

**NEUROBIOLOGÍA
DEL APRENDIZAJE Y LA MEMORIA**

Autora: Martínez, María Eugenia.

RESUMEN

El aprendizaje y la memoria son las funciones superiores esenciales que nos permiten adaptar al medio y construir nuestra historia individual. Constituyen dos procesos cerebrales estrechamente ligados que producen cambios adaptativos en el comportamiento de los organismos. En el aprendizaje se utilizan, al menos, dos estrategias cognitivas. La primera genera la memoria implícita —inconsciente y rígida—, una memoria de hábitos radicada en las regiones cerebrales que procesan la información sensorial y motora. La segunda da lugar a la memoria explícita —consciente y flexible— que puede expresarse en situaciones y contextos diferentes de los del aprendizaje original; es de carácter relacional, dependiente de la región hipocampal y basada en información almacenada en la corteza y en otras regiones cerebrales. Un tipo particular de memoria explícita es la memoria de trabajo —necesaria para el razonamiento y otros procesos cognitivos—, dependiente de la corteza prefrontal —región del cerebro implicada en los aspectos temporales y en la sintaxis de los episodios de memoria.

El objetivo de este trabajo es realizar una investigación bibliográfica orientada a la revisión de los diferentes tipos de memoria, los mecanismos moleculares y celulares implicados en el almacenamiento de la información, y los sitios neuroanatómicos asociados.

Palabras clave: *aprendizaje y memoria, tipos de memoria, memoria implícita, memoria explícita, memoria de trabajo.*

ABSTRACT

Learning and memory are two processes closely related which produce adaptative changes in organisms behaviour. When we learn something we use at least two types of cognitive strategies: one of them produces implicit memory, which is rigid and unconscious. It is a habits' memory located in the same region as the motor and sensorial information's brain areas. The other cognitive strategy origins the explicit memory, a conscious and flexible memory which can express itself in various and diverse situations and context, different from the original situation. It is a memory of relational character, dependent from a hypocamp system and based upon information stored in cortex and other brain regions. A particular type of explicit memory is the so-called working memory, necessary for reasoning and other cognitive tasks. Working memory depends upon prefrontal cortex, a brain area implicated in time processes and sintaxis of memory episodes. The aim of the present work is to review the different types of memory, molecular and cellular mechanisms involved in information storage and associated neuroanatomical sites.

Key words: *learning and memory, types of memory, explicit memory, implicit memory, working memory.*

INTRODUCCIÓN

La conducta es el resultado de la interacción entre los genes y el medio ambiente: los genes proporcionan las capacidades que permiten al individuo desarrollar ciertas tareas. El *aprendizaje* y la *memoria* son los sistemas fundamentales a través de los cuales el medio genera cambios en la conducta de los seres humanos. [1, 2]

El aprendizaje es la modulación de las capacidades del individuo, y se produce como resultado de la experiencia; la memoria es el proceso dinámico por medio del cual el conocimiento adquirido se codifica, se almacena y puede ser recuperado más tarde. Se trata de dos procesos interdependientes susceptibles de sufrir modificaciones en función de los estímulos ambientales.

Hablar de aprendizaje no solo es referirse a las tareas que un individuo puede desarrollar, sino también a su percepción del entorno o, dicho de otro modo, a su interpretación de lo que sucede en su medio ambiente. En tal sentido, este proceso involucra mecanismos perceptivos y asociativos mediante los cuales el individuo adquiere el conocimiento sobre el mundo y sobre sí mismo.

A partir del aprendizaje, los organismos modifican su conducta para adaptarse a las condiciones cambiantes e impredecibles de su entorno. Este mecanismo, junto con las fuerzas selectivas de la evolución, constituyen la forma principal de adaptación de los seres vivos. [4,5] Ciertamente, cuanto más cambiante sea el medio, más plástica deberá ser la conducta. Más aún, los organismos que viven en ambientes diferentes también presentan grados diversos de plasticidad conductual.

Dado que la plasticidad conductual es el reflejo de la que caracteriza a las neuronas y al sistema nervioso, un individuo tendrá más posibilidades de aprendizaje cuanta más plasticidad presente su sistema nervioso.

Ahora bien, el aprendizaje y la memoria no solo dependen de la actividad del sistema nervioso sino también del sistema endocrino. Las estructuras del sistema nervioso permiten al individuo interrelacionarse con su entorno, registrar sus experiencias, retenerlas, modularlas y recuperarlas. Las células nerviosas generan y conducen estímulos nerviosos entre las distintas células del cuerpo con una elevada velocidad de transmisión. Por su parte, el sistema endocrino está constituido por glándulas y células endocrinas que producen y secretan hormonas, mensajeros químicos moduladores de la fisiología celular; pero a diferencia de las células nerviosas, su velocidad de conducción es más lenta aunque más persistente.

Si bien ambos sistemas dependen de factores genéticos, las últimas investigaciones indican que el desarrollo de la experiencia afecta profundamente su funcionamiento y, en consecuencia, también influye en la memoria y el aprendizaje.

Cabe subrayar que el aprendizaje y la memoria son mecanismos tan estrechamente vinculados en numerosas funciones del cerebro —entre otras, el lenguaje, las emociones y la percepción sensorial— que aún subsisten dificultades para determinar el grado de

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

participación específica de cada uno de ellos en ciertos procesos cerebrales o conductuales.

En las siguientes páginas, revisaremos los enfoques teóricos más relevantes en el estudio de los procesos de aprendizaje y almacenamiento de la memoria. Asimismo, nos referiremos al fenómeno de la Potenciación a Largo Plazo, cuyo descubrimiento constituyó un aporte significativo a la investigación del tema en cuestión. Y para finalizar, abordaremos el análisis del proceso de consolidación de la memoria.

LA MEMORIA

La memoria es un proceso dinámico mediante el cual se recibe, codifica, modifica y recupera información relacionada con experiencias pasadas y conocimientos previos. Desde el punto de vista fisiológico, los recuerdos se producen como resultado de variaciones de la sensibilidad en la transmisión sináptica de una neurona a la siguiente. [10] Estas alteraciones, a su vez, generan nuevas vías o *vías facilitadas* de transmisión de señales por los circuitos neurales del cerebro: las denominadas “huellas de memoria”, las cuales, una vez establecidas, pueden ser activadas por la mente para reproducir los recuerdos.

CLASES DE MEMORIA

La memoria no es una entidad unitaria, sino una compleja combinación de funciones. Esto ha dado lugar a que sus distintas modalidades hayan sido clasificadas en atención a criterios diversos.

En principio, y salvo en situaciones con alto contenido emocional, la memoria no se forma de un modo instantáneo cuando se recibe la información, sino que es un proceso que comprende, al menos, dos etapas subsecuentes: la *memoria a corto plazo* y la *memoria a largo plazo*. (Gráfico 1)

1. MEMORIA A CORTO PLAZO Y MEMORIA A LARGO PLAZO

El psicólogo William James (1890) fue el primero en hacer la diferenciación formal entre memoria primaria y memoria secundaria —memoria a corto plazo y memoria a largo plazo, respectivamente—, distinción que constituye el centro del Modelo de Almacenamiento Múltiple de Atkinson y Shiffrin (1968).¹

La memoria a corto plazo es un espacio de almacenamiento temporal de la información inmediatamente accesible a la consciencia —por ejemplo, un número de teléfono—.

¹. Según este modelo, el procesamiento de la información se produce de una manera secuencial a lo largo de tres estructuras: a) el almacén sensorial, b) el almacén a corto plazo (ACP o MCP), y c) el almacén a largo plazo (ALP).

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

Este tipo de memoria puede durar desde segundos hasta pocos minutos, y en ella, la información se estructura mediante diversos procesos de codificación —verbales, visuales, semánticos, etcétera.

La memoria a corto plazo permite realizar actividades cognitivas básicas e inmediatas y constituye, de ese modo, el mecanismo básico para el aprendizaje de conocimientos nuevos, la comprensión del ambiente y la resolución de problemas.

En general, esta clase de almacenamiento funciona a partir de tres principios: el *efecto de primacía*, el *efecto de recencia* y la *significatividad*. Según el primero, se recuerdan mejor las cosas que suceden inicialmente —por ejemplo, los primeros ítems de una lista o las primeras palabras de una conversación—. Según el efecto de recencia, en cambio, se recuerdan mejor los hechos o datos que se presentan al final de una lista o de una situación. Así, la tendencia de la memoria a corto plazo será transferir a la memoria a largo plazo los datos primeros o últimos, obviando buena parte de los intermedios. No obstante, si las informaciones intermedias tienen un gran significado emocional, tendrán primacía absoluta.

