

Bases neurofisiológicas del aprendizaje instrumental*

Sistemas de reforzamiento positivo y negativo

Dres. H. Brust Carmona y
M. García Muñoz
Departamento de Fisiología,
Facultad de Medicina, UNAM.

Aprendizaje es la modificación de una respuesta cuyas posibilidades de que aparezca van aumentando al repetirse la situación en la que ocurrió, siempre y cuando dicha modificación de la respuesta no pueda explicarse en términos de maduración de los organismos o por acción de agentes externos; por ejemplo: drogas, fatiga o alguna otra condición.

Si introducimos una rata con 24 hrs de ayuno en una caja que tiene en una de sus paredes un comedero y una palanca, observaremos que el animal husmea, lame, se rasca, explora la caja y, con alguno de sus movimientos, presiona la palanca; de inmediato cae alimento al comedero y el animal lo ingiere. Vuelve a su exploración y, nuevamente por azar, toca la palanca y recibe comida. Después de varias asociaciones entre la conducta de presionar la palanca y la de ingerir alimento, decimos que la rata ha aprendido a presionar la palanca tantas veces como su motivación "hambre" lo requiera.

La ingestión de comida en este caso fue la situación estimulante que llevó al animal a presionar una y otra vez la palanca (respuesta condicionada instrumental u operante); ésta es una situación reforzadora, y la comida un reforzamiento o también un "estímulo incondicional". Cuando se aumentan

las probabilidades de que una respuesta aparezca, decimos que la hemos reforzado. Esto se logra, ya sea aplicando estímulos que subjetivamente pueden considerarse como agradables o eliminando estímulos que se juzguen como desagradables.

Mecanismos implicados en el aprendizaje

Para que un organismo aprenda, es preciso que posea un equipo sensorial que responda a las variaciones del medio ambiente (estímulos), y que las pueda transformar (transducción) en señales eléctricas, cuantificables (codificación) por estructuras neuronales centrales. Enseguida, debe tener estructuras o circuitos neuronales capaces de integrar los mensajes provenientes de las vías sensoriales y de activar estructuras efectoras con respuestas motoras, secreciones, etc. Además, debe existir un sistema que permita almacenar las características de la información (memoria), así como el tipo de respuesta que ocurrió y sus consecuencias.

La conducta es el resultado de la actividad conjunta de tres sistemas, por lo menos: uno aferente, otro de integración, y el eferente, que contribuyen a resolver tres problemas propios de toda conducta: qué hacer, cómo hacerlo y cuándo hacerlo.

En términos generales, la situación que mantiene al sujeto en actividad y que le permite estar dispuesto a recibir información, se llama motivación. La motivación aparece como resultado de la actividad de circuitos neuronales que, a su vez, son activados (facilitados) por cambios metabólicos u hormonales, o como resultado de secuencias previas. Un ejemplo del primer tipo de motivación es el hambre, y del segundo tipo podría ser el deseo de estudiar determinada

*Publicado previamente en la revista *Ciencia Méx.*, XXVIII (3): 91-97, 30 de septiembre de 1973. México, D.F.

carrera o de comprar algún objeto (un coche grande). Actualmente, se conocen con mayor certeza aquellas motivaciones correspondientes al primer tipo. Podemos decir que determinadas estructuras, como el hipotálamo, son directamente sensibles a las condiciones del medio interno.

Cambios internos que producen la sed, el hambre o la motivación sexual, afectan diferentes "centros" del hipotálamo. Para la motivación sed, se sabe que cambios en el líquido cefalorraquídeo afectan la actividad de neuronas hipotalámicas.¹

En otros casos, inducimos que los "centros" existen, porque, al lesionar algunas porciones del sistema nervioso central, se elimina una motivación específica, y al estimularlos ésta aparece; así pues, estas localizaciones son llamadas respectivamente "centros facilitadores" del hambre, de la sed, o de la conducta sexual.²⁶

Para cada uno de estos "centros" parece existir un "centro inhibidor", cuya actividad predomina sobre el facilitador; si se estimula el "centro inhibidor", se elimina la conducta, y si se lesiona se incrementa notablemente; por ejemplo, en el caso de lesiones del "centro inhibidor" del hambre, se produce hiperfagia.²⁹

Algunos de estos "centros" parecen estar regulados a su vez por otras estructuras como el séptum y la amígdala.⁵

La disminución de glucosa sobre ciertas neuronas hipotalámicas,¹⁹ tiende a aumentar la actividad del animal, y esto redundaría en la obtención de comida. De esta manera observamos que la motivación responde a la primera pregunta de toda conducta: ¿qué hacer?

A la información de las condiciones de-

terminantes de motivación en el organismo se suma la proveniente del exterior. Por medio de las estructuras (receptores) que reaccionan a cambios del ambiente (estímulos) la información del exterior se transduce en señales eléctricas, que viajan hacia formaciones neuronales centrales a través de dos vías: una específica para la modalidad sensorial activada, y otra inespecífica o polisensorial, que se forma por las colaterales que cada vía específica va aportándole. Ambas vías ascienden al tálamo y, de ahí, a la corteza. Además, la vía inespecífica, principalmente por los núcleos reticulares talámicos, envía la información a otras áreas subcorticales. Durante el condicionamiento, se ha descrito un incremento de los potenciales provocados en las vías sensoriales específicas, pero también en las estructuras del sistema polisensorial⁹ y en estructuras del sistema extrapiramidal, como el núcleo caudado.¹⁰

A su vez, esta información aferente se compara con las claves previamente colocadas en un almacén o memoria, y también puede integrarse a dicho almacén. No es posible concebir el aprendizaje sin un proceso que almacene la información. Es indudable que debe ocurrir algún cambio dentro del SNC que haga posible este proceso, y a este cambio se le ha llamado "engrama", "trazo", o "huella" de memoria.

La naturaleza de este "engrama" se ha atribuido, entre otras hipótesis, al crecimiento de terminaciones sinápticas, primero simplemente por el ingreso de Na y H₂O que ocurre con cada potencial de acción, y después por cambios proteícos en la estructura molecular de la membrana,⁸ como un aumento en el transmisor disponible²⁷ o

debido a la acción sostenida de circuitos reverberantes.¹³

La suposición fundamental de la mayoría de las aproximaciones al análisis de los mecanismos que median el almacenamiento de la información y su recuperación se basa en que una experiencia causa ciertas alteraciones en algunas células cerebrales, y que el recuerdo de tal experiencia requiere la activación de estas células.

Experimentos basados en la técnica de lesión de diferentes áreas cerebrales han llevado a la conclusión de que la corteza cerebral interviene de manera importante en la diferenciación (discriminación) entre dos o más estímulos, cuyas características físicas son muy semejantes, así como también lo hace en las primeras etapas de la adquisición de aprendizajes instrumentales, y seguramente para aprendizajes más complejos.¹⁴ Esta "capacidad" de discriminación fina que posee la corteza cerebral puede explicarse en función de la amplia representación sensorial que tiene cada vía sensorial. Al principio de todo aprendizaje, seguramente se requiere un análisis detallado de la información que incluye la distinción de varios estímulos, algunos de los cuales se repiten y coinciden con estímulos incondicionales; éstos deben pasar a ser significativos y, por consiguiente, facilitar las neuronas que respondan ante ellos. Otros estímulos, que se repiten sin coincidencia con reforzadores o que no se repiten, dejan de ser importantes para el organismo y las respuestas ante ellos van disminuyendo. Entonces, cuando la gama de estimulación es grande, la integridad de la corteza es necesaria, pero su función va atenuándose cuando son unos cuantos estímulos los que se aplican, o bien después de que se han separado en significativos. En esta situación, circuitos neuronales subcorticales son capaces de responder adecuadamente a determinada información. El "engrama" específico debe almacenarse subcorticalmente.²

Lesiones de diversas estructuras subcorticales indican que algunas de ellas partici-

pan en el mantenimiento de las respuestas aprendidas, pero seguramente no son las mismas para todos los tipos de respuestas. Es decir, postulamos que existen circuitos neuronales específicos que constan de los tres sistemas mencionados: aferente, de integración y eferente, específicos para cada tipo de respuesta. Así, por ejemplo, para respuestas motoras instrumentales, una parte del circuito neuronal parece ser el núcleo caudado, puesto que su lesión electrolítica² o su inhibición farmacológica hacen que se pierda la respuesta condicionada;²⁴ sin embargo, no podemos todavía afirmar si el NC es la parte eferente o de integración, aunque experimentos recientes indican que parece ser el sitio de integración-almacén de información, porque si se trata de hacer que una rata adquiera una respuesta aprendida de prevención pasiva, no se logra cuando hay bloqueo farmacológico del NC.²⁵

Para considerar una estructura del SNC como probable sitio de integración de respuestas motoras, debe reunir conexiones multisensoriales, y conexiones con las porciones eferentes motoras. El núcleo caudado es una de las estructuras que cumple con estos requisitos: recibe información multisensorial, probablemente a través de los núcleos talámicos inespecíficos y, además, tiene conexiones con estructuras que forman parte del llamado sistema límbico, como el septum¹⁶ que parece intervenir en la calificación subjetiva agradable o desagradable de un estímulo. Por otro lado, el NC es parte importante del sistema extrapiramidal, del que probablemente depende en forma preponderante la activación de los efectores, ya que el 50 por ciento de los pirámides no modifican una respuesta aprendida, mientras que las lesiones de áreas del sistema extrapiramidal sí lo hacen¹⁷ (Fig. 1).

Cuando se ha comparado la información aferente con la información de eventos pasados que se encuentra almacenada en el SN y ha recibido una calificación de tipo emocional y se prepara el mecanismo de activación de los efectores, se puede decir

—cuando menos teóricamente— que ya se tiene la respuesta a la segunda pregunta que se plantea en toda conducta: ¿cómo hacerlo?

Cuando se llega a esta etapa en la integración de la información, podemos decir que el aprendizaje puede llevarse a cabo sin necesidad de las etapas posteriores y que, si estas etapas se hacen necesarias en algún momento, es para demostrar objetivamente que el aprendizaje se ha logrado. Tal es el caso de la mayoría de los aprendizajes que, en el humano, no se manifiestan necesariamente como respuestas motoras.¹⁰

La última pregunta que debe responderse antes de realizar una determinada conducta es, ¿cuándo hacerlo? y su respuesta se obtendrá de ciertas condiciones del ambiente que rodea al sujeto en ese momento; por ejemplo, la rata que se encuentra en una caja, que tiene un comedero y una palanca, necesitará forzosamente la presencia de un estímulo (estímulo condicionante) que le indique que sólo en ese momento, al presionar la palanca, obtendrá alimento.

La presentación de este estímulo condicionante o de cierta situación condicionante del medio, desencadenará una serie de respuestas, que de nuevo entrarán al SN y se compararán con las claves o engramas existentes en la memoria y calificarán emocionalmente; si se obtiene como resultado una tendencia de retorno a la homeostasis y una calificación emocional positiva para el sujeto, la respuesta se repetirá una y otra vez, mientras las condiciones de motivación lo permitan y, dependiendo de cuantas veces esta secuencia de estímulos y respuestas se repita, el almacenamiento de la información de “cómo hacerlo” y “cuándo hacerlo” se volverá más estable y más evocable; de tal manera que, cuando el organismo tenga la respuesta a la pregunta “¿qué hacer?” debido a una motivación predominante, sabrá “cómo hacerlo” y “cuándo hacerlo”.

Antes de 1954, se consideraba que los reforzadores eran estímulos externos al sistema nervioso central que actuaban sobre

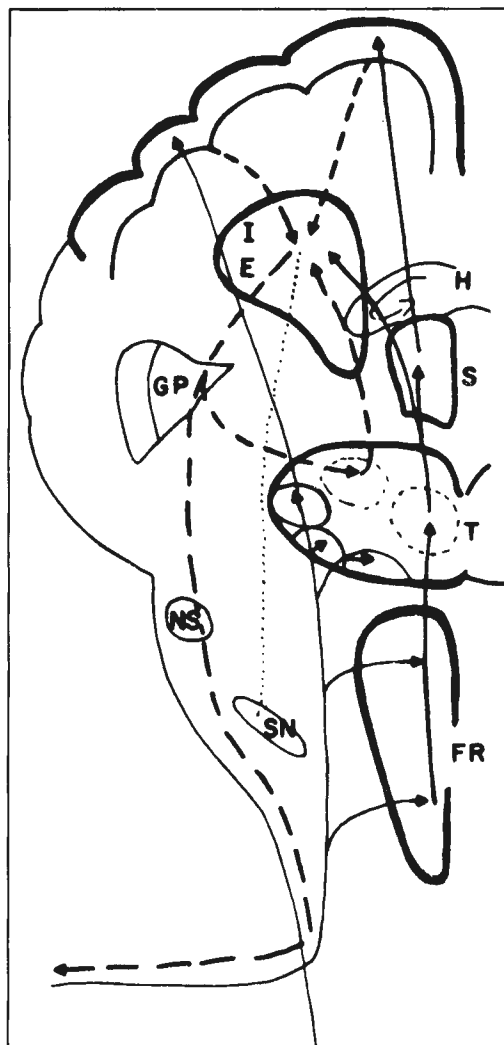


Fig. 1. Representación esquemática de las estructuras nerviosas centrales que parecen intervenir en el condicionamiento motor. El núcleo caudado es el sitio donde converge la mayor parte de las influencias que facilitan (E) o inhiben (I) la actividad de las neuronas, de las cuales probablemente se origina la activación de los “centros efectores”.

éste; sin embargo, hacia esa época se realizaron experimentos en los que se observó que la estimulación de determinadas áreas cerebrales facilitaba enormemente las probabilidades de que se repitiera la condición en que ocurrió la estimulación; por ejemplo, las ratas aprenden a cruzar un laberinto, cuando en la meta pueden tener acceso a

una palanca por medio de la cual estimulan su propio cerebro. También aprenden a cruzar una rejilla electrificada para obtener el mismo privilegio.²⁰ Es más, lo inverso ocurre también así. Delgado, Roberts y Miller⁶ describieron que al estimular centralmente a los animales, éstos aprendían, por ejemplo, a presionar una palanca para eliminar la estimulación, o aprendían a huir de un cuarto donde se les había estimulado anteriormente. En resumen, se demostró que la estimulación cerebral de ciertas áreas aumenta (reforzamiento positivo) o suprime una respuesta (reforzamiento negativo).

A partir de este descubrimiento, se ha demostrado la existencia de una gran cantidad de estructuras cerebrales con estas propiedades, que presentan diferentes grados de excitabilidad; por ejemplo, dan lugar a un reforzamiento positivo: el haz del cerebro medio anterior, el hipotálamo lateral y posterior, el área órbito-frontal, el área entorinal, la amígdala, el núcleo caudado, el globo pálido, la porción lateral del septum, el área bajo el lemnisco medio en el mesencéfalo, el tegmento dorsomedial, la comisura anterior, la región inespecífica del tálamo (principalmente los núcleos intralaminares), el núcleo anterior del tálamo y, en el hipocampo, el giro dentado.

Otras áreas cerebrales dan lugar a un reforzamiento negativo: el hipocampo, la columna vertical del fornix, el núcleo rojo y la región alrededor del quiasma óptico a nivel de la comisura anterior. En el tálamo, el núcleo lateral, el núcleo ventral, el núcleo posterior, el sistema inespecífico y el núcleo dorsomedial, que provoca respuestas de "miedo". En el hipotálamo, la porción posterior y la línea media. En el mesencéfalo, el tegmento dorsomedial, la sustancia gris y la porción alrededor del sistema reticular activador ascendente; también intervienen, el lemnisco medio, el tracto espino-talámico y el nervio trigémino.

Algunas regiones, al ser estimuladas, dan lugar en unos casos a reforzamiento positivo

y en otros a reforzamiento negativo, lo que parece estar relacionado con la intensidad del estímulo, y se encuentran localizadas principalmente entre el haz del cerebro medio anterior y el tegmento dorsomedial.

Livingston resumió tales resultados diciendo que la mayor parte de la no-corteza es esencialmente neutral, que los sitios más predominantes de reforzamiento negativo se encuentran en la porción dorsomedial del mesencéfalo y a lo largo de una zona de bifurcación del tallo cerebral diencefálico, y que los sitios más predominantes de reforzamiento positivo son el sistema límbico y el hipotálamo ventromedial.¹⁸

Un animal que ha aprendido a apretar una palanca que le permite obtener una estimulación intracraneal, cesa de presionarla muy rápidamente en cuanto al apretar la palanca no tiene ninguna consecuencia, o sea que deja de ser estimulado. A este fenómeno se le llama extinción y en este caso ocurre muy rápidamente. Una vez extinguida una respuesta, ésta reaparece fácilmente si el animal recibe una estimulación intracraneal.

También se ha observado que si el animal presiona la palanca determinado número de veces en un día, al siguiente, este número ha disminuido considerablemente, pero se incrementa en corto tiempo después de la primera estimulación.

Olds comunica que, con excepción de algunos sitios de estimulación telencefálica donde obtuvo decrementos en la respuesta después de 8 horas, los animales siguen dando respuesta aún después de 24 horas, para obtener estimulación intracraneal, hasta que caen exhaustos.²¹

También los animales prefieren obtener estimulación intracraneal en lugar de reforzamientos convencionales, como agua o comida, aunque en un momento dado sean sus necesidades primarias.

Estas diferencias en la conducta de los animales reforzados intracranealmente, con respecto a la conducta de aquéllos que reciben reforzamientos convencionales, ha

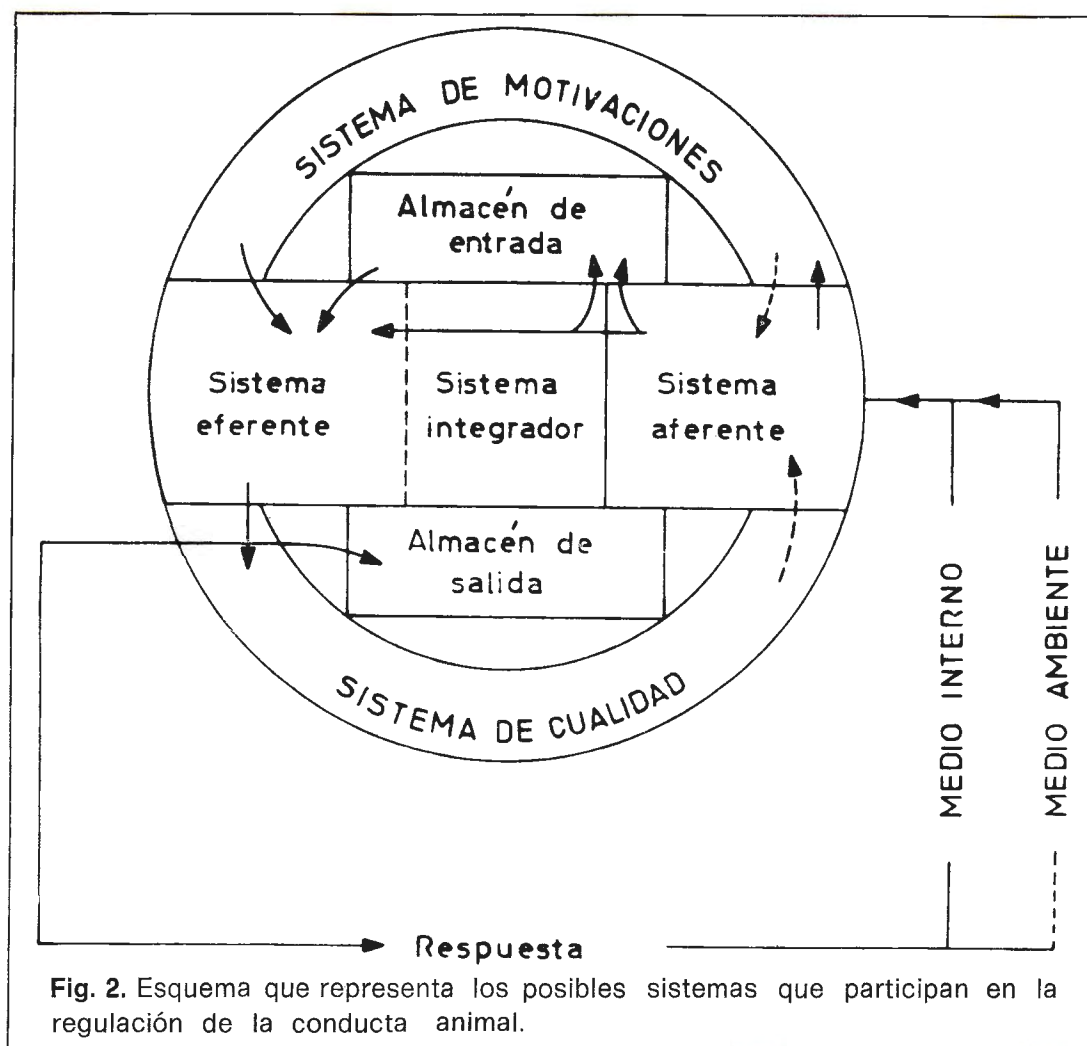


Fig. 2. Esquema que representa los posibles sistemas que participan en la regulación de la conducta animal.

llevado a grandes discusiones y a la elaboración de diferentes explicaciones de cómo actúa el reforzamiento por estimulación de ciertas áreas cerebrales.

Olds propuso que, en las áreas subcorticales, se están estimulando los sistemas de reforzamiento genuinos y que el efecto no se debe a una compulsión o a un automatismo, sino a la estimulación de aquellas células implicadas en los procesos de recompensa alimenticia, sexual o de otro tipo.²²

Deutsch considera que la aplicación de una estimulación eléctrica a una zona de "reforzamiento" del cerebro, directa y simultáneamente, estimula los sistemas que producen la motivación y el reforzamiento. Esta explicación trata de abarcar la adquisición

y la extinción que ocurre tan rápidamente con este reforzamiento. A la vez que las vías que producen la motivación y el reforzamiento se activan simultáneamente a cada estimulación, también se explica porqué no hay efectos de saciedad y, por lo tanto, el animal sigue apretando la palanca durante horas.⁷

Algunos autores han demostrado que, variando la forma en que entrenan a sus animales, la extinción se hace más lenta; por ejemplo, retiran la palanca de la caja y, después de determinado tiempo, la vuelven a introducir. En otros experimentos, a pesar de que se igualó el tiempo que transcurría entre la conducta de presionar la palanca y la obtención de un reforzamiento, en unos casos por estimulación intracraneal y en

otros por la administración de alimento, no se observaron diferencias en la extinción.

El nivel de motivación parece ser un factor crucial al comparar la estimulación intracraneal con otro tipo de reforzamientos. Animales que pueden comer todo el tiempo (no acumulan mucha motivación, hambre) mantienen la conducta de presionar una palanca para recibir una solución de leche con chocolate. En estas condiciones, la extinción de esta respuesta es tan rápida como ocurre con el reforzamiento intracraneal y también se restablece rápidamente, después de que se ha extinguido, tan pronto como se le presenta el reforzamiento.²³

Se ha demostrado que el número de veces que un animal responde para recibir estimulación intracraneal en ciertos sitios del hipotálamo, está directamente relacionado con el nivel de motivación de hambre.¹⁵

Esto podría explicarse suponiendo que el sitio integrador de la respuesta aprendida recibe influencias facilitadoras del hipotálamo cuando en el organismo existe cierto nivel de desequilibrio homeostático; cuánto más grande sea éste, mayor será la descarga facilitadora al sitio integrador, y mayor será, por lo tanto, el número de respuestas que presente el animal. Contrariamente, si el animal está saciado, el centro integrador carece de la influencia facilitadora de los centros hipotalámicos y el número de respuestas será menor.

Observaciones en humanos a los que por diferentes razones se les han introducido electrodos de estimulación en el cerebro y éstos han quedado colocados en algunas de las áreas de reforzamiento, acusan una sensación agradable, relajante y satisfactoria.¹² Estos datos pueden tomarse en apoyo a la teoría de Olds, que dice que en las áreas subcorticales se está estimulando los sitios de reforzamiento genuinos, o aquellas células que intervienen en los procesos de recompensa alimenticia, sexual o de otro tipo.

La carbacolina inyectada intraperitonealmente produce un aumento en la autoestimulación. La fisostigmina, por el contrario, produce un decremento. Las anticolinesterasas aumentan principalmente la autoestimulación, y también las anfetaminas, la imipramina, la cloropromazina, la cocaína y los inhibidores de la monoamino oxidasa.²⁸

En resumen, podemos decir que la conducta del animal puede explicarse utilizando el siguiente esquema (Fig. 2). Un sistema transductor (receptores) que responden a cambios, tanto del medio ambiente como del medio interno, que activa los sistemas aferentes que analizan la información; ésta se integra y se almacena al mismo tiempo que activa el sistema de motivación. El sistema integrador suma su acción al sistema de motivación, que actúa sobre el sistema eferente y responde de determinada manera. Esta respuesta produce una nueva información, tanto del medio externo como del interno, iniciándose nuevamente el ciclo. El tipo de respuesta también se almacena y, en relación con lo que ocurra después, se facilita la porción o circuito neuronal que se activa, disminuyendo la respuesta en otros circuitos neuronales. □

REFERENCIAS

1. Anderson, B., Polydipsia caused by intrahypothalamic injections of hypertonic NaCl solution. *Experientia* 8, 157-158 (1952).
2. Brust-Carmona, H. y Zarco-Coronado, I., Instrumental and inhibitory conditioning in cats. II. Effect of paleocortical and caudate nucleus lesion. *Bol. Estud. Med. Biol. (Méx.)* 27, 61-70 (1971).
3. Brust-Carmona, H., Islas-Márquez, A. y Mascher, I., Cambios aferentes durante el condicionamiento pavloviano. *Acta Physiol. Latinoamer.* 17, 1-5 (1967).
4. Buño, W., Velluti, R., Handler, P. y García Austt, E., Neural control of the cochlear input in the wakeful free guinea-pig. *Physiol. Behav.* 1, 23-35 (1966).
5. Covian, M. R., Fisiología del área septal. *Acta Physiol. Latinoamer.* 10, 119-180 (1966).
6. Delgado, M., Roberts, W. y Miller, N., Learning by electrical stimulation of the brain. *Amer. J. Physiol.* 149, 587-593 (1954).
7. Deutsch, J. A., Learning and electrical self-stimulation of the brain. *J. of Theoretical Biology*, 4, 193-214 (1963).
8. Eccles, J. C., Possible ways in which