

Las bases neuronales de la conducta

FRANCISCO FERNÁNDEZ DE MIGUEL*

INTRODUCCIÓN

La aplicación de las técnicas modernas de las neurociencias al estudio de la conducta, ha permitido desentrañar algunos de los mecanismos neuronales empleados por una gran cantidad de especies, en la ejecución de diversos patrones de comportamiento. Este análisis ha revelado la existencia de principios generales de organización que se han preservado a lo largo de la evolución. La integración de la información así obtenida, complementada con el modelaje por computadoras, permitirá con el tiempo tener una idea clara de los mecanismos generales que rigen la conducta.

¿POR QUÉ ESTUDIAR LA CONDUCTA ANIMAL?

Al lector de este trabajo, seguramente podrá parecerle extraño, que la mayor parte del conocimiento que tenemos en la actualidad acerca de las bases neuronales que rigen la conducta, se haya obtenido a partir de estudios en animales, y en una buena parte de los casos en invertebrados. La explicación a lo anterior hace necesario remontarnos hasta el el siglo XVIII, cuando el filósofo y científico francés René Descartes propuso que solamente los seres humanos tenemos un alma no física que rige nuestros pensamientos y algunas otras funciones superiores. Todas las otras facultades del cerebro humano, incluyendo la conducta, así como todas las actividades del resto de los animales, son estrictamente mecanicistas. Esto quiere decir, que los organismos vivos están regidos por procesos físico-químicos.

Con la visión cartesiana firmemente arraigada, llegamos a la segunda mitad



del siglo XIX, y con ello a una serie de notables descubrimientos en botánica y zoología. Cabe destacar aquí, la publicación de *El origen de las especies* de Charles Darwin, que apareció en 1859 y le valió a su autor ser considerado el hombre más peligroso de toda Inglaterra. La escandalosa teoría del naturalista británico acerca de la selección natural, a la vez que negaba el Génesis, apuntaba hacia una relación filogenética entre el hombre y otros animales. Aunque muchos rechazaron la teoría de Darwin, nadie pudo refutarla. Esto ocasionó un replanteamiento radical de la posición biológica del hombre y proporcionó la fuerza impulsora que habría de permitir el estudio de la conducta animal. Si la fisiología y la morfología de los animales y del hombre estaban estrechamente relacionadas, ¿no podría entonces el

estudio de los demás animales aclarar también los problemas del comportamiento humano?

La respuesta a la pregunta ha sido dada con claridad por los etólogos. Konrad Lorenz, Nikolaas Tinbergen y Karl von Frisch demostraron que los humanos compartimos muchas pautas de comportamiento con animales simples, considerando entre éstas, una percepción elemental y la coordinación motora. Además, la semejanza de algunos patrones, pone de manifiesto que los mecanismos neuronales involucrados en un proceso conductual, pueden compartir mecanismos comunes a lo largo de la filogenia.

Por otra parte, la enorme compleji-

* Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias. Centro de Investigación y Estudios Avanzados del IPN.

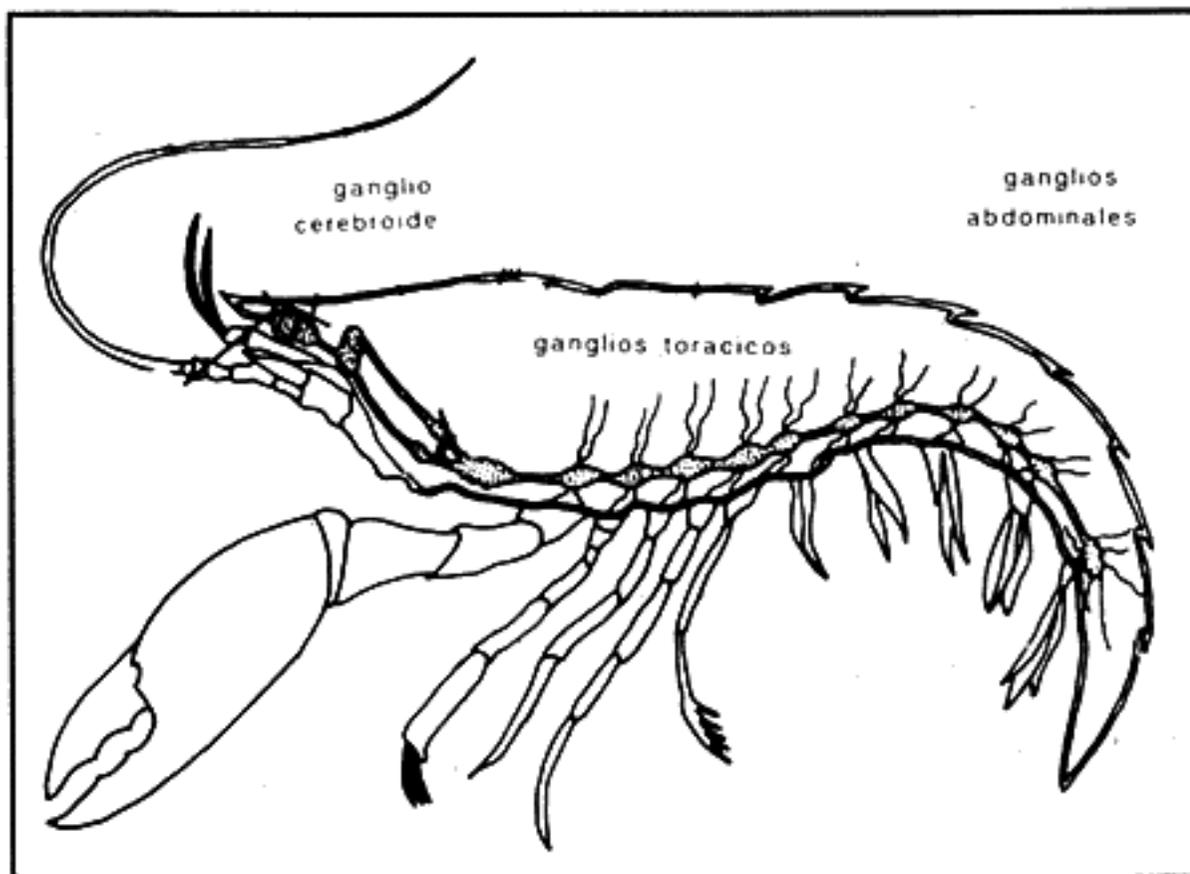


Figura 1. Vista lateral de un acocil como modelo de la distribución anatómica del sistema nervioso de invertebrados.

dad del sistema nervioso de los animales superiores, que en ocasiones sobrepasa a los miles de millones de neuronas, ha hecho necesaria la búsqueda de sistemas más simples que permitan generar modelos del funcionamiento del sistema nervioso. Por su parte, la relativa sencillez de los sistemas nerviosos de los invertebrados, que difícilmente sobrepasan al millón de neuronas, los ha hecho preferidos por algunos neurobiólogos para suplir dichas desventajas.

Los sistemas nerviosos de los invertebrados están compuestos por cadenas de ganglios, que contienen a los cuerpos celulares; nervios conectivos que conectan un ganglio con el siguiente, y raíces nerviosas por las que viajan axones que comunican a los ganglios con la periferia. Un ganglio de invertebrado contiene, relativamente, pocas neuronas que controlan la actividad de un segmento del animal, con cierta independencia del resto del sistema nervioso. (Figura 1)

A principios de este siglo, el biólogo alemán Richard Goldschmidt, quien basaba sus estudios en el gusano *Ascaris*, observó que el número de neuronas en cada ganglio de este parásito, es constante de un ganglio a otro y de un animal a otro. Observaciones como ésta, aunadas a evidencias funcionales en los axones que median el reflejo de escape del acocil, permitieron a C.A.G. Wiersma proponer el concepto de neurona identificada, o sea, una neurona que es reconocible en una especie por su posición anatómica y por sus características funcionales.

La sanguijuela, por ejemplo, tiene en cada uno de sus ganglios intermedios aproximadamente 400 neuronas. Estas se distribuyen mediante un patrón que se repite de manera muy similar de un ganglio a otro. Así, podemos encontrar que en cada ganglio hay células que intervienen en la coordinación del nado (células de Retzius), otras que responden a estí-

mulos externos (células P, T y N), motoneuronas, etc. Los registros intracelulares muestran que cada tipo celular tiene características propias en su actividad eléctrica y en sus patrones de conexión, que permiten distinguirlas del resto. Además, estas características se mantienen sin cambio de un animal a otro. (Figura 2).

Por otra parte, sabemos que los mecanismos básicos para el funcionamiento de una neurona en un animal inferior, es muy semejante al de las neuronas de los mamíferos incluyendo al hombre. De ahí la utilidad del estudio de los sistemas nerviosos de los invertebrados como modelos de alcance y valor general.

EL REFLEJO MONOSINÁPTICO, LA CONDUCTA MÁS SIMPLE

Durante la última década del siglo pasado, Sherrington, quien ahora es considerado padre de la fisiología moderna, se convirtió también en pionero del análisis de las bases neuronales de la conducta, con sus estudios acerca de la fisiología de los reflejos. Estos fueron definidos como movimientos simples y estereotipados, producidos en respuesta a la estimulación sensorial.

En el reflejo más simple que conocemos, intervienen sólo dos neuronas. La

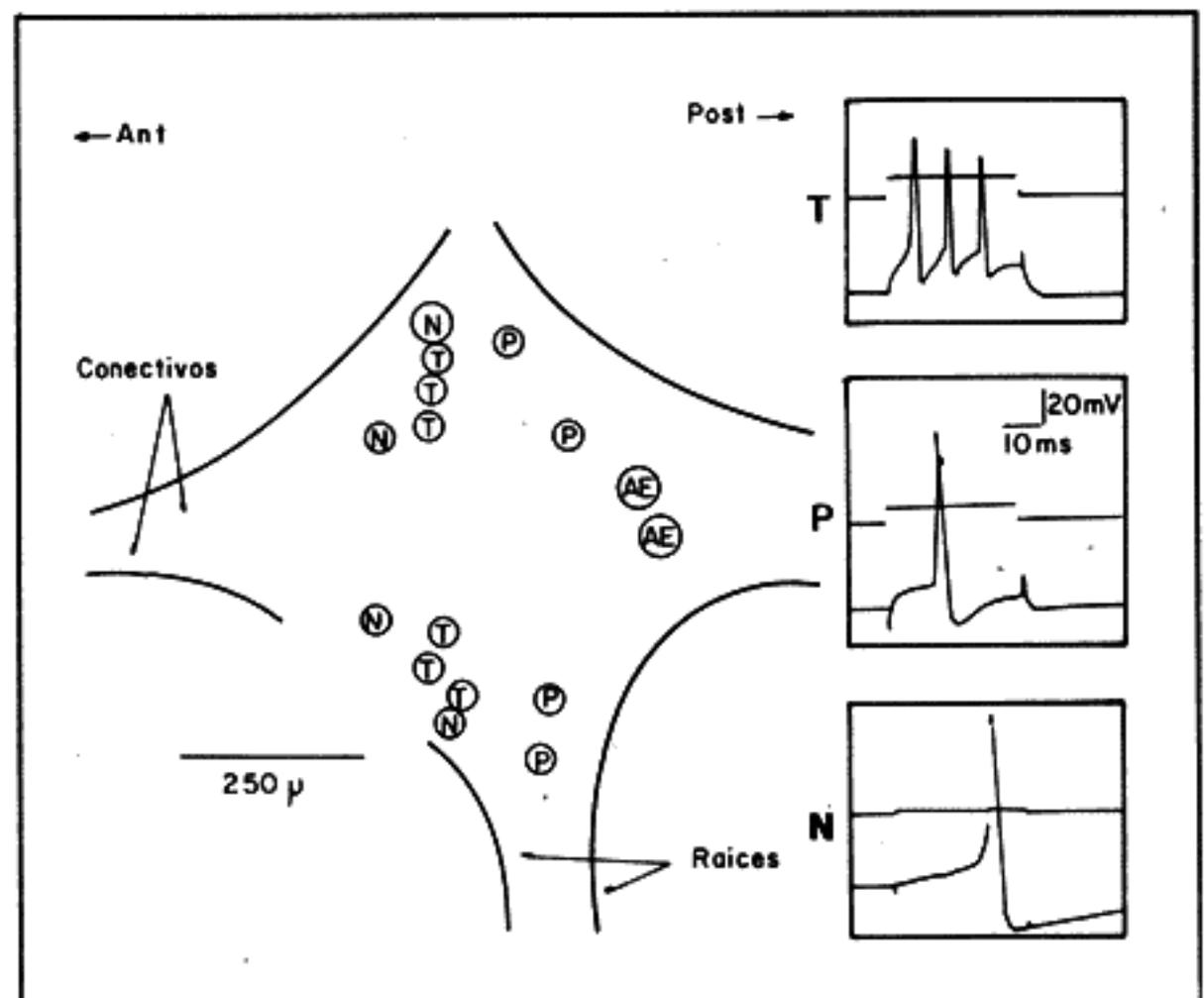


Figura 2. Ganglio de una sanguijuela mostrando la posición característica de las neuronas que lo componen. Las células T, P y N (ver texto) se encuentran señaladas y se muestran los registros intracelulares de cada una de ellas. (Tomado de Nicholls y Baylor *J. Neurophysiol.* 31, 1968).

primera de ellas, recibe el estímulo y transporta la información acerca de él hacia una motoneurona* con la que establece una conexión sináptica excitadora. La motoneurona al recibir la información de la primera, genera impulsos que son enviados hacia los músculos encargados de producir el movimiento. A este reflejo se le llama monosináptico.

Un ejemplo de él lo encontramos en la sanguijuela, donde las neuronas T, P y N antes mencionadas, responden a estímulos táctiles, a presión y nociceptivos respectivamente (de ahí sus nombres) y se conectan con las motoneuronas "L", que inervan los músculos longitudinales. Al activar esta vía, ya sea mediante la estimulación de la piel, o intracelularmente las neuronas sensoriales o la motoneurona L, se logra la contracción anular en el segmento inervado por dichas neuronas. (Figura 3).

En el humano existe también un reflejo monosináptico que interviene en el control de la postura. En el reflejo de tensión, las aferentes Ia que inervan los husos musculares, responden al estiramiento del músculo, mediante el disparo de potenciales de acción. Esta información llega por las astas dorsales a la médula espinal, donde la aferente Ia hace sinapsis con motoneuronas que excitan al músculo produciendo su contracción. Simultáneamente, la vía que excita al músculo antagonista es inhibida.

Cabe mencionar que los reflejos monosinápticos, pueden ser modulados por influencias provenientes del resto del sistema nervioso y que esto ocurre lo mismo en la sanguijuela que en el humano.

LA INTEGRACIÓN NEURONAL DE LAS CONDUCTAS COMPLEJAS

En un nivel mayor de complejidad están comprendidos patrones conductuales más específicos, denominados por Lorenz y Tinbergen como "Patrones Fijos de Acción" (PFA). Estos muestran cuatro características básicas:

1. Son altamente selectivos a cierto tipo de estímulos.
2. El umbral de un PFA puede variar dependiendo de la "motivación". La ausencia prolongada de estímulos desencadenantes puede ocasionar su iniciación espontánea. Por otra parte, después de

* Motoneurona se denomina a aquella neurona que hace contacto sináptico con las fibras musculares. Éstas constituyen la vía final común.

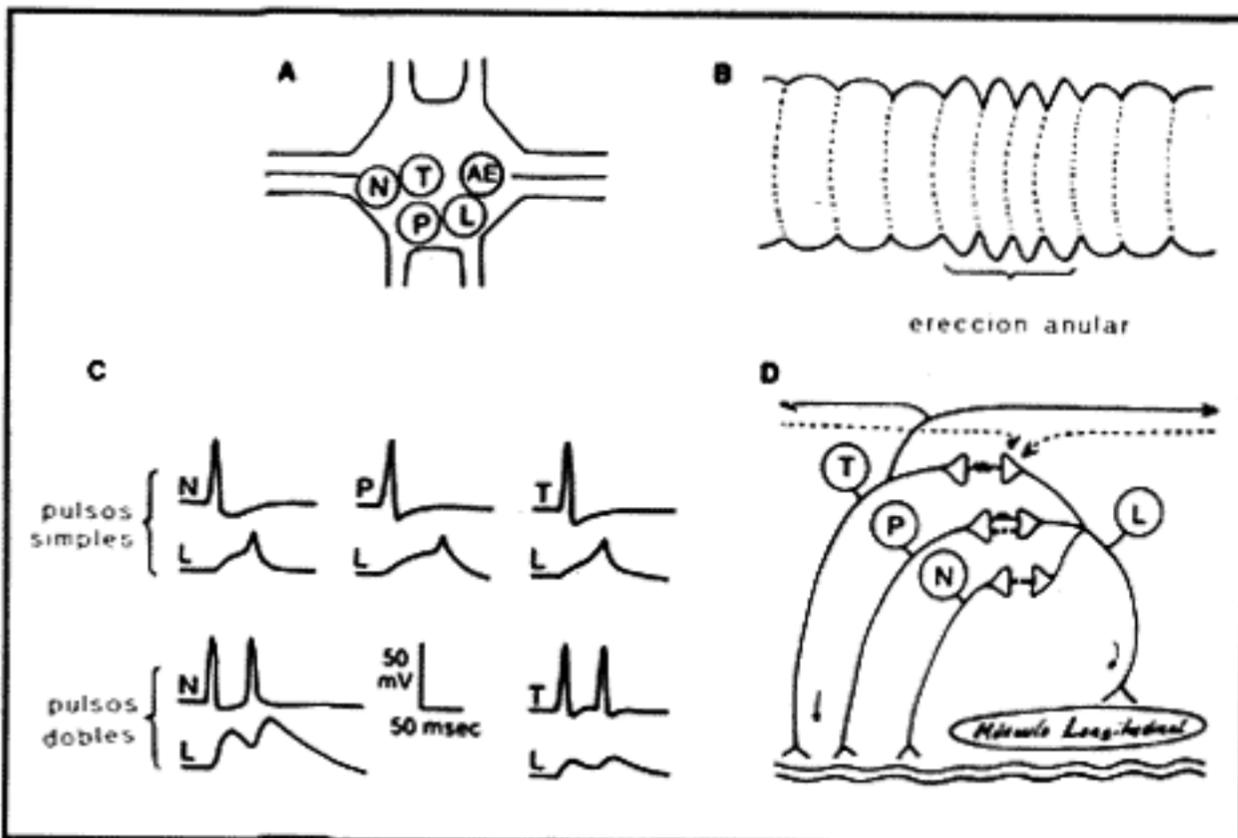


Figura 3. Reflejo monosináptico de erección anular en la sanguijuela. La estimulación de la piel o de las neuronas sensoriales (T, P y N) excita monosinápticamente a las motoneuronas L, induciendo la contracción de los músculos longitudinales. A. Posición de las neuronas en el ganglio; B. representación esquemática de la respuesta conductual; C. registros intracelulares en las neuronas sensoriales y en las motoneuronas; D. circuito neuronal.

la ejecución de un PFA, el umbral aumenta.

3. Un PFA es una conducta "todo o nada" y una vez que se ha desencadenado, la sucesión de eventos continúa hasta su consumación.
4. El PFA es una conducta innata que se presenta en todos los individuos de la misma especie.

Sin embargo, en este nivel de complejidad, resulta claro que los organismos requieren de mecanismos de integración sensorial que les permitan seleccionar la respuesta. De ahí surgen preguntas como: ¿Qué le dicen los sistemas sensoriales al sistema nervioso? ¿Cómo se lo dicen? y ¿Cómo el sistema nervioso selecciona la respuesta conductual? Este ha sido el tema de nuestros estudios, y los resultados presentados a continuación son un intento por ilustrar cómo funciona un mecanismo de selección conductual.

LAS CONDUCTAS DE ATRACCIÓN Y HUÍDA DEL ACOCIL SON UN EJEMPLO DE MECANISMO DE SELECCIÓN DE RESPUESTA

De tiempo atrás, sabemos a partir de observaciones de campo, que los horarios de salida de las madrigueras en los crustáceos están restringidos a las horas del día en que la luz es tenue, por ejemplo, durante el amanecer y el anoecer. Esto sugiere que la luz tiene un doble

efecto: las bajas intensidades inducen "atracción" hacia afuera de las madrigueras, mientras que las altas intensidades producen que regresen a ellas, en una "respuesta de huída". Lo anterior plantea la necesidad de un mecanismo de selección de la respuesta conductual, de manera que con diferentes intensidades del mismo estímulo, se pueden generar dos conductas opuestas.

Hemos encontrado que la atracción está restringida a un intervalo de baja intensidad de luz. Intensidades mayores a 1 lux, inhiben la respuesta de atracción y generan la de huída. Ambas conductas son altamente estereotipadas, y en la atracción, los animales salen siempre de las madrigueras caminando de frente, mientras que en la huída, entran a ellas caminando hacia atrás.

Hay en el acocil un tipo de unidades visuales, llamadas Neuronas de Respuesta Sostenida (NRS). Estas fueron descritas por primera vez, por Wiersma y Yamaguchi y tienen la característica de responder a la luz mediante la generación de ráfagas fásico-tónicas, con una frecuencia que depende de la intensidad luminosa. A cada una de las 14 neuronas que conforman este grupo, le corresponde un campo visual bien definido, lo que permitió su identificación.

Además hay en el sexto ganglio abdominal de los acociles un fotorreceptor de baja sensibilidad, cuya estimulación inicia un patrón de marcha hacia atrás. Sin

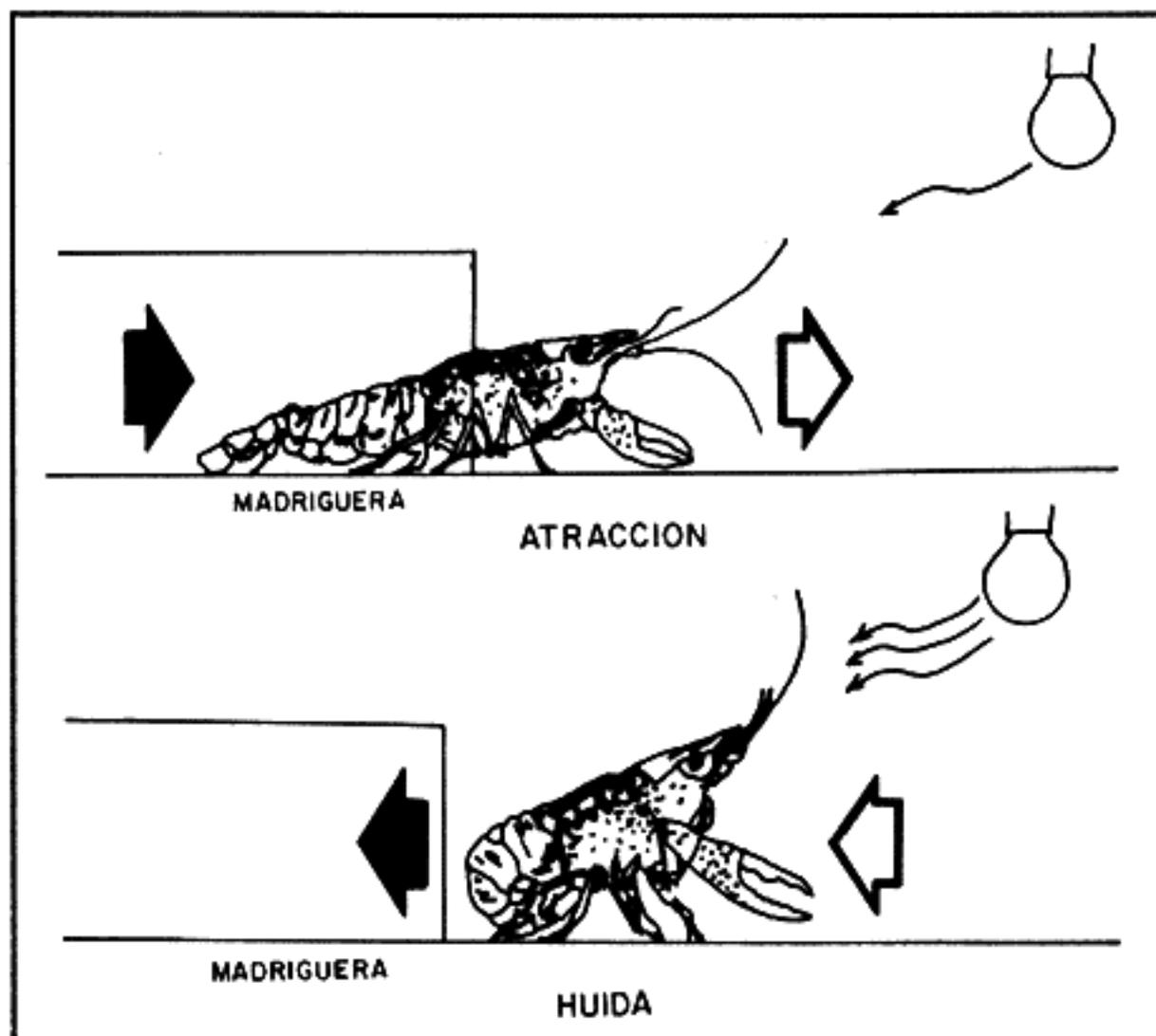


Figura 4. Representación esquemática de las respuestas de atracción y huida del acocil (Tomado de Fernández de Miguel, 1989. Tesis doctoral, CINVESTAV).

las de bajo umbral un patrón de disparo en trenes. Por su parte, la actividad de las NRS de bajo umbral, puede ser inhibida por la iluminación difusa del ojo, a intensidades que producen huida y la estimulación del fotorreceptor abdominal sensibiliza la NRS O38 de alto umbral.

Los datos anteriores sugieren que la selección de la atracción o la huida, depende de la excitación e inhibición entre los dos tipos de NRS y el fotorreceptor abdominal, de manera que con intensidades bajas, se activaría el grupo de bajo umbral y se inhibiría el grupo de alto umbral, dando como resultado la respuesta de atracción. Al aumentar la intensidad luminosa, gradualmente se activarían el grupo de NRS de alto umbral y el fotorreceptor del sexto ganglio y se inhibirían las NRS de bajo umbral, teniendo como resultado el bloqueo de la marcha hacia adelante y por otro lado la marcha hacia atrás. El resultado sería la respuesta de huida. (Figura 4)

LOS SISTEMAS MOTORES

Durante los últimos años, la organización funcional de los sistemas motores se ha tratado de explicar con base en dos hipótesis fundamentalmente. La primera

embargo, como pudimos observar en animales a los que habíamos cortado los conectivos entre el quinto y sexto ganglios, éste no parece ser suficiente para iniciar la respuesta de huida, sino que en ambas conductas se requiere de la participación de las NRS.

El análisis de las propiedades de las NRS, muestra que el intervalo de iluminación en que responden algunas de ellas, corresponde al que provoca la atracción mientras que el de otras está cercano al de la respuesta de huida. Existen pues dos tipos de NRS, que hemos denominado de bajo umbral y de alto umbral, respectivamente. Nuestra hipótesis supone que las de bajo umbral están conectadas con las neuronas de comando que generan la marcha hacia adelante, típica de la respuesta de atracción, mientras que las de alto umbral se conectan con las responsables de la marcha hacia atrás observada en la huida.

Un mecanismo de inhibición entre NRS, fue descrito por Wiersma y Yamaguchi en 1966 y estudiado más ampliamente por Aréchiga y Yaganisawa en 1971. Haciendo un análisis de los patrones de inhibición entre NRS, encontramos que la luz tenue puede inhibir a las de alto umbral, pero además produce en

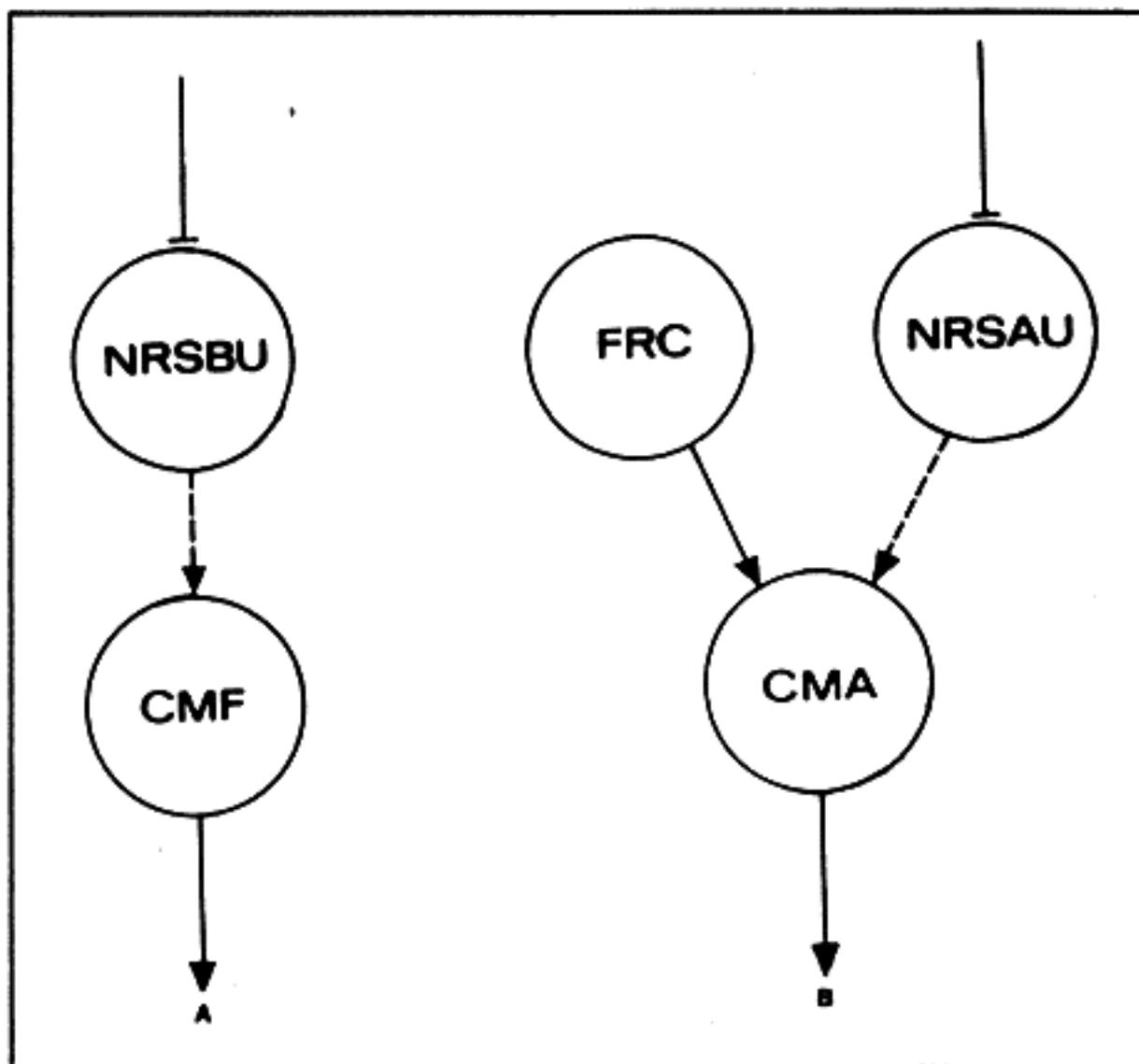


Figura 5. Circuito hipotético para la atracción y la huida en el acocil, NRSAU, neuronas de respuesta sostenida de bajo umbral; CMF, neuronas de comando para la marcha de frente; CMA, neuronas de comando para la marcha atrás; FRC fotorreceptor caudal; A, atracción; B, huida (Tomado de Fernández de Miguel, Tesis doctoral, CINVESTAV, 1989.)

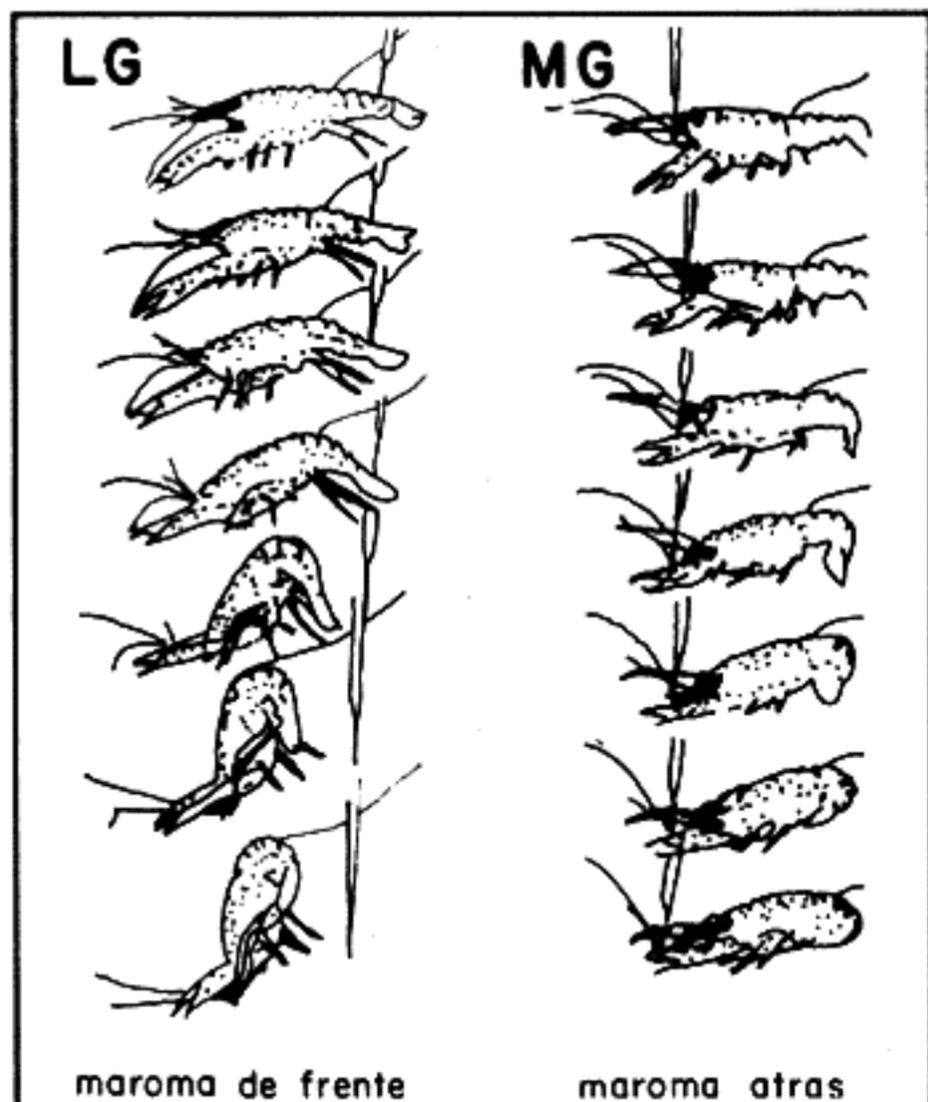


Figura 6. Posturas del acocil en el reflejo de escape. La activación de los axones laterales gigantes (LG) induce la maroma de frente, mientras que la de los mediales gigantes (MG) induce el nado hacia atrás. (Tomado de Krasne y Wine, *Identified Neurons and Behavior in Arthropod*. Ed. Hoyle, 1977.)

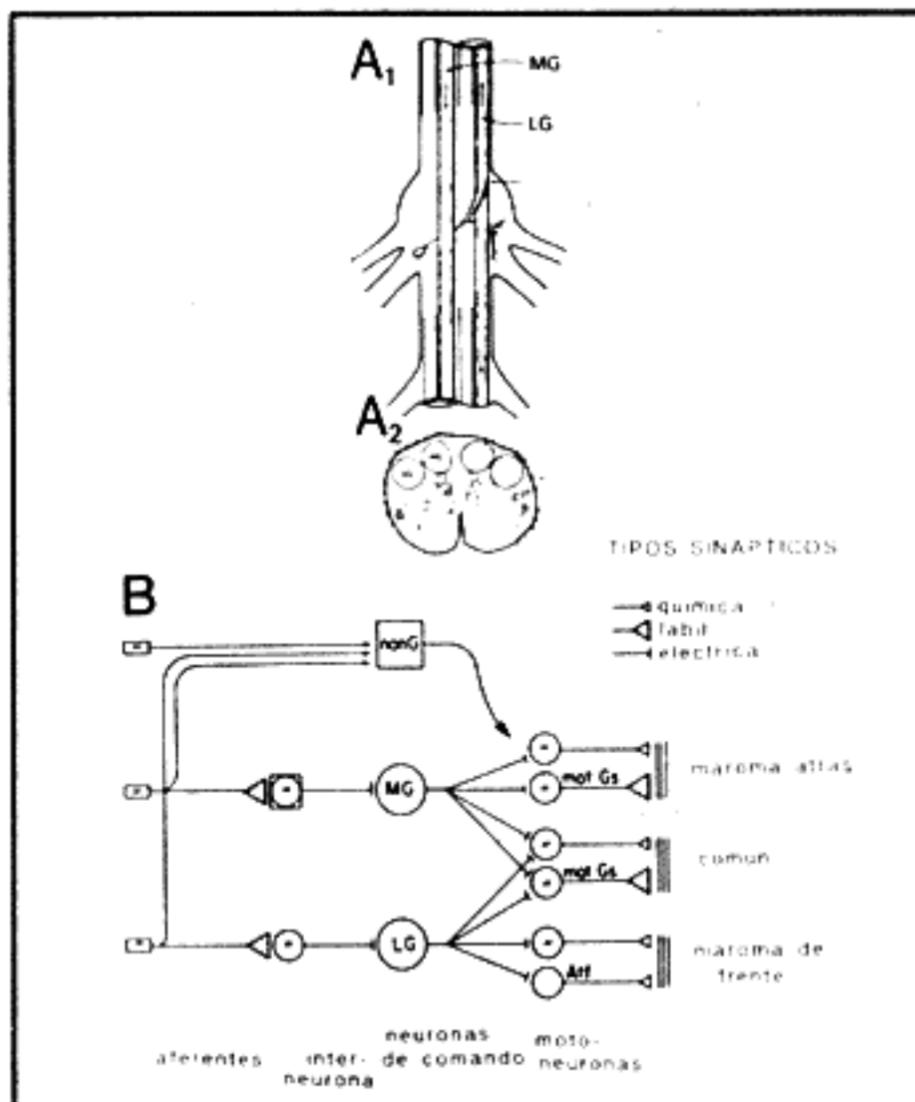


Figura 7. Circuito neuronal para el reflejo de escape del acocil. A1. y A2 muestran la localización anatómica de los axones gigantes en los conectivos de la cadena abdominal; B, circuito neuronal para el reflejo de escape (Tomado de Krasne y Wine *Identified Neurons and Behavior of Arthropods*. Editado por Hoyle, 1977).

se basa en el concepto de la neurona de comando, tipo especial de neuronas descritas por primera vez en el acocil por C.A.G. Wiersma. Estas neuronas, al ser estimuladas artificialmente por el experimentador, pueden generar toda una respuesta conductual y son necesarias y suficientes para que esto ocurra. La segunda hipótesis parte de la observación de que muchos patrones rítmicos pueden persistir aun sin una retroalimentación sensorial, lo que dio lugar a la idea de un "Generador de Patrones Centrales" (GPC). Este consiste en un grupo de neuronas que genera una secuencia de actividad coordinada temporal y espacialmente. Ahora está claro, que la mayoría, si no es que todas las conductas rítmicas, tienen sus bases en un GPC.

Representando al sistema nervioso como un conjunto de cajas negras interconectadas entre sí, podríamos decir que la primera de ellas estaría compuesta por la neurona o el sistema de comando, la segunda sería el GPC y la tercera estaría representada por las motoneuronas, de manera que la información sensorial procesada, activaría a las neuronas o al sistema de comando, según sea el caso; éste al GPC y el GPC a su vez enviaría las

señales para la activación de las motoneuronas y con ello para la generación de movimiento.

Aunque el esquema anterior puede resultar útil para la comprensión de un circuito más o menos generalizable, en la práctica sabemos que puede haber variaciones, de manera que por ejemplo, las neuronas de comando pueden estar formando parte del GPC, puede haber retroalimentación negativa o positiva entre los componentes, o incluso, las neuronas de comando pueden conectarse directamente a las motoneuronas como en el caso del reflejo de escape del acocil que se revisará a continuación.

EL REFLEJO DE ESCAPE DEL ACOCIL SE DEBE A LA ACTIVACIÓN DE NEURONAS DE COMANDO

Cuando uno agita un objeto enfrente de un acocil o golpea una de las antenas o la parte anterior del cefalotórax, la respuesta que se observa, es una contracción de los músculos flexores de las partes media e inferior de la cola, dando como resultado el nado hacia atrás. Por otra parte, cuando uno golpea levemente

la región abdominal, genera una contracción de los músculos flexores de la parte superior del abdomen, dando como resultado una maroma hacia adelante.

El reflejo de escape del acocil no sólo es más complejo que el reflejo monosináptico, en cuanto al número de elementos neuronales que intervienen en él, sino que desde el punto de vista conductual, presenta características que corresponden a conductas más complejas. Mientras que los reflejos monosinápticos son respuestas graduadas, cuya intensidad es determinada por la del estímulo, el reflejo de escape del acocil es una conducta "todo o nada", característica propia de los patrones fijos de acción. (Figura 5).

Cuando el reflejo es evocado visualmente, la vía de iniciación es a través de un tipo de neuronas visuales detectoras de la agitación de objetos (NDA). Los elementos de este grupo tienen diferentes campos sensoriales, y responden al movimiento generando potenciales de acción, con una frecuencia proporcional a la velocidad del estímulo.

Hay evidencias que indican que más de una NDA responde simultáneamente

al mismo estímulo y posiblemente, todas ellas están conectadas con la misma interneurona**. También se considera la posibilidad de que haya divergencia, o sea, que una sola NDA establezca contactos con varias interneuronas.

Se tienen pocos datos acerca de las conexiones de las neuronas visuales en el ganglio cerebroide, pero por una parte, sabemos que algunos axones descendentes transportan información visual, y por otra parte, que algunos de ellos al ser estimulados dan lugar al reflejo de escape.

Descendiendo por la cadena ganglionar del acocil, la información llega a la cadena abdominal, donde la vía generadora de la flexión de la cola ha sido muy bien estudiada.

Por los conectivos abdominales viajan dos pares de axones gigantes: los gigantes mediales (GM) y los gigantes laterales (GL). Los MG responden al golpe en la cabeza o a la estimulación visual, y su activación produce el nado hacia atrás. Por su parte, los LG responden a estímulos táctiles en la parte caudal del animal, y ocasionan la maroma hacia adelante. (Figuras 6 y 7)

Existe otra vía que produce la flexión de la cola y que no depende de los axones gigantes. A este sistema se le llama no-gigante (NG) y tiene como características el ser más lento que los sistemas gigantes y responder a estímulos como sostener al animal por los costados o nociceptivos.

Las respuestas que genera el sistema NG son más graduadas y le permiten al animal girar y rotar durante el nado; mientras que los MG y LG dan lugar a respuestas "automáticas", el sistema NG podría decirse que da lugar a respuestas "voluntarias".

Tanto los axones gigantes como el sistema NG inervan directamente a las motoneuronas. Las motoneuronas que excitan a los músculos flexores inferiores que dan lugar al nado hacia atrás, reciben sus aferencias de los GM, mientras que las que excitan a los flexores superiores para la maroma hacia adelante, son inervadas por los GL. Además, existen motoneuronas que reciben aferencias de los dos sistemas gigantes y que inervan músculos de la parte media de la cola, interviniendo en las dos respuestas.

** Se denomina interneurona a toda aquella neurona que no es sensitiva ni motora.

LA CÉLULA DE MAUTHNER PRODUCE LA HUÍDA DE ALGUNOS ANFIBIOS Y PECES

La célula de Mauthner en peces y anfibios, es una neurona de comando que responde a estímulos inesperados visuales o vibrátiles, de un lado del animal, produciendo la contracción de los músculos del lado opuesto. Con esto, el animal adopta una posición en "C" con la cabeza y la cola apuntando hacia el mismo lado y dirige su nado en sentido contrario a la procedencia del estímulo. Esta conducta llamada de "sobresalto" puede considerarse como equivalente al reflejo de escape del acocil, y como ella, requiere de un patrón motor bien organizado. (Figura 8.)

La célula de Mauthner, reúne las características para clasificarla como neurona de comando, ya que se ha demostrado que un solo potencial de acción generado por ella, puede producir la máxima contracción de los músculos del costado contralateral del animal, y su activación es una condición necesaria y suficiente para que se genere toda la conducta de sobresalto.

Sin embargo, los estudios realizados en los vertebrados superiores, indican que las neuronas de comando han sido subsituidas por circuitos de comando, que tienen un funcionamiento equivalente, aunque en ellos intervienen un número mucho mayor de elementos.

LA EXPLORACIÓN MANUAL Y VISUAL DE LOS PRIMATES ES MEDIADA POR UN SISTEMA DE COMANDO

En la parte posterior de la corteza parietal asociativa de los primates, hay una región que contiene un sistema de comando para la exploración manual y visual del espacio extrapersonal inmediato.

En los experimentos de Vernon Montcastle y sus colaboradores, que dieron lugar a esta idea, se correlacionó la actividad neuronal, con la conducta de monos mantenidos con cierta libertad de movimientos.

Un tipo de neuronas de las áreas 5 y 7, son las denominadas de proyección del brazo y manipulación de la mano. Estas células descargan a altas frecuen-

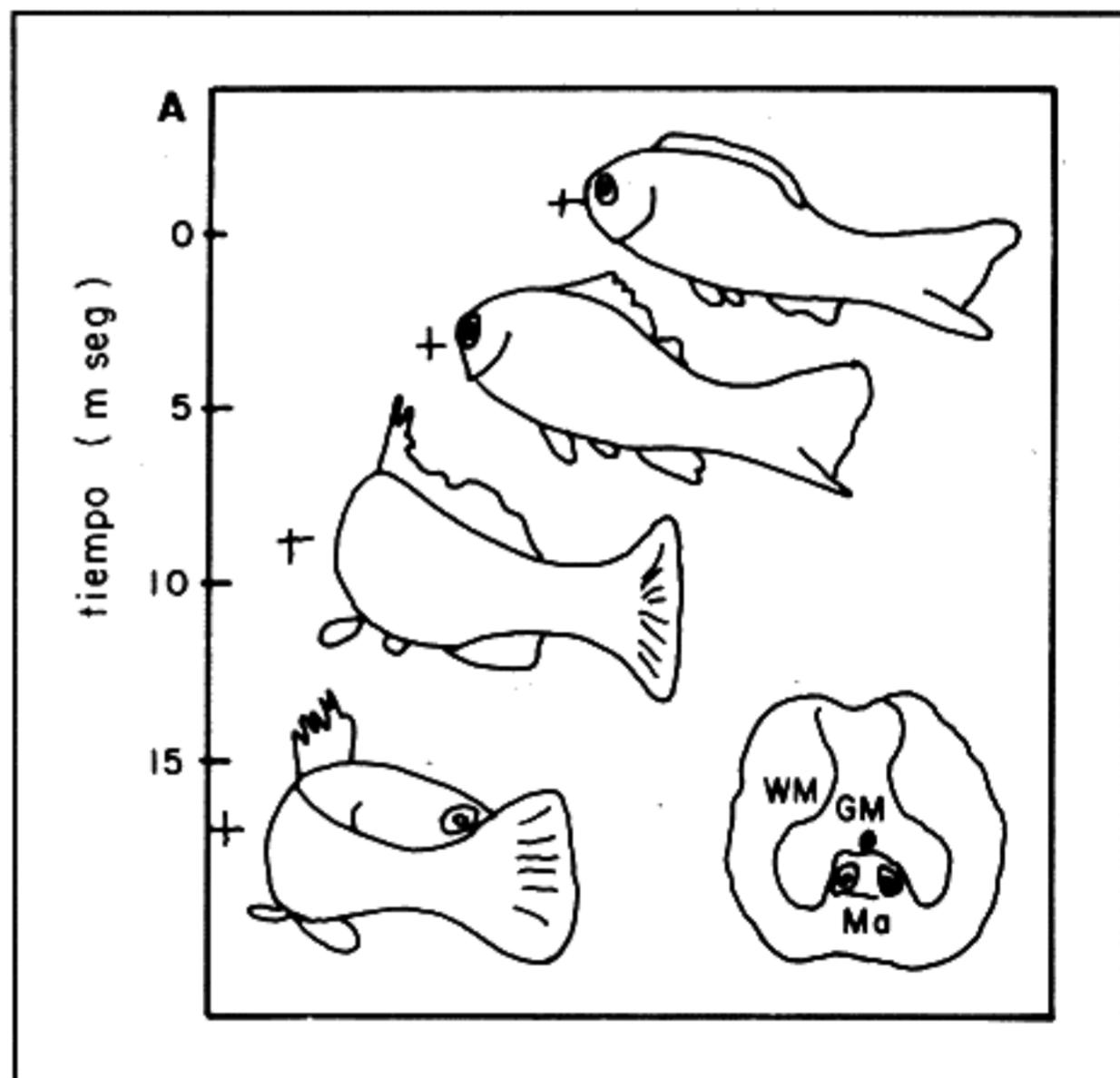


Figura 8. Conducta de sobresalto iniciada en el pez teleosteo *Paralabrax clathratus*. El estímulo vibratorio ocurre en 0 y el pez responde con un giro rápido; en la parte de abajo se observa un corte de la médula espinal mostrando la materia gris (GM), la materia blanca (WM) y los axones de Mauthner (Ma). (Modificado de Eaton y Cols., 1977. *J. Exp. Biol.* 66.).

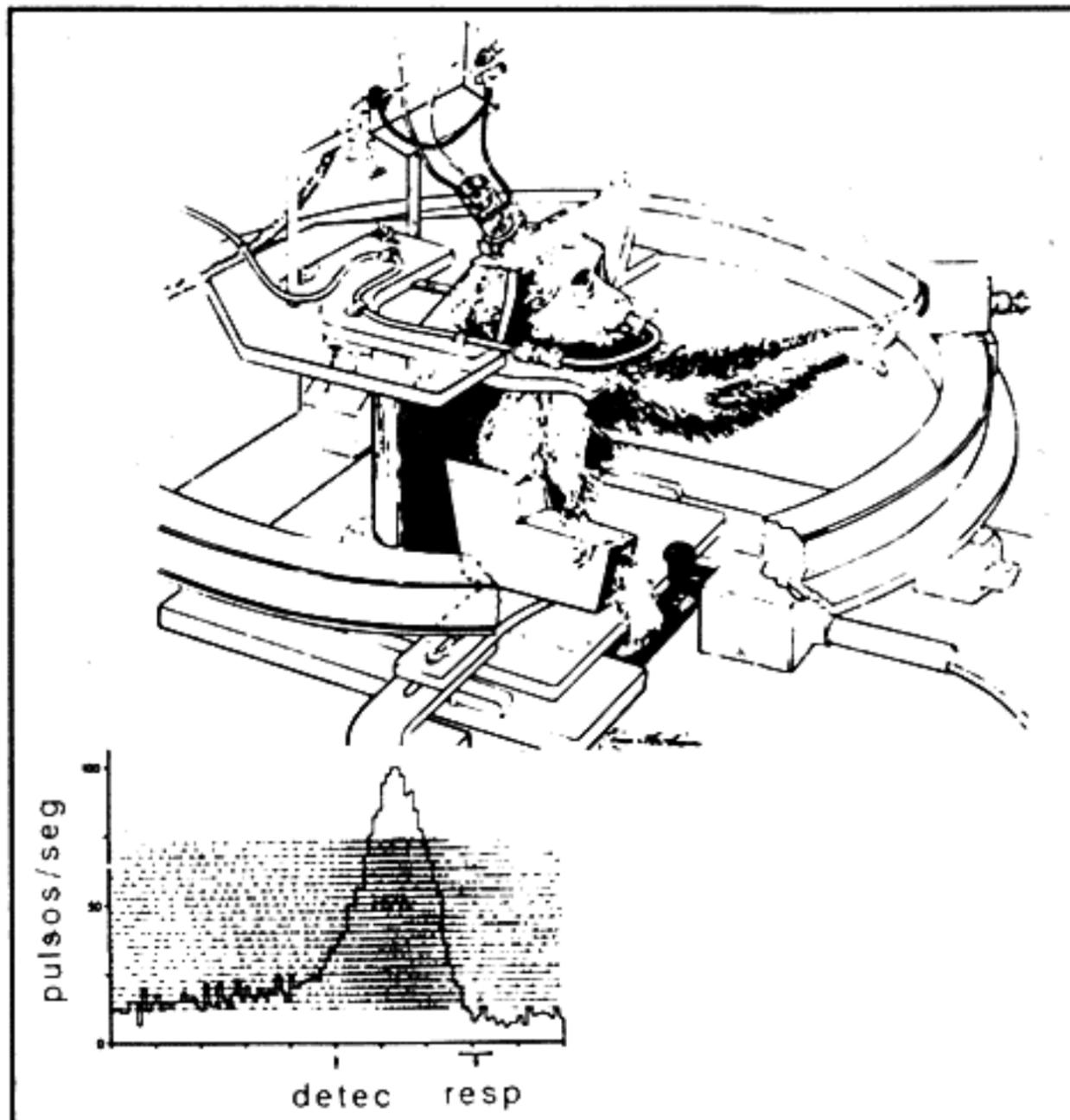


Figura 9. Paradigma utilizado para determinar la actividad neuronal durante una tarea conductual. Los trazos inferiores muestran los histogramas de frecuencia de generación de impulsos a lo largo del tiempo, durante la detección del estímulo (detec) y la generación de la respuesta conductual (Resp.) (Tomado de Montecastle, et al., 1976).

cias cuando el animal estira el brazo o manipula la mano en el espacio extrapersonal, ya sea para obtener una recompensa que puede ser alimento, o cuando activa un botón encendido que sabe que significa agua. Sin embargo, las mismas neuronas no responden a la estimulación sensorial, ni tampoco durante la generación de otros movimientos, aún cuando requieran del uso de los mismos músculos. (Figura 9.)

Los registros individuales en neuronas del área 5, muestran que algunas de ellas empiezan a responder un poco antes de que el brazo se estire a recoger algún objeto que pudiera ser recompensante y llegan al máximo de su actividad durante la máxima tensión. De ahí que se haya propuesto que estas células son comandos para la exploración manual del espacio que rodea al animal.

Otro tipo de neuronas encontradas en la región 7, con funciones de comando, son las llamadas Neuronas de Fijación. Las neuronas de fijación se activan durante la fijación visual de un objeto y

su descarga continúa si éste se mueve. La descarga de estas células así como la del grupo anterior, es condicionada por la naturaleza del objeto. Si la recompensa ha sido abundante y el animal saciado, las neuronas se habitúan rápidamente.

En contraste con los sistemas antes mencionados, en el acocil y los peces, éste no media salidas conductuales simples, y su funcionamiento es bastante más complejo, ya que depende de la motivación y de la situación particular en que se encuentre el animal.

LOS GENERADORES CENTRALES DE PATRONES

Los actos conductuales complejos, frecuentemente pueden ser divididos en diferentes subunidades conductuales. Estas cadenas de eventos pueden tener componentes fijos o entremezclados al azar, y la conducta final dependerá de la relación que se establezca entre ellas.

Las respuestas orientadas de muchos animales son divisibles en dos fases: una

inicial, breve y estereotipada y una subsiguiente de orientación y locomoción que es variable. La fase inicial estereotipada, parece ser gobernada por circuitos neuronales centrales que inician los movimientos dirigidos, sin tomar en cuenta la retroalimentación de los receptores periféricos. Ejemplos de estos sistemas de control aparecen en la fijación visual de la presa por el mantis; los movimientos de giro de las cucarachas para evitar corrientes de aire; el giro de la cabeza del búho para localizar el sonido de su presa y los movimientos iniciales del reflejo de escape del acocil.

Este componente requiere de secuencias de movimientos coordinados. Entre los más estudiados, están los movimientos rítmicos coordinados de la locomoción, ya que sus secuencias son fijas y usualmente requieren de pocas unidades neuronales.

La manera de iniciar este tipo de eventos, es mediante la activación de "generadores centrales de patrones" (GCP). Estas son estructuras neuronales que una vez activadas, desencadenan todo un acto conductual completo, como la locomoción, sin ser afectados durante la ejecución por la estimulación sensorial.

En las medusas de mar, que tienen como sistema nervioso una red neuronal simple, existen células que responden a estímulos externos. La actividad de estas células, es propagada a lo largo de la red, y activa un mecanismo de marcapaso que coordina la huida del animal mediante la activación sincrónica del sistema muscular. El nado de la sanguijuela es también coordinado por un mecanismo de este tipo 1.

Los GCP también han persistido a lo largo de la evolución. En vertebrados, el nado de la mantarraya es coordinado por uno de ellos. Si se estimula la cola del animal, se inicia todo un patrón de nado hacia adelante, mientras que si se estimula la cabeza, se inicia el nado hacia atrás. Los registros de la actividad eléctrica de las motoneuronas a lo largo de la médula espinal, muestran que la actividad se propaga en el sentido en que se lleva a cabo el nado, o sea que si se estimula la cola, la actividad se propaga en sentido caudal, mientras que lo contrario ocurre si se estimula la cabeza.

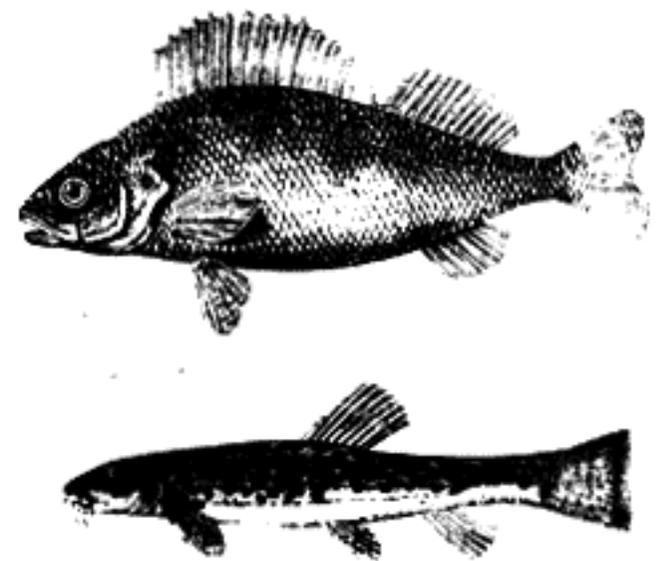
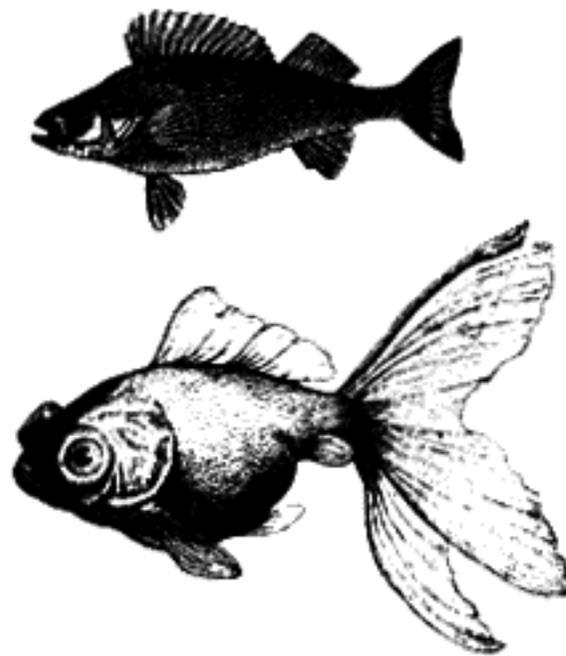
Las neuronas que intervienen en los GCP, tienen propiedades regenerativas en sus membranas, que dan como resultado la actividad en ráfagas. Esta actividad puede a su vez ser modulada por

las conexiones sinápticas que reciben las células, o por la presencia de algunas hormonas circulantes.

En conductas como la marcha, la activación de un GCP ocasiona la activación de músculos antagonistas de manera alterna, produciendo que durante la excitación de los flexores, los extensores estén inactivos y viceversa. Esto en muchos casos es acompañado por procesos de inhibición recíproca.

EL NADO DE TRITONIA ES PRODUCIDO POR UN GCP

Sin duda, uno de los ejemplos más simples y mejor estudiados del funcionamiento de un GCP, se tiene en el circuito que controla el nado de *Tritonia*. Está compuesto por cuatro tipos de interneuronas que se conectan monosinápticamente con las motoneuronas: las internas, dorsales (ID), dos clases de interneuronas ventrales (IV) y las interneuronas cerebrales tipo 2 (C2). Entre estas células algunas son excitadoras, otras inhibitoras y otras de acción múltiple, que combinan ambas influencias en una variedad de secuencias temporales.



Mediante la utilización de una computadora, Getting reconstruyó la red neuronal formada por los cuatro grupos de interneuronas, y concluyó que las bases para la generación del patrón entre éstas resultan de la inhibición recíproca paralela a la excitación retardada. En el oscilador hay dos extremos, repre-

sentados por las ID y las IV, quienes establecen inhibición recíproca. En paralelo, además las ID excitan a las ventrales utilizando como intermediarias a las neuronas C2. (Figura 10).

El ciclo completo del nado se inicia con la despolarización de las ID, que empiezan a disparar. Esto ocasiona la inhibición de las IV y la excitación de C2. Cuando C2 llega a su umbral, las ID y C2 están activas durante un periodo corto. Durante este tiempo, las IV reciben inhibición de las ID y simultáneamente, excitación de C2, lo que ocasiona que eventualmente las IV se activen. La activación de las IV inhibe a su vez tanto a las ID como a C2. En este momento, IV deja de recibir excitación de C2, por lo que su frecuencia de actividad declina conforme se disipa la excitación. El decremento en la actividad de IV, libera gradualmente a ID de la inhibición complementando el ciclo.

Es importante hacer notar que el patrón sólo puede ser iniciado por la activación de las ID o de C2. Además, la hiperpolarización de cualquiera de estas dos neuronas, es capaz de bloquear el ciclo completo. Estos datos permiten postular tanto a ID como a C2, como neuronas de comando integradas al GCP.

Se ha realizado un esfuerzo considerable por determinar de qué manera, funciones de comando y de generación central de patrones se integran en los niveles celular y sináptico. La aplicación de los criterios de clasificación para ambas funciones, a los datos existentes en las preparaciones de invertebrados, permite suponer que en algunos casos, las neuronas motoras pueden formar parte de un GCP, o que las neuronas de co-

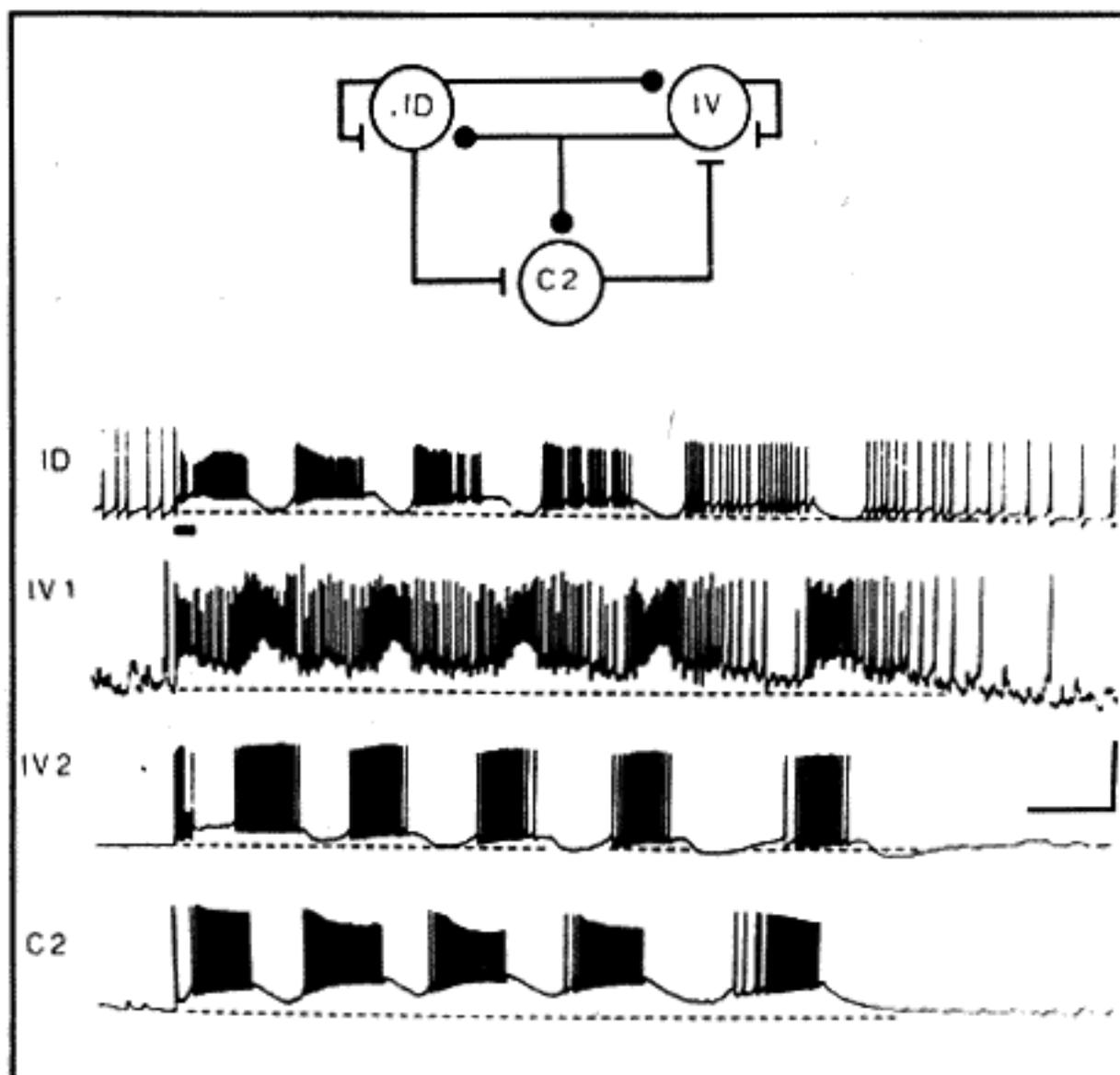


Figura 10. El circuito superior muestra las interacciones entre los distintos tipos de interneuronas que conforman el generador de patrones centrales que da lugar al nado de *Tritonia*; los trazos inferiores, muestran los registros intracelulares de la actividad de cada uno de los tipos neuronales. ID = interneuronas dorsales; IV = interneuronas ventrales; C2 células cerebrales tipo 2. (Tomado de Gettings y Cols., *Neural Networks and Behavior*, 1975.)

mando pueden recibir retroalimentación de las neuronas que ellas activan. Lo que esto sugiere es que el flujo de información no es lineal a partir de la entrada sensorial, sino que puede funcionar como una red en la que algunos de sus elementos pueden tener funciones múltiples. Tal es el caso de las ID y C2 analizadas en los párrafos anteriores.

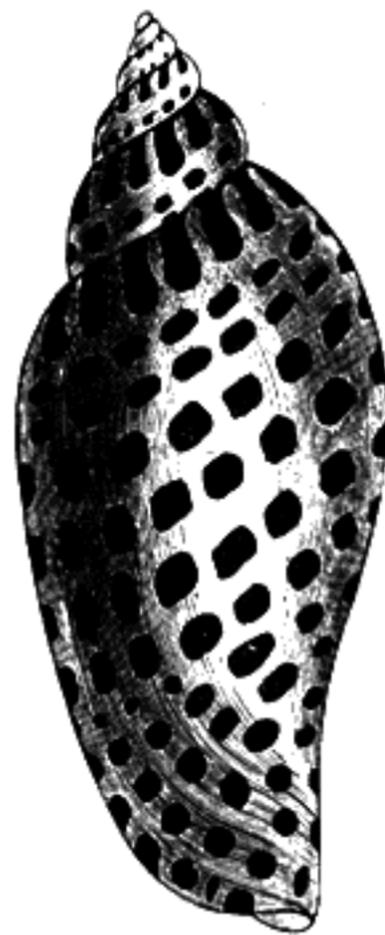
CONSIDERACIONES FINALES

Aunque no en todos los casos ha sido posible estudiar la conducta de los vertebrados con la misma profundidad que en los invertebrados, para los que se conocen las vías neurona por neurona, o como en el caso de la conducta mediada por la célula de Mauthner, en los vertebrados se han empezado a lograr importantes avances en cuanto a algunos mecanismos que rigen la conducta. Así por ejemplo, se están estudiando los mecanismos mediante los cuales el sistema nervioso reconoce y codifica la procedencia de estímulos sonoros o visuales, y a partir de ellos ejecuta una respuesta que puede ser desde evitar un depredador, hasta encontrar una pareja en la época de apareamiento y ejecutar las danzas nupciales.

El desarrollo de nuevas técnicas como el uso de trazadores metabólicos, que permiten tener una imagen real de los cambios que ocurren en el sistema

nervioso, como resultado de su propia actividad, o la ingeniería genética, que permite el acceso a la estructura molecular, están acelerando el desarrollo del conocimiento de los mecanismos neuronales que regulan la conducta.

El amplio caudal de información que se está obteniendo del estudio en los sistemas nerviosos de vertebrados y el mapeo a nivel de circuitos de interconexiones neuronales que se generan a partir de los invertebrados, aunados al modelaje por computadora, permitirán dentro de algunos años, tener una imagen clara de los mecanismos neuronales encargados de la generación y modulación de la conducta. Con ello, se abrirán nuevas perspectivas para el estudio y entendimiento de los trastornos en las funciones del sistema nervioso, que dan lugar a alteraciones conductuales, a la vez que se tendrán más y mejores herramientas para el abordaje de problemas cada vez más complejos. ▣



REFERENCIAS

- Camhi, J.M. 1984. *Neuroethology, nerve cells and the natural behavior of animals*. Sinauer Associates Inc.
- Eaton, R.C. 1983. Is the Mauthner cell a vertebrate command neuron? A neuroethological perspective on an evolving concept. En: *Advances in vertebrate neuroethology*. Ewert, J.P., Capranica, R.R. e Inge, D.J. (Eds.). Plenum Press. pp. 629-636.
- Ewert, J.P. (Ed.). 1980. *Neuroethology*. Springer Verlag.
- Fernández de Miguel, F. y H. Aréchiga. 1987. Circadian rhythmicity of behavioral responses to light in the crayfish. *Soc. Neurosci. Abst.*
- Hoyle, G. (Ed.). 1977. *Identified Neurons and Behavior of Arthropods*. Plenum Press, Nueva York. 431.
- Kupfermann, I. y K. Weiss. 1978. *The command neuron concept*. The behavioral and brain sciences 1. pp. 3-39.
- Muller, K., Nicholls, J.G. y Stent (Eds.). 1981. Structure of the Leech Nervous System. En: *Neurobiology of the Leech*. Cold Spring Harbor Laboratory.
- Mountcastle, V.B., J.C. Lynch, A. Georgopoulos, H. Sakata y C. Acuña. 1975. *J. Neurophysiol.* 38, 871-908.
- Selverston, A. I. (Ed.). 1975. *Model neural networks and behavior*. Plenum Press.
- Wiersma, C.A.G. y T. Yamaguchi. 1966. The neuronal components of the optic nerve of the crayfish as studied by single unit analysis. *J. Comp. Neurol.* 12. pp. 333-358.