Según Alan Baddeley (1990), para cumplir sus funciones, la memoria a corto plazo está conformada por varios subsistemas:

- ♣ El *sistema ejecutivo central*, que coordina los recursos del sistema y los distribuye por diferentes almacenes según la función que se pretenda desarrollar. Le corresponden las tareas activas de control sobre los almacenes de información.
- ♣ El *lazo articulatorio*, encargado del almacenamiento pasivo y del mantenimiento activo de la información verbal. El primer proceso hace que la información se pierda en un breve lapso de tiempo, mientras que el segundo —la repetición— permite reponer la información temporal. Además, este subsistema realiza la transformación automática del lenguaje presentado de forma visual a su forma fonológica.
- ♣ La *agenda visuoespacial*, cuya tarea consiste en almacenar información de carácter visual o espacial. [3]

A diferencia de la memoria a corto plazo, la memoria a largo plazo se genera de manera pasiva y dura años y, en algunos casos, puede durar toda la vida.

Este tipo de memoria permite la conservación duradera de la información gracias a la codificación y al almacenamiento. No obstante, la consolidación dependerá de la importancia emocional de la información y de la repetición.

El contenido almacenado en la memoria a largo plazo puede consistir en conocimientos adquiridos a partir de experiencias, sonidos, imágenes, conocimiento general y hasta acciones, como así también en información verbal —aquella que puede traducirse en palabras— y no verbal —rostros o imágenes que no tienen significado—. Estas diferencias hacen posible distinguir dos formas de memoria a largo plazo:

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

- △ la *memoria explícita o declarativa*, y
- △ la *memoria implícita o no declarativa*. [6]

1.1. Memoria explícita o declarativa

La memoria explícita o declarativa —también conocida como *memoria de reconocimiento*— está relacionada con el estado de la consciencia y la atención. En otros términos, consiste en la recolección consciente de datos que pueden expresarse o declararse de forma explícita en palabras. Para su retención, la memoria declarativa depende del hipocampo y de la región media del lóbulo temporal.

En atención a su contenido, la memoria explícita ha sido clasificada en:

- △ *memoria episódica*, correspondiente a los eventos, hechos y sucesos, y
- △ *memoria semántica*, aplicable a las palabras, el conocimiento adquirido y el lenguaje, materias que se recuerdan mediante un esfuerzo consciente y deliberado.

La memoria episódica representa la memoria autobiográfica del individuo: le permite almacenar y recordar acontecimientos acaecidos durante su vida, sean de su historia personal, familiar o del ámbito social. El contexto de la información —lugar y tiempo— forma parte de la huella mnémica, es decir, el recuerdo está sujeto a una referencia espacio-temporal. Tal como lo señaló Tulving, es el único sistema de memoria que “mira al pasado”. Por el contrario, la recuperación en los otros sistemas no permite revisar el pasado, porque en ellos las huellas no contienen información sobre las circunstancias del aprendizaje —el contexto.

La memoria semántica es la que permite acceder al significado de los conceptos y a la comprensión de esos recuerdos, y disponer de los conocimientos basados en ideas. Si bien este tipo de memoria puede verbalizarse, no está sujeta a una referencia espacio-temporal como la episódica. Por ejemplo, se podrá recordar que la Tierra es un planeta o cuál es la capital de Perú, sin necesidad de recuperar el contexto de las experiencias específicas en las que estos conocimientos se obtuvieron.

La memoria explícita es muy flexible e involucra diversos mecanismos, como la asociación de múltiples fragmentos y trozos de información, entre otros. [4] Se puede adquirir en uno o pocos ensayos y es un tipo de memoria de expresión cambiante, ya que presenta la particularidad de poder expresarse en situaciones y en modos distintos de los del aprendizaje original.

Este clase de memoria corresponde al llamado “aprendizaje relacional”, una forma evolucionada de aprendizaje que, utilizando más de una modalidad sensorial, hace posible comparar y adquirir información sobre gente, lugares, cosas y circunstancias complejas. Por consiguiente, requiere la intervención de diferentes zonas de

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

procesamiento cerebral de información, tales como la corteza más evolucionada del cerebro —neocorteza—, ampliamente implicada en el análisis de la información sensorial y las percepciones, o el lóbulo temporal medial del cerebro, que incluye el hipocampo, una región especialmente crítica para la formación de este tipo de memoria.

A diferencia de la memoria implícita, la memoria explícita puede establecerse en una única experiencia, sobre todo —como también ocurre con la memoria implícita— cuando su contenido tiene fuerte carácter emocional.

Una forma particular de memoria explícita es la *memoria de trabajo*.

1.1.1. Memoria de trabajo

También llamada *funcional u operativa*, la memoria de trabajo es una clase particular de memoria explