan los cambios eléctricos en el nervio auditivo y en la primera neurona de la vía

sensorial.

Potenciales provocados en la corteza somática.

Uttal y Cook (1964) registran un potencial en la corteza cerebral somática provocado por la estimulación del nervio mediano en humanos. Este potencial consta de tres ondas, las primeras dos son positivas y de corta latencia con una duración de 6.4-9.6 mseg. para la primera y de 16.0-19.2 mseg. para la segunda. La tercera onda es trifásica, negativa-positiva-negativa, con una latencia para el primer pico negativo de 88-135 mseg., para el positivo de 135 a 200 mseg. y para el segundo pico negativo de 209 a 385 mseg.

C) SISTEMAS REGULADORES DE LA ACTIVIDAD ELECTRICA ESPONTANEA Y PROVOCADA.

En 1935 Bremer, descubre que la sección del tallo cerebral a nivel ~~intercolicular~~ ^{intercolicular} en gatos, provoca que el animal manifieste los signos conductuales y electroencefalográficos característicos del sueño. La aplicación de estímulos sensoriales no logra despertar al animal y su actividad electroencefalográfica permanece lenta, sincrónica y de alto voltaje. A esta preparación Bremer la llama "cerveu isole". En cambio, si el corte se hace a nivel del primer segmento cervical ("encephale isole") el animal no presenta signos de sueño sino que mantiene un estado de alerta conductual ~~normal~~ y su actividad electroencefalográfica es rápida y de bajo voltaje.

En 1949 Moruzzi y Magoun, al estimular la formación reticular medial bulbar y del tegmento mesencefálico, observan que la actividad electroencefalográfica se desincroniza obteniéndose un ritmo rápido y de bajo voltaje semejante al patrón de activación de Rheinberger y Jasper (1937). La frecuencia de estimulación óptima para obtener este efecto era de 100 a 300 c.p.s. y aparentemente la activación se generalizaba a toda la corteza aunque era más pronunciada en el hemisferio ipsilateral. Si la estimulación se aplica con frecuencias bajas se produce

el cuadro opuesto, es decir, sincronización electroencefalográfica (Favale, et. al., 1959).

El descubrimiento de Moruzzi y Magoun de un sistema que al ser estimulado con alta frecuencia provocaba una alteración en el EEG semejante a la observada durante la vigilia y el hecho de que esta activación cursara por un sistema independiente al de las vías sensoriales específicas los llevó a denominarlo un "sistema reticular activador ascendente" cuyo funcionamiento parece incrementar la reactividad cortical (Moruzzi y Magoun, 1949).

Por otro lado, los estudios de Dempsey y Morison (1942) en los que se descubre que la estimulación de los núcleos talámicos mediales produce una actividad electroencefalográfica lenta y de alto voltaje semejante a la observada en la preparación "cerveu isole" de Bremer sugieren que la porción talámica del sistema polisensorial produce un decremento de la reactividad cortical. En estas estructuras también se observa el hecho de que la frecuencia de estimulación es muy importante ya que a bajas frecuencias se produce sincronización y a altas frecuencias desincronización. Los efectos producidos por la estimulación talámica son exclusivos de algunas áreas así, Jasper (1949) describió que la actividad sincronizada de la corteza cerebral no era alterada por la estimulación de los núcleos talámicos relacionados con los sistemas sensoriales específicos. En cambio, si era alterada por estimulación en la región intralaminar talámica, la que con frecuencias mayores de 50 c.p.s. producían desincronización electroencefalográfica.

Una de las objeciones importantes a estos resultados se origina por la falta de datos anatómicos precisos que indiquen una proyección de los núcleos talámicos del sistema polisensorial a la corteza cerebral. Sin embargo, estas conexiones que parecen ser "muy difusas" se ponen en evidencia al estimular eléctricamente dichos núcleos, obteniéndose potenciales provocados en casi todas las áreas corticales. Estos potenciales que son negativos cuando el electrodo de registro está coloca-

do en la superficie siguen la frecuencia de estimulación y aparecen con una latencia de 20-35 mseg. Son más aparentes en la corteza homolateral y más fácilmente provocados por frecuencias bajas de estimulación entre 5 a 15 c.p.s. (Dempsey y Morison, 1942; Morison y Dempsey, 1942; Jasper, 1949).

Puede decirse entonces, que aparentemente hay un sistema que tiende a aumentar la actividad (facilitación) de las neuronas del Sistema Nervioso Central, que es el sistema activador ascendente formado principalmente por la formación reticular mesencefálica que parece tener una acción tónica sostenida (Sharpless y Jasper, 1956) producida posiblemente por una serie de estímulos iterativos constantes como la concentración sanguínea de O₂ o de CO₂ de glucosa y de algunas hormonas y otro sistema (talámico difuso) que parece actuar de manera fásica (Sharpless y Jasper, 1956) siendo sus efectos más restringidos que los de la formación reticular, y que tiende a disminuir (inhibición) la actividad de las neuronas del sistema nervioso central.

Este tipo de influencias facilitatorias o inhibitoras también se han estudiado en relación con la actividad eléctrica provocada, por ejemplo, la estimulación eléctrica de la formación reticular inhibe el componente secundario del potencial provocado en la corteza por la estimulación talámica (Jasper, 1949). Esta inhibición ha sido demostrada en la onda secundaria del potencial provocado en el núcleo gracilis, en el cuerpo geniculado lateral (Hernández-Peón, et. al., 1956a) y en las vías auditiva y esplácnica visceral (Hernández-Peón, 1955).

El efecto inverso se observa consecutivamente a la lesión de la formación reticular mesencefálica. La onda secundaria del potencial provocado en el núcleo sensorial del trigémino aumenta permaneciendo inalterada la onda presináptica (Hernández-Peón, 1955; Hernández-Peón, et. al., 1956a). De la misma manera, la lesión de la formación reticular rostro-pontina induce un gran aumento en los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación eléctrica de los núcleos

talámicos (Demetrescu, et. al., 1965).

Recientemente se han descrito datos que indican que otras estructuras cerebrales también participan en la modulación de la reactividad cortical y sensorial. Clemente, et. al. (1959) describió que la estimulación eléctrica de la corteza cerebelosa inhibe los potenciales provocados registrados en la médula espinal a nivel C2 y C3 por estimulación eléctrica de los nervios safeno, ciático y esplácnico.

Demetrescu, et. al., 1965 y Demetrescu, 1967, reportó que la lesión del Núcleo Caudado induce un aumento en los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación eléctrica del tálamo, lo que sugiere que el Núcleo Caudado (N.C.) tiene una acción inhibitoria. La lesión conjunta del N.C. y de la Formación Reticular (F.R.) rostror pontina hace que la magnitud del potencial sea mayor. Los potenciales provocados en la corteza cerebral por la estimulación visual, auditiva o somática sufren un decremento por estimulación previa del N.C., en cambio la estimulación previa de los núcleos talámicos de la línea media incrementan la magnitud de los mismos potenciales provocados (Demetrescu y Demetrescu, 1962). Esto sugiere que el N.C. forma parte de un sistema que se opone al sistema facilitador talámico reticular (Demetrescu, et. al., 1965).

Krauthamer y Albe-Fessard (1963) encuentran que la estimulación eléctrica de la porción dorsolateral de la cabeza del N.C. inhibe los componentes secundarios de los potenciales provocados por estimulación auditiva, visual o somática. Este efecto inhibitorio es máximo de 30 a 50 msec. después de la estimulación y persiste por 130 a 150 msec. No se observa el mismo efecto por la estimulación del putamen, del clástrum o de la porción medial de la cabeza del N.C. La estimulación efectiva del N.C. no altera los componentes primarios de dichos potenciales. El efecto inhibitorio sobre la magnitud de los potenciales provocados por la estimulación eléctrica del N.C. es bloqueado al inyectar pequeñas cantidades de estricnina intravenosa (Krauthamer, 1963).

El hecho de que la inhibición por la estimulación del N.C. sólo afecte los componentes secundarios de los potenciales provocados por estimulación sensorial, sugiere que su acción es sobre el sistema sensorial inespecífico, y además como esta acción se bloquea por la estrocinina probablemente se trate de una inhibición postsináptica.

Datos de la existencia de conexiones del sistema polisensorial con el N.C. se muestran en los trabajos de Kaji, et. al., (1968) quienes descubrieron que la estimulación a baja frecuencia del tálamo (núcleos intralaminares) provoca una respuesta eléctrica en el N.C. consistente en dos componentes, uno grande y el otro más reducido de signo positivo. Encuentra además que el componente mayor se suprime por la estimulación con alta frecuencia de la F.R. mesencefálica.

Por otro lado, Jhonson (1961) reporta que fibras del núcleo dorsomedial del tálamo van al núcleo ventral anterior, al núcleo reticular y al N.C. También el núcleo Centro Mediano manda fibras al N.C. El núcleo dorsal ventral lateral del tálamo se proyecta a los núcleos mediales e intralaminares del tálamo y estos a su vez al N.C. De esta manera se establece una conexión directa entre tálamo dorsal y el N.C. a través del núcleo reticular (Johnson, 1961).

El N.C. se conecta también con la corteza cerebral (Butkhuzi, 1965; Rocha-Miranda, 1965). Buchwald, et. al., (1961a, 1961b, 1962, 1964), Heuser, et. al., (1961), Horvath, et. al., (1964) descubren que la estimulación del N.C. provoca respuestas en forma de huso en la corteza cerebral. Estos cambios eléctricos son de baja frecuencia y de alto voltaje. La estimulación sostenida a bajas frecuencias del N.C. provoca una sincronización cortical, en cambio, si el estímulo es de alta frecuencia, la actividad cortical se desincroniza.

Los husos corticales producidos por la estimulación del N.C. son inhibidos por la estimulación previa con alta frecuencia de la F.R. mesencefálica. Del hipocampo, del globus pallidus, de los campos de Forell, del núcleo centro mediano y del

cuerpo geniculado lateral (Buchwald, et. al., 1961a, 1961b, 1962; Heuser, et. al., 1961). La lesión del núcleo ventral anterior talámico abole los husos corticales (Heuser, et. al., 1961). Se postula (Heuser, et.al., 1961) la existencia de un circuito Núcleo Centro Mediano-Núcleo Caudado-Núcleo Ventral Anterior que interviene en la producción de los husos y que inhibe a la formación reticular. Sin embargo, en otros trabajos (Laursen, 1961a, 1961b) estos resultados no se confirmaron.

R E S U M E N

- a) La actividad eléctrica espontánea del cerebro consiste en oscilaciones eléctricas que se han categorizado como ritmos, de pendiente de su frecuencia y voltaje. Estos ritmos sufren variaciones dependiendo del lugar de registro y de la situación conductual de sujeto.
- b) La actividad eléctrica provocada se refiere a los cambios eléctricos detectables que guardan una relación muy estrecha con una estimulación previa y tienen una morfología específica. Los potenciales provocados en corteza cerebral tienen varios componentes, primero, un componente relacionado con la actividad pre sináptica seguido de otro componente postsináptico y una onda secundaria de gran latencia relacionada con la actividad del sistema polisensorial.
- c) Existen varios sistemas neuronales que modulan la actividad eléctrica espontánea y provocada en el sistema nervioso. Los más importantes son:
- 1.- Formación Reticular del Tallo Cerebral.
 - 2.- Formación Reticular Talámica.
 - 3.- Núcleo Caudado.

CAPITULO III

ELECTROFISIOLOGIA DEL APRENDIZAJE

CAPITULO III

III.- ELECTROFISIOLOGIA DEL APRENDIZAJE.

En este capítulo se analizan los cambios de la actividad eléctrica espontánea y provocada del Sistema Nervioso Central durante algunos procesos de aprendizaje.

Se inicia con algunas consideraciones en relación con el proceso de la habituación, enseguida se mencionan algunos de los trabajos relacionados con el condicionamiento clásico y con el instrumental y por último se analizan las investigaciones que ha correlacionado datos electrofisiológicos con conductas tan complejas como las de toma de decisión, expectancia e incertidumbre.

A) HABITUACION.

Se califica de habituación a la disminución o a la falta de respuesta a un mismo estímulo que se ha presentado en la misma situación repetitivamente. Este cambio puede manifestarse tanto conductual como electroencefalográficamente.

1.- ACTIVIDAD ESPONTANEA (EEG) DURANTE LA HABITUACION;

En los mamíferos superiores, las primeras aplicaciones de un estímulo producen una clara desincronización electroencefalográfica generalizada a toda la corteza (Rusinov, 1960; Kogan, 1960). La duración, la intensidad y la generalización de la desincronización parecen depender de la intensidad (Reinberger y Jasper, 1937) y del significado (Jasper y Cruickshank, 1937) del estímulo, así como de la importancia filogenética del mecanismo sensorial específico activado (Jasper y Cruickshank, 1937). Si se continua la estimulación sensorial sin asociarla con algún otro estímulo que active un mecanismo sensorial fundamental para la supervivencia del animal, se observa, que el patrón de activación se empieza a restringir a las áreas corticales específicas más directamente relacionadas con la

modalidad del estímulo, para enseguida dejar de presentar aún en estas áreas (Apelbaum, et. al., 1959; Morrell y Morrell, 1960; Apelbaum, et. al., 1960). En esta situación la aplicación del estímulo ya no provoca desincronización electroencefalográfica. Sin embargo, en esta condición de falta de respuesta, ésta reaparece por la aplicación de otro estímulo sensorial de modalidad distinta al primero o bien simplemente que difiera en alguno de los parámetros de este último (Sharpless y Jasper, 1956). Apelbaum, et. al. (1959;1960) en gatos con electrodos cronicamente implantados en la corteza somatosensorial obtuvo desincronización electroencefalográfica al aplicar un tono de 200 c.p.s., y después de varias repeticiones del mismo tono, el EEG deja de desincronizarse. Este efecto se generaliza a estímulos muy similares, es decir, tonos de frecuencias parecidas al de 200 c.p.s. Sin embargo, la aplicación de un tono con frecuencia relativamente alejada del de 200 c.p.s. provocaba el bloqueo del ritmo alfa. El margen de frecuencias que no provocan desincronización se puede extender utilizando el mismo proceso de repetición de estímulos para frecuencias cada vez más alejadas de la original (Apelbaum, et. al., 1959).

Sharpless y Jasper (1956) estudiaron, en gatos con electrodos cronicamente implantados la habituación de la reacción de alerta o del despertar (bloqueo del ritmo alfa) ante diferentes manipulaciones de estímulos. Descubrieron que la repetición de un mismo tono a un animal dormido que inicialmente producía una reacción del despertar muy duradera, dejaba de hacerlo después de 20 a 30 aplicaciones. El fenómeno se desarrolla aún utilizando intervalos de varios minutos entre las presentaciones del estímulo y puede persistir por horas y aún días. Esta habituación es específica para el tono utilizado, y más aún para el patrón de estimulación ya que si aplicaban durante 4 segundos una serie de tonos que variaba en su frecuencia en forma ascendente y se repetía la presentación hasta lograr la habituación de la reacción del despertar, bastaba cambiar el patrón (presentarlo en forma descendente) para

provocar nuevamente la reacción del despertar.

Estos autores describen la existencia de dos tipos de reacción de alerta, una; de corta latencia y de pequeña duración, reacción fásica, y otra de mayor latencia y de larga duración que persiste por un tiempo grande después del término de la estimulación (reacción tónica). La reacción tónica es más susceptible de habituarse, en cambio, la fásica es más resistente. La habituación de la reacción de alerta no depende de cambios relacionados con el sistema auditivo específico, puesto que es posible seguir registrando potenciales provocados en corteza auditiva específica, al mismo tono que por haberse repetido varias veces ya no provoca la desincronización EEG-generalizada (Sharpless y Jasper, 1956). La especificidad de la habituación a una determinada frecuencia es inafectada por la ablación completa de todas las áreas corticales auditivas y estructuras corticales adyacentes, en cambio, la discriminación entre patrones tonales puede ser abolida por esta destrucción cortical (Sharpless y Jasper, 1956). O\o

Se postula (Sharpless y Jasper, 1956) que la reacción de alerta tónica está relacionada y mediada por las porciones inferiores del sistema reticular ascendente que es capaz de habituarse selectivamente para un modalidad de estimulación sensorial.

Además de la habituación relacionada con el bloqueo del ritmo alfa, se ha reportado (John y Killam, 1959) un proceso similar en el caso de las respuestas de reclutamiento, así, las primeras aplicaciones de un tren de destellos con una frecuencia de 10 c.p.s. provocan respuestas en forma de potenciales que siguen la frecuencia de estimulación, si el tren se repite un número suficiente de veces en forma aislada estas respuestas dejan de presentarse.

Por otro lado, la actividad de algunas estructuras subcorticales parecen seguir el mismo proceso. Por ejemplo, Green y Ardini (1954) encuentran que la actividad theta del hipocam

P. H. Ardini

po puede desaparecer ante la repetición monótona del mismo estímulo.

2.- ACTIVIDAD PROVOCADA DURANTE LA HABITUACION.

Existe una gran cantidad de trabajos relacionados con el estudio de la habituación utilizando la técnica de registro de potenciales provocados.

Se ha supuesto; que un aumento en la magnitud de un potencial provocado, registrado con un macroelectrodo refleja un aumento correlativo de la actividad neuronal. De la misma manera, una disminución de esta actividad se refleja en un decremento del potencial. En realidad, no hay pruebas suficientes de esta suposición. De acuerdo con John, et. al. (1964) un "macropotencial" representa la suma de potenciales lentos de un gran número de dendritas en un espacio de tres dimensiones y por lo tanto, puede reflejar alguna irregularidad estadística resultante de un promedio espacial. La actividad unitaria observada por un microelectrodo no necesariamente manifiesta estas propiedades de promedio y por lo tanto, puede no tener relación con el macropotencial.

Jasper, et. al. (1960) encuentra que en condiciones de excitación o de inhibición de la corteza cerebral, la actividad unitaria no parece relacionarse en forma simple con dicha condición.

Buchwald, et. al. (1965) registrando con microelectrodos describe cambios de la actividad unitaria durante un proceso de condicionamiento, sin hallar cambios en la actividad electroencefalográfica registrada con macroelectrodos en las mismas estructuras.

Sin embargo, Albe-Fessard, et. al. (1960a; 1960b) describieron cierta relación entre cambios en la actividad unitaria del N. C. ante la estimulación sensorial y los macropotenciales registrados en las mismas condiciones.

Gogolák, et. al. (1968) reportan que la descarga de neuronas en el Septum del conejo está relacionada con la actividad theta del hipocampo esta última registrada con macroelectrodos.

La serie de trabajos anteriormente mencionados indican que la actividad unitaria puede o no tener una relación directa con las características de los macropotenciales; posiblemente las divergencias estriban en la utilización de diferentes procedimientos de análisis. Así John, et. al. (1964) concluyen que para establecer la existencia y las características de la relación entre la actividad unitaria y los macropotenciales de una determinada área, es necesario utilizar procedimientos de análisis más completos. Por ejemplo, hacer el análisis del promedio de descarga de un grupo de células o de una sola en relación al tiempo. Podría aumentarse esta conclusión diciendo que el análisis deberá plantearse en términos de una manipulación estadística que permita el estudio de la actividad de una muestra neuronal en base a una consideración espacio-temporal.

A pesar de la incertidumbre acerca de la relación precisa entre la actividad neuronal unitaria y las características de los macropotenciales, se acepta a manera de hipótesis de trabajo, que permite continuar el análisis de los cambios conductuales, que una mayor magnitud de los macropotenciales traduce un incremento de la actividad neuronal y viceversa.

La repetición del mismo estímulo en la misma situación ambiental va seguida de una falta de respuesta somática y vegetativa (habituaición) que se correlaciona con una disminución de los macropotenciales provocados. Este fenómeno de habituación se lleva a cabo en prácticamente todos los sistemas sensoriales específicos hasta hoy estudiados (Hernández-Peón, 1960).

Brust-Carmona y Hernández-Peón (1959) describieron que los potenciales provocados en la médula espinal por la estimulación eléctrica cutánea de baja intensidad (esta intensidad aplicada a un humano le produciría una sensación "táctil") disminuyen con la repetición monótona del mismo estímulo.

Hernández-Peón, et. al. (1958) observan que en gatos con macroelectrodos crónicamente implantados en la cinta óptica, en el cuerpo geniculado lateral, en la corteza visual y en la F.R.

mesencefálica, la aplicación aislada de destellos produce los potenciales provocados típicos de estas regiones. Sin embargo, la repetición de los mismos destellos a intervalos de 5 a 8 segundos va seguida de una disminución de la magnitud de dichos potenciales en todas las regiones mencionadas excepto en la primera. También Macabar, et. al. (1963) y Hall (1968) observan una disminución en los potenciales provocados en la corteza visual de ratas por la repetición de un estímulo luminoso.

Hernández-Peón, et. al. (1957a) obtiene un decremento significativo de los potenciales provocados ante estimulación sonora repetitiva en el Núcleo Coclear, en la corteza auditiva (Hernández-Peón, 1960). ^{en el cuerpo geniculado medial (Hernández-Peón, 1960)} Geršhuni, et. al. (1960) registran decrementos de potenciales provocados en la misma situación en toda la vía auditiva inclusive a partir de la primera neurona de ésta. Este hecho indica que el fenómeno de habituación se puede iniciar a partir del mismo receptor, modulando de esta manera, la entrada sensorial a estímulos de acuerdo con su significancia. Existen datos para pensar que esta disminución a partir del receptor se relaciona con una activación de mecanismos ~~parareceptores~~. ^{receptores}

Sin embargo, los estudios de Hall (1968), de Marsh y Worden (1964), de Wickelgren (1968) y de Worden y Marsh (1963) indican que una disminución significativa de potenciales auditivos sólo puede ser registrada en el Cuerpo Geniculado Medial y en la Corteza Auditiva pero no en el Núcleo Coclear, Oliva Superior ni en el Colículo inferior. Todos los autores coinciden en que el mayor decremento se observa en el componente secundario de los potenciales corticales (Hernández-Peón, et. al., 1958; Hernández-Peón, 1960; Key, 1965; Hall, 1968; Wickelgren, 1968).

Los datos de que la habituación es más rápida en el sistema polisensorial (relacionado con la F.R.), que en los sistemas sensoriales específicos, que la habituación se lleve a cabo aún en animales decorticados (Brust-Carmona y Hernández Peón, 1959) que el componente secundario de los potenciales

Hernández-Peón
1960

potenciales en
orden cronológico

sea el más lábil y que en animales anestesiados sea imposible observar este proceso (Brust-Carmona y Hernández-Peón, 1959) sugieren que el sistema polisensorial y principalmente la F.R. tenga un papel preponderante en el proceso de la habituación. Evidencias más directas que apoyan esta hipótesis son; que la lesión de la formación reticular protuberancial abole la habituación del nistagmus post-rotatorio (Brust-Carmona, 1958); que la lesión de la F.R. mesencefálica abole la habituación de potenciales provocados en el Núcleo Sensorial del trigémino por estimulación del nervio infraorbitario (Hernández-Peón, 1955) y en el Núcleo Coclear por estimulación auditiva (Bach-y-Rita, et. al., 1961). En contraste, la estimulación de esta estructura produce un efecto opuesto (Hernández-Peón, et. al., 1957b; Bach-y-Rita, et. al., 1961). Un hecho aparentemente contradictorio es que la estimulación eléctrica experimental de la F.R. produzca una disminución de potenciales provocados mientras que estos aumenten durante la reacción del despertar que también involucra una activación de esta misma estructura, esto sugiere que la estimulación eléctrica experimental actúa en forma indiferenciada mientras que la activación "natural" tiene un efecto específico produciendo un aumento en la magnitud de los potenciales provocados por estimulación "significativa" para el sujeto inhibiendo a los potenciales provocados por estimulación no significativa. Esto se pone de manifiesto en los estudios de Hernández-Peón, et. al, (1956b; 1957b; 1959; 1961a; 1961b) y Palestini, et. al. (1959) quienes encuentran que los potenciales provocados en la vía visual, en el Núcleo Coclear, en el Bulbo Olfatorio, en el Núcleo Espinal sensitivo del trigémino, en la columna lateral de la médula espinal y en la F.R. disminuyen de magnitud si el sujeto pone "atención" a un estímulo distinto del aplicado.

En estudios realizados en humanos, Satterfield, (1965) reporta un aumento en la magnitud de los potenciales provocados

en la corteza cerebral por la estimulación auditiva cuando el sujeto atiende al estímulo. Spong, et. al. (1965) estudian un fenómeno de atención selectiva en humanos aplicando estímulos fóticos y sonoros en forma simultánea y pidiéndole al sujeto que atienda a unos u otros en forma alternativa. De esta manera observa un aumento en el potencial cortical provocado por el estímulo que el sujeto atendía con una disminución simultánea del potencial ante el estímulo no atendido.

Una de las características fundamentales de la habituación es que constituye un fenómeno reversible, es decir variaciones de las condiciones de estimulación producen la reaparición de la respuesta previamente habituada (deshabitación). Esto indica que el proceso de la habituación resulta de un cambio plástico reversible del sistema nervioso y no como resultado de "fatiga" o adaptación.

La deshabitación se logra;

a) Dejando de estimular al sujeto durante un lapso de tiempo relativamente largo (Hernández-Peón, et. al., 1957a).

b) Aplicando una estimulación repentina de mayor intensidad (Hernández-Peón, et. al., 1957a) u otro estímulo sensorial de mayor "significado".

c) Asociando el estímulo iterativo con otro estímulo in condicionado (Galamos, 1958; Palestini, et. al., 1959; Hernández-Peón, 1959; Hernández-Peón, 1960).

d) Lesionando el tegmento mesencefálico (hernández-Peón, et. al., 1956a; 1957a).

e) Anestesiando al sujeto (Brust-Carmona y Hernández-Peón, 1959).

3.- ACTIVIDAD UNITARIA DURANTE LA HABITUACION.

Existen trabajos en los cuales se ha tratado de relacionar el proceso de habituación, con cambios en la actividad

unitaria.

Jasper, et. al. (1960) hicieron registros mediante microelectrodos de unidades neuronales de la corteza cerebral durante la repetición monótona del mismo estímulo. Observaron que la actividad en algunas neuronas decrece mientras que en otras no hay cambios aparentes.

Horn y Hill (1964) en conejos anestesiados con uretano y pentobarbital sódico registran mediante microelectrodos la actividad de unidades del tallo cerebral, observando que la aplicación repetitiva de estímulos sensoriales con intervalos de hasta dos segundos provocaron la desaparición o la disminución de las descargas neuronales. En cambio, la aplicación de un estímulo nuevo en esta situación pudo hacer que las neuronas descargaran nuevamente. Consecutivamente a la suspensión de la estimulación, las neuronas previamente habituadas volvían a responder si bien se observaron otras que no se recuperaron.

Buchwald, et. al., (1965) observaron que la actividad unitaria registrada en el cuerpo geniculado medial y en el núcleo Ventral Postero Lateral disminuye en el proceso de habituación. El mismo registro en el núcleo Anterior Ventral no ofrece cambio.

R E S U M E N

a) El fenómeno de habituación electrofisiológica involucra la desaparición o la reducción de una respuesta eléctrica por la repetición monótona del mismo estímulo.

b) El proceso se ha podido observar registrando la actividad espontánea (EEG), los potenciales provocados o la actividad unitaria.

c) La habituación se manifiesta tanto en las estructuras corticales, como en las subcorticales, en la vía sensorial específica y en la inespecífica. Todavía se discute a qué nivel de la vía específica se empieza a manifestar el fenómeno. Existen evidencias que indican que es a nivel de la primera neurona.

d) Las estructuras corticales parecen no regular el proceso de la habituación. En cambio, sí, el sistema polisensorial en particular relacionado con la F.R.

e) La habituación es un fenómeno plástico del sistema nervioso en cuanto que:

- 1.- Depende de los parámetros del estímulo repetitivo y específico para éste.
- 2.- Tiene cierta permanencia temporal.
- 3.- Desaparece utilizando procedimientos de deshabituación.

B) CAMBIOS ELECTROFISIOLOGICOS DURANTE EL CONDICIONAMIENTO CLASICO Y EL CONDICIONAMIENTO INSTRUMENTAL.

1.- ACTIVIDAD ESPONTANEA DURANTE EL CONDICIONAMIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL.

Un primer estudio de los cambios de la actividad eléctrica del cerebro durante la asociación temporal de dos estímulos (condicionamiento) fué realizado en 1935 por Durup y Fessard. Estudiaron los registros de la desincronización electroencefalográfica, en humanos, provocada por la estimulación fótica. Para hacer el registro permanente de la actividad electroencefalográfica del sujeto, utilizaron una cámara fotográfica que era activada momentos antes de aplicar el estímulo fótico. Después de varias fotografías observaron que bastaba el ruido de la cámara al activarse para producir los mismos cambios en el registro del EEG antes privativos de la luz.

Este descubrimiento accidental indicó que la actividad del EEG puede condicionarse utilizando el procedimiento clásico o Pavloviano. Esta observación ha sido confirmada en innumerables trabajos (Galeano, 1963). Morrell (1958) por ejemplo trabajando con monos, asociaba una luz (estímulo incondicionado) que producía una desincronización del EEG, con un tono (estímulo condicionante) que no la producía. Este investigador encontró que después de varios apareamientos bastaba aplicar el tono para producir el bloqueo del ritmo alfa. Beck, et. al. (1958) encontraron resultados semejantes en gatos asociando un sonido con un choque eléctrico. Iwawa (1950) en estudios realizados en humanos observó que consecutivamente a varias asociaciones de ^Ael sonido de un metrónomo con una luz que aparecía 20 segundos después de aplicado el sonido (E.C.), éste, era capaz de producir la desincronización del EEG que antes de las asociaciones sólo era producida por la luz. Sin embargo, esta desincronización se presentaba con un retardo de 20 segundos, es decir, con el mismo intervalo utilizado en las asociaciones. 0,0

En otros estudios (Kogan, 1960; Rusinov, 1960) se reporta que la desincronización del EEG generalizada a toda la corteza cerebral situación que ocurre con las primeras asociaciones, se va localizando a las áreas corticales específicas a medida que el proceso de condicionamiento continua. El condicionamiento del bloqueo del ritmo alfa sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual (Galeño, 1963). Así, en el proceso de extinción, la desincronización producida por el E.C. deja de aparecer y aún más, se transforma en hipersincronización del EEG cuando la extinción es completa (Kogan, 1960). Esta hipersincronización también se generaliza a toda la corteza cerebral.

Otros estudios interesantes de los cambios que ocurren en el condicionamiento son los que han encontrado que después del reforzamiento hay una sincronización cortical generalizada (Marczynski, et. al., 1968). Esta sincronización se aumenta consecutivamente a la lesión de la región preóptica y disminuye (aumenta la frecuencia) por la lesión de los núcleos intralaminares talámicos (Sterman, et. al., 1963). Esto indica que ciertas áreas cerebrales pueden iniciar o incrementar estos efectos de sincronización. Wyrwicka (1964) describió que las estructuras hipotalámicas relacionadas con el proceso alimenticio se hipersincronizaban durante la ingestión de alimentos y que esta actividad hipotalámica se presenta también ante los estímulos que se han asociado con alimento. Al extinguirse la respuesta conductual también lo hace esta sincronización hipotalámica.

2.- ACTIVIDAD ESPONTANEA EN ESTRUCTURAS SUBCORTICALES DURANTE EL CONDICIONAMIENTO CLASICO E INSTRUMENTAL.

→ Less (1957) ha encontrado que la actividad eléctrica de la amígdala tiene una frecuencia de 40 c.p.s. durante un estado de excitación conductual. Si se asocia un estímulo condicionante cualquiera con este estado de excitación, llega un momento en el que el estímulo por sí mismo provoca la actividad amigdalina de 40 c.p.s.

Una estructura subcortical que se ha asociado en forma importante con los procesos del condicionamiento es el hipocampo. A partir del estudio de Green y Arduini (1954) que relacionó de manera inversa la actividad theta del hipocampo con la desincronización cortical, se inició un gran interés por el estudio de esta actividad hipocámpica, relacionándola con los procesos de aprendizaje.

Anokhin (1959) estudiando los cambios eléctricos cerebrales que ocurren durante el condicionamiento de prevención encontró que en la F.R. aparece una actividad eléctrica de 4 a 6 c.p.s. la que después empieza a aparecer en el hipocampo y en el tálamo medial. Anokhin postula que esta actividad se relaciona con un estado de "stress" en el sujeto (Anokhin, 1961) puesto que durante el condicionamiento alimenticio el ritmo sólo aparece durante el reflejo de orientación, en cambio en el condicionamiento de prevención el ritmo theta es más constante.

Grastyán, et. al. (1959) describieron que el ritmo theta hipocámpico se presenta cuando un E.C. provoca un reflejo de orientación, en cambio hay desincronización hipocámpica cuando no hay reflejo de orientación. Consecutivamente a las asociaciones del E.C. con un reforzamiento aparece el ritmo theta hipocámpico, el cual desaparece cuando el sujeto adquiere la conducta condicionada en forma completa (Lissak y Grastyán, 1959). Es decir, que el ritmo theta aparece únicamente en la adquisición del condicionamiento. Cualquier cambio en el proceso de condicionamiento vuelve a producir el ritmo theta hipocámpico de nuevo. Estos cambios electroencefalográficos son semejantes en un proceso de condicionamiento de defensa y alimenticio (Lissak y Grastyán, 1960). Lissak y Grastyán (1959) interpretan el ritmo theta como una actividad eléctrica relacionada con el establecimiento de nuevas conexiones en el cerebro. Sin embargo, los datos de Grastyán de que el ritmo theta desaparece al adquirir el animal las respuestas

condicionadas se han debatido (Holmes y Adey, 1960; Adey, 1961; Adey, et. al., 1960; 1962), lo mismo que su proposición de que la formación de nuevas conexiones está en relación con el ritmo theta del hipocampo. Otra de las postulaciones de Grastyán (1961) es que este ritmo theta hipocámpico tiene un efecto inhibitor sobre los componentes motores del reflejo de orientación. La relación del hipocampo con el control inhibitorio de los movimientos también ha sido encontrada por Niki (1967).

Adey (1961) estudiando la actividad hipocámpica de gatos durante el aprendizaje en laberintos encontró que la primera vez que el animal se introduce al laberinto, aparece el ritmo theta hipocámpico. Esta actividad subsiste en el hipocampo dorsal y en la corteza entorinal aún después de 1200 a 1400 asociaciones. En un estudio de Holmes y Adey (1960) se le enseñó a un gato a permanecer en una plataforma mientras que en otra se colocaba comida. El animal debía esperar de 10 a 15 segundos hasta que se bajaba un puente que le permitía dirigirse hacia el reforzamiento. En esta situación, cuando el gato se dirige hacia la segunda plataforma, se registra una actividad de 4 a 6 c.p.s. en la corteza entorinal y en el hipocampo. Esta actividad se puede extinguir dejando de aplicar el reforzamiento (Holmes y Adey, 1960). De acuerdo con Adey, la actividad theta hipocámpica se relaciona con un estado de alerta y de la dirección a una meta (Adey, et. al., 1960; 1962). En estudios recientes, Bremner (1964; 1968) observó que en las ratas el ritmo theta hipocámpico parece estar relacionado con la atención, alerta conductual y con el reflejo de orientación. La actividad rítmica theta no desaparece cuando el sujeto ha aprendido perfectamente un condicionamiento sino que subsiste durante todo el proceso; de esta manera se confirman los resultados de Adey.

Por otro lado, Pickenhain y Klingberg, (1967) observan que el ritmo theta hipocámpico aparece cuando el sujeto realiza un acto motor motivado que está relacionado con un estímulo significativo. Para este autor, la actividad theta hipocámpica se

Por otro lado, ~~Fickelheim et al. (180)~~ ^{Klinobeco et al. 1967} observan que el ritmo theta hipocámpico aparece cuando el sujeto realiza un acto motor motivado que está relacionado con un estímulo significativo. Para este autor, la actividad theta hipocámpica se relaciona con un proceso de comparación de información presente con la pasada. La actividad theta no parece ser específica del hipocampo, ya se menciona que Anokhin (38) ⁽¹⁹⁵⁹⁾ describió una actividad eléctrica similar en la F.R. aún antes de que aparezca en el hipocampo, Grastyán, ⁽¹⁹⁵⁹⁾ ^{et al.} encuentra que la actividad aparece primero en el hipocampo y después en la F.R.. Adey et al encuentran una actividad de 6 c.p.s. en el hipocampo, pero también en el subtalamo y en la F.R. mesencefálica y en la corteza sensitivo-motora. La lesión De acuerdo con Brügge ⁽¹⁹⁶⁵⁾ (17) la actividad theta del hipocampo deja de presentarse si se lesiona el Septum. Por lo tanto, ésta estructura podría ser la responsable del ritmo theta del hipocampo. Petsche, et al., ⁽¹⁹⁶⁵⁾ (16) encuentran que la descarga unitaria en la banda diagonal de Broca registrada con microelectrodos está relacionada con la actividad del hipocampo. Las unidades descargan en forma de trenes sincronizados con el ritmo theta del hipocampo. Por otro lado, la presencia de ritmos theta hipocámpico depende de una conexión intacta entre la F.R. mesencefálica, Septum e hipocampo ^(Petsche, et al., 1965) (16). De acuerdo con Petsche et al. ⁽¹⁹⁶⁵⁾ (16) la forma, la frecuencia, y la amplitud del ritmo theta están determinadas por la actividad celular del septum (parte dorsal de la banda diagonal de Broca).

La función del septum parece ser de transformación de la entrada irregular de la formación reticular aun patrón rítmico de activación, que modularía al hipocampo. Esta modulación estaría determinada por la distribución de frecuencias de disparo de las unidades del septum ^(Gogolák, et al., 1968) (15). Por otro lado, Eidelberg, et al. ⁽¹⁹⁵⁹⁾ (143) observaron que la actividad theta del hipocampo deja de aparecer después de lesionar el Fornix y el Núcleo

Centro Mediano del tálamo, en cambio, la lesión de los núcleos talámicos: anterior, ventral posterior y pulvinar no produce efecto. El autor (143) ^(Eidelberg, et al., 1959) postula la necesidad de la integridad del sistema reticular para el ritmo theta hipocámpico. Por último, Costin, et al. (171) ⁽¹⁹⁶³⁾ han encontrado cierta relación entre el Núcleo Caudado y el ritmo theta hipocámpico. La estimulación del núcleo caudado provoca ritmo theta hipocámpico sin haber desincronización cortical, 0000

RESUMEN.

- 1-. Es posible condicionar la desincronización del EEG. Este condicionamiento sigue las mismas leyes que el condicionamiento conductual.
- 2-. Se registra una sincronización cortical post-reforzamiento, posiblemente relacionada con la actividad hipotalámica, cuando se trata de reforzamiento alimenticio.
- 3-. Existe una relación entre la actividad theta del hipocampo y la actividad conductual durante el aprendizaje. Sin embargo, hay controversias acerca de las características de esta relación.
- 4-. La actividad theta del hipocampo está modulada en forma directa por el septum y probablemente por la F.R. mesencefálica, el sistema reticular activador ascendente, los núcleos talámicos y en forma tentativa también por el núcleo Caudado.

W. J. G. 1945

-41-

~~tesis J.C. 1945~~

3.- Actividad Provocada durante el condicionamiento clásico e instrumental

3) Respuestas a estímulos intermitentes.

Las investigaciones de los cambios de la actividad eléctrica de diferentes estructuras cerebrales resultante de la estimulación condicionante durante las diferentes fases del proceso de aprendizaje, ha permitido cuando menos postular que estructuras se relacionan más directamente con la adquisición de una respuesta condicionada. Además, el hecho de aplicar un estímulo intermitente, esto es, que tenga un patrón de frecuencia bien definido permite suponer que aquellas estructuras que respondan ante este patrón con una frecuencia semejante, se relacionan en forma directa con la codificación de la información asociada al patrón de estimulación condicionante.

Uno de los primeros estudios en que se utilizó este procedimiento de estimulación intermitente fué el de Livanov y Poliakov (182 ¹⁹⁴⁵). Estos investigadores utilizaron como E.I. una serie de choques eléctricos intermitentes de 3c.p.s. aplicados a la piel. El E.C. era un tren de destellos también a una frecuencia de 3c.p.s. Después de unas asociaciones E.C. - E.I. notan que empieza a aparecer en la corteza cerebral, respuestas, en forma de potenciales con una frecuencia de 3 c.p.s. ante los destellos. Además observaron que esos potenciales corticales de la misma frecuencia que el estímulo condicionante, aparecen espontáneamente en el intervalo entre las presentaciones del E.C. A este fenómeno lo llamaron "Asimilación del Ritmo", y lo interpretaron como indicación de la capacidad del sistema nervioso de generar una "representación" de una secuencia de estimulación temporal que se repite varias veces. En los mismos experimentos, los autores observaron que cuando la respuesta conductual de flexión de una extremidad provocada

- 42 -

tesis ~~J. G. nov 18-3~~

por el choque eléctrico, se producía también por los destellos. el ritmo de 3 c.p.s. empezaba a desaparecer en el período inter-estímulos y únicamente ocurría en forma constante ante los destellos. Estos potenciales eran mayores en la corteza visual durante las primeras etapas del condicionamiento pero, después, cuando el proceso de aprendizaje estaba más adelantado, las respuestas se localizaban en forma más importante en la corteza motora, la cual no había mostrado ésta actividad en las primeras asociaciones.

Morrell, et al, (103⁽¹⁹⁵⁷⁾) en un estudio posterior, describe que en gatos y en conejos la asociación de un sonido (E.C.) con un tren de destellos (E.I.) que de por sí provocaban potenciales con la misma frecuencia de estimulación, hacen que el sonido ~~que el sonido~~ provoque la misma actividad antes privativa de los destellos.

Mc. Adam, et al, (99⁽¹⁹⁶¹⁾) registrando del hipocampo, de la formación reticular mesencefálica, del N. medio dorsal talámico y de la corteza cerebral durante un condicionamiento de prevención, encuentran que sólo en el hipocampo y en la F.R. aparecen potenciales que siguen la frecuencia del E.C.. Estos únicamente aparecen durante el proceso de adquisición de la respuesta condicionada, cuando está se presenta en forma constante, los potenciales dejan de manifestarse.

Chow, et al, (142⁽¹⁹⁵⁷⁾) tratando de estudiar hasta donde los potenciales con una frecuencia similar a la del E.C., representaban la información esencial para el establecimiento de los cambios responsables del aprendizaje, diseña un experimento muy ingenioso. En gatos con electrodos crónicamente implantados en la corteza occipital, asocia un tren de destellos (E.C.) con un choque eléctrico (E.I.), hasta que el animal ante el E.C. cruzaba una barrera que lo alejaba del compartimiento en donde se realizaba la asociación. El E.C. provocaba una actividad intermitente en la corteza occipital con la misma frecuencia que la estimulación. Después de que

el gato presentaba en forma constante la conducta condicionada de prevención ante los destellos, empezó otra etapa del proceso experimental. Esta consistió en mantener al animal dentro de una caja diferente a la utilizada para el condicionamiento de prevención, y allí se empezó a asociar un sonido con el tren de destellos, hasta lograr que el sonido provocara la misma actividad cortical que los destellos. Logrado esto, el animal fué introducido de nuevo a la caja de prevención y se le aplicaron los sonidos observandose una clara respuesta cortical pero, sin que hubiera conducta de prevención. Al probar su respuesta condicionada aplicando los destellos, se encontro que un 86% de las respuestas eran correctas. Estos resultados indican que la presencia de una actividad electrofisiológica de frecuencia específica producida al asociarse un segundo estímulo indiferente con la estimulación condicionante no es una condición suficiente para que se haya transferido el aprendizaje y se manifieste una respuesta condicionada específica.

En un experimento, que se considera en la actualidad como clásico, John y Killiam (104 ⁽¹⁹⁵⁹⁾) estudian el fenómeno de asimilación del ritmo (Livanov y Poliakov, 1945) (182 ¹⁸) mencionado anteriormente. Implantaron en gatos electrodos crónicos en la corteza visual, en la auditiva, en el cuerpo geniculado lateral, en el colículo superior, en la F.R. mesencefálica, en el hipocampo en la amígdala, en el fornix, en el septum y en el núcleo ventral anterior del tálamo. Aplicaron destellos de ¹⁰ ~~100~~ c.p.s. en forma monótona hasta que logran la habituación de las respuestas eléctricas en todas las estructuras mencionadas. Después empiezan a asociar un choque eléctrico (E. I.) aplicado a una de las extremidades; con los destellos de 10 c.p.s. hasta que ante los destellos el animal flexionaba la extremidad.

La habituación de las respuestas eléctricas era más lenta en la F. R. y en la corteza visual que en otras regiones. Por otro lado, las primeras estructuras que se activaban en las asociaciones E. C.- E. I. eran

el fornix y el septum, llegando un momento en el que la mayoría de las estructuras presentan respuestas eléctricas semejantes con una frecuencia de 10 c.p.s. Sin embargo, conforme se repiten las asociaciones estos potenciales empiezan a decrecer en amplitud y gradualmente desaparecen, excepto en la corteza visual, en el hipocampo y en la F. R. Cuando el animal empieza a responder conductualmente en forma correcta ante los destellos, la actividad eléctrica se reduce en el hipocampo, y en la corteza cerebral se observa un ritmo de 20 a 30 c.p.s. Cuando se llega a un 100% de respuestas correctas la actividad eléctrica en la amígdala se hace de 40 c.p.s. En esta situación del condicionamiento las respuestas eléctricas desaparecen en el fornix, en el septum y en el hipocampo. En contraste, los potenciales se incrementan en el núcleo ventral anterior del tálamo. Una vez bien establecidas las respuestas condicionadas se presentaba un estímulo luminoso de 6.9 c.p.s. observándose que el animal respondía trasladándose al otro compartimiento de la caja de prevención y al mismo tiempo, la actividad eléctrica en la corteza visual estaba formada por ondas de una frecuencia de 10 c.p.s. (fenómeno de generalización de la respuesta eléctrica y conductual). La aplicación continuada del estímulo de 6.9 c.p.s. sin reforzamiento hacía que se extinguiera la generalización tanto conductual como de la actividad eléctrica y se observaba que esta actividad eléctrica empezaba a ser de una frecuencia de 7 c.p.s. Cuando el E. C. de 10 c.p.s. fue reintroducido se observó una generalización de la extinción conductual y la actividad eléctrica estuvo formada por ondas de 7 c.p.s. La posterior aplicación del estímulo de 10 c.p.s. con el E. I. nuevamente provocó la conducta de prevención; y la actividad eléctrica de mayor frecuencia (10 c.p.s.) similar a la característica del E. C. Estos experimentos demuestran la existencia de una importante relación entre la actividad eléctrica y la conducta condicionada.

-45-

(John y Killam, 1960)

En otro estudio de los mismos autores (1960) realizado en gatos que condicionan a evitar el E. I. utilizando como E. C. destellos a 6 c.p.s. y además a oprimir una palanca que activaba un mecanismo de reforzamiento positivo cuando aparecía una tren de destellos de 10 c.p.s. En esta última situación se registraba una actividad eléctrica en forma de ondas con una frecuencia de 10 c.p.s. en el hipocampo, en el fornix, en la F. R., en la corteza visual, y en el cuerpo geniculado lateral durante la adquisición de la respuesta condicionada correcta, para luego persistir únicamente en el fornix, en la corteza visual y en la F. R. cuando el aprendizaje estaba bien establecido. Una vez lograda esta situación, la aplicación del estímulo de 6 c.p.s. podía hacer que el animal oprimiera la palanca y simultáneamente se registraba la actividad eléctrica en una frecuencia de 10 c.p.s.; cuando el animal no apretaba la palanca, la actividad tenía una frecuencia de 6 c.p.s. Lo mismo se observó con el estímulo de 10 c.p.s., de tal forma que la respuesta correcta se relacionaba siempre con una actividad eléctrica específica.

Pasados en estas observaciones, se postula que debe existir un sistema cerebral "comparador de información" nueva con la información registrada previamente en la memoria. En relación con esta hipótesis se postula que el sistema sensorial inespecífico podría ser el lugar donde ésta información se almacena, y el sistema sensorial específico el de la información actual. La conducta es apropiada cuando los dos sistemas coinciden.

En 1964, John, et-al. (~~1964~~) utilizando una prueba estadística muy elaborada, encuentran que a medida que se adquiere un condicionamiento las respuestas eléctricas provocadas por el E. C. se hacen muy parecidas, independientemente de la estructura cerebral en la que se registren dichos potenciales (corteza específica y no específica, F. R. talámica y mesencefálica y estructuras rinocefálicas). Cuando el animal comete

errores, se extingue o se bloquea con drogas la respuesta condicionada, se pierde la similitud de la respuesta electrofisiológica. Aparentemente esta similitud se relaciona y condiciona el proceso de adquisición del significado del estímulo y la respuesta correcta del animal.

b) POTENCIALES PROVOCADOS.

Se ha descrito que el potencial provocado primario, asociado con la actividad de los sistemas sensoriales específicos; sufre un incremento en su magnitud si se asocia el estímulo que lo produce con un reforzamiento (E.I.). Hernández Peón (74⁽¹⁹⁶⁰⁾) describió que la respuesta primaria producida por estímulos fóticos, olfatorios, táctiles o acústicos aumenta consecutivamente a la asociación de estos estímulos con un reforzamiento. Este aumento puede observarse a partir de la primera sinápsis de la vía. Brust Carmona, et al. (6^{1967a}) en un estudio realizado en gatos lo demuestra. En estos experimentos se les implantaron electrodos crónicos en el nervio óptico y los sujetos fueron divididos en tres grupos experimentales. En el primero, se asociaban 4 destellos con un reforzamiento positivo, hasta que estos eran suficientes para provocar respuestas conductuales de acercamiento al lugar donde recibían el E.I. Durante las primeras asociaciones, los animales prestaban mayor atención al comedero (lugar del E.I.); en esta situación la magnitud de los potenciales provocados era menor. Esto debido posiblemente a una inhibición ejercida sobre la retina, durante el estado de atención a otro estímulo más significativo. Sin embargo, después de un mayor número de asociaciones se observó un aumento significativo en los potenciales, los que alcanzaron niveles superiores a los observados previamente al condicionamiento. El segundo grupo se sometió primero a un proceso de habituación en el cual los destellos eran ~~aplicados~~

aplicados

en forma iterativa. En esta situación, los potenciales provocados disminuían para aumentar rápidamente cuando se empezaban a reforzar los destellos con un choque eléctrico nociceptivo, alcanzando un nivel igual al de antes de la habituación con 4 asociaciones y llegaron a tener una mayor magnitud que los potenciales provocados al iniciarse el proceso de habituación. En un tercer grupo, antes de empezar el proceso de habituación, se paralizaron los músculos constrictores de la pupila. En esta situación, la habituación fue obtenida en forma más tardía comparada con la del segundo grupo. Una vez lograda la habituación, se empezaba a asociar un choque eléctrico nociceptivo aplicado a la pata anterior inmediatamente después del cuarto estímulo. En contraste con lo descrito anteriormente, las primeras 2 o 4 asociaciones no modificaron la magnitud de los potenciales, sin embargo, nuevas asociaciones dieron lugar a que la magnitud del potencial creciera hasta sobrepasar en un 50% la magnitud original. Para entonces los gatos ya manifestaban una conducta francamente condicionada. Brust postuló que la significación que adquiere el estímulo se relaciona o bien está dada por una activación mayor de diferentes áreas del sistema nervioso central. Por otra parte, el aumento en la magnitud de los potenciales que se observa inmediatamente después de la primera asociación es posible que se deba a una pupilo dilatación ya que este aumento no ocurría en los animales con parálisis pupilar. En cambio, el aumento tardío parece resultar de una influencia facilitadora que permite la mejor actuación de las estructuras centrales, en virtud de una mejor transmisión sináptica a nivel de la retina (6 *(Brust Carntun, et al., 1967a)*).

c) Potenciales Provocados Secundarios.

Los potenciales provocados secundarios asociados probablemente con la actividad del sistema sensorial inespecífico, también muestran

-48-

tesis J.C. rey 243

variaciones que pueden asociarse al proceso de aprendizaje. Estos potenciales, aumentan si se asocia el estímulo que los provoca con un reforzamiento y disminuyen en la extinción (8). ^(Pestini et al., 1959) Sin embargo, esta relación parece ser mucho más compleja y dependiente de varias variables.

Pickenhain ^{y Klinberg} (107, 1965) ^{implantaron} ~~implantó~~ electrodos en la corteza cerebral de ratas, y las sometió a un proceso de condicionamiento de prevención en el cual asociaba un estímulo luminoso (E.C.) con un choque eléctrico (E.I.). En estas condiciones registraba un potencial lento con una latencia de 15 a 20 msec, cuya magnitud aumentaba considerablemente durante la adquisición de la respuesta condicionada, y se mantenía estable cuando la respuesta condicionada había sido adquirida para disminuir durante la extinción. En las primeras etapas de la extinción Pickenhain ^{encuentra} un aumento significativo del potencial el que disminuye con la extinción tardía. Sin embargo, estas variaciones de los potenciales durante el aprendizaje no son tan fáciles de interpretar ya que pueden variar además por otra condición que puede ocurrir en los procesos de aprendizaje, por ejemplo, los potenciales son grandes cuando el animal está "calmado" conductualmente, en cambio, cuando se excita el animal, el potencial disminuye. Thompson ^{y Shaw} ~~et al~~ (108, 1965) ⁽¹⁹⁵⁸⁾ encuentran que los potenciales provocados en la corteza de asociación de gatos, tienen una latencia de 15 msec. cuando el estímulo es un sonido o de 30 msec cuando es una luz. Estos potenciales decrecen siempre que el animal se "excita" conductualmente o se aplica un estímulo "distractor". Encuentran también que estos potenciales no se habitúan y postulan que su magnitud se relaciona en forma inversamente proporcional con el grado de alerta del animal. Sin embargo, Galambos ⁽¹⁹⁵⁸⁾ obtiene resultados que indican que el potencial lento registrado en el n. caudado, en el globus pallidus y en la corteza cerebral de gatos sí se habitúa y crece en forma significativa cuando se asocia el estímulo que los provoca a un

reforzamiento.

En otro estudio, Hearst, et al. (88¹⁹⁶⁰) registran respuestas provocadas en el hipocampo, en el cuerpo geniculado medial, en el n. caudado y en la corteza cerebelosa de monos, por estimulación sonora. Estos potenciales se incrementaban si la estimulación sonora era asociada con un reforzamiento positivo. Si el reforzamiento se dejaba de aplicar los potenciales disminuían. De la misma manera (Hearst, et al. 1960) (88); en un proceso de discriminación utilizando tonos de diferente frecuencia (200 y 2000 c.p.s.) se observó un aumento del potencial únicamente al tono reforzado con un choque eléctrico en todas las estructuras en las que se registró, en cambio, con el estímulo no reforzado no apareció dicho incremento. Por último Hearst et al describieron que cuando un sujeto se condicionó a apretar una palanca para recibir alimento únicamente durante la aplicación de un sonido; se registraba un potencial que aumentó durante el proceso de adquisición de la respuesta condicionada pero disminuyó cuando el condicionamiento estaba establecido. Si en esta condición se quitaba la palanca y el comedero continuándose con la aplicación de los estímulos condicionantes el potencial volvía a aumentar. Sin embargo, la reintroducción posterior de la palanca y el comedero volvían a hacer que el potencial decreciera.

Los datos mencionados indican que la aparición de estos potenciales parece depender, además de la significancia del estímulo, del procedimiento de aprendizaje utilizado. Esto en relación a la disminución de los potenciales en las etapas tardías del condicionamiento instrumental contrastado con la permanencia de los mismos durante todo el transcurso del condicionamiento clásico.

Se postula (Hearst et al., 1960) (88) que esta diferencia podría relacionarse con una emisión "automática" de una respuesta operante durante la cual el sujeto atiende en forma promordial al movimiento que va a realizar observándose al mismo tiempo un decremento del potencial provocado por el E. C. . En

cambio, cuando el sujeto se ve imposibilitado de realizar el movimiento (quitando la palanca) el potencial aparece.

En un estudio posterior, Galambos ^{Sheffz (1962)} ~~et al (1962)~~ (19) registran potenciales provocados por un sonido o por un destello en estructuras tan variadas como: corteza del cíngulo, la habemula, la corteza visual, el hipotálamo lateral, el n. caudado, la corteza auditiva, el cuerpo geniculado lateral, en núcleos talámicos, en el mesencéfalo y en algunas partes del sistema límbico. Encontraron que el potencial es relativamente semejante en todas las estructuras, y estaba constituido por tres ondas de polaridad positiva-negativa-positiva. El proceso de condicionamiento utilizado consistió en la asociación del estímulo sensorial condicionante (sonido o destello) con la aplicación de una corriente de aire intensa a la cara del animal. ~~et al (sig. 1962)~~

Consecutivamente a las asociaciones, el potencial aumentaba en forma significativa en la mayoría de las estructuras estimuladas, en cambio, durante la extinción conductual el potencial decrecía. En uno de sus sujetos (monos) Galambos repite el proceso de condicionamiento y de extinción varias veces en un periodo de meses. En éste animal "sobre-entrenado" la aplicación del E. C. cuando no estaba frente a él el tubo que permitía aplicar el E.I. (la corriente de aire) los potenciales no aparecían, en cambio, la introducción del tubo hacía que volvieran a aparecer. Esto indica que la facilitación del potencial se asocia de alguna manera a la posibilidad de recibir un reforzamiento. Por otro lado, el hecho de registrar un cambio electrofisiológico similar en prácticamente todo el cerebro durante el aprendizaje, hace pensar que esta generalización sea un fenómeno dependiente de la significación que adquiere un estímulo en el proceso. Esta idea está de acuerdo con la postulación de John ⁽¹⁹⁶⁴⁾ ~~(1962)~~ y Brust Carmona ^(1967a) ~~(1967b)~~ mencionadas anteriormente. ^{et al.}

4- ACTIVIDAD UNITARIA. *durante el condicionamiento clásico e instrumental*

El registro de la actividad unitaria durante el proceso de condicionamiento es un reto a la ingeniosidad y laboriosidad, esto por el hecho de que los registros que se efectuen sólo podrían interpretarse correctamente si se logra estudiar una muestra grande de neuronas. Esto implica la necesidad de implantar en forma crónica una gran cantidad de microelectrodos lo que es prácticamente imposible hasta la fecha, o bien hacer registros sucesivos de muchas unidades utilizando pocos microelectrodos implantados crónicamente en una muestra grande de animales. A pesar de estas dificultades, existen trabajos recientes que -- han logrado superarlas en parte.

Kamikawa, et al. (85 ⁽¹⁹⁶⁴⁾) hicieron registros unitarios del n. dorsalis medialis, del n. centralis lateralis, del n. centro mediano, del n. parafascicular y del complejo habenuar, durante un procedimiento de un condicionamiento de prevención, asociando un destello (E. C.) con un choque eléctrico nociceptivo, (E. I.). Sus observaciones muestran que entre la aparición de la respuesta de orientación y la adquisición de la respuesta conductual de prevención, algunas de las neuronas estudiadas empiezan a descargar con una mayor frecuencia y con una latencia de 50 mseg. a partir del momento de la aplicación del E. C. - Estos cambios fueron observados claramente, después de haber efectuado 50 asociaciones. De la misma manera, durante la extinción la frecuencia de descarga se hacía menor.

Buresova ^{y Bures (1965)} et al (147) estudiaron en ratas curarizadas la actividad unitaria en la formación reticular durante un proceso de asociación de un estímulo sonoro (E. C.) y un estímulo eléctrico (E. I.). Observaron que después de varias asociaciones E. C.- E. I. aquellas neuronas que mostraban cambios en su actividad basal al aplicarles el E. I. empezaban

a manifestar los mismos cambios ante el E. C. Por otro lado, Buchwald et-al., (82 ⁽¹⁹⁶⁵⁾) registrando con un semi-microelectrodo actividad multi-unitaria en el cuerpo geniculado medial, en el n. ventral postero-lateral y en el n. anterior, describe que cuando un E. C. adquiere la capacidad de provocar una respuesta condicionada, la actividad unitaria aumenta en todas las estructuras estudiadas con excepción del n. anterior. Burés y ⁽¹⁹⁶⁷⁾ et-al (92) en gatos curarizados tratan de ~~de~~condicionar a 128 neuronas de las siguientes áreas: tálamo, formación reticular, hipocampo y neo-corteza; asociando un sonido a la aplicación de un estímulo eléctrico o químico a la misma neurona. Logra obtener resultados claros de condicionamiento en 17 neuronas.

RESUMEN:

- 1.-La utilización de estímulos intermitentes condicionantes y del registro de la actividad eléctrica provocada por estos estímulos ha permitido estudiar hasta donde los procesos electrofisiológicos, se modifican correlativamente con el aprendizaje.
 - 2.-Se postula la existencia de un sistema comparador de información presente con la del pasado. El resultado de ésta comparación determina la conducta a realizar.
 - 3.-Existen cambios en la magnitud de los potenciales provocados primarios que se han relacionado con la "significación" de los estímulos.
 - 4.-El estudio de los potenciales provocados secundarios durante el aprendizaje ha demostrado, que su amplitud y sus características se relacionan con los procesos de atención, con los de significación del estímulo, con los de la actividad motora "automatizada", y con los que aumentan las probabilidades de aplicación de un reforzamiento.
 - 5.-Durante el fenómeno de adquisición de una respuesta condicionada los potenciales secundarios se generalizan a muchas estructuras cerebrales.
- ~~Se postula que ést~~

Se postula que ésta generalización se relaciona en forma directa con la significación del estímulo.

6.- Los registros de la actividad unitaria durante los procesos de aprendizaje han demostrado que aparentemente hay una relación directa entre la frecuencia de descarga y la adquisición del condicionamiento.

ACTIVIDAD ELECTROFISIOLÓGICA DURANTE PROCESOS COMPLETOS.

Uno de los principales objetivos de la psicofisiología es el estudio de los correlatos fisiológicos de los procesos cognitivos relacionados con el pensamiento. La dificultad de la tarea es evidente, primero, por la necesidad de utilizar procedimientos conductuales objetivos que permitan la cuantificación de éstos procesos y segundo, porque el análisis fisiológico del proceso de pensamiento sólo podrá realizarse cuando se conozca la forma y los lugares donde el sistema nervioso codifica la información, la procesa y efectúa el engrama que dará una respuesta adaptativa. A pesar de las dificultades, existen ya trabajos experimentales que han empezado a encarar estos problemas, obteniendo resultados que aunque simplistas, abren el camino y sientan las bases para estudios posteriores.

La mayoría de éstas investigaciones, se relacionan con el estudio de un potencial de larga latencia y duración, registrado en la región del Vertex en humanos ante diferentes manipulaciones.

Rusinov ~~1959~~ en 1959 registró un potencial en el Vertex de humanos con una latencia de 70 a 80 mseg. y 25 a 200 ^{µV} de magnitud. Este potencial aparecía por estimulación sonora. Si el estímulo se repetía con un intervalo menor de 5 seg., el potencial empezaba a desaparecer. En cambio, a mayores intervalos su magnitud no se afectaba. A los sujetos se les instruyó a que apretaran una bola cada vez que se presentara el estímulo sonoro. En esta situación de estimulación efectuada con un

-54-

intervalo de tiempo constante, se observó que el potencial aparecía aún en una situación de no aplicación deliberada del estímulo. Aún más, esta aparición correspondía en el tiempo en que debería suceder la aplicación real del sonido.

Walter, et al., ~~(1964)~~ en 1964 registraron en la corteza frontal de humanos una respuesta eléctrica trifásica positiva-negativa-negativa provocada por un destello o por un sonido que era seguido de un tren de estímulos que el sujeto podía interrumpir o impedir apretando un botón. La latencia de los dos primeros componentes de la respuesta eran dependientes de la modalidad del estímulo. Las respuestas producidas por el sonido eran de menor latencia, de mayor magnitud y más constantes que las producidas por la luz. Walter observó que aparece una onda negativa muy lenta y tardía relacionada directamente con la conducta de "intentar" apretar el botón. Este potencial lento negativo parece relacionado directamente con la decisión de apretar el botón ya que si el sujeto decidía no apretarlo la respuesta no aparecía. Ahora bien, si no se aplicaba el tren de estímulos pero se le decía al sujeto que estimara cuando debería de aparecer, la respuesta de hacía ~~de~~ notoria.

~~Durante~~ El establecimiento de un condicionamiento clásico (sonido, seguido de una corriente de aire aplicada al ojo del sujeto) la respuesta eléctrica al sonido aparece muy grande en la primeras etapas del proceso (Walter, et al., 136, 1964). Cuando las probabilidades de recibir el E. I. son bajas o cuando simplemente se le dice al sujeto que no va a ser reforzado el E. C., la respuesta deja de aparecer. Walter (136, 1964) et al. postula que esta respuesta eléctrica negativa se relaciona con la atención, con la expectancia y con la significación del estímulo.

Davis (111, 1964) el mismo año registró en humanos un potencial semejante en la región del vertex, que puede relacionarse con la toma de una decisión. El experimento consistió en lo siguiente: a un grupo de sujetos les fueron

aplicados una serie de 4 sonidos con un intervalo de 2.5 seg. entre ellos. El primer estímulo era de menor frecuencia que los otros 3. En cambio los estímulos tenían la misma intensidad a excepción del penúltimo (tercero) que podía ser de 3 decibelios mayor o menor que los demás. Un grupo de sujetos oían los estímulos en una situación control, mientras leían una revista. A un segundo grupo se les dijo que deberían apretar un botón al oír el tercer sonido independientemente de su intensidad. Un tercer grupo fue instruido a apretar el botón solamente cuando el penúltimo sonido fuera más intenso que el antecedente. A cada uno de los grupos se les aplicaban en cada sesión 32 series de sonidos, durante éstas series la intensidad del tercer estímulo se aumentaba o disminuía en forma azarosa tratando de que en 10 series de las 32 se hiciera más intenso en otras 10 menos intenso y en las restantes de igual intensidad, los sujetos no sabían cuando el penúltimo estímulo iba a ser mayor o menor. Mediante una computadora se promediaba la actividad eléctrica provocada ante cada sonido de cada serie en los tres grupos obteniéndose una respuesta polifásica con un primer componente de signo negativo con una latencia de 100 mseg., al que le seguía un componente positivo de 175 mseg de latencia. La magnitud de éste último potencial aparentemente dependía de un proceso de toma de decisión, puesto que en el tercer grupo ^{de sujetos} la magnitud de la respuesta del tercer sonido era ^{significativamente} mayor en relación con la misma respuesta en el grupo uno y dos.

En otros estudios, Satterfield (62 ⁽¹⁹⁶⁵⁾), encuentra una relación directa entre la magnitud de un potencial provocado en corteza auditiva por un sonido y el grado de atención del sujeto. Dunchin ^{Cohen (1967)} et al (63 ⁾

describieron que en una situación de atención selectiva el potencial registrado en el vertex de humanos era mayor frente al estímulo que el sujeto atendía.

Ritter, et.al, (56 ¹⁹⁶⁸) y Klinke, et.al, (61 ¹⁹⁶⁸) observaron que el potencial registrado en el vertex de humanos se habituaba si se aplican los estímulos con un intervalo menor de 10 seg. , y además, que la magnitud de éste potencial se relacionaba en forma inversa con la predictibilidad de aparición del estímulo. En otras palabras, si el estímulo aparecía en forma azarosa no predecible el potencial aumentaba en magnitud, en cambio, si los estímulos se presentaban con intervalos regulares el potencial se hacía menor.

Low, et.al, (189 ¹⁹⁶⁶) describieron que en humanos, en una situación de expectancia e intención de responder aparecía un potencial con una latencia de 150 a 200 mseg., más prominente en la porción anterior de la región parietal. También Hillyard ^{Galambos} et al (21967) describieron la aparición de un potencial semejante al anterior relacionado con los mismos procesos. De acuerdo con éste estudio ^{los} autor^{es} postulan que hay dos factores que influyen sobre la magnitud del potencial, uno es el aprendizaje de las reglas que gobiernan la presentación de los estímulos, y el otro es la importancia de estos estímulos para ~~el~~ el sujeto.

Uno de los trabajos más interesantes relacionados con los factores que influyen en la aparición de estos potenciales es el de Sutton, et.al, (1965) ⁽¹¹²⁾. Registraron en el vertex de humanos un potencial provocado por una luz o por un sonido, éste potencial tenía un primer componente negativo con una latencia de 110 mseg, (a la deflexión máxima) para sonido y de 150 mseg. para la luz seguido de un potencial tardío positivo de 300 mseg. de latencia. A los sujetos se les aplicaban varios programas de estimulación. En el 1er. programa se aplicaba un estímulo "señal" seguido de 3 a 5 seg. por un estímulo "prueba" que siempre era luz o

sonido. El sujeto debía anticipar cual sería el estímulo prueba después de la señal. En una primera situación el sujeto sabía cual sería el estímulo prueba (situación de certidumbre absoluta). En la segunda situación el estímulo prueba podía ser luz o sonido aplicados al azar (situación de incertidumbre absoluta). Se observaron diferencias claras del potencial dependiendo de si la situación era de certidumbre o de incertidumbre para el sujeto. El cambio más aparente era que en la situación de incertidumbre aumentaba la onda positiva, otro cambio aunque menos notable, era un discreto aumento del potencial negativo.

El grado de incertidumbre en este estudio fue manipulado en una situación posterior de la siguiente manera: 1. el estímulo "señal" era seguido el 33% de las veces por el sonido y el 66% por la luz. 2. el estímulo señal era seguido el 33% por la luz y el 66% por el sonido. En ambas situaciones se observó que la onda positiva era grande, pero era mayor entre más incertidumbre existía.

Sutton reporta que el potencial positivo también sufría modificaciones relacionadas con las características de la respuesta del sujeto de tal manera, que cuando éste se equivocaba el potencial era mayor comparado con el observado cuando la respuesta era correcta (Sutton, et al., 1965) (112).

En otro trabajo, Sutton, et al., (113) (1967) encuentran que el potencial positivo antes mencionado también se relaciona en forma muy importante con el momento en el que el sujeto resuelve la "incertidumbre".

Se ha discutido la posibilidad de que estos potenciales lentos sean simplemente un artefacto relacionados con la actividad muscular y no resulten del funcionamiento neural. Bickford, et al., (118) (1963) reportan en un estudio realizado con 30 sujetos humanos, que un potencial provocado en la corteza cerebral por un estímulo auditivo con una latencia de 150 a 200 mseg. podía ser modificado dependiendo de la activación "voluntaria" de los músculos del cuello y de la nuca. Esta observación no es confirma-

~~...~~ ~~...~~

da por Low, et-al, (109 ⁽¹⁹⁶⁶⁾) ~~tesis T. 102. dev - 280~~ - 58 -
quienes encuentran que el potencial no se
debe a movimientos.

RESUMEN:

- 1.-Estudios realizados en humanos, registrando potenciales lentos han encontrado una relación entre la aparición y las características de ésta respuesta eléctrica y procesos complejos.
- 2.-Estos procesos tienen que ver con: toma de decisión, atención, intención de responder, significancia del estímulo, expectancia y grado de incertidumbre.

CAPITULO IV

TRABAJO EXPERIMENTAL

**ACTIVIDAD ELECTROFISIOLOGICA DEL NUCLEO CAUDADO Y
DEL TALAMO EN GATOS DURANTE EL
APRENDIZAJE**

IV. - TRABAJO EXPERIMENTALA). ANTECEDENTES DIRECTOS.

Este capítulo se inicia con una somera descripción anatómica del núcleo caudado, seguido de una descripción de datos electrofisiológicos y conductuales que forman parte de los antecedentes directos de este trabajo experimental.

El núcleo caudado es una ~~masa~~ ^{masa} ~~alargada~~ ^{alargada} de sustancia gris curvada sobre sí misma, a semejanza de una herradura, que en toda su extensión está íntimamente relacionada con el ventrículo lateral.

Su extremidad rostral abultada, o cabeza, tiene forma de pera y hace eminencia en el interior del asta anterior del ventrículo lateral. En el piso de la porción central del ventrículo, la cabeza va gradualmente afinándose hasta formar la cola, que se curva en el techo del asta inferior y se extiende en dirección rostral hasta el núcleo amigdalino. La cabeza del núcleo caudado por un lado se continua directamente con el espacio perforado anterior y por el otro se funde con el núcleo lenticular (186 ^{Ransom y} Clark, 1968)

El núcleo caudado tiene principalmente neuronas pequeñas de 10 a 15 micras, aunque también se observan neuronas mayores de 18 a 20 micras (192, ^{Kemp, 1968} Adinolfi y Pappas, 1968). Las neuronas desde el punto de vista de su tamaño pueden dividirse en tres grupos de 7 micras, 10-18 micras y de 22 micras respectivamente. Las neuronas del núcleo caudado están distribuidas en todo el núcleo sin formar agrupaciones (^{Kemp, 1968} 192), y se hallan diseminadas dentro de una densa neuropila. Las neuronas pequeñas se caracterizan por tener un contorno redondeado, un núcleo central grande y una capa relativamente delgada de citoplasma la que rodea al núcleo. Las inclusiones citoplasmáticas tales como el aparato de Golgi, el retículo endoplásmico, las mitocondrias

y los ribosomas, están uniformemente distribuidas en el pericarion (197
(Adinolfi y Pappas, 1968))

En contraste, las células grandes son triangulares, su núcleo es excéntrico y pueden tener grandes inclusiones. El citoplasma de estas células es proporcionalmente más abundante y rico en organitos comparado con las neuronas pequeñas. Tiene grandes cantidades de mitocondrias y de ribosomas y las membranas del aparato de Golgi tienden a formar agregados en la región perinuclear o cerca del origen de las dendritas (Adinolfi y Pappas, 1968) (197).

Frecuentemente se pueden encontrar pares de neuronas muy cercanas entre sí existiendo entre ellas un espacio entre las superficies celulares que las separan ^{con} una distancia de aproximadamente 200 angstroms, ^{aparentemente} no existiendo material ~~intersticial~~ ^{intersticial} en estos espacios.

En el núcleo caudado se observan dos tipos de axones terminales; el más común forma sinapsis axo-espinosas, axo-dendríticas y axo-somáticas, tiene pequeñas vesículas de aproximadamente 400 a 450 angstroms de diametro que pueden estar densamente agrupadas.

El segundo tipo de axón tiene vesículas más grandes, de 480 a 580 angstromas algunas de las cuales pueden ser aplanadas, y forman sinapsis axo-dendríticas o axo-somáticas, pero nunca en las espinas dendríticas.

En el núcleo caudado existen muchas sinapsis axo-espinosas y generalmente una espina recibe más de un botón terminal, pero las regiones dendríticas alargadas y las somáticas no tienen botones sinápticos (Kemp, 1968) (192).

La neuropila del n. caudado está formada por axones mielinizados y amielínicos, dendritas, varios procesos gliales y muchos vasos sanguíneos pequeños. El diametro de las fibras mielínicas varía de 0.3 a 1.6 micras. La mayoría tienen un diametro de ~~aproximadamente~~ ^{alrededor} de 0.64 micras, estas fibras aparecen aisladas o agrupadas formando pequeños

(Adinolfi y Pappas, 1968)

manojos (197). En proporción con las fibras mielinizadas, existe una mayor cantidad de fibras amielínicas (192). (Kemp, 1968)

CONEXIONES BIDIRECCIONALES.

Existen evidencias que indican que el núcleo caudado establece conexiones con estructuras del Sistema eferente somático, con estructuras del Sistema eferente visceral, con estructuras del sistema aferente y con estructuras del Sistema límbico.

Sistema Eferente Somático:

A-. Corteza Cerebral-Núcleo Caudado.

Se describe una relación importante entre el n. caudado y la corteza cerebral. La estimulación del n. caudado con un pulso cuadrado, produce una inhibición en la descarga neuronal de la corteza somática sensorial que dura de 50 a 300 mseg. (18). (Nestorov, et. al., 1967)

Las regiones anteriores de la corteza cerebral provocan respuestas en el n. caudado que tienen latencias menores que las respuestas provocadas por la estimulación de las regiones posteriores; esto indica una conexión más directa de la porción anterior de la corteza cerebral al n. caudado que de la porción posterior (126). (Rocha-Miranda, 1965)

(187) (Johnson, et. al., 1968)

Las fibras de la porción dorsal del sulcus principalis, pasan por la capsula interna entrando al fascículo subcalloso y a través de la porción rostral de la cabeza del n. caudado van a terminar en las células de la porción dorsal del mismo. Otras fibras de la región del Sulcus principalis terminan en la porción dorsolateral de la parte rostral de la cabeza del n. caudado. Fibras del area orbital lateral terminan en la porción ventro lateral de la cabeza del n. caudado. Fibras de la circunvolución medial orbital, terminan en la porción ventrolateral de la cabeza del n. caudado. Fibras del area posterior medial orbital terminan en la porción ventral de la cabeza

del n. caudado (187 ^(Johnson, et al, 1968)).

Los estudios de microscopía electrónica acerca de las terminaciones de las fibras aferentes en n. caudado indican que tras una lesión extensa en la corteza cerebral., fibras degeneradas mielínicas, amielínicas y terminales se encuentran en toda la cabeza del n. caudado. Los botones sinápticos en contigüidad con las espinas dendríticas que provienen de las dendritas de todos tamaños son las que más se degeneran, sin embargo, terminales en dendritas medianas y pequeñas también lo hacen aunque en menor cuantía. Por último hay degeneración ocasional en los botones terminales de las sinapsis axo-somáticas en células de mediano tamaño, ^(Kemp, 1968) (192).

B. - Globus Pallidum - Nucleo Caudado.

Voneida ⁽¹⁹⁶⁰⁾ (189) después de lesionar el n. caudado en el gato y en el mono, encuentra degeneración de fibras que parten de la cabeza del n. caudado, pasan en dirección ventral, caudal y lateral entrando a la porción anterior de la capsula interna después continúan en dirección ventro-lateral y ~~XXX~~ caudal, atraviesan el brazo lateral de la comisura anterior desviándose en dirección medial y entran en la división media del Globus Pallidum donde muchas terminan.

Szabo ⁽¹⁹⁶²⁾ (191) encuentra que en mono las porciones laterales del n. caudado proyectan al segmento externo del globus pallidum y en menor grado al segmento interno, en cambio, fibras de la porción medial del n. caudado terminan en los dos segmentos de manera similar.

C. - Sustancia Negra, Cerebelo, Oliva Inferior - Nucleo Caudado

El n. caudado tiene conexiones con la sustancia nigra, de tal manera que su estimulación eléctrica provoca activación de las neuronas nigrales ipsilaterales con una latencia de 3 a 4 mseg. Las neuronas de la sustancia nigra que son activadas por las estimulación del n. caudado se encuentran en las porciones rostrales ^(Freitag y Purpura, 1967) (194). Por otro lado, la estimulación de la sustancia nigra produce activación de neuronas del n. caudado, situadas en

porción medial de éste. La latencia de la respuesta varía de 8 a 20 msec. (Feliz y MacKenzie, 1969) (193). Estas respuestas se interpretan como evidencia de una conexión directa entre la sustancia nigra y el n. caudado, (Frizyes y Purpura, 1967) (194). Por otro lado, se describen repuestas en el n. caudado producidas por la estimulación de sustancia nigra con una menor latencia que se identifican como resultado de una activación antidrómica.

Tras la lesión del n. caudado (Vernida, 1960) (189) se observan fibras degeneradas que alcanzan el polo rostral de la sustancia nigra (pars reticulata) en donde terminan (Vernida, 1960) (189).

El n. caudado también se conecta con la corteza del cerebelo. Es posible registrar potenciales provocados en el cerebelo por la estimulación de la porción latero-ventral del n. caudado. Estos potenciales son de dos tipos: uno con una pequeña latencia (4 a 6 msec) y que se registra de mayor amplitud en el lóbulo simplex; el otro de mayor latencia (12 a 17 msec) que se registra en el lóbulo para mediano. La respuesta de corta latencia se distribuye uniformemente en la sustancia gris del cerebelo; la de mayor latencia es máxima en la región de las células de purkinje (Fox y Williams, 1968) (195).

El n. caudado también tiene conexiones con la oliva inferior (Sedgwick y Williams, 1967b) (196). La destrucción de ésta última estructura hace que desaparezca la respuesta de larga latencia registrada en el cerebelo (Fox y Williams, 1968) (195).

Sistema Eferente Visceral:

A.- Hipotálamo - Núcleo Caudado

La estimulación de n. caudado, causa una inhibición en la frecuencia de descarga de las neuronas en el hipotálamo anterior y en el posterior que llega a durar hasta 2000msec. En el hipotálamo anterior la inhibición es mayor cuando se estimula el n. caudado ipsilateral (Feldman y Dafny, 1967) (197).

indica que el núcleo caudado también se conecta con el hipotálamo .

Sistema Límbico:

A.- Núcleo Caudado- Hipocampo

Existe una relación entre el n. caudado y el hipocampo, de tal forma que la estimulación de n. caudado aumenta la post-descarga hipocámpica que sigue de una excitación de esta estructura. (Castro, et. al., 1963)

Sistema Aferente:

A.- Tálamo - Núcleo Caudado.

Una de las fuentes de conexiones aferentes más extensas del n. caudado es el tálamo. Johnson (1961) describió que el n. dorsomedial del tálamo manda fibras a los n. talámicos adyacentes; la mayoría de éstas fibras cursan en dirección rostral hacia el n. ventral-anterior, al n. reticularis y en cantidad menor al n. caudado. El n. centro mediano, a su vez, contribuye con fibras al globus pallidum, al putamen y a la cabeza del n. caudado. Como el n. ventral lateral del talamo dorsal contribuye con fibras a los núcleos medial e intralaminar talámicos, y de éstos salen fibras al n. caudado, al putamen y al globus pallidum, se establece un circuito en donde el tálamo dorsal se relaciona con el striatum en forma directa o indirectamente a través del n. reticular talámico.

Shimamoto y Verzeano (1954) describen que la estimulación eléctrica de la porción rostral de la cabeza del n. caudado provoca potenciales en los siguientes n. talámicos:

- a) supragenículado
- b) centro mediano
- c) intralaminar
- d) ventralis medialis
- e) lateralis

(para parte y p. 188)

f) anterior. Además, también hay respuestas en el n. subtalámico, en el n. entopeduncular, en la sustancia nigra y en el tegmento mesencéfálico (Shimamoto y Verzeano, 1954) (188).

Por otro lado, la estimulación del n. caudado aplicada en la zona vecina de la capsula interna provoca alteraciones en la descarga de las neuronas del n. ventro-lateral del tálamo (Marco, et. al., 1967) (190).

A su vez (Kaji, et. al., 1968) (124), la estimulación eléctrica de los n. talámicos inespecíficos exceptuando la porción ventral del n. centromediano, provocan actividad de reclutamiento en el n. caudado, dicha actividad está formada por potenciales positivos de dos tipos; grandes y pequeños. Los primeros muestran un reclutamiento en su amplitud el que es suprimido por la estimulación eléctrica con alta frecuencia de la formación reticular mesencefálica. La ablación de corteza cerebral hace que dichos potenciales disminuyan de magnitud. En cambio los de pequeña magnitud no son afectados ni por la ablación cortical ni tampoco por la estimulación de la formación reticular mesencefálica (Kaji, et. al., 1968) (124). Lo anterior hace suponer que los pequeños potenciales positivos se derivan posiblemente de las neuronas activadas directamente por las conexiones tálamo-caudado, mientras que los otros dependen de un circuito mayor tálamo-corteza y n. caudado.

Una gran lesión en la porción anterior del tálamo produce una degeneración en la fibras mielínicas, amielínicas y terminales en toda la cabeza del n. caudado. Esta degeneración es similar a la observada después de la lesión extensa de corteza (Kemp, 1968) (192) excepto que no hay terminales axo-somáticas degeneradas aunque sí se observa degeneración de los botones sinápticos en contigüidad con las espinas dendríticas (Kemp, 1968) (192). Una lesión combinada del tálamo y la corteza cerebral aunque provoca una degeneración más densa que con la lesión única deja muchas fibras y terminales sin degenerar, esto hace suponer que la existencia de numerosas interconexiones dentro del mismo n. caudado. Que esto es así, lo demuestra el hecho de que

después de la lesión, en la porción posterior de la cabeza del n. caudado, se observa una degeneración más densa en las regiones adyacentes del mismo núcleo que la producida por la lesión combinada del tálamo y la corteza cerebral. (Kemp, 1968)

B. - Formación Reticular Mesencefálica-Núcleo Caudado.

Después de una lesión en el mesencéfalo, se observan fibras mielínicas y terminales en dendritas y espinas que degeneran en la cabeza del núcleo caudado, aunque en menor cuantía que tras la lesión en el tálamo. (Kemp, 1968)

La microscopía electrónica muestra que no hay una diferencia aparente en la zona de terminación de las diferentes aferentes al núcleo caudado aunque es posible que un estudio cuantitativo del tamaño de las dendritas relacionadas con las terminaciones degeneradas de uno u otro grupo de aferentes pueda mostrar alguna diferencia entre la distribución de las terminales en el árbol dendrítico. (Kemp, 1968)

La existencia de la gran cantidad de conexiones entre el núcleo caudado y el sistema aferente talámico podría explicar el hecho de que el núcleo caudado responda a estimulaciones sensoriales (105, 169, 170, 31). (Albe-Fessard, et al., 1960a; 1960b; Encabo y Busser, 1964; Sedgwick y Williams, 1967a.)

Estas respuestas "sensoriales" del núcleo caudado son potenciales (1967a) con latencias grandes. Por ejemplo, el potencial provocado en el núcleo caudado por un estímulo visual tiene una latencia de 25 a 60 msec; por un estímulo auditivo, es de 20 a 30 msec.; por un estímulo somático es de 20 a 27 msec (169) (Albe-Fessard, et al., 1960a) y por la estimulación eléctrica de los nervios de las extremidades es de 30 msec. (31) (Sedgwick y Williams, 1967a)

Por otro lado, sabemos que el núcleo caudado tiene una influencia inhibitoria sobre la actividad de la formación reticular mesencefálica y del sistema talámico difuso. (20, 21, 23, 24) (Buchwald, et al., 1961; Heuser, et al., 1961; Demetrescu, et al., 1965; Demetrescu, 1967), y en general, ejerce una modulación inhibitoria sobre la actividad sensorial (20, 28, 65) (Demetrescu y Demetrescu, 1962; Krauthamer y Albe-Fessard, 1963;)

Krauthamer, 1963; Demetrescu, et. al., 1965
121, ~~103~~). Estas influencias podrían cursar a través de las conexiones que se establecen entre el núcleo caudado, el tálamo y la formación reticular mesencefálica.

ESTUDIOS CONDUCTUALES

El que el núcleo caudado tenga una estructura neuronal muy peculiar, aunado a la existencia de conexiones muy amplias de esta estructura con la mayor parte del sistema nervioso central, por un lado con los sistemas aferentes específicos e inespecífico, el que aparentemente modifique la actividad de la F.R. mesencefálica así como la actividad del sistema talámico difuso, por otro lado el que tenga una conexión con los sistemas eferentes, tanto piramidal como extrapiramidal, hacen muy probable que el núcleo caudado tenga una participación fundamental en los procesos responsables de la adquisición y mantenimiento de respuestas condicionadas, cuando menos en las que se incluya de manera importante la actividad motora.

Se ha descrito que la lesión del n. caudado afecta diversas fases de los procesos de aprendizaje. La lesión bilateral del n. caudado produce una pérdida total de la habilidad de dar respuestas de retardo (Dean y Davis, 1959) (200). La prueba de retardo consiste en colocar un reforzamiento en una de dos cajas idénticas colocadas a la vista, pero fuera del alcance de un sujeto, después de que este ha visto en cuál de las dos cajas está el reforzamiento, se impide por cierto tiempo (retardo) su visión de las cajas. Después de este retardo se permite la manipulación de las cajas observando si el sujeto acierta a tomar la caja con el reforzamiento. Monos a los que se les lesiona el n. caudado en forma bilateral, pierden este condicionamiento aún si el retardo es mínimo (Dean y Davis, 1959) (200).

La lesión unilateral del n. caudado, produce una pérdida parcial de esta habilidad. La pérdida parece relacionarse con la cantidad de estructura lesionada (200 ^(Dean y Davis, 1967)).

El deficit que se observa en el condicionamiento de retardo parece no ser privativo de la lesión del n. caudado, resultados similares se observan tras la lesión restringida de la corteza frontal (131 ^(Battig et al., 1962)). Sin embargo debido a la gran cantidad de conexiones entre la corteza frontal y el n. caudado se podría pensar que los efectos de deterioro en el condicionamiento de retardo se deben a la alteración de un mismo sistema fronto-caudado. De la misma manera, la lesión de corteza frontal o del n. caudado produce un deficit en el condicionamiento de discriminación (131 ^(Battig et al., 1962)).

Además de haber un deficit en el condicionamiento de retardo y en el de discriminación, se observa que la lesión bilateral del n. caudado hace que sea muy difícil para un animal, adquirir y mantener un condicionamiento de alternación (132 ^(Chorover y Gross, 1963)). Este tipo de aprendizaje, consiste en que el sujeto apriete primero una palanca colocada en un extremo de la caja de Skinner y en seguida apriete otra palanca la que es reforzada sólo si ocurre esta alternación (primero una palanca y luego la otra). Ratas a las que se les lesiona al n. caudado en forma bilateral tardan más tiempo en adquirir el condicionamiento de alternación y cometen más errores que ratas normales (132 ^(Chorover y Gross, 1963)).

Por otro lado, en ratas la lesión unilateral del n. caudado bloquea la conducta de apretar una palanca con la pata anterior contralateral, sin afectar la misma conducta con la pata homolateral (130 ^(Hansing, et al., 1968)).

La lesión bilateral del n. caudado, ^{en} ~~con~~ ratas a las que se les somete a un condicionamiento instrumental utilizando un esquema de intervalo fijo hace que aumente el número de respuestas en el periodo de supresión entre cada aplicación. Esto indica que el n. caudado se relaciona con el pro-

ceso de inhibición de conductas motoras.

Schmaltz et al (129 1968) observaron que la lesión del n. caudado en ratas produce un deterioro.

temporal postoperatorio en una conducta condicionada instrumental. Ratas con lesión en ^{la} corteza frontal no tienen este deterioro. Cuando se recupera la respuesta tras la lesión, las ratas con el n. caudado destruido son lesionadas ^{en} en corteza frontal, de la misma manera las de corteza frontal lesionada lo son también en n. caudado. Cuando la lesión en corteza frontal se añade a la lesión de n. caudado hay deterioro; pero cuando a la lesión de corteza frontal se suma la lesión de n. caudado, se produce un deterioro mucho mayor en la respuesta condicionada (129 Schmaltz et al 1968).

La lesión de n. caudado produce un déficit en la conducta de inhibición de una respuesta condicionada de prevención pasiva sin haber efecto sobre la inhibición de ^{la} una respuesta ~~condicionada~~ incondicional (Kirby y Kimble 1968). En una situación activa los animales con una lesión del n. caudado, no pueden aprender la respuesta de escape y de prevención.

Por otro lado, ^(Gybelis et al., 1967) (133), pequeñas lesiones electrolíticas unilaterales ^{del} n. caudado de gatos producen disturbios en su actividad motora y sensorial compleja, permaneciendo las funciones motoras y sensoriales elementales sin alteración. Aparentemente, las dificultades se relacionan con la conducta adaptativa motora contralateral cuando el animal se enfrenta a una situación compleja, también se observa que el animal presenta falta de atención a objetos situados en el lado contralateral al de la lesión. Si la lesión es bilateral las dificultades son más pronunciadas y se presentan en las cuatro extremidades. El animal presenta al principio catatonía y después una franca hipoquinesia. Si se presenta un ración ^(Gybelis et al., 1967) al animal, éste no le atiende (133). Este síndrome parece relacionarse íntimamente con una falla en los mecanismos de atención y en la conducta adaptativa ante una situación cuya característica principal es la complejidad (133). (Gybelis et al., 1967)

Por otro lado, la estimulación de n. caudado a baja frecuencia y de 0.5 a ^{1.0} miliamperos de intensidad provoca la supresión total de los movi-

mientos condicionados de apretar una palanca para recibir alimento ante la aplicación de un E. C. (Buser et al., 1964) (199). * La misma estimulación no inhibe movimientos incondicionados tales como sostener el alimento con la pata, volver la cabeza, masticar y caminar (199). (Buser et al., 1964) (Robinson y Dolezal, 1963) Otros estudios (122) indican que la estimulación del n. caudado provoca inhibición específica de la conducta de aproximación ~~de~~ y de la fase consumatoria de una reacción alimenticia, además de una inhibición de la conducta condicionada de prevención.

La lesión bilateral del n. caudado parece relacionarse en forma directa con la adquisición y mantenimiento de la inhibición condicionada.

La inhibición condicionada (ver capítulo I) y su relación con el núcleo caudado fue estudiada por Brust-Carmona et al. (~~et al.~~) utilizando el siguiente procedimiento: se aplica una serie de 4 destellos con intervalo de 1 ~~segundo~~ ^{segundo} ~~seguido~~ ^{seguido} la serie con un reforzamiento positivo (carne). La estimulación ^{visual} se continúa asociada al reforzamiento hasta que ante los destellos el sujeto (gato) tenía una conducta de aproximación al lugar donde se aplicaba el E. I. Lograda la adquisición de ésta respuesta "positiva", se empezaba a aplicar la misma serie de destellos pero a partir del 20. ^{destello} ~~se intentaba~~ ^{aparece} una serie de 4 sonidos ^{breves} con un intervalo de 1 seg. entre cada uno de ellos. Este patrón ^{de estimulación} destellos-sonidos, no era reforzado de tal manera que llegaba un momento en el que el animal aprendía a inhibir su conducta de aproximación por lo menos durante un seg. o sea el tiempo suficiente que le "indicaba" si es que iba a recibir reforzamiento (destellos aislados) o sino lo iba a recibir (destellos-sonidos). A esta conducta inhibitoria se le llama de inhibición condicionada. Gatos a los que se les lesiona en forma bilateral el n. caudado se ven imposibilitados para adquirir y mantener la inhibición condicionada, sin que la lesión afecte la conducta motora incondicionada ~~(199)~~ (Brust Carmona) ~~(199)~~ (Brust Carmona et al., 1964b) En un trabajo posterior ~~si mismo autor~~ (194) encuentra que la aplicación tópica en el n. caudado de anestésicos locales tales como la alfa-

n-propilamino-propión-o-toluidina) ^(1971 loc. cit.) produce un aumento en el número de errores producidos por los sujetos ^{cuando se les} ~~se les~~ aplica el patrón de estimulación destellos-sonido. En cambio la aplicación de dosis muy bajas de adrenalina (4 gamas) produce un aumento en la capacidad de inhibir la conducta ante la aplicación del mismo patrón. El efecto ante las dos sustancias es temporal de tal manera que los sujetos vuelven a las condiciones de preaplicación en un lapso de 30 minutos para el anestésico y de 150 minutos para la adrenalina ~~1971~~. Esto hace pensar que la modificación conductual en este caso se relaciona ^{por} con una alteración temporal en la actividad ^{vegetativa} del n. caudado.

Muy recientemente, Prado (185 ⁽¹⁹⁷⁰⁾) ha encontrado que la aplicación de atropina ^{de KLI 3M} en n. caudado hace que el animal pierda temporalmente la conducta condicionada positiva en un esquema de condicionamiento semejante al mencionado anteriormente.

Actividad Eléctrica del Nucleo Caudado Durante el Aprendizaje.

Los estudios de la actividad eléctrica del n. caudado durante el aprendizaje son relativamente pocos y se relacionan con los cambios que sufre un potencial lento y de larga latencia durante el proceso de condicionamiento y extinción. Galambos ⁽¹⁹⁵⁵⁾, Galambos ⁽¹⁹⁵⁸⁾ y Galambos ^{Shatz (1962)} encuentran que potenciales lentos de larga latencia registrados en el n. caudado ante estimulación sensorial sufrían un aumento si se asociaba el estímulo que los producía con un reforzamiento, y decrecían en un proceso de extinción, esto aún en animales paralizados con flaxedil. (ver capítulo III)

RESUMEN.

Los antecedentes del trabajo experimental presentado a continuación indican:

a) El n. caudado tiene una estructura neuronal caracterizada por su homogeneidad, por una gran proporción de axones amielínicos y neuronas pequeñas.

b) El n. caudado se conecta con:

aparentemente en forma bidireccional

- 1- *la* Sustancia Nigra.
- 2- *la* Corteza del Cerebelo.
- 3- *la* Oliva Inferior.
- 4- *la* Hipocampo.
- 5- *la* Hipotálamo.
- 6- *la* Corteza Somática Sensorial.
- 7- *la* Corteza Prefrontal y Frontal.
- 8- *la* Glóbulus Pallidus.
- 9- *la* Mesencéfalo.
- 10- *la* Núcleos Intralaminares y de la línea Media del Tálamo.
- 11- *la com* Otros n. Tánamicos

c) El n. caudado se relaciona con diversos procesos y fases del aprendizaje:

- 1-. Con el condicionamiento de retardo.
- 2-. Con el condicionamiento de discriminación.
- 3-. Con el condicionamiento de alternación.
- 4-. Con el condicionamiento de prevención.
- 5-. Con la inhibición condicionada.
- 6-. Con *la* condicionamiento alimenticio.

d) El n. caudado se relaciona con la modulación de la actividad sensorial, de la actividad cortical, *de* de la actividad del sistema talámico difuso y

de la F. R. mesencefálica.

- e) El n. caudado es una estructura polisensorial.
- f) La actividad eléctrica del n. caudado parece modificarse durante algunos procesos de aprendizaje.

n,
de-
ión
n
es-
am-
al-
-
e
e-
-
al
ión
-
ec-
na-
-
i
n-

formación.

Es todavía tema de investigaciones ^{actuales} determinar las estructuras del cerebro que se relacionan en forma directa con éstos procesos. Como se mencionó en la sección de Antecedentes Directos, existen datos que indican que el n. caudado interviene en algunos de los procesos responsables del aprendizaje (interacción adaptativa).

El trabajo que se presenta a continuación consistió en el registro de la actividad eléctrica del n. caudado durante diversas partes de un proceso de condicionamiento.

^{dato} Se postuló, a manera de hipótesis, que la actividad eléctrica del n. ~~caudado~~ y de algunas estructuras cerebrales relacionadas con éste, se modifican en forma correlativa al proceso de adquisición de una respuesta condicionada.

46

c) MATERIAL Y METODO--.

Se utilizaron un total de 9 gatos adultos sin consideración de raza o de sexo y con un peso corporal que fluctuaba entre 2500 a 3500 gramos.

Estos animales fueron sometidos a cuatro condiciones experimentales:

- 1) En la primera condición, se utilizaron 5 sujetos (Ss.), los que fueron condicionados ante una luz (E.C.), antes de la implantación crónica de electrodos.
- 2) En la segunda condición, se utilizaron 3 Ss. en los que la implantación de electrodos se realizó antes de comenzar el entrenamiento conductual ante la luz (E.C.).
- 3) En la tercera condición se utilizaron 5 Ss. los que previamente implantados, y condicionados ante una luz (E.C.), fueron entrenados conductualmente ante un sonido (E.C.).
- 4) En la cuarta condición se utilizaron 8 Ss. los que fueron sometidos a diferentes manipulaciones de comparación (controles).

Como se aprecia por el número total de gatos, varios de ellos fueron sometidos a cuando menos dos condiciones.

MATERIAL Y ENTRENAMIENTO CONDUCTUAL--.

El entrenamiento conductual se realizó en una cámara sono-amortiguada de doble pared. El espacio entre estas dos paredes es de 13 cm. y está lleno de fibra de vidrio. Tanto la pared exterior como la interior están forradas con una malla de cobre conectada a tierra (este blindaje permite anular las inducciones electromagnéticas).

Las dimensiones del interior de la cámara son: 46 cm. de ancho, 46 cm. de altura y 67 cm. de profundidad. Las paredes interiores están forradas con planchas de formica resistentes a la humedad y relativamente termoestables. En el interior de la cámara, a la mitad y colocado transversalmente, hay un corredor de 46cm. de largo por 25 cm. de ancho. Su piso y

sus paredes de 14 cm. de alto son de lucita transparente. En el piso de éste corredor hay una plataforma móvil que puede fijarse en cualquier posición a lo largo del mismo, y que consiste en una palanquita de hule-espuma de 18 x 24 x 2 cm. sobre la cual se coloca una lámina de madera de 0.5 cm. de espesor.

En la pared izquierda de la cámara hay dos focos incandescentes tipo "G.F." de un watt de potencia. La posición de éstos focos ⁵ es exactamente sobre el extremo izquierdo del ~~corredor~~ de lucita, a una altura de 16.5 cm y con una separación entre ellos de 4 cm. El foco de la derecha es verde y el de la izquierda es rojo. Por encima de éstos focos y separados de ellos por 10 cm., hay una bocina de 5 pulgadas con una impedancia de 4 ohms. Cubriendo los focos y la bocina se encuentra una malla de cobre conectada a tierra. Entre los focos y el piso del corredor se encuentra un bebedero de lucita con una capacidad máxima de 10 ml. éste bebedero, se halla a una altura de 13 cm. La puerta de la cámara está formada por una doble plancha de madera con un espesor total de 6 cm. y forrada de fibra de vidrio. En el centro de la puerta hay una ventana de 23 x 22 cm. formada por tres capas de lucita transparente y un espejo polarizado unidireccional que permite ver el interior de la cámara desde el exterior.

En la pared anterior del corredor se halla una fotocelda colocada a 5 cm. de altura y 11 cm. de distancia de la plataforma colocada a la máxima distancia. La fotocelda permite registrar ~~los~~ ^{los} movimientos del animal al ir de un extremo del corredor hacia el bebedero. La ventilación de la cámara se logra inyectando aire comprimido a través de un orificio situado en el techo en la porción posterior izquierda del mismo. Esta ventilación al activarse emite un ruido constante que enmascara los sonidos provenientes del exterior de la cámara.

La cámara en su totalidad está sostenida por ocho resortes fijos a un armazón de hierro lo que hace posible un amortiguamiento de vibraciones y permite mantener la cámara fuera de contacto directo con las paredes o el piso del laboratorio impidiendo así la transmisión de sonido a través de éstos cuerpos rígidos. (ver figura I).

El bebedero de lucita sirve para ofrecer reforzamientos (una solución de leche en polvo disuelta en agua) a los Ss. La donación de la leche se realiza desde el exterior de la cámara utilizando una jeringa de 20 ml. acoplada a una llave de tres vías, una de cuyas salidas termina en un recipiente con leche de reserva, mientras que la otra se conecta al bebedero por medio de un tubo de hule. El sistema permite dar a un sujeto hasta 200ml. de leche por sesión (ver figura II).

A

B

Fig. I .- Vista del exterior (A) y del interior (B) de la cámara sono amortiguada utilizada en estos experimentos.

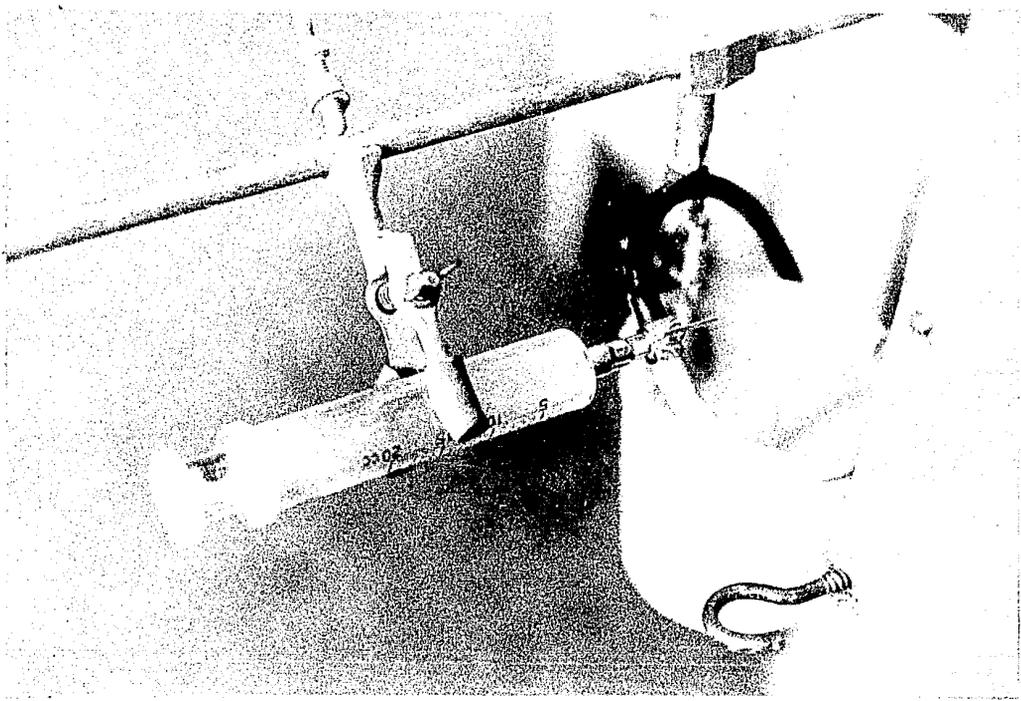


Fig. II.- La aplicación del estímulo incondicionado se ^{hace} ~~hace~~ ^{por medio} ~~através~~ de una jeringa acoplada a una llave de tres vías y un recipiente.

Los E. C. que se aplicaron durante todos los experimentos eran obtenidos activando los focos del interior de la cámara o la bocina. La activación de los focos se logra inyectando un pulso cuadrado de 1000 μ seg de duración y un voltaje de 80 volts con un estimulador Grass modelo S-4.

La activación de la bocina se logra inyectando un tren de pulsos cuadrados ^{a 200 segundos} ~~de 1000 μ seg.~~ ^{en una} ~~de duración total,~~ ^{de 1 segundo.} ~~una frecuencia dentro del tren~~ ^{de 20 μ seg.} ~~de 20 μ seg.~~ ^{el} ~~un voltaje de 20 volts y una duración por pulso dentro del~~ ^{los pulsos que} ~~de 2 mseg.~~ Lo anterior se realiza con dos estimuladores Grass S-4 acoplados uno con otro de tal forma que uno de ellos sirve para modular las características de duración ^{total} ~~total~~ del tren de pulsos y el otro sirve para dar las características de voltaje, ^{de} frecuencia y ^{de} duración de los pulsos dentro del tren.

El registro de la actividad eléctrica de las estructuras cerebrales se logra conectando ^{implantados} los electrodos ~~conectados~~ en el gato, ^{en} un cable en forma de resorte de longitud variable (tipo telefónico) que permite la mayor libertad de movimientos de los SS. Este cable a su vez se conecta a las entradas de un polígrafo Grass modelo 7 de 4 canales, lo que permite el registro permanente sobre ~~el~~ papel.

Para éste registro se utilizaron preamplificadores Grass de acoplamiento con condensadores modelo 7P5-A conectados a un amplificador Grass de alta ganancia modelo 7DAC. La salida de éste amplificador era utilizada para activar además de los galvanómetros del polígrafo, las placas horizontales de un osciloscopio Tektronix modelo 502-A de dos canales. Las imágenes del osciloscopio se fotografiaron utilizando una cámara quiomográfica Grass modelo C4H.

La celda fotoeléctrica se conecta a un preamplificador Grass de aco-

plamiento directo modelo 7PIA que permite el registro de las variaciones de voltaje en la celda;

Además de dar los estímulos correspondientes, los estimuladores iniciaban el barrido del osciloscopio y marcaban en el papel del ⁹pligrafo una señal que permite conocer el tipo de estímulo aplicado y el momento de su aplicación. Simultáneamente con el barrido del osciloscopio, se abría el diafragma de la cámara quimográfica.

ENTRENAMIENTO CONDUCTUAL.-

Independientemente de si el entrenamiento era iniciado antes o después de la implantación crónica de electrodos (condiciones 1 y 2), éste siempre seguía la siguiente secuencia:

- A) El animal era introducido a la cámara, estando abierta la llave del aire comprimido a la intensidad que siempre se utilizaría. Se dejaba al animal dentro de la cámara por un período de 30 minutos hasta lograr que el animal permaneciera tranquilo dentro de la cámara cesando su conducta exploratoria.
- B) El paso siguiente, consistía en introducir al animal a la cámara y ofrecerle leche en el bebedero. La donación de la leche se continuaba hasta lograr ^{Saciar, con} ~~el entrenamiento de~~ animal.
- C) Después ^{de cuando menos 24 horas} se le daba leche únicamente cuando permanecía sobre la plataforma colocada a una distancia de 10 cm. del bebedero.
- D) Una vez que el animal había aprendido a permanecer en la plataforma se le ofrecía la leche solamente después de la aplicación de la luz ~~cal-~~ encendiéndose el foco verde.
- E) Después se ofrecía la leche únicamente cuando el animal mostraba

reacción de alerta y volteaba en dirección al foco. En seguida, únicamente si el animal se acercaba al bebedero y por último la leche era ofrecida solamente después de que el animal lamía el bebedero ~~con su lengua.~~

- F) Logrado lo anterior la plataforma era colocada a 15 cm. del bebedero continuándose con las asociaciones Luz verde-respuesta-leche.
- G) Cuando el animal tenía más de 80% de respuesta correctas (se definió como respuesta correcta la salida del animal de la plataforma al aplicarle la luz; el contacto subsecuente con el bebedero y el regreso a la plataforma), la plataforma era colocada a 18 cm. del bebedero y así sucesivamente hasta que la plataforma quedaba situada a 20 cm. (distancia máxima).
- H) Finalmente los animales aprendían a permanecer en la plataforma colocada a 20 cm. del bebedero observando fijamente en dirección al foco saliendo hacia el bebedero consecutivamente a la aplicación de la luz, tocando el bebedero, bebiendo la leche y regresando a la plataforma después de obtener su reforzamiento.

Es importante hacer énfasis en el hecho de que la leche se le ofrecía al sujeto únicamente después de que éste tocaba el bebedero, la leche nunca era ofrecida antes del mencionado contacto por otro lado, si el animal salía de la plataforma o simplemente si alguna de sus extremidades no estaba colocada sobre ella no se aplicaban los estímulos.

Los animales eran privados de alimentos de 16 a 20 horas antes de cada sesión e inmediatamente después se les daba una cantidad de alimento (carne) que oscilaba entre 50 y 75 gramos. En promedio se aplicaban 28 asociaciones luz-leche por sesión (Tabla II) donándole al gato de 3 a 5 ml. de leche en cada asociación.

El proceso de entrenamiento descrito constituía la primera fase del experimento. En los gatos implantados antes del entrenamiento se realizaron registros poligráficos y osciloscópicos a partir de la primera sesión de condicionamiento. Los animales implantados posteriormente al condicionamiento eran sometidos a un sobreentrenamiento de la situación luz-leche con la plataforma colocada a 20 cm. hasta que se lograba que durante por lo menos 10 sesiones consecutivas el animal tuviera un mínimo de aciertos conductuales.

↓
90% de

Después de éste sobreentrenamiento se le implantaban los electrodos de registro, y después de su recuperación completa (aproximadamente una semana) se empezaba el registro de la actividad eléctrica durante el mantenimiento de la respuesta condicionada.

Algunos de los gatos sometidos a la condición 1 y a la condición 2 pasaron a la condición 3 que consistió en condicionarlos a ejecutar la misma respuesta operante pero ahora utilizando un sonido como E. C.

Además del entrenamiento positivo ante la luz verde y ante el sonido los animales fueron sometidos a las siguientes manipulaciones conductuales:

I.- Los animales condicionados a luz verde les era extinguida su respuesta aplicando el E. C. sin reforzamiento hasta que dejara de responder.

II.- Los animal^{es} con la respuesta positiva ante la luz verde (E. C.) extinguida se volvían a condicionar ante el mismo E. C.

III.- El animal con respuesta positiva ante sonido le era extinguida su respuesta.

Los animales en la condición 4 (controles) fueron sometidos a las siguientes manipulaciones:

IV.- Algunos de los animales condicionados a la luz verde eran sometidos a una situación de estimulación que consistía en la aplicación de la luz

verde durante ^{1 seg} ~~1000 mseg.~~, seguida a los 500 mseg. de su iniciación por un sonido de ^{1 seg} ~~1000 mseg.~~ de duración.

Este patrón luz-sonido nunca era reforzado. Esta situación fue denominada de inhibición condicionada I.C. (ver capítulo 1).

V.- Algunos animales condicionados a la luz verde les eran presentados ^{al} ~~sin~~ ~~azar~~ sonidos aislados sin reforzar. *La presentación de los mismos era al azar.*

VI Un sujeto condicionado a la luz verde fue sometido a la estimulación con la luz roja (foco de la izquierda) utilizando exactamente los mismos parametros, sin embargo, ésta aplicación de luz no era reforzada.

VII Un sujeto condicionado a la luz verde fue paralizado inyectandole intraperitonealmente una dosis de sustancia bloqueadora de la transmisión neuromuscular (flaxedil) y en ésta condición se le aplicó el E.C.

VIII Un sujeto condicionado al sonido fue paralizado inyectandole intraperitonealmente flaxedil y en esta condición se le aplicó éste E. C.

IX En un sujeto condicionado, fallecido minutos antes se registró la actividad eléctrica del n. caudado ante la aplicación de la luz verde y del sonido.

X Un sujeto fue sometido a un condicionamiento clásico utilizando ^{la} ~~una~~ luz verde como E. C. y un choque eléctrico no ^e ~~re~~ceptivo aplicado a una extremidad como E. I.

En la Tabla I se reseñan las secuencias de manipulación efectuadas con cada gato.

En la Tabla II se indican el numero de sesiones de asociaciones y de gatos sometido a cada una de las condiciones de manipulación conductual.

h → cerebro →

-86-

↓ M → g → i → v → (no fotografado → furolo)

Tabla I

| SUJETO | M A N I P U L A C I O N E S | | | | | | | | | |
|--------------------|--|--|--|--|--|---|--|--|--|--|
| RCS 6 | Luz Reforzada → VI | | | | | | | | | |
| RCS 7 | Luz Reforzada → IV → I → V → Sonido Reforzado → II | | | | | | | | | |
| RCS 8 _w | Luz Reforzada → IV → V | | | | | | | | | |
| RCS 10 | Luz Reforzada → V → I → | | | | | Sonido Reforzado | | | | |
| RCS 11 | Luz Reforzada → V → I → | | | | | Sonido Reforzado → II → VII → VIII → IX | | | | |
| RCS 12 | Luz Reforzada | | | | | | | | | |
| RCS 13 | Luz Reforzada → V → | | | | | Sonido Reforzado → I | | | | |
| RCS 16 | Luz Reforzada → | | | | | Sonido Reforzado → I → III → IV | | | | |
| RCS 18 | Luz Reforzada (X) | | | | | | | | | |

Tabla I Secuencia de manipulaciones a las que fueron sometidos los 9

sujetos de la serie experimental. I.- Extinción + luz verde.

II.- Re-condicionamiento + luz verde. III.- Extinción + Sonido

IV.- Inhibición Condicionada. V.- Sonidos xis la luz

VI.- Estimulación con luz roja. VII.- Flaxebil - luz verde

VIII.- Flaxebil - sonido. IX.- Post-mortem. X.- Condicionamiento clásico

h = carlo = un = g u i a s
(no fotografado)

TABLA II
RECOPIACION DE DATOS

| MANIPULACION | NUM. DE GATOS | NUM. DE SESIONES | TOTAL DE ASOCIACIONES | PROMEDIO DE ASOCIACIONES |
|------------------|---------------|------------------|-----------------------|--------------------------|
| Luz reforzada | 8 | 135 | 3819 | 28 |
| Sonido reforzado | 5 | 72 | 1894 | 26 |
| I | 5 | 41 | 1507 | 37 |
| III | 1 | 6 | 324 | 54 |
| IV | 3 | 25 | 1426 | 57 |
| V | 3 | 5 | 220 | 44 |
| VI | 1 | 5 | 241 | 45 |
| VII | 1 | 2 | 22 | 11 |
| VIII | 1 | 2 | 48 | 24 |
| X | 1 | 1 | 56 | 56 |

Tabla II Recopilación de datos.

MÉTODO Y ANÁLISIS DE RESULTADOS

ACTIVIDAD CONDUCTUAL

El análisis de la actividad conductual, fue enfocado desde dos puntos de vista, uno cuantitativo y el otro cualitativo. El análisis cuantitativo de la actividad conductual se basó fundamentalmente en el cómputo de ^{porcentajes} ~~porcentajes~~ de salidas que el animal efectuaba de la plataforma dirigiéndose al bebedero ante la aplicación de los diferentes patrones de estimulación en cada una de las condiciones. ~~Se consideró como salida cuando el animal se dirigía al bebedero en un lapso menor de 5 segundos.~~ ^{de salida en la sesión.}

Se calificaba como salida: cuando ante la aplicación de los estímulos el animal los atendía y en un lapso menor de 5 segundos se dirigía al bebedero. Si el lapso era mayor de 5 segundos se consideraba a la situación como de no salida.

Esta cuantificación era muy precisa cuando el animal había aprendido a permanecer en la plataforma; cuando ésta se hallaba a la máxima distancia. En cambio, cuando el proceso de adquisición se iniciaba, la observación se hacía más difícil. En este caso la cuantificación se realizaba tomando en cuenta varios factores de los cuales los más importantes eran:

- 1.-El grado de atención del sujeto con respecto a los E. C. Este grado de atención se consideraba como alto cuando el animal dirigía sus telereceptores a la dirección de aplicación del estímulo.
- 2.-La respuesta de voltear al bebedero después de ser aplicados los estímulos.
- 3.-La conducta de aproximación ^o "decidida" al bebedero.

Si se cumplían las tres condiciones se consideraba la conducta como de salida clara. Si cualquiera de estas condiciones no se cumplía la situación se computaba como de no salida.

Los datos cuantitativos de los porcentajes de respuesta¹²⁵ fueron ~~ve-ti-~~
~~dos a gráficas~~ en las cuales los porcentajes obtenidos en cada sesión
 eran marcados. Estas gráficas muestran el nivel de adquisición de las
 respuestas condicionadas en función del número de sesiones a las que fue-
 ron sometidos los sujetos.

El análisis conductual cualitativo se refiere a la descripción deta-
 llada de algunas manifestaciones conductuales específicas, relacionadas
 con la secuencia del entrenamiento y con los cambios de manipulación
 de estímulos a los que fueron sometidos los sujetos en el transcurso
 de este.

ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD ELECTROFISIOLÓGICA.-

Potenciales Provocados.-

La mayor parte del análisis de la actividad electrofisiológica se
 restringió al estudio de las características y de las variaciones de
 los potenciales provocados por los estímulos condicionantes utilizados.

Este análisis ^{consistió en lo siguiente} se realizó a través de ~~dos aproximaciones:~~

1) ~~La primera consistió en la~~ Cuantificación, a través de porcentajes,
 de la aparición clara de los potenciales provocados en función de las
 manipulaciones conductuales. ^{ya convertido a porcentaje}

Este tipo de análisis "dicotómico" en donde ^{se} ~~era~~ cuantificada si
 aparecía o no el potencial provocado, fué realizado de la siguiente
 manera: Se observaban los registro poligráficos notando la presencia
 o la ausencia de alguna configuración eléctrica subsecuente a la apli-
 cación del estímulo. Para aceptar una variación eléctrica como un
 un potencial, éste debía llenar los siguientes requisitos:

- A) Aparecer con una latencia semejante en cada prueba .
- B) Aparecer conservando una morfología semejante en cada manipulación.
- C) Ser claramente diferenciado por su voltaje del resto del registro.

Cuando cualquiera de éstos requisitos no era satisfecho, se computaba como una "ausencia de potencial".

En algunos casos, ésta cuantificación fué realizada, en forma independiente, y a "ciegas" hasta por tres personas distintas, observándose una diferencia en los porcentajes de aparición de solo 4%. ~~en las diferentes cuantificaciones~~, Estas personas no conocían los resultados de la cuantificación realizada por las otras. Los porcentajes de la aparición ~~clara~~ de los potenciales provocados eran inscritas en las mismas gráficas de porcentajes conductuales de salidas de la plata forma hacia el bebedero. De ésta manera, se estableció una comparación ~~entre la conducta de salir y la aparición de potenciales.~~

2) ~~Objeto del análisis cuantitativo de la actividad electrofisiológica, involucra la~~ Medición de la latencia y del voltaje de los potenciales provocados por los R.C. ~~en diferentes momentos de la adquisición de la respuesta condicionada.~~ Este análisis se realizó ^{en} utilizando los registros fotográficos.

La latencia fue cuantificada midiendo la distancia entre el comienzo del barrido osciloscópico y la aparición de los potenciales. Se promediaron las latencias de los potenciales registrados en las diferentes estructuras en cada uno de los sujetos.

Para el análisis del voltaje se utilizó la técnica que se llama de "promedio fotográfico". Consisten en proyectar ^{en} en papel fotosensible una serie de ~~de~~ fotografías del barrido del osciloscopio, colocando siempre el inicio del rayo en el mismo punto. En estas condiciones, variaciones del haz de electrones que se repiten van dejando un claro en el papel, mientras que ~~la~~ que no se repite se "borran". Al término

de la suma de 10 fotografías se media la amplitud del potencial.

El ^vvoltaje fue transformado en porcentaje ^{icuto} considerando el promedio de voltajes durante toda la fase de adquisición como 100% y refiriendo el voltaje promedio durante cada sesión a éste 100%.

Los resultados de ésta cuantificación fueron inscritos en las mismas gráficas en las cuales se representó el ~~porcentaje~~ ^{Porcentaje} de respuestas conductuales y el ~~porcentaje~~ ^{Porcentaje} de aparición ~~clara~~ ^{de} potenciales en función del número de sesiones.

En algunos casos se cuantificaron los cambios de amplitud dentro de cada sesión refiriendo siempre la amplitud al ~~porcentaje~~ ^{icuto} (100%) ^{obtenido} durante la adquisición.

3) El análisis de la actividad espontánea fue ^{analizando en relación con la} ~~realizado cuantificando~~ ~~su~~ frecuencia y la ritmicidad.

IMPLANTACION CRONICA DE ELECTRODOS.-

La implantación crónica de electrodos se realizó de acuerdo con el siguiente procedimiento quirúrgico:
Los animales fueron anestesiados mediante una inyección intraperitoneal de nembutal con una dosis de 35 mg. por kg. de peso. Los animales fueron sujetados en un aparato estereotáxico marca David Kopf. Se realizó una incisión media longitudinal a lo largo de la piel del craneo, dejando al descubierto los huesos craneales. Se levantó el periosteo y se des-cincertaron los músculos temporales.

La selección de las coordenadas para la implantación de electrodos fue hecha en el atlas de Jasper y Ajmone Marsan ~~(2)~~. Para el n. caudado fueron A 16, L4.5 y H 5.5. Para el tálamo A 6.5, L 2.5 y H 1.0.

~~Los electrodos fueron colocados por medio de~~

acero inoxidable

Los electrodos formados por uno o varios alambres de ~~hierro~~ de 0.25 mm. de diámetro y completamente aislados a excepción de la punta se introdujeron a través de orificios de 1.5 mm. de diámetro. Los electrodos corticales consistieron en tornillos de acero inoxidable de 5 mm. de largo y un diámetro en su porción más gruesa de 2.5 mm. Además se colocó en uno de los senos frontales un tornillo soldado a un cable de varios hilos de 20 mm. de longitud sin aislar que fué utilizado como indiferente. En el otro seno se colocó un tornillo que se utilizó para aumentar el sitio de adhesión del cemento dental (acrílico) con lo que se cubrió todo lo anterior. Los electrodos terminaban en un tornillo el que sobresalía del cemento dental, ~~#####~~ y que se conectaría al cable de entrada del pre-amplificador de registro (Fig. III).

Al terminar la implantación, al gato se le inyectaba por vía intramuscular 50 000 unidades ~~de penicilina / 1000 / 1000 / 1000~~ por kg. de peso de penicilina de larga duración .

La situación real de los electrodos se comprobó después de efectuar cortes histológicos. Para esto al terminar los experimentos el animal se anestesiaba con una alta dosis de nembutal, completamente anestesiado se perfundía inyectándole en el ventriculo izquierdo solución salina isotónica, en seguida se continuaba la perfusión con una solución de formol al 10%. Previamente a la iniciación de la perfusión las venas yugulares eran seccionadas. A continuación se extraía el cerebro y se guardaba dentro de un frasco que contenía solución de formol al 10%. Después de por lo menos 2 semanas el cerebro se lavaba con agua corriente y se hacían cortes por congelación utilizando un microtomo marca Leitz. Los cortes eran montados en un ~~porta~~ ^{per}objetos ^{y eran} utilizados como negativos para ser impresiones en papel fotográfico. Estas fotografías se comparaban con las

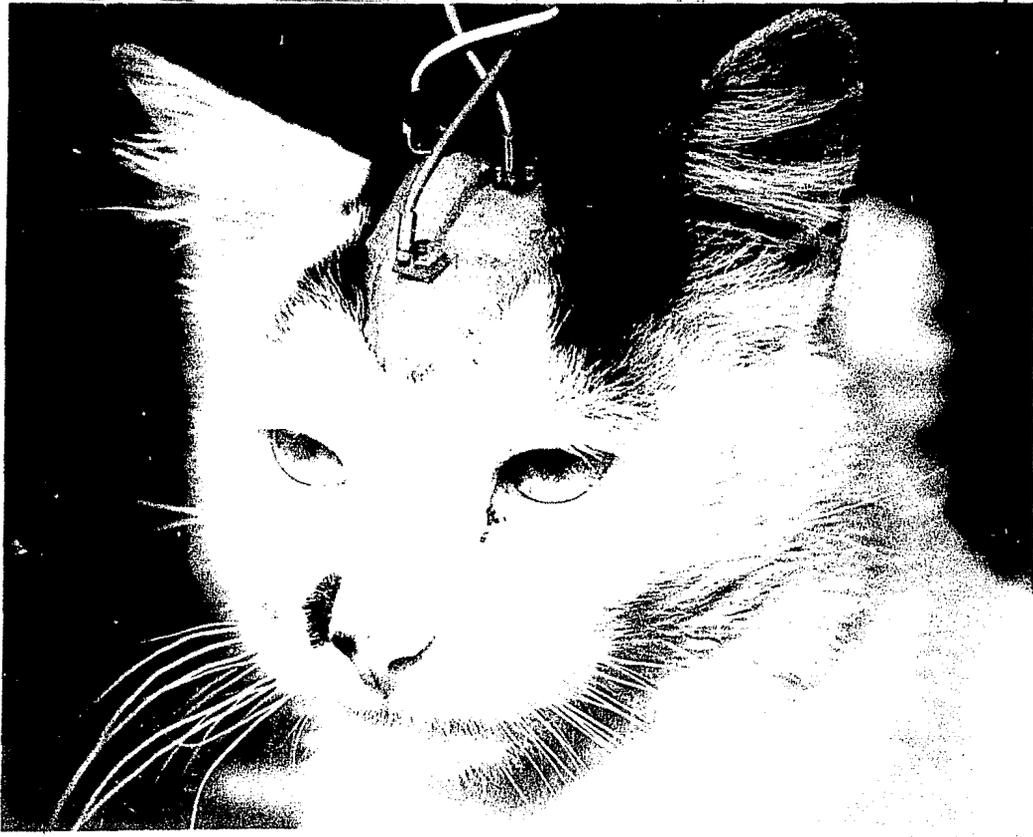


Fig. 11. - Resultado final de la implantación crónica de electrodos en dos Ss. de la serie experimental.

del atlas estereotáxico (207) para la identificación de las diferentes estructuras cerebrales, y la situación real del electrodo de registro.

El sujeto sometido al procedimiento de condicionamiento clásico fué traqueostomizado bajo anestesia con eter y en seguida fijado en el aparato estereotáxico. Se tuvo especial cuidado de inyectar anestesia local (novocaína al 2%) en todos los puntos de fijación o incisión quirúrgica. Puesto que la administración de eter se suspendió inmediatamente después de fijar el animal en el aparato estereotáxico, se aplicó media hora más tarde una dosis alta de flaxedil la cual produjo una parálisis muscular completa. Se mantuvo una respiración artificial por intermedio de una bomba Palmer.

En esta situación se colocaron electrodos de registro en el n. caudado en las mismas coordenadas antes mencionadas.

Completado lo anterior, se procedió a asociar una luz idéntica a la utilizada en la adquisición de condicionamiento instrumental en los animales crónicos, con un choque eléctrico aplicado 500 msec. después a una extremidad posterior del animal.

RESUMEN-

- 1) Fueron utilizados 9 gatos, los que fueron sometidos a cuatro condiciones experimentales.
- 2) El enternamiento conductual fué realizado en una cámara de reflejos en la cual se enseñaba a los animales a permanecer en una plataforma, y ante la aparición del E.C., salir de ella, tocar el bebedero, beber la leche y regresar a la plataforma.
- 3) Durante la observación conductual de los sujetos en las etapas de adquisición, mantenimiento y extinción de las respuestas condicionadas, se realizaron registros poligráficos y osciloscópicos de la actividad eléctrica del ~~XXXXXXXXXXXXXXXXXXXX~~-núcleo caudado, del tálamo y de la corteza frontal.

4) Fué analizada la conducta de los sujetos en términos de ~~porcen-~~

porcientos

~~tasas~~ de salida de la plataforma al bebedero, relacionandolas con el ~~porcentaje~~ porcentaje de aparición y el ~~porcentaje~~ porcentaje de voltaje de los potenciales provocados por los E. C.

D) RESULTADOS

CONDICION I.

Los cinco Ss. sometidos al entrenamiento conductual ante la luz verde (EC), antes de ser implantados, adquirieron la respuesta condicionada en forma rápida, de tal forma, que en la tercera sesión de entrenamiento (todos ellos) sobrepasaban el 80% de respuestas correctas. Los niveles de adquisición alcanzados fueron muy semejantes en todos estos animales como puede observarse en la figura IV en donde se representa la desviación estandar obtenida en cada sesión de entrenamiento.

Después de que los animales permanecían un mínimo de 10 sesiones consecutivas sobrepasando el 90% de aciertos conductuales, se les sometía a la implantación crónica de electrodos. Después de recuperados del trauma quirúrgico se efectuaba el primer registro electrofisiológico. Durante ésta primera sesión de registro, se observó que los Ss. manifestaban una conducta exploratoria relacionada con la presencia de los cables de registro sin embargo a pesar de este estímulo distractor todos los sujetos sobrepasaron el 90% de respuestas condicionadas correctas.

El registro ^{monopolaren el N.C. y en el tálamo} mostró la aparición de un potencial bifásico y en ocasiones trifásico de polaridad negativa para la primera deflexión, positiva para la segunda y negativa para la ~~primera~~ tercera (cuando está aparecía). La latencia de este potencial fué de 80 mseg. en promedio aunque variaba en proporción inversa a la intensidad del estímulo tal y como puede observarse en la figura V. En esta figura, se muestran los potenciales provocados por estímulos luminosos de diferente magnitud, observese como la latencia ~~disminuye-conforme-a~~ ^{disminuye} aumenta conforme se disminuye la intensidad del estímulo representada en la ~~a~~ cantidad de volts que se aplicaban al filamento incandescente del foco. Es interesante hacer notar que la magnitud de los potenciales provocados no variaba en esta misma situación ^{de aumento} de ~~aumento~~ en la intensidad de los estímulos condicionantes.

En cambio, la magnitud de los potenciales variaba dependiendo de la etapa de entrenamiento conductual en la que se encontraban los animales, así, durante la etapa de mantenimiento de la respuesta condicionada la aparición y la magnitud de éstos potenciales permanecía relativamente estable mientras que consecutivamente a la supresión de la aplicación del reforzamiento (extinción), los potenciales ~~de~~ disminuían de magnitud y su aparición se hacía inconstante hasta que en la mayoría de los casos llegaban a desaparecer. Durante la etapa de recondicionamiento, las respuestas conductuales correctas y las respuestas eléctricas aumentaron en tal forma que desde la primera sesión de re-condicionamiento, el porcentaje conductual y el eléctrico fué mayor de 80%. En la figura VI se muestran estos cambios de amplitud en los potenciales durante la etapa de mantenimiento, extinción y re-condicionamiento de la respuesta condicionada. Estas variaciones de la magnitud del potencial se correlacionaron directamente con la respuesta conductual en forma muy precisa tal y como puede observarse en la figura VII donde se aprecia que al disminuir

el número de respuestas correctas, disminuye también la constancia y la magnitud de los potenciales, esto relacionado con la supresión del reforzamiento, para volver a aumentar después de unas cuantas aplicaciones de este. Todo lo descrito se observó en todos los casos y en todas las estructuras en las que se registró a excepción de un caso en el cual no se observó la recuperación del potencial registrado en el Núcleo Medio Dorsal Tálamico durante el período de re-condicionamiento.

Las variaciones porcentuales de la conducta, de la aparición y del voltaje del potencial registrado en el Núcleo Caudado obtenidas durante el mantenimiento, la extinción y el re-condicionamiento fueron comparadas entre sí, sometiéndolas a un análisis de varianza utilizando el método de Diseños ~~Factoriales~~ de Bloques al Azar. Se encontraron cambios significativos con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.005 para los cambios conductuales y de aparición del potencial y de ~~0.005~~ 0.025 para la variación del voltaje, *entre el mantenimiento y la extinción y entre ext. y el recondicionamiento.*

Además se investigó el grado de correlación (Coeficiente de Spearman de Correlación por Rangos: r_s) entre la conducta y la aparición del potencial, encontrándose que fluctuaba entre 0.72 y 0.84 , y entre la conducta y el voltaje del potencial se encontró un grado de correlación que fluctuaba entre 0.74 y 0.97 siendo en todos los casos significativo estadísticamente con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001.

CONDICION II

Los tres Ss. con electrodos implantados previamente a la iniciación del condicionamiento, en comparación a los animales sometidos a la Condición I no presentaron diferencias apreciables en la adquisición de la respuesta condicionada conductual.

Eso se puede apreciar si se compara la gráfica de adquisición conductual de estos animales (figura VIII) con la de los animales

sometidos a la Condición I (figura IV). Esta semejanza en los niveles de adquisición de los dos grupos indica que los sujetos que los formaron pertenecen a la misma población.

En estos animales, fué posible realizar un estudio de la relación entre la conducta y la actividad eléctrica a partir de la primera sesión de condicionamiento. Se observó que a medida que adquirían la conducta condicionada, aparecían tanto en el Núcleo Caudado como en el Tálamo potenciales idénticos a los registrados en los gatos sometidos a la Condición I.

Durante la etapa de adquisición, estos potenciales aumentaron en su constancia de aparición aunque si bien este aumento fué más gradual que el de las respuestas conductuales acertadas. Estos resultados se ilustran en la figura IX en la cual se hallan consignados los resultados obtenidos en un sujeto con registros en el Núcleo Caudado y en el Tálamo.

En estos Ss. también se observó que durante la extinción de la respuesta condicionada tanto la magnitud como la constancia de los potenciales disminuyen considerablemente.

El análisis de correlación entre la conducta aprendida y la aparición de los potenciales mostró un nivel de $r_s = 0.82$ con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001, además, la correlación entre la conducta y el voltaje de los potenciales fué de un nivel de $r_s = 0.74$ con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001.

CONDICION III

Los cinco Ss. sometidos a la Condición III también permitieron el análisis de la relación entre la conducta y la actividad eléctrica a partir de la primera sesión de entrenamiento. Sin embargo, en este caso se utilizó como E.C. un sonido y además este grupo de sujetos

ya había sido condicionado a la luz ~~rojo~~ verde.

Los resultados obtenidos mostraron que en promedio el nivel de respuestas conductuales acertadas de estos sujetos en la primera sesión de entrenamiento fué cercano al 40% en comparación al 20% obtenido en los gatos estudiados en la Condición I y II. Por otro lado, se observó que la rapidez de adquisición de la respuesta condicionada varió de gato a gato. En la figura X se observan estos resultados.

Los registros osciloscópicos de la actividad eléctrica del Núcleo Caudado de este grupo de gatos mostraron la aparición de un potencial con una latencia promedio de 25 mseg. el que en los registros monopoles aparecía como una respuesta bifásica negativa-positiva y en ocasiones como trifásica negativa-positiva-negativa.

Conforme se repetían las ~~asociaciones~~ asociaciones sonido-respuesta-leche, dicho potencial aumentó de magnitud haciendose muy aparente a partir de la segunda sesión de condicionamiento tal y como puede verse en la figura XI. La relación de ^{potencial de leche} este potencial con la adquisición de la respuesta condicionada fué sumamente estrecha de tal forma que el análisis de correlación mostró que estas variables se correlacionan con un índice que fluctua entre $r_s = 0.98$ y $r_s = 0.99$ en los diferentes animales con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001. De la misma manera, la correlación de la conducta con la aparición del potencial fluctuó entre $r_s = 0.94$ y $r_s = 0.99$ en los diferentes animales con una ~~probabilidad~~ probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001.

En todos los casos en los que se registró simultáneamente la actividad eléctrica del Núcleo Caudado y del Núcleo Centro Mediano Talámico se notó una gran correspondencia tanto en lo que se refiere a la constancia de los potenciales registrados de ambas estructuras como a su voltaje. En dos Ss. pertenecientes a la Condición I se calculó

el índice de correlación entre la aparición de los potenciales en las dos estructuras obteniendo un valor de $r_s = 0.85$ con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de ~~0.01~~ 0.001, y entre el voltaje de los potenciales en las dos estructuras de $r_s = 0.97$ con una probabilidad asociada de ocurrencia por azar menor de 0.001.

CONDICION IV

En esta Condición ~~4~~ se incluyen todos los Ss. en los que se efectuaron manipulaciones de comparación.

En primer lugar se utilizó un gato con el objeto de investigar, hasta donde los movimientos musculares afectaban la presencia de los potenciales, y si estos se presentaban en ausencia de toda actividad muscular. Para ello el S. fué entrenado utilizando como E.C. la luz y también el sonido. Después de varias asociaciones los potenciales aparecían con claridad. Obtenida esta respuesta el animal fué paralizado por la aplicación intraperitoneal de una dosis de un bloqueador de la transmisión neuromuscular (Flaxedil). La parálisis fué completa a excepción de los movimientos respiratorios. En está situación, el gato fué introducido a la cámara de condicionamiento y colocado a la misma distancia del bebedero en la que permanecía durante el entrenamiento conductual. Al serle aplicados los E.C. se observó la aparición del potencial idéntico al registrado durante el entrenamiento.

En otra ocasión en este mismo animal, al ser repetido el procedimiento de paralización muscular y estando colocado dentro de la cámara sono-amortiguada, tuvo un paro respiratorio a consecuencia de lo cual falleció. En está situación el potencial que se registraba desapareció completamente.

Con objeto de repetir la condición de obtención de registros eléctricos del Núcleo Caudado en ausencia de movimientos, se entrenaron tres gatos más utilizando la técnica de inhibición condicionada. Para ello,

En un gato sometido al entrenamiento en la inhibición condicionada se realizó un análisis de la actividad eléctrica con el objeto de ver si está variaba dependiendo de si el animal cometía aciertos o errores. Se observó que cuando el animal cometía un acierto ante el patrón de inhibición condicionada (permanecía en la plataforma) aparecía el potencial ante la luz como también el potencial ante el sonido, en cambio, cuando el gato cometía un error (salía al bebedero) solamente aparecía el potencial ante la luz. Estos resultados se pueden apreciar en la figura XII.

Además de estudiar la relación conducta-actividad eléctrica durante la inhibición condicionada, se observó que la repetición monótona (sin reforzamiento) de un estímulo provocaba que los potenciales registrados en el Núcleo Caudado y en el Tálamo disminuyeran rápidamente. En la figura XIII se observa que ante las dos primeras aplicaciones de un sonido aislado aparecen potenciales provocados tanto en el Tálamo como en el Núcleo Caudado y a partir de la tercera aplicación, los potenciales desaparecen.

La relación estrecha entre la conducta condicionada instrumental y los potenciales provocados en el Núcleo Caudado se observó también en el sujeto que fué sometido a un procedimiento de condicionamiento clásico (ver método/). En este gato, a medida que se aplicaban las asociaciones EC-EI, se observó un aumento en la magnitud y en la constancia de un potencial idéntico al registrado en las situaciones de condicionamiento instrumental.

RESULTADOS HISTOLOGICOS

El análisis de los cortes histológicos muestra que en los 9 Ss. implantados, los electrodos fueron colocados en la cabeza del Núcleo Caudado. En este sitio fué donde los potenciales provocados por los E.C. se registraron con mayor claridad. En dos Ss. los electrodos fueron colocados en el Núcleo Centro Mediano, y en un S. en el Núcleo Medio Dorsal Talámico. En la figura ~~XIII~~ XIV se pueden observar

estos resultados.

En la tabla III se presentan las coordenadas en donde terminaron las puntas de los electrodos implantados en los sujetos más representativos. Estos datos se obtuvieron proyectando el corte histológico correspondiente sobre el atlas estereotáxico para gatos de Jasper y Ajmone-Marsan.

OBSERVACIONES CUALITATIVAS

En ésta sección se describen algunos cambios conductuales difíciles de cuantificar que parecen coincidir con un ^(considerable) aumento ~~de~~ ~~grande~~ ~~de~~ la magnitud de los potenciales provocados. Estos cambios conductuales, ocurrieron siempre que el animal se ~~presentaba~~ enfrentaba a una situación de cambio o ^(de) alteración en el esquema de condicionamiento.

La primera ^(de esta) situación sucedió durante la primera sesión de extinción a la luz verde (EC) en dos sujetos. ~~de la serie experimental.~~ Durante esta sesión, ^(al aparecer el E.C.) la conducta de los sujetos primero fué de salir de la plataforma hacía el bebedero ~~ante la aplicación del E.C.~~, sin embargo, después de varias aplicaciones del ^{EC} este sin reforzamiento, los sujetos manifestaron una conducta de voltear en dirección del foco, de la puerta, del bebedero, daban uno o dos pasos y se detenían, en otras ocasiones, permanecían en la plataforma. Los potenciales provocados en ésta situación sufrieron un gran aumento en su magnitud. Hacia el final de la sesión, cuando los Ss. permanecían en la plataforma en presencia del E.C., los potenciales empezaban a decrecer rápidamente hasta desaparecer en las ~~primeras~~ ~~primeras~~ subsecuentes presentaciones del E.C.

La segunda situación sucedió durante la adquisición de la inhibición condicionada. ~~En la adquisición de la inhibición condicionada~~ Cuando el animal empezaba a adquirir la inhibición condicionada se observaron cambios conductuales muy semejantes a los de la situación de extinción, al aparecer la luz, el animal daba unos pasos, se detenía, volteaba en dirección

al foco o a la bocina y en ocasiones a la puerta de la cámara. Asociada a ésta conducta, la magnitud de los potenciales provocados por la luz y por el patrón luz-sonido aumentaban en forma muy aparente. En cambio ~~cuando~~ cuando el sujeto dejaba de salir ante el estímulo de inhibición condicionada (adquiría la conducta de inhibición condicionada) los potenciales decrecían en magnitud. En la ~~figura~~ figura XV se puede observar los resultados obtenidos en un gato durante la adquisición de la inhibición condicionada y el resultante aumento en la magnitud de los potenciales provocados por la luz.

La tercera situación ocurrió durante la adquisición de la respuesta condicionada ante el sonido en un gato sometido a la condición III. El entrenamiento conductual en este animal fué sumamente difícil, de tal forma que en las primeras sesiones de entrenamiento, no se logró que el animal saliera por sí mismo de la plataforma hacia el bebedero sino que al aplicar el sonido lo único que hacía el gato era voltear a ver el bebedero sin embargo, esta respuesta era reforzada. En la quinta sesión de entrenamiento se dejó de reforzar la respuesta de voltear y solamente se aplicaba el reforzamiento cuando el animal se dirigía por sí mismo al bebedero. Durante la sesión en la que se hizo la transición de reforzar el salir y no únicamente el voltear, la conducta del sujeto mostró las mismas características que se describieron antes es decir, el animal volteaba en dirección del bebedero, de la ventana, daba unos pasos, se regresaba etc. y en este caso la magnitud de los potenciales aumentó apreciablemente tal y como puede observarse en la gráfica de la figura XVI.

Los potenciales provocados obtenidos en todas estas situaciones conductuales pueden observarse en la figura XVII.

RESUMEN

- 1) Durante la adquisición de la respuesta condicionada ante la luz y ante el sonido aparece un potencial provocado en el Núcleo Caudado y en el Tálamo el que aumenta de magnitud y se hace relativamente constante durante la etapa de mantenimiento del condicionamiento. Este potencial decrece en magnitud ~~114~~ ~~114~~ y constancia durante la extinción de la respuesta condicionada, y vuelve a aumentar en magnitud y constancia durante el re-condicionamiento. Estos cambios son estadísticamente significativos.
- 2) No se observó relación estadísticamente significativa entre las características de los potenciales y la situación de inhibición condicionada, a excepción de un aumento considerable en su magnitud, no siendo este aumento privativo de ésta situación, sino también del principio de la extinción y de las situaciones de cambio del patron de estimulación.
- 3) Los potenciales desap arcieron en forma muy rápida durante un proceso de habituación.
- 4) Durante un proceso de condicionamiento clásico, los potenciales provocados por el EC aparecieron en el NC y amentaron de magnitud y constancia conforme se efectuaban más asociaciones.
- 5) Se observó una diferencia en la aparición de los potenciales de pendiendo de si el sujeto cometia acierto o error en la situación de inhibición condionada.
- 6) Los potenciales provocados por el EC registrados en el NC aparecieron en animales entrenados pero que fueron paralizados con Flaxedil.

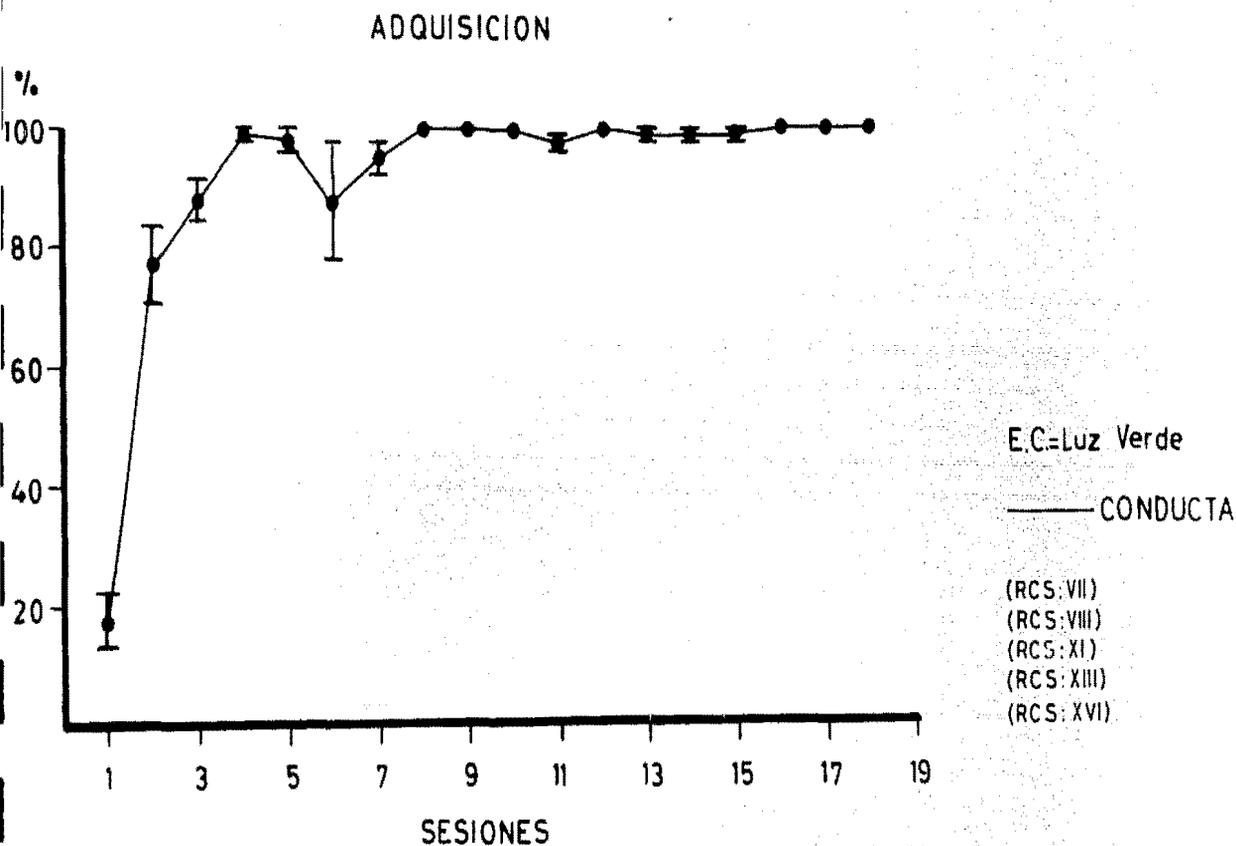
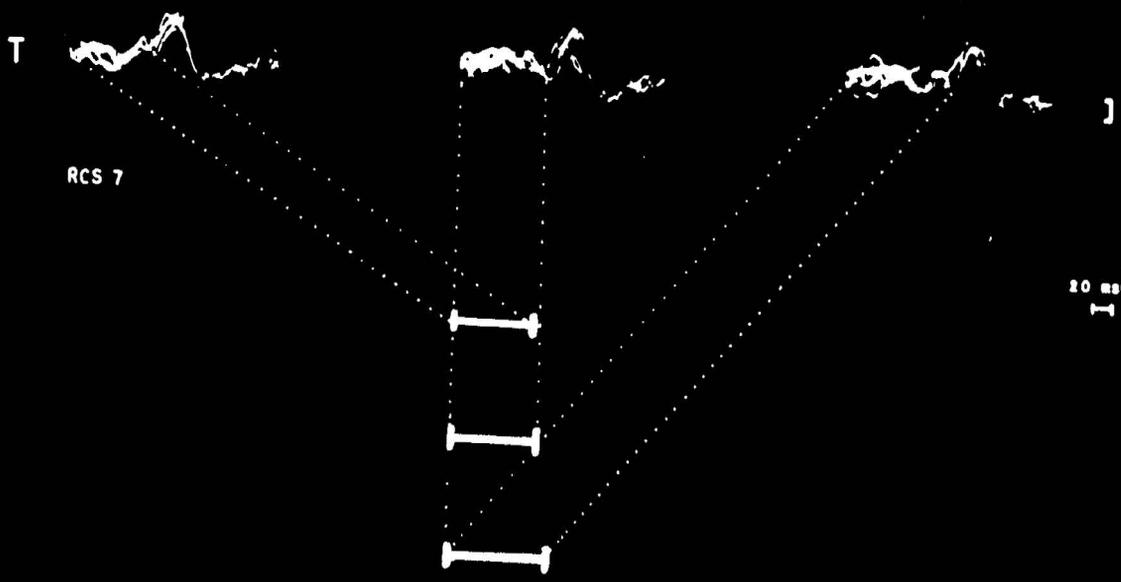
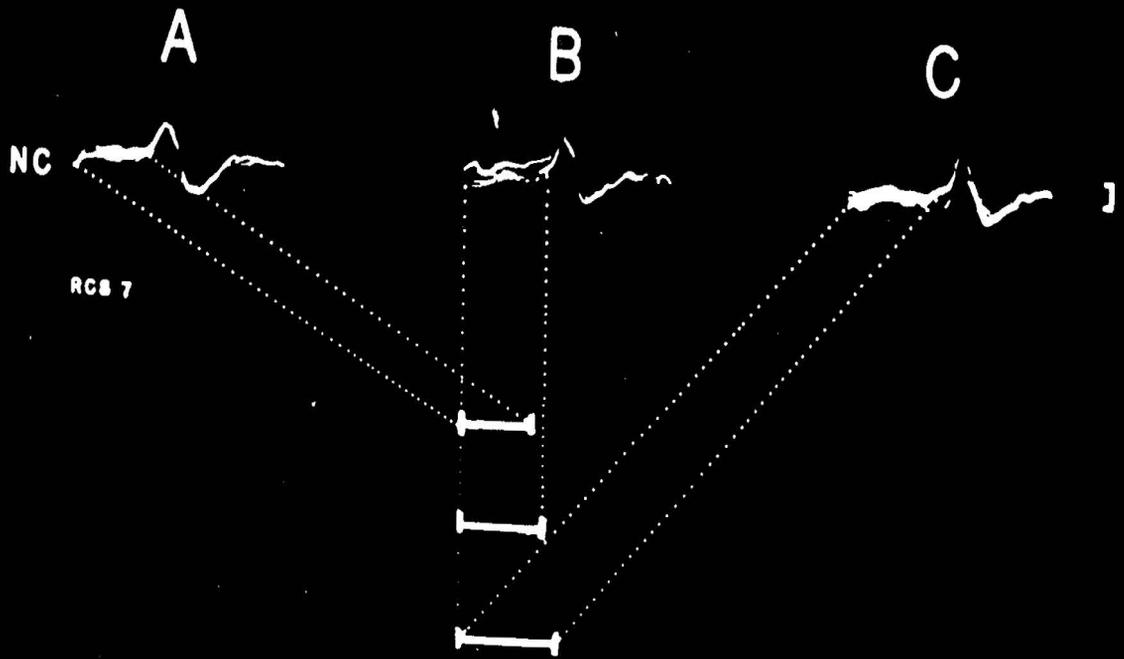
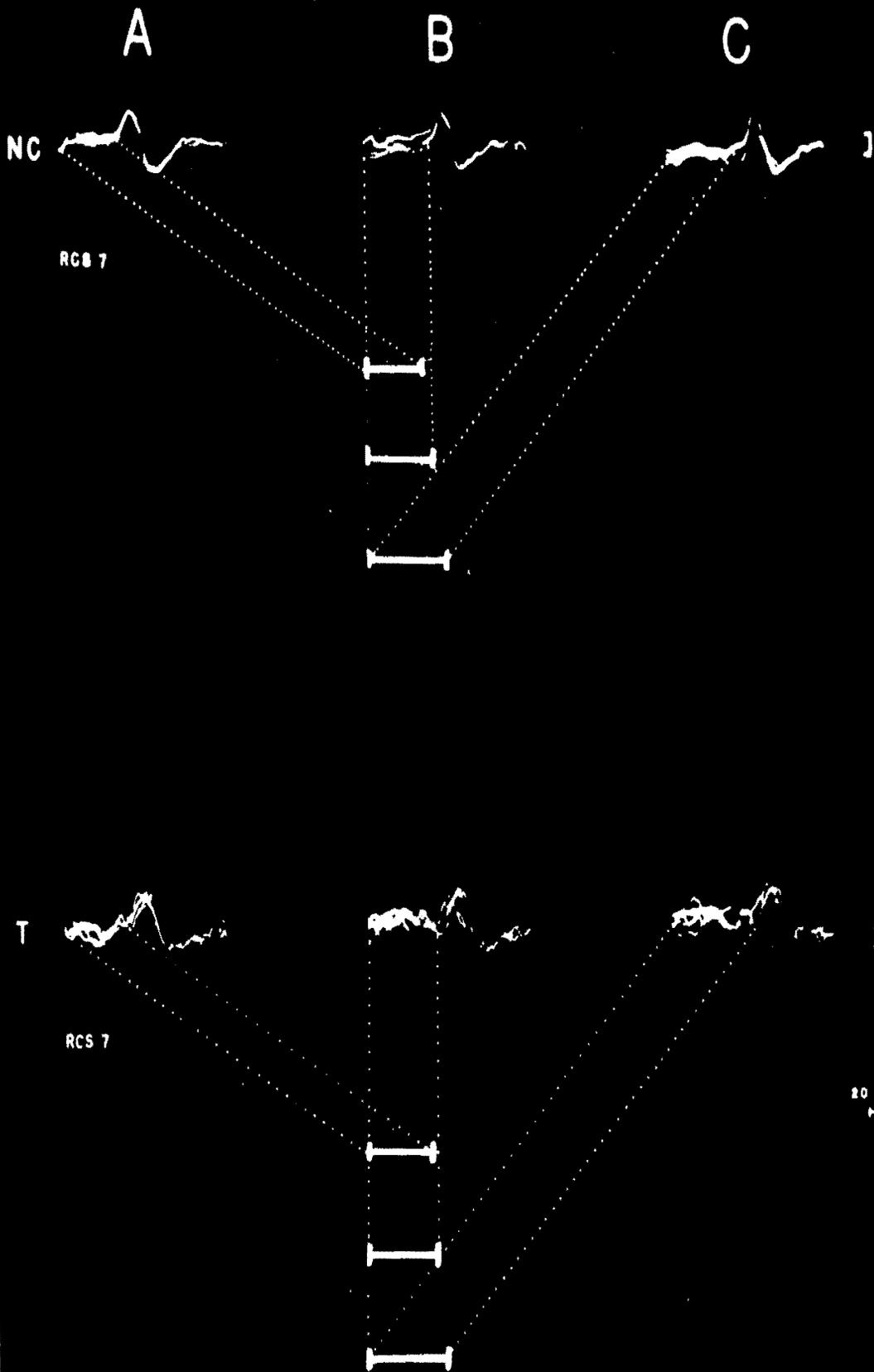


Fig. IV.- Gráfica que ilustra la adquisición de la respuesta condicionada instrumental. En las ordenadas se representa el porcentaje de respuestas correctas; en las abscisas el número de sesiones. Cada punto representa el promedio obtenido en 5 animales y la línea vertical la desviación estandar. (estas indicaciones se mantienen para todas las gráficas similares).



50 μ V
20 msec.



103

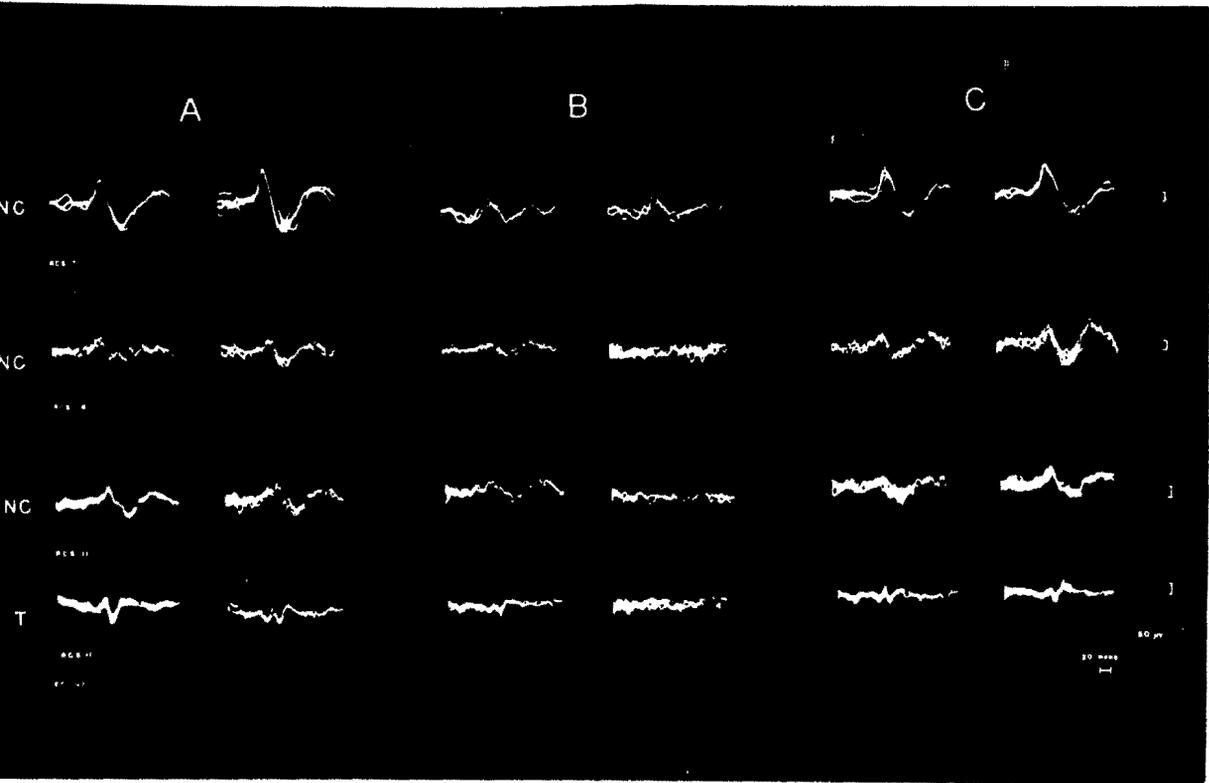


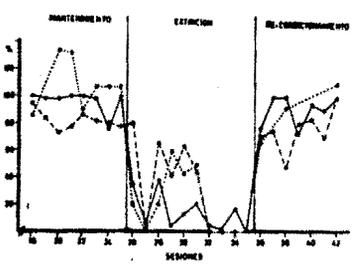
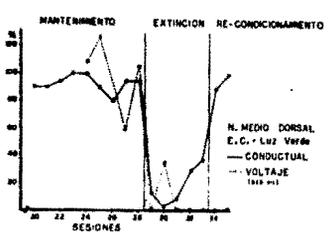
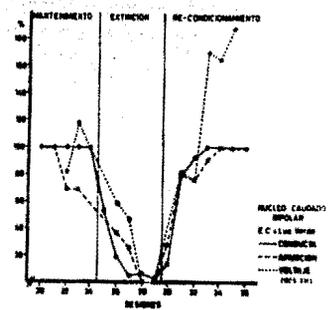
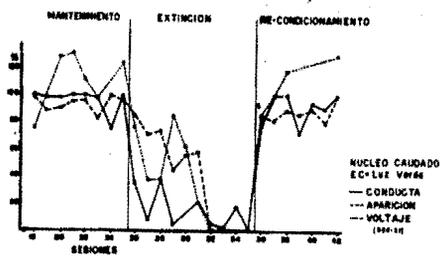
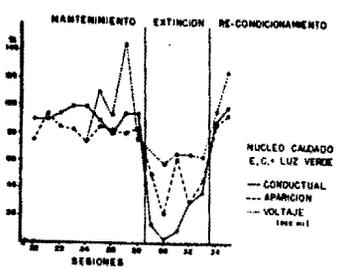
Fig. VI.- A Ilustra los potenciales provocados por el E.C. registrados en el núcleo caudado (NC) de tres gatos, y en el núcleo centro mediano talámico de uno de ellos durante la etapa del mantenimiento del condicionamiento; B dichos potenciales disminuyen o desaparecen durante la extinción y C reaparecen concomitantemente a la reinstalación del reforzamiento. En esta y las figuras similares, cada trazo representa la suma fotográfica de 5 barridos del osciloscopio.

[Handwritten mark]

A1

B1

C



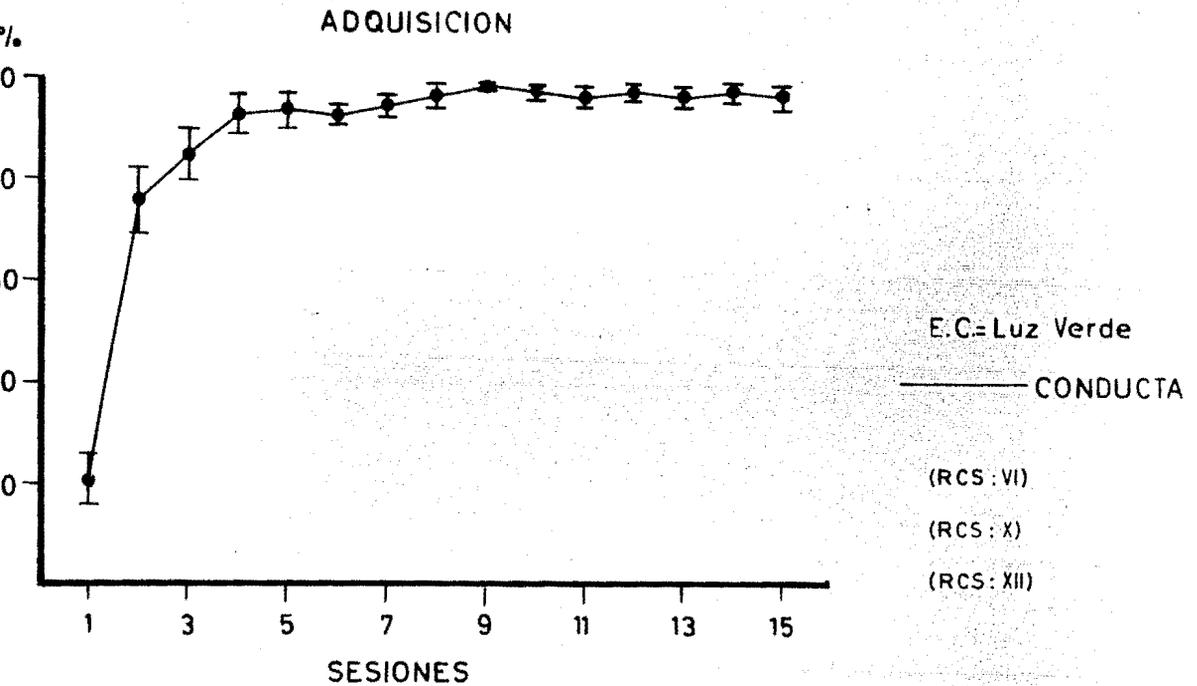
A2

B2

VII

Fig. 7. Gráficas que representan la variación en el porcentaje de respuestas conductuales correctas (línea continua); la aparición del potencial provocado en el núcleo caudado en A1, B1 y C1 y en el tálamo A2 y B2 (línea discontinua) y su voltaje (línea punteada) durante el mantenimiento, la extinción y la readquisición de una respuesta condicionada instrumental.

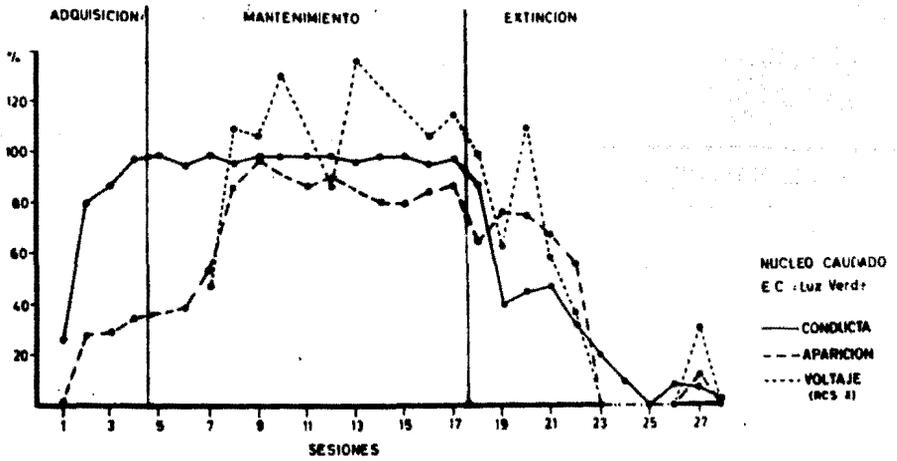
110



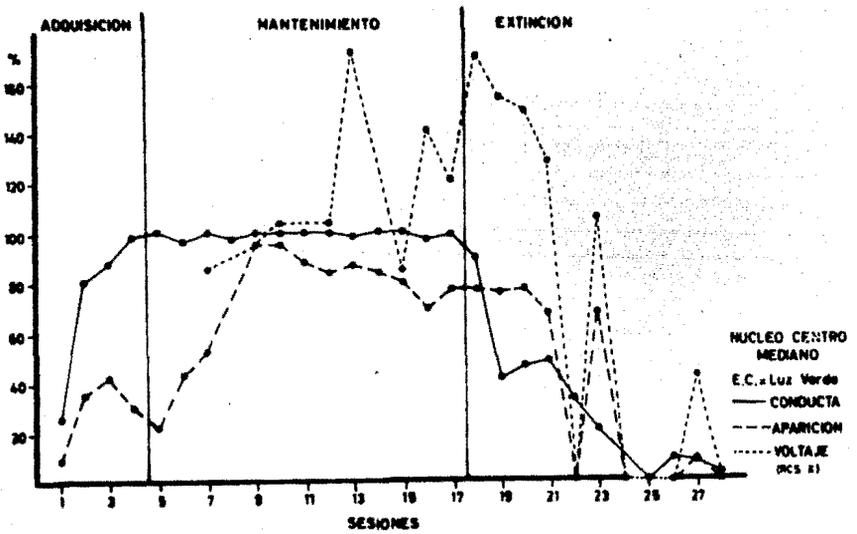
VIII

Fig. 8.- Gráfica que muestra la adquisición de la respuesta condicionada instrumental en 3 Ss., con electrodos implantados previamente al aprendizaje en el núcleo caudado y en el tálamo. En las ordenadas se representa el por ciento de respuestas correctas, en las abscisas el número de sesiones. Cada punto representa el promedio de tres animales con su desviación estandar (línea vertical). Obsérvese la similitud de esta gráfica con la figura IV.

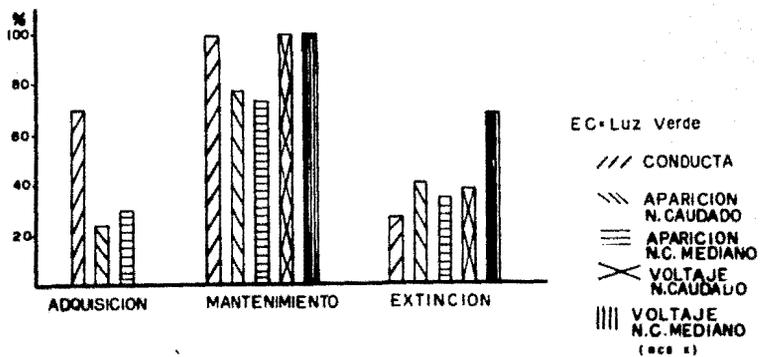
A



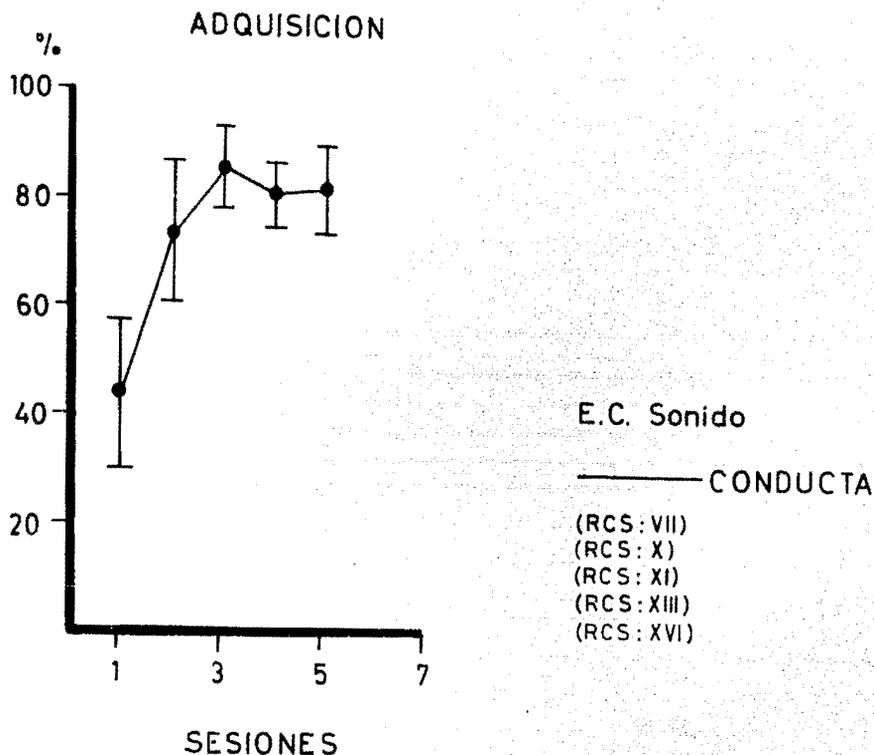
B



C



IX.-Gráficas que ilustran el aumento progresivo de las respuestas conductuales correctas (línea continua), de la aparición del potencial provocado registrado en el núcleo caudado A y en el núcleo B (línea discontinua) así como su voltaje (línea punteada) durante la adquisición de la RC. Los niveles alcanzados se mantienen más o menos constantes durante el mantenimiento de la RC para disminuir durante la extinción. Las columnas en C representan el promedio de las mismas variables durante las sesiones durante la adquisición(4 ses.) mantenimiento (13) y extinción(11).



X
 Fig. 1.- Gráfica que muestra la adquisición de la respuesta condicionada instrumental ante un segundo E.C. (sonido). Las ordenadas muestran el porcentaje de respuestas correctas y en las abscisas el número de sesiones. En la primera sesión se observa un 45% lo que indica la "generalización del condicionamiento" o "transferencia del aprendizaje". Los puntos son el promedio de 5Ss., y la línea vertical su desviación estandar.

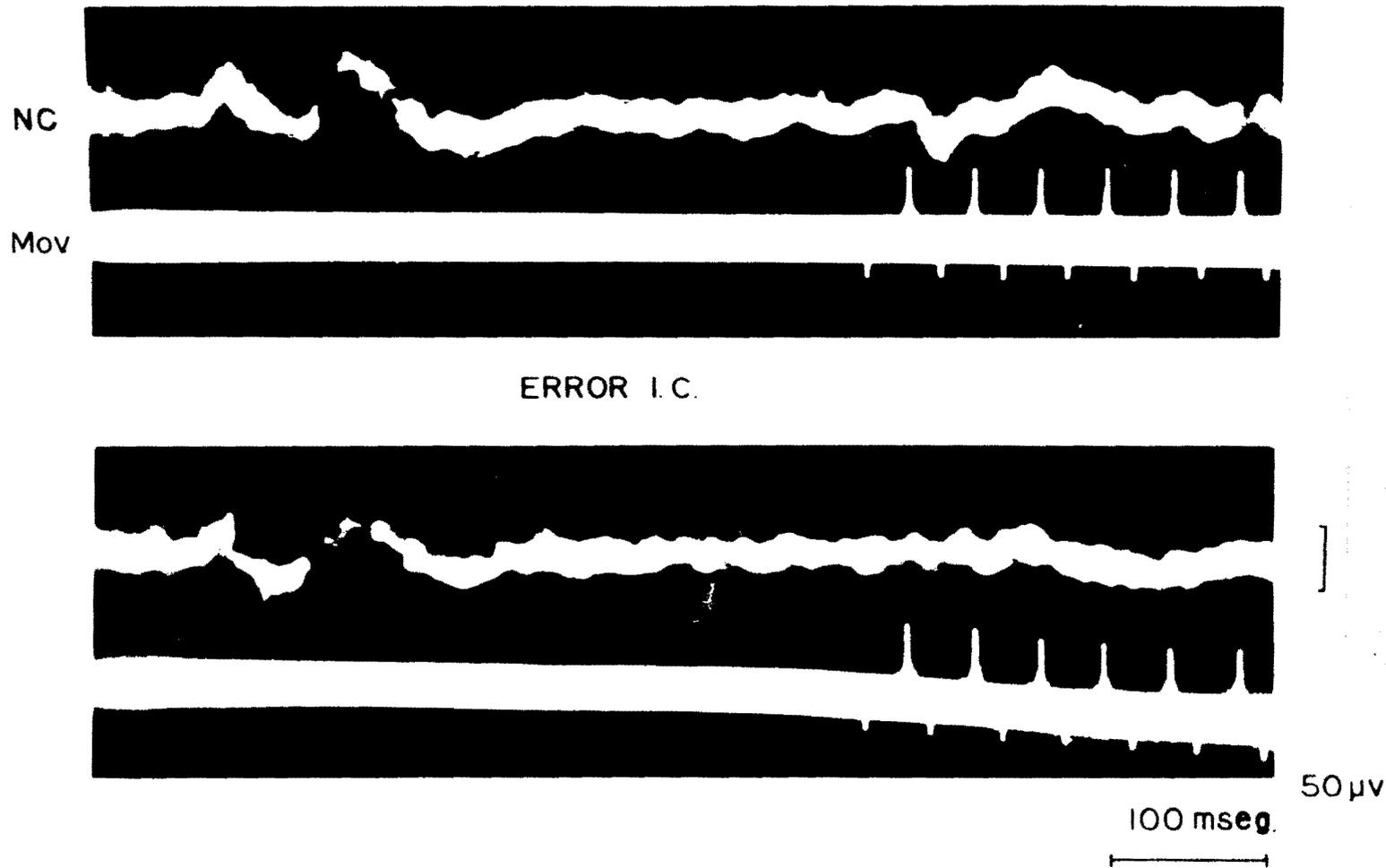
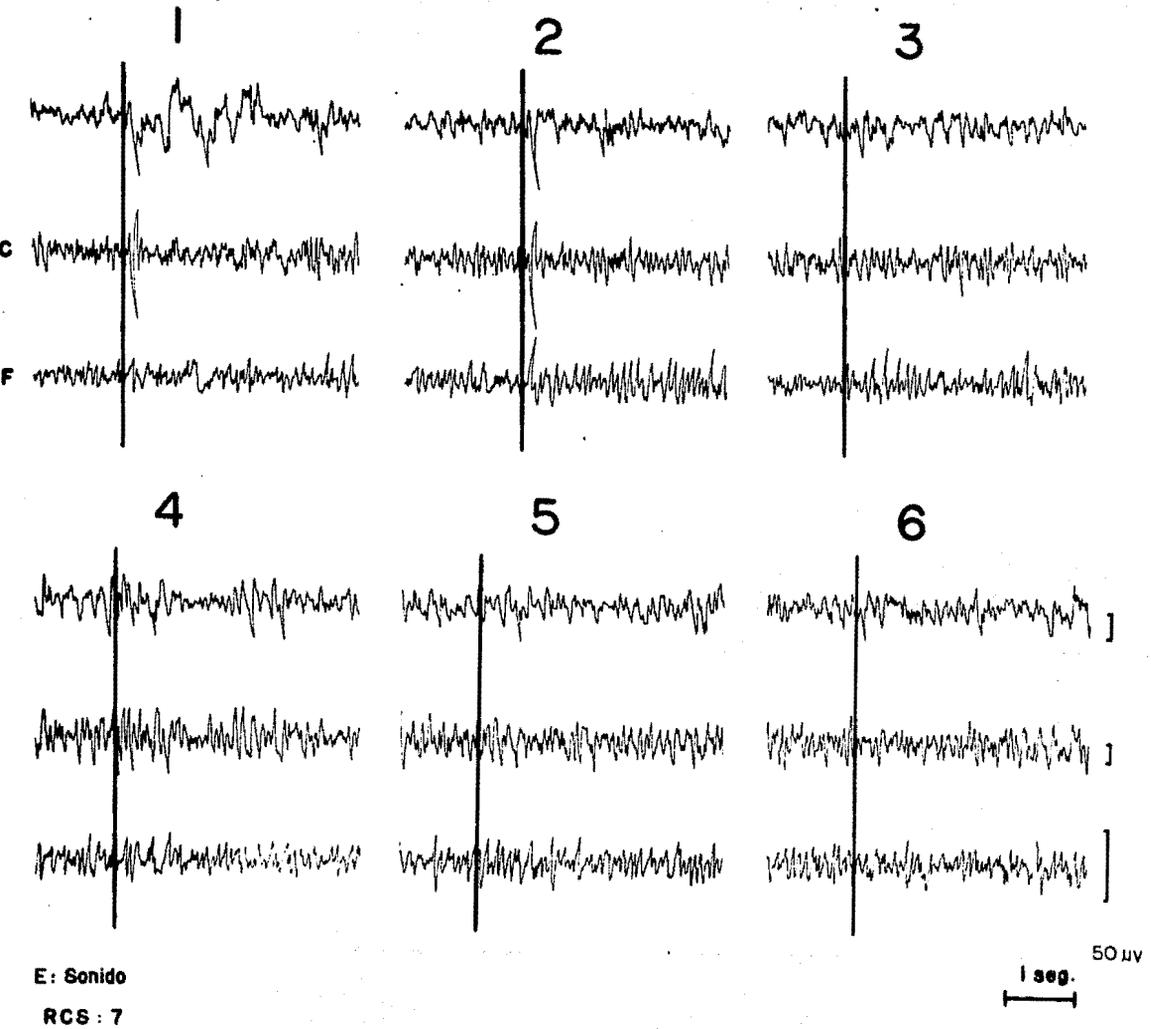


Fig. ~~XI~~ XII - Registros simultáneos de la actividad eléctrica del Núcleo Caudado (NC) y de las variaciones de voltaje de la célula fotoeléctrica provocados por el movimiento del gato al ir de la plataforma al bebedero (Mov), y la aplicación del sonido (líneas verticales en Mov). En el trazo superior se muestran 5 superposiciones osciloscópicas durante la conducta acertada en la etapa de adquisición de la inhibición condicionada. En el trazo inferior el registro en las mismas circunstancias durante la conducta catalogada como error (salir de la plataforma) en la inhibición condicionada.

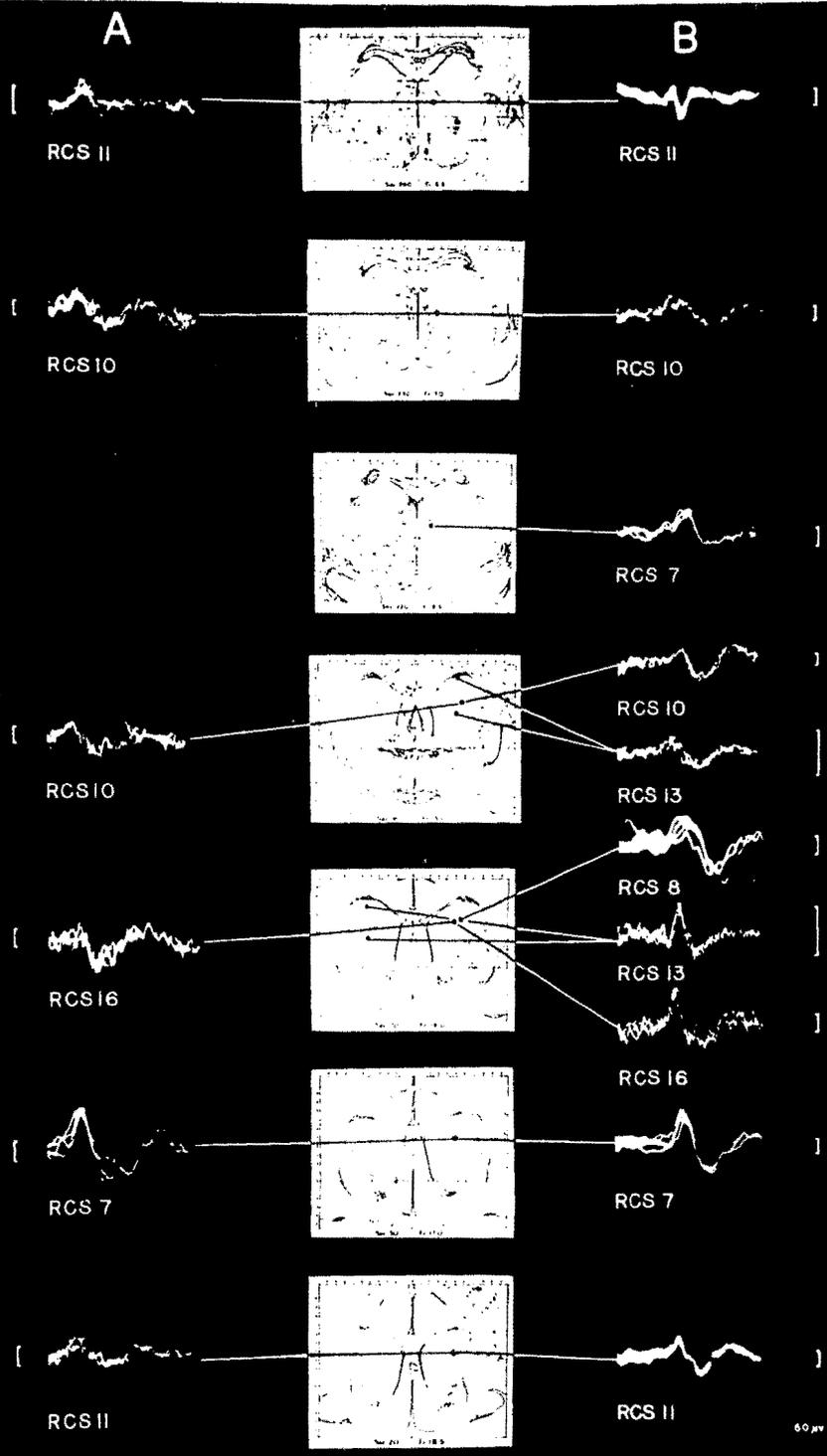


E: Sonido
RCS: 7

50 µV

1 seg.

Fig. XIII - En esta figura, se ilustra la aparición de un potencial en el núcleo caudado, en el tálamo y en la corteza frontal por la aplicación de los dos primeros estímulos sonoros no reforzados. A partir de la tercera aplicación del sonido, los potenciales desaparecen y se observa una sincronización clara de la actividad "espontánea".



l d

60 μV

... ..

ALV

Tabla III

| Sujeto | Estructura | COORDENADAS | | |
|--------|--------------------|-------------|----------|------------|
| | | Anterior. | Lateral. | Altura. |
| RCS 7 | N. Caudado Der. | 17.0 | 5.0 | +5.2 |
| | N.M. Dorsal Der. | 8.5 | 5.0 | +2.0 |
| RCS 8 | N. Caudado Der. | 16.0 | 5.5 | +5.2 |
| RCS 10 | N. Caudado Der. | 15.0 | 5.5 | +5.5 |
| | N. C. Mediano Der. | 7.0 | 2.5 | +2.0 |
| RCS 11 | N. Caudado Der. | 18.5 | 5.0 | +4.0 |
| | N. C. Mediano Der. | 6.5 | 2.0 | +2.0 |
| RCS 13 | N. Caudado Der. | 15.0 | 4.7 | +4.2 a+8.2 |
| | N. Caudado Izq. | 16.0 | 5.5 | +3.1 a+7.1 |
| RCS 16 | N. Caudado Der. | 16.0 | 5.0 | +5.5 |

Tabla III. Ilustra las coordenadas reales de implantación de los electrodos de 6Ss. obtenidas al proyectar los cortes histológicos sobre el corte transversal correspondiente del atlas estereotáxico (202).

Fig. XV.- Gráfica que ilustra el mantenimiento de la respuesta condicionada ante la luz (línea continua) y la adquisición simultánea de la inhibición condicionada (línea continua con círculos). Nótese que el voltaje de los potenciales provocados por la luz (línea punteada) sufren un aumento considerable durante la iniciación y la adquisición de la inhibición condicionada.

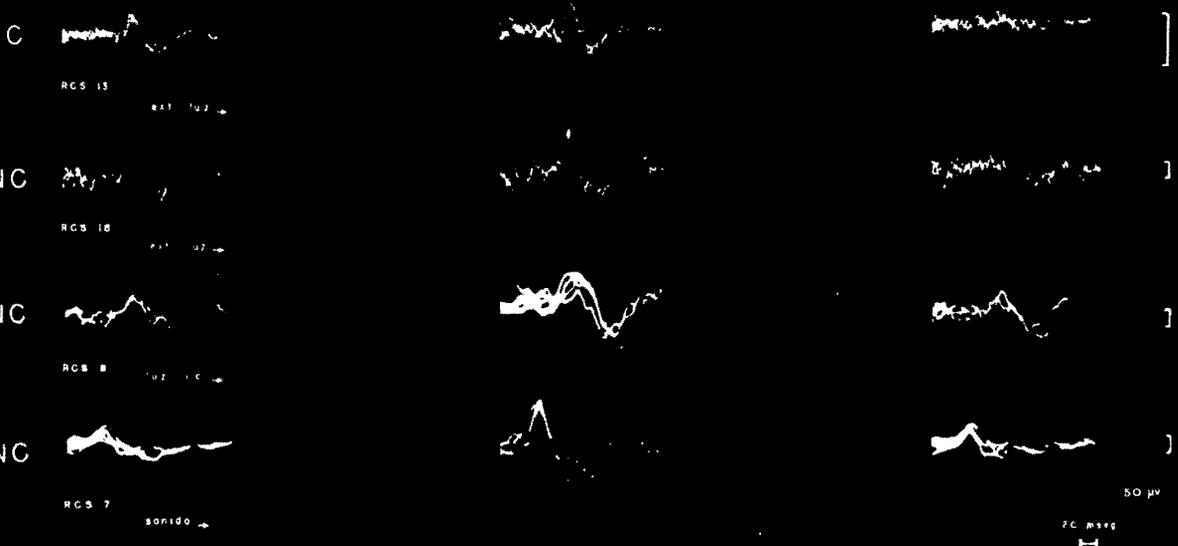
Fig. XVI.- Gráfica que ilustra la adquisición de la respuesta condicionada ante el sonido en un S. L. adquisición se dividió en dos etapas, en la ~~primera~~ primera se reforzaba la conducta de voltear hacia el bebedero (sesión 1 a 4) en la segunda se reforzaba la conducta de salir de la plataforma (sesión 6 a 11). En la sesión 5 se hizo la transferencia de la conducta de voltear a salir observandose un aumento considerable en la magnitud del potencial provocado por el sonido (línea punteada).



A

B

C



1 y 2 son los potenciales registrados durante la primera sesión de extinción a la luz en dos Ss. A1 y A2 son los primeros potenciales de la sesión, A3 y A2 son en la porción intermedia de la misma sesión, C1 y C2 los de la última porción de la misma sesión. 3 son los potenciales registrados durante la etapa de mantenimiento del condicionamiento a la luz. En B3 el Ss. empezó a adquirir la inhibición condicionada y en C3, la adquisición de la I.C. estaba muy avanzada. 4 son los potenciales registrados durante la adquisición de la respuesta condicionada ante el sonido (S.C.). A4 corresponde a la etapa de "voltear", B4 es durante la etapa de transición voltear-salir, C4 corresponde a la etapa de salir.

S.C. - núcleo caudado. las fotografías en la parte superior fueron tomadas antes, durante y después de la presentación del S.C.

E) DISCUSION

Los resultados que se han presentado en este trabajo, muestran que la aparición y la magnitud de un potencial provocado de gran latencia, que puede registrarse en el Núcleo Caudado y en el Tálamo se relaciona en forma directa con la adquisición de una respuesta condicionada instrumental.

Se pueden plantear varias interrogantes acerca del origen de dicho potencial.

En primer lugar existe la posibilidad de que no sea un cambio eléctrico "normal" en el Sistema Nervioso sino un "artefacto" producido por alguna otra razón "extracerebral", por ejemplo; por la actividad muscular del animal o simplemente por inducción electromagnética del sistema de estimulación sobre el sistema de registro.

Que los potenciales descritos en este trabajo no son resultado de la actividad muscular de los Ss., lo indican los siguientes datos: En todos los casos, su latencia fué mucho menor que la emisión de cualquier movimiento. Además los potenciales aparecían en las situaciones en las que los sujetos no realizaban movimientos como por ejemplo durante la inhibición condicionada y cuando el animal se encontraba paralizado por el bloqueador de la transmisión neuromuscular (Flaxedil).

Por otro lado el hecho de que las variaciones en la latencia de los potenciales no estuvieran relacionadas con las modificaciones en la latencia de salida de los sujetos de la plataforma al bebedero, hace suponer que los potenciales no representan la orden de emisión del movimiento.

Los datos que indican que los potenciales no fueron resultado de algún artefacto producido por el sistema de estimulación se pueden resumir en la siguiente forma: la gran latencia de los potenciales hace improbable que estos fueran provocados por corrientes inducidas en los electrodos o en los cables de registro. Además el hecho de que los potenciales no aparecieran en el sujeto recientemente fallecido es otra prueba de que no se trataba de un artefacto de registro. Por último, las variaciones en la magnitud de los potenciales estuvieron asociadas a cambios conductuales bien definidos no ocurriendo al azar ni como resultado de un posible aumento en la resistencia de los electrodos.

El hecho de que los potenciales registrados tengan una latencia más o menos constante en relación con el E.C. indica que pueden estar representando cambios en las vías sensoriales. Sin embargo, el Núcleo Caudado no

Estos datos sugieren que este tipo de potencial "refleja" un proceso

forma parte del Sistema Sensorial Específico ~~es un potencial específico~~ aunque si bien si llena algunos de los requisitos para ser considerado como parte del Sistema Polisensorial lo mismo algunos Núcleos Mediales del Tálamo. Esto se pone en evidencia porque tanto el Núcleo Caudado (Galambos et al., 1955, Galambos, 1958, Hearst et al., 1960, Albe-Fessard et al., 1960a 1960b, Galambos y Sheatz. 1962, Encabo y Buser. 1964, Sedwick y williams. 1967a) como los Núcleos Mediales del Tálamo (Lifschitz et al., 1959, Albe-Fessard y Fessard. 1963, Brazier. 1963, Horn y Hill. 1964, Buresova y Bures. 1965, Buser. 1966) responden practicamente a todas las modalidades sensoriales. Esta actividad polisensorial se ha podido verificar aún en una unidad del N.C. la que es capaz de responder a estímulos visuales, auditivos, tactiles etc. (Albe-Fessard et al., 1960b).

Ahora suponiendo ^{el potencial este} ~~que están relacionados~~ con la información sensorial, es difícil explicar porque su latencia es tan grande, porque no aparece con las primeras presentaciones de los E.C. y sobre todo ~~por que~~ ^{por que} aumenta al efectuar las asociaciones EC-R-EI y ~~también porque~~ ^{disminuye} durante la extinción.

En general, cualquier variación en la amplitud de un potencial provocado debe resultar de la modificación de las influencias facilitadoras e inhibidoras que actuan sobre las estructuras en donde estos potenciales se originan. Las influencias facilitadoras que pueden estar actuando en el Núcleo Caudado serían el resultado de la activación sensorial por intermedio del sistema polisensorial e inespecífico. Estas acciones probablemente resultan de la información propioceptiva, somática y vegetativa relacionadas con la aplicación del reforzamiento.

Entonces, se puede postular que la llegada repetida de impulsos con cierta relación temporal (principalmente la producida por el reforzamiento) crearía un estado de facilitación de tal manera que ante nuevas aplicaciones del E.C. la estructura así facilitada responde más facilmente originando un potencial de mayor magnitud. Esto podría explicar el aumento de los potenciales durante la adquisición de la respuesta condicionada. La disminución de los mismos potenciales durante la extinción podría deberse a un dearemento de las influencias facilitadoras y a un posible aumento de influencias inhibidoras al activarse circuitos propioceptivos (al caminar el animal sin ninguna otra información... reforzamiento) lo que disminuye la excitabilidad de la estructura y por lo tanto hay un decremento de los potenciales registrados en ella. ~~En la introducción de este trabajo se~~

-122-

tesis ~~J.G.~~ 170

Estos datos sugieren que este tipo de potencial "refleja" un proceso

-121-

tesis ~~J.G.~~ 129

forma parte del Sistema Sensorial Especifico ~~o del sistema~~ aunque si bien si llena algunos de los requisitos para ser considerado como parte del Sistema Polisensorial lo mismo algunos Núcleos Mediales del Tálamo. Esto se pone en evidencia porque tanto el Núcleo Caudado (Galambos et al., 1955, Galambos, 1958, Hearst et al., 1960, Albe-Fessard et al., 1960a 1960b, Galambos y Sheatz. 1962, Encabo y Buser. 1964, Sedwick y williams. 1967a) como los Núcleos Mediales del Tálamo (Lifschitz et al., 1959, Albe-Fessard y Fessard. 1963, Brazier. 1963, Horn y Hill. 1964, Buresova y Bures. 1965, Buser. 1966) responden practicamente a todas las modalidades sensoriales. Esta actividad polisensorial se ha podido verificar aún en una unidad del N.C. la que es capaz de responder a estímulos visuales, auditivos, tactiles etc. (Albe-Fessard et al., 1960b).

Ahora suponiendo ^{el potencial este} ~~que están~~ relacionados con la información sensorial, es difícil explicar porque su latencia es tan grande, porque no aparece con las primeras presentaciones de los E.C. y sobre todo ~~por que~~ ^{por que} aumenta al efectuar las asociaciones EC-R-EI y ~~también por que~~ ^{disminuye} durante la extinción.

En general, cualquier variación en la amplitud de un potencial provocado debe resultar de la modificación de las influencias facilitadoras e inhibidoras que actuan sobre las estructuras en donde estos potenciales se originan. Las influencias facilitadoras que pueden estar actuando en el Núcleo Caudado serían el resultado de la activación sensorial por intermedio del sistema polisensorial e inespecifico. Estas acciones probablemente resultan de la información propioceptiva, somática y vegetativa relacionadas con la aplicación del reforzamiento.

Entonces, se puede postular que la llegada repetida de impulsos con cierta relación temporal (principalmente la producida por el reforzamiento) crearía un estado de facilitación de tal manera que ante nuevas aplicaciones del E.C. la estructura así facilitada responde más facilmente originando un potencial de mayor magnitud. Esto podría explicar el aumento de los potenciales durante la adquisición de la respuesta condicionada. La disminución de los mismos potenciales durante la extinción podría deberse a un decremento de las influencias facilitadoras y a un posible aumento de influencias inhibitoras al activarse circuitos propioceptivos (al caminar el animal sin ninguna otra información... reforzamiento) lo que disminuye la excitabilidad de la estructura y por lo tanto hay un decremento de los potenciales registrados en ella. ~~En la introducción de esta prueba se~~

Estos datos sugieren que este tipo de potencial "refleja" un proceso sensorial complejo relacionado con la adquisición de un significado por parte de los estímulos y la facilitación de estructuras responsables de la emisión de respuestas adaptativas correctas.

~~que una manipulación de hipótesis de trabajo que podría ser verificada con microelectrodos pudieran confirmarse.~~

Ahora bien, lo que resulta aun más difícil de explicar es el incremento de los potenciales en las condiciones de "incertidumbre" relacionadas con cambios en los esquemas de estimulación excepto que se acepte la hipótesis de Sokolov ,(1960) quién postula la existencia de dos tipos } de reacción de atención, una "inespecífica" la cual es producida por cualquier estímulo sopesivo y otra "específica" producida por estímulos con los que en alguna forma el animal ya ha tenido experiencias previas y en este caso se postula una acentuada facilitación de las estructuras del sistema polisensorial. Si esto fuera cierto, el aumento de los potenciales observado en mis experimentos podrían reflejar la posibilidad de que en la situación de incertidumbre o de cambio de los patrones de estimulación, se provocaría un incremento de las influencias facilitadoras que hagan que las neuronas de las estructuras relacionadas con la discriminación de los estímulos aumenten en su excitabilidad de tal forma que un estímulo las haga responder en forma sincrónica.

Aunque las variaciones en la magnitud de los potenciales registrados en el presente estudio puedan explicarse en base a los efectos de influencias facilitadoras e inhibitoras relacionadas con los factores antes mencionados es sumamente difícil, con los datos que en la actualidad se tienen, entender que es lo que representa en sí mismo el potencial. Esto sólo podrá averiguarse en futuras investigaciones y ~~como se menciono~~ probablemente para ~~responder~~ responder esas preguntas se necesitaran registros con microelectrodos intracelulares.

F) INTERROGANTES POR RESOLVER

- 1) Existe la posibilidad de que hayan ocurrido cambios en la morfología de los potenciales registrados en estos experimentos como resultado de las diferentes manipulaciones a las que fueron sometidos los animales. Estos posibles cambios ~~no se pueden determinar con certeza~~ tendrán que estudiarse en futuros experimentos con el objeto de conocer la verdadera significación del potencial registrado.
- 2) Galambos et al., (1955), Galambos y Sheatz. (1962) y Hearst et al., (1960) también reportan que durante el aprendizaje es posible registrar potenciales similares a los descritos en este trabajo los cuales aparecen en una gran variedad de estructuras cerebrales. Sin embargo sus datos no permiten decir el

origen real de esos potenciales por lo cual es necesario averiguar si estos potenciales se producen en algún lugar específico y de ahí se difunden por conducción en volúmen o si por el contrario, su aparición es simultánea en todas las estructuras. La alta correlación encontrada entre el voltaje y la aparición de los potenciales en el Núcleo Caudado y en el Tálamo, así como la insignificante diferencia entre ~~la~~ sus respectivas latencias hace pensar, que la influencia que produce los cambios eléctricos registrados en estos experimentos les llegues ~~simultáneamente~~ simultáneamente a ambas estructuras. Para poder investigar esto se necesitan efectuar registros osciloscópicos adecuados que permitan por una parte cuantificaciones muy precisas de la latencia de los potenciales registrados en una gran variedad de estructuras cerebrales y por otro lado, efectuando lesiones uni y bilaterales de dichas estructuras con el objeto de ver si el potencial persiste o desaparece.

3) Otra serie de datos que son de interés mencionar para el presente trabajo, son los estudios realizados en humanos (Walter et al., 1964, Davis, 1964, Sutton et al., 1965, 1967 y Ritter et al., 1968). En ellos se ha encontrado que la magnitud de un potencial lento negativo registrado con electrodos extracraneanos varía considerablemente en su magnitud en las siguientes situaciones: a) de incertidumbre; b) de toma de desiciones; c) de variaciones en la probabilidad de aparición de un evento; d) de solución de problemas durante los aciertos y errores y e) de "intención" de dar una respuesta determinada.

Parece de interés analizar la posibilidad de que los potenciales registrados en el gato tengan alguna semejanza en su producción y características con los potenciales registrados en humanos lo que seguramente permitiría efectuar investigaciones que en el humano no son posibles.

Por último, parece muy adecuado decir que el estudio realizado ha planteado más dudas de las que haya podido resolver.

RESUMEN

- 1) Los potenciales observados en los experimentos descritos no fueron un artefacto de registro.
- 2) No se encontró ninguna relación entre la actividad muscular, la aparición y la magnitud de los potenciales.
- 3) Los resultados indican la aparición y el μ incremento de cambios eléctricos en algunas áreas del Sistema Polisensorial y en el Núcleo Caudado, correlativamente con la adquisición de la respuesta condicionada, lo que puede ser una manifestación de las influencias reguladoras que hacen posible el establecimiento de nuevas conexiones funcionales en el Sistema Nervioso.
- 4) Se hace una discusión del posible significado de los potenciales y se plantean diseños experimentales que probablemente permitieran contestar las interrogantes que este trabajo ha planteado.

BIBLIOGRAFIA.-

Adey, W. R., Dunlop, C. W., and Hendrix, M. S. Hippocampal ^{slow} waves in learning. Arch. Neurol. (Chicago), 1960, 3, 74-90.

Adey, W. R. Studies of hippocampal electrical activity during approach learning. In brain mechanisms and learning. Edit. A. Fessard. Blackwell Scient. Public., 1961, 577.

Adey, W. R., Walter, D. O., and Lindsley, D. F. stSubthalamic lesions. Effects on learned behavior and correlated hippocampal and sub-cortical slow-wave activity. Arch. Neurol. (Chicago), 1962, 6, 194-207.

Adinolfi, A. M., and Pappas, G. D. The fine structure of the caudate nucleus of the cat. J. Comp. Neuro., 1968, 133, 167-184.

Albe-Fessard, Oswaldo-Cruz, E., Rocha-Miranda, C., Activités évoquées dans le noyau caudé du chat en réponse à des types divers d'afférences., I. étude macrophysiologique. EEG Clin. Neurophysiol., 1960, 12, 405-420.
EEG. Clin. 1960a,

Albe-Fessard, D., Rocha-Miranda, C., Oswaldo-Cruz E. Activités évoquées dans le noyau caudé du chat en réponse à des types divers d'afférences. II Etude Microphysiologique. EEG, Clin. Neurophysiol., 1960b, 12, 649-661.

Albe-Fessard, D. and Fessard, A. Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. In Brain Mechanisms, edited by Giuseppe Moruzzi, Albert Fessard and Herbert, H. Jasper. Elsevier Publishing Company., 1963, 115-154.

Anokhin, P. Specific nature of the ^cactivating effect of reticular formation on the cerebral cortex. Proceedings of the 21st. international physiological congress., Buenos Aires., 1959, 17.

Anokhin, P. EEG analysis of cortico-subcortical relations in positive and negative conditioned reactions. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1961, 92, 899-938.

Apelbaum, J., Silva, E. E. and Frick, O. Frequency discrimination and "arousal" reaction. Proceedings of the 21st. internat. physiological congress. Buenos Aires., 1959, 18.

~~Apelbaum, J., Silva, E. E., Frick, O., Bach y Rita, and Segundo, J. P.~~
Apelbaum, J., Silva, E. E., Frick, O., Bach y Rita, and Segundo, J. P. Specificity and biasing of arousal reaction habituation.. EEG. Clin. Neurophysiol., 1960, 12, 829-840.

- 27 ✓ Bach y Rita, G., Brust-Carmona, H., Peñalosa-Rojas, J., and Hernández-Peón, R. Absence of para-auditory descending influences on the cochlear nucleus during distraction and habituation. Acta Neurol. Latinoamer., 1961, 7, 73.
- 37 ✓ ^{Battig} Battig, K., Rosvold, H. E., and Mishkin, M. Comparison of the effects of frontal and caudate lesions on discrimination learning in monkeys. Journal Comp. Physiol. Psychol., 1962, Vol. 55, No. 4, 458-463.
- 47 ✓ Beck, E., Doty, R. W., and Kooi, K. A. Electrocortical reactions associated with conditioned flexion reflexes. EEG. Clin. Neurophysiol., 1958, 10, 279-289.
- 157 ✓ Bickford, R. G., ^G Galbraith, R. F., and ^R Jacobson J. L. The nature of averaged evoked potentials recorded from the human scalp. EEG. Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 720.
- 167 ✓ Bishop, G. H. and O'Leary, J. L. Factors determining the form of the potential record in the vicinity of the synapses of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body. J. Cell. Comp. Physiol., 1942, 19, 315-331.
- 197 ✓ Brazier, M. A. ^N The electrical activity of the ^Nneurons system. Pitman Medical Publishing Co. Ltd. 1960.
- 187 ✓ ^M Brazier, M. A. ^N Responses in non-specific systems as studied by averaging techniques. In Brain Mechanisms. Edited by Giuseppe Moruzzi, ~~KITAKA~~ A. Fessard, Elsevier Publishing Company., 1963 pp. 349-373.
and Herbert H. Jasper
- 197 ✓ Bremer, F. "Cerveau isolé et physiologie du sommeil." C. R. Soc. Biol. Paris. 1935, 118, 1235-1242. Citado por Mary A. B. Brazier en "The electrical activity of the Neurons System. pag. 202-214. Pitman Medical Publishing Co. Ltd 1960. 212
- 207 ✓ Bremner, F. J. Hippocampal activity during avoidance behavior in the rat. J. Comp. Physiol. Psychol., 1964, 58, 16-22.
- 217 ✓ Bremner, F. J. Hippocampal electrical activity during classical conditioning. J. Comp. Physiol. Psychol., 1968, vol. 66, no. 1, 35.
- 227 ✓ Brugge, J. F. An electrographic study of the hippocampus and neocortex in unrestrained rats following Septal lesions. EEG. Clin. Neurophysiol., 1965, 18, 36-44.
- 237 ✓ Brust-Carmona, H. Mecanismos subcorticales del aprendizaje. Habitación del nistagmo post-rotatorio. Universidad Nacional Autonoma de México. Tesis para obtener el título de Médico-Cirujano, 1958.

- 4- Brust-Carmona, H. ^t and ^{and} Hernandez-Peón, R. Sensory transmission in the spinal cord during attention and tactile habituation. Proceedings of the 21st. international physiological congress., Buenos Aires., 1959, 44.
- 5- Brust-Carmona, H., Marquez Islas A. y Mascher G. Ingrid. Cambios aferentes durante el condicionamiento Pavloviano. Acta Physiol. Latin. Americ., 1967 a 17, 1-5.
- 6- Brust-Carmona, H., J. H. Peñaloza Rojas, G. Chong King, J. Grinberg, R. Prado y R. Zimmerman. Efectos de la inyección de anestésicos y de adrenalina en el nucleo caudado sobre una respuesta instrumental y su inhibición condicionada. Presentado en el XI Congreso Interamericano de Psicología. México, D. F. 1967 b Memorias pag. 98.
- ~~Brust-Carmona, H. -- Comunicación personal 1970.~~
- 7- Brust-Carmona, H. Datos no publicados.
- 8- Buchwald, N. A., Wyers E. J., Okuwath, and Heuser, G. The "Caudate-Spindle". I Electrophysiological Properties. EEG. Clin. Neurophysiol., 1961 a, 13, 509-518.
- 9- Buchwald, N. A., Heuser, G., Wyers, E. J., and Lauprecht, B. A. The "Caudate-Spindle". III inhibition by high frequency stimulation of subcortical structures. EEG. Clin. Neurophysiol., 1961 b, 13, 525-530.
- 10- Buchwald, N. A., Rakic, L., Wyers, E. J., Hull, C. and Heuser, G. Integration of visual impulses and the "Caudate-Loop". Experimental Neurology., 1962, 5, 1-20.
- 11- Buchwald N. A., Horvath, F. E., Soltysik S. and Romero Sierra, C. Inhibitory responses to basal ganglia stimulation. Bol Inst. Med., Méx. 1964, 22, 363-377. (Biol.) x
- 12- Buchwald, ~~██████~~, Halas E. S., and Schramm Sh. Comparision of multiple unit and EEG activity recorded from the same brain sites during behavioral conditioning. Nature., 1965, 205, 1012-1014. ↓

33- Bures, J. and Buresova, O. Plastic changes of unit activity based on reinforcing properties of extracellular stimulation of single neurons. J. of Neurophysiol., 1967, 30, 98-113.

34- Buresova, O. and Bures, J. Classical conditioning and reticular units. Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 1965, 26, 53-57.

35- Busser, P., Ascher, P., Bruner, J., Jassik-Gerschenfeld, D., and Sindberg, R. Aspects of sensorimotor reverberation to acoustic and visual stimuli. In Brain Mechanisms. Edited by Giuseppe Moruzzi, Alfred Fessard and Herbert H. Jasper. Elsevier Publishing Company, 1963 pp., 294-324.

36- Buser, P., Rougeul, A. and Perret, Cl. Caudate and thalamic influences in the cat. Bol. Inst. Estud. Méd. Biol., México. 1964, 22, 293-307. *on conditioned motor responses*

37- Busser, P. Subcortical controls of pyramidal activity..In the thalamus. Edited by Purpura D. Dominick and Yahor, D. Melvin. Columbia University Press., 1966, pp., 223-347. *Yahor*

38- Butkhuzi, S. M. Electrophysiological analysis of cortical control of the caudate nucleus.. Fiziologicheskii Zhurnal SSSR imen. I. M. Sechenova, Vol 51, no. 1, p47, 1965.

39- *Caton* Caton, R. "The electrical currents of the brain." Brit. Med. J. 1875. 2. 278. Cited by Mary, A. B., Brazier in The Electrical activity of the nervous system, Pag 195 Pitman Medical Publishing Co., Ltd. 1960. *Caton*

~~Costin, A., Gutman, J., and Bergmann, F. Evoked responses in a function of external and stored information. EEG Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 1121-122.~~

Costin, A., Gutman, J., and Bergmann, F. Relationship between caudate nucleus and dorsal hippocampus in the rabbit. EEG, Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 997-1005.

Crisler, G. Salivation is unnecessary for the establishment of the salivary conditioned reflex induced by morphine. Amer. J. Physiol., 1930, 94, 553--556. Cited in el Hand book of experimental Psychology. Edited by S. S. Stevens John Wiley and Sons pp. 759. *Edited by 1930*

Chang, H. T. Hsiang-tung and Kaada Birger. An analysis of primary response of visual cortex to optic nerve stimulation in cats. J. Neurophysiol., 1950, 13, 305-318.

Chang, H. T. The evoked potentials. Handbook of Physiology Section I Neurophysiology. Vol. I. American Physiological Society 1965, p. 299.

Chorover, S. L., and Gross, C. G. Caudate nucleus lesions: behavioral effects in the rat. Science, 1963, 141, 826-827.

Chow, K. L., Dement, W. C., and John, E. R. Conditioned *electrocorticographic* potentials and behavioral avoidance response in cat. J. Neurophysiol., 1957, 20, 482-493.

Davis Hallowell. Enhancement of evoked cortical potentials in humans related to a task requiring a ~~decision~~ decision. Science, 1964, 145, 182-183.

Dean, H. A., and Davis, G. D. *Behavior* Behavior changes following caudate lesions in Rhesus monkey. Part of a dissertation presented to the Faculty of the Graduate School of Louisiana state University. by Waid H. Dean in candidacy for the degree of Doctor of Philosophy (psychology). J. Neurophysiol., 1959, 22, 524-37. *Behavior*

- ✓ Demetrescu, M. ~~M. Demetrescu~~ and Demetrescu, M. The inhibitory action of the caudate nucleus in cortical primary receiving areas in the cat. EEG. Clin. Neurophysiol., 1962, 14, 37-52.
- ✓ Demetrescu, M., Demetrescu, M., ^{Yosif} Iosif, G. The tonic control of cortical responsiveness by inhibitory and facilitatory diffuse influences. EEG. Clin. Neurophysiol., 1965, 18, 1-24.
- ✓ Demetrescu, M. Ascending inhibitory and facilitatory influences controlling primary thalamo-cortical responsiveness. Brain Research, 1967, 6, 36-47.
- ✓ ^{Dempsey} Dempsey, E. W., and Morison, R. S. The production of rhythmically ~~recurrent~~ recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. Amer. Journal Physiol., 1942, 135-293.
- ✓ Donchin, E., and Cohen, L. Averaged evoked potentials and intramodality selection attention. EEG. Clin. Neurophysiol., 1967, 22, 537-546.
- ✓ Durup, G., and Fessard, A. L'electroencéphalogramme de l'homme. ^{Psychol.} Anépsychol., 1935, 36, 1-32.
- ✓ Eidelberg, E., White, J. C., and Brazier, M. A. B. The hippocampal arousal pattern in rabbits. Exp. Neurol., 1959, 1, 483.
- ✓ Encabo, H. et Buser, P. Influence des aires primaires Néocorticales sur les réponses sensorielles visuelles et acoustiques de la t^ete du noyau caudé. EEG. Clin. Neurophysiol., 1964, 17, 144-153.
- ✓ Favale, E., Loeb, C., Rossi, G. F. and Sacco, G. EEG synchronizing effect of low frequency stimulation of the reticular formation. Proceedings of the 21st. international physiological congress, Buenos Aires, 1959, 87.
- ✓ Feldman, S. and Dafny, N. Single cell response in hypothalamus to caudate and peripheral stimuli. EEG. Clin. Neurophysiol., 1967, 22, 589.
- ✓ Feltz, E., and Mc Kenzie, J. S. Properties of caudate unitary responses to repetitive nigral stimulation. Brain Research 1969, 13, 612-616.
- ✓ Ferster, C. B., and Skinner, B. F. Schedules of reinforcement. New York: Appleton-Century-Crofts, 1957..
- ~~Encabo, H. et Buser, P. Conditionning in atropinized dogs. Amer. J. Physiology, Edited by C. B. Stevens, John Wiley and Sons, pp. 759.~~
- ✓ Fox, M., and Williams, T. D. Responses evoked in the cerebellar cortex by stimulation of the caudate nucleus in the cat. J. Physiol., 1968, 196, 435-450.
- ✓ Frigyesi, T. L., and Purpura, D. P. Electrophysiological analysis of reciprocal caudato-nigral relations. Brain Research, 1967, 6, 440-456.
- ✓ Galambos, R., Sheatz, G., and Vernier, V. Electrophysiological ~~correlates~~ correlates of a conditioned response in cats. Science, 1955, 123, 376-377.
- ✓ Galambos, R. Electrical correlates of conditioned learning. In: The Central Nervous System and Behavior. ed: M. Brazier. Josiah Macy Jr. Foundation, 1968, p., 375.
- ✓ Galambos, R. and Sheatz, G. An electroencephalographic ~~study~~ study of classical conditioning. Am. J. Physiol., 1962, 203 (1), 173-184.

~~Encabo, H. et Buser, P. Electrophysiological aspects of brain activity during conditioned learning.~~

- Galeano, C. Electrophysiological aspects of brain activity during conditioning. A review. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1963, 9, 395-413.
- Gershuni, G. V., Kozhevnikov, A. M., Maruseva, R. V., Arakyan, E. A., Radionova, J. A., Altman, J. A., and Soroko, V. I. Modifications in electrical responses of the auditory system in different states of the higher nervous activity. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, Supl. 13, 115-123.
- Gogolák, G., Stumpf, Ch., Petsche, H. and ~~Zeman~~ Sterc, J. The firing pattern of septal neurons and the form of the hippocampal theta wave. *Brain Research*, 1968, 7, 201-207.
- Grastyán, E., Lissak, K., Madarász, I., and Donhoffer, H. Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1959, 11, 409-430.
- Grastyán, E. The significance of the earliest manifestations of conditioning in the mechanisms of learning. In *Brain Mechanisms and learning*. Edit. A. Fessard. Blackwell Scien. Public. 1961, p.,243.
- Green, J. D., and Arduini A. A. Hippocampal electrical activity in arousal. *J. Neurophysiol.*, 1954, 17, 533-557.
- Gybelis J., Mevlders, M., Callens, M., and Colle, J. Disturbances of visuo-motor integration in cats with small lesions of the caudate nucleus. Archiv Intern. Physiol. Biochim. 1967, 75 (2), 283-302.
- Hall, R. D. Habituation of evoked potentials in the rat under conditions of behavioral control. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1968, 24, 155-165.
- Hansing, R. A., Schwartzbaum, J. S. and Thompson, J. B. Operant behavior following unilateral and bilateral caudate lesion in the rat. *Journal Comp. Physiol. Psychol.*, 1968, 66, no. 2, 378-388.
- Hearst, E., Beer, B., Sheatz, G., and Galambos, R. Some electrophysiological correlates of conditioning in the monkey. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, 12, 137.
- Hernández-Peón, R. Central mechanisms controlling conduction along central sensory pathways. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1953, 1, 256-264.
- Hernández-Peón, R., Scherrer, H. and Velasco, M. Central influences on afferent conduction in the somatic and ~~the~~ visual pathways. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1956 a, 2, 8.
- ~~Hernández-Peón, R., Guzmán-Flores, G., Alcaraz, M. and Fernández-Guardiola, A. Sensory transmission in visual pathway during "attention" in unanesthetized cats. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1957 b, 3, 1-8.~~
- Hernández-Peón, R., Jouvét, M., and Scherrer, H. Auditory potentials at cochlear nucleus during acoustic habituation. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1957a, 3, 144.
- Hernández-Peón, R., Guzmán-Flores G., Alcaraz, M. y Fernández-Guardiola, A. Sensory transmission in visual pathway during "attention" in unanesthetized cats. *Acta neurol. Latinoamer.*, 1957 b, 3, 1-8.
- Hernández-Peón, R., Guzmán-Flores, C., Alcaraz, M. and Fernández-Guardiola, A. Habituation in the visual pathway. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1958, 4, 121.
- Hernández-Peón, R. Centrifugal control of sensory inflow to the brain and sensory perception. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1959, 5, 279.

- ✓ Johnson, T. N. Fiber connections between the dorsal thalamus and Corpus Striatum in the cat. *Exp. Neurology*, 1961, 3, 556-569.
- ✓ Johnson, T. N., Rosvold, H. E., and Mishkin, M. Projections from behaviorally-defined sectors of the prefrontal cortex to the Basal Ganglia, Septum and Diencephalon of the monkey. *Exp. Neurology*, 1968, 21, 20-34.
- ✓ Kaji, S., Izumi, T., and Baba, M. Recruiting response in Caudate nucleus. *Exp. Neurology*, 1968, 22, 26-39.
- ✓ Kamikawa, K., McIlwain, and Adey, R. Response patterns of thalamic neurons during classical conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, 17, 485-496.
- ✓ Kellog, W. N., Scott, V. B. Davis, R. C., and Wolf, I. S. Is movement necessary for learning? *J. Comp. Psychol.*, 1940, 29, 43-74. Citado en el *Hand book of experimental psychology*. Edited by S. S. Stevens. John Wiley and Sons. pp. 759.
- ✓ Kemp, J. M. An electron microscopic study of the termination of afferent fibres in the caudate nucleus. *Brain Research*, 1968, 11, 464-467.
- ✓ Kennedy, J. L., Gottsdander, M., Armington, J. C., and Gray, F. E. A new electroencephalogram associated with thinking. In: *Thinking Studies of Covert Language Processes*. Edit. F. J. Mc Guigan Century Psychology Series 1966.
- ✓ Key, B. J. Correlation of behavior with changes in amplitude of cortical potentials evoked during habituation by auditory stimuli. *Nature*, 1965, 207, 441-442.
- ✓ Kireby, P. J., and Kimble, D. P. Avoidance and escape ~~behavior~~ behavior following striatal lesions in the rat. *Experim. neurol.*, 1968, 20, 215-227.
- ✓ Klinke, E., Fruhstorfer, H., and Finkenzeller, P. Evoked Responses as a function of external and stored information. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1968, 25, 119-122.
- ✓ Kogan, A. B. The manifestations of processes of higher nervous activity in the electrical potentials of the cortex during free behavior of animals. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, Suppl. 13, 51-64.
- ✓ Krauthamer, G. and Albe-Fessard, D. The inhibition of nonspecific sensory activities following striopallidal and capsular stimulation. *CR. Acad. Sci. (Paris)* 1963, 256, 265-267.
- ✓ Krauthamer, G. M. Inhibition of evoked potentials by striatal stimulation and its blockage by strychnine. *Science*, 1963, 142, 1175-1176.
- ✓ Laursen, A. M. Caudate nucleus and electrocortical activation in cats. *Acta, Physiol. Scand.*, 1961, 53, 233-238.
- ✓ Laursen, A. M. Electrical signs of the relation between caudate nucleus and cerebral cortex in cats. *Acta pshysiol, scand.*, 1961b 53, 218-232.
- ✓ Lesse, H. Electrographic recordings of amygdaloid activity during a conditioned response. *Fed. Proc.*, 1957, 16, 79.
- ✓ Lifschitz, W., Palestini, M., and Armengol, V. Habituation in lemniscal and extralemniscal system. *Proceedings of the 21 st. international physiological congress, Buenos Aires, 1959*, 164.

- ✓ Light, J. S., and Gantt, W. H. Essential part of reflex arc for establishment of conditioned reflex. Formation of conditioned reflex after exclusion of motor peripheral end. *J. Comp. Psychol.*, 1936, 21, 19-36.
- ✓ Lissak, K., and Grasyán, E. The possible role of the hippocampus in the conditioning process. *Proceedings of the 21st. international physiological congress, Buenos Aires, 1959*, 166.
- ✓ Lissak, K., and Grastyán E. The changes of hippocampal electrical activity during conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, Suppl., 13, 271-280.
- ✓ Livanov, M. N., and Poliakov, K. L. The electrical reactions of the cerebral cortex of a rabbit during the formation of a conditioned defense reflex by means of rhythmic stimulation. *Bull. Acad. Sci. U.S.S.R. Biol. Ser.*, 1945, 3, 286. Citado por Grossman S. P., en *A Textbook of Physiological Psychology*. Pag. 659. John Wiley and Sons. Inc. 1967.
- ✓ Low, M. D., Borda, R. P., Frost, J. D., and Kellaway, P. Surface-negative slow potential shift associated with conditioning in man. *Neurology*. 1966, 16, ~~305~~ 771-782.
- ✓ Macadar, O., Ginés, A., Bove, I. C., and García-Austt, E. Effect of habituation, interference and association upon the visual evoked response in the rat. *Acta Neurol. Latinoamer.*, 1963, 9, 315-327. Latinoamer.
- ✓ Marco, L. A., Brown, T. S., Bussé, J. M., and Weiner, W. J. Effects of caudate-capsular stimulation on thalamic ventromedial unitary activity in the cat. *Arch. Ital. Biol.*, 1967 105, 399-412.
- ✓ Marczynski, T. J., Rosen, A. J., and Hackett, J. T. Post-~~XXXXXXXXXX~~ reinforcement electrocortical synchronization and facilitation of cortical auditory evoked potentials in an appetitive instrumental conditioning. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1968, 24, 227-241.
- ✓ Marsh, J. T., and Worden, F. G. Auditory potentials during acoustic habituation: cochlear nucleus, cerebellum and auditory cortex. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1964, 17, 685-692.
- ✓ McAdam, D., Snodgrass, L., Knott, J. R., and Ingram, W. R. Some preliminary observations of electrical changes in deep brain structures during acquisition of a classical conditioned response. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1961, 13, 146.
- ✓ Milnarich, R. F. *A manual for EEG. Technicians*. Little, brown and company, 1958.
- ✓ Morison, R. S., and Dempsey, E. W. A study of thalamo-cortical relations. *Amer. Journal, Physiol.* 1942, 135-281.
- ✓ Morrell, F. Naguet, R. and Gastaut, H. Evolution of some electrical signs of conditioning. I: Normal cat and rabbit. *J. Neurophysiol.*, 1957, 20, 574-587.
- ✓ Morrell, F. EEG studies of conditioned learning. In: *The central Nervous System and Behavior*. Ed: M. Brazier, Josiah Macy Jr. Foundation, 1958, p. 307.
- ✓ Morrell, L., and Morrell, F. Periodic oscillation in the habituation ~~XXXXXXXX~~ curve of electrographic activation. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1960, 12, 757.
- ✓ Moruzzi, G., and Magoun, H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1949, 1, 455-473.
- ✓ Neminsky. Citado por Mary, A. B. Brazier en "The electrical activity of the Nervous System". Pag. 195. Pitman Medical Publishing, Co. Ltd. 1960.
- ✓ Nestian, V., Bonsiocat, C., and Danelius, E. Changes in the spontaneous activity of the H neurons in the somato-sensory cortex by single electrical stimuli applied to the head of the caudate nucleus in cat. Investigations with extracellular micro-~~XXX~~ electrodes. *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1967, 22, 572.

Hiroaki

Niki, Hiroaki Effects of hippocampal ablation on learning in the rat. In: Structure and Function of the Limbic System. 305-317

Changes

sigua a la vuelta



Mikolayeva, N. I. Changes in the excitability of various regions of the cerebral cortex in the presence of the formation of ~~EMKXKXKX~~ motor conditioned reflexes. In: The Central nervous system and human behavior. The Josiah Macy Jr. Foundation, 1959, pag. 333.

Pagano, R. R., Gault, F. P. Amygdala activity; A central measure of arousal. EEG. Clin. Neurophysiol., 1964, 17, 255-260.

Palestini, M. Davidovich, A., and Hernández-Peón, R. Functional significance of centrifugal influences upon the retina. Acta Neurol. Latinoamer., 1959, 5, 113.

Pavlov, I. P. Conditioned Reflexes. Dover Publications. 1960.

Petsche, H., Gogolak, G., and VanZwieten, P. A. Rhythmicity of septal cell discharge at various levels of reticular excitation. EEG. Clin. Neurophysiol., 1965, 19, 25-33.

Pickenhain, L., and Klingberg, F. Behavioral and electrophysiological changes during avoidance conditioning to light flashes in the rat. EEG. Clin. Neurophysiol., 1965, 18, 464-476.

Pickenhain, L., and Klingberg, F. Hippocampal slow wave activity as a correlate of basic behavioral mechanisms in the rat. In Structure and Function of the limbic system. 218-227. Edited by Ross Adey and T. Tokizane. Progress in Brain Research Volume 27, Elsevier Publishing Company, 1967.

Pinto-Mamuy, T. Neurological correlates of avoidance behavior. In Proceedings of the symposium "cortico-subcortical relationships in sensory regulation". Habana, Cuba 1965. Edited by D. González Martín and E. Guma. Academy of Sciences. Habana Cuba. 1966, pp. 363-373.

Ojo ver al reverso

~~Prado-Alcala, R. Efectos de la microinyección de KCl y Novocain en el Núcleo Caudado sobre una respuesta condicionada instrumental.~~

Ranson, S. W., and Clark, S. L. Anatomía del Sistema Nervioso. Decima edición. Editorial Interamericana, S. A. 1968.

Rheinberger, M., and Jasper, H. H. The electrical activity of the cerebral cortex in the unanesthetized cat. Amer. J. Physiol., 1937, 119, 186-196.

Ritter, W., Vaughan, H. G., and Costa, D. L. Orienting and habituation to auditory stimuli; a study of short term changes in average evoked response. EEG. Clin. Neurophysiol., 1968, 25, 550.

Rocha-Miranda, C. E. Single unit analysis of cortex-caudate connections. EEG. Clin. Neurophysiol., 1965, 19, 237-247.

Rubinstein, E. H., and Delgado J. Inhibition induced by forebrain stimulation in the monkey. Amer. Journal Physiol., 1963, 205, 941-948.

Rusinov, V. S. EEG studies in conditional reflex formation in man. In the central Nervous System and human Behavior. The Josiah Macy jr. Foundation, 1959, pag. 249.

Rusinov, V. S. General and localized alternations in the EEG during the formation of conditioned reflexes in man. EEG. and Clin. Neurophysiol., 1960, suppl. 13, 309.

Satterfield, J. H. Evoked cortical response enhancement and attention in man. A study of response to auditory shock stimuli. EEG. and Clin. Neurophysiol., 1965, 19, 470-475.

Schmaltz, L. W., and Isaacson, R. L. Effects of caudate and frontal lesions on retention and relearning of a DRL schedule. J. Comp. Physiol. Psychol., 1968, 65, 343-348.

- ✓ Schwab, R. S. Electroencephalography in clinical practice. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1951.
- ✓ Sedgwick, E. M., and Williams, T. D. The response of single units in the caudate nucleus to peripheral stimulation. J. Physiol., (1967a) 189, 281-298.
(1967b)
- ✓ Sedgwick, E. M., and Williams, T. D. Responses of single units in the inferior olive to stimulation of the limb nerves, peripheral skin receptors, cerebellum, caudate nucleus and motor cortex. J. Physiol., (1967a) 189, 261-279.
(1967b)
- ✓ Sharpless, S., and Jasper, H. Habituation of the arousal reaction Brain, 1956, 79, 655.
- ✓ Shimamoto, T., and Verzeano M. Relations between caudate and diffusely projecting thalamic nuclei. J. Neurophysiol., 1954, 17, 278-288.
- ✓ Skinner, B. F. The Behavior of Organisms. Century Psychological Series 1966, pag. 18-20.
- ✓ Sokolov Nikolaievich, E. Neuronal models and the orienting reflex. In the Central Nervous System and Behavior. Transactions of the third Conference. February 21, 22, 23, and 24, 1960. Edited by Mary A. B. Brazier pp. 187-276.
- ✓ Spong, P., Haider, M., and Lindsley, D. Selective attentiveness and cortical evoked responses to visual and auditory stimuli. Science, 1965, 148, 395-397.
- ✓ Sterman M. B., Roth, S., and Clemente, C. D. The effect of brain lesions on EEG correlates of alimentary behavior. The Physiologist, 1967, 6, 280.
- ✓ Sutton, S., Braren, M., and Zubin ~~James~~. Evoked-Potential correlates of stimulus uncertainty. Science, 1965, 150, 1187-1188.
- ✓ Sutton, S., Treting, P., and Zubin, J. Information delivery and the sensory evoked potential. Science, 1967, 155, 1436-1439.
- ✓ Szabo, J. Topical distribution of the striatal efferents in the monkey. Experimental Neurology 1962, 5, 21-36.
- ✓ Thompson, W. F., and Shaw, J. A. Behavioral correlates of evoked activity recorded from association areas of the cerebral cortex. J. Comp. Physiol. Psychol., 1965, 60, 329-339.
- ✓ Uttal, R., and Cook, L. Systematics of the evoked somatosensory cortical potential: A psychophysical electrophysiological comparison. Ann. N. Y. Acad. Science, 1964, 142, 60-80. psychophysical
- ✓ Voncida, T. J. An experimental study of the course and destination of the fiber arising in the head of the caudate nucleus in the cat, and monkey. J. Comp. Neurol., 1960, 115, 75-87.
- ✓ Walter, G., Cooper, R., ~~XXXXXX~~ Aldridge, V. J., McCallum, W. C., and Winter, A. L. Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. Nature. (Lond), 1964, 203, 380-384.
- ✓ Wickelgren, W. O. Effect of acoustic habituation on click evoked responses in cats. J. of Neurophysiol., 1968, 31, 777-784.
- ✓ Worden, F. G., and Marsh, J. T. Amplitude changes of auditory potentials evoked at cochlear nucleus during acoustic habituation. EEG. Clin. Neurophysiol., 1963, 15, 866-881.

2; (Myrwicka, M. Electrical activity of the hypothalamus during alimentary conditioning. EEG.
11w. ~~Neurophysiol.~~ Neurophysiol., 1964, 17, 164-176.

5 (Yoshi, N., Pruvot, P., and Gastaut, H. Electrographic activity of the mesencephalic
reticular formation during conditioning in the cat. EEG Clin. Neurophysiol., ~~1954~~, 9,
595-608. EEG. 1954,

ANTONIO COSTA
M. A. N. D.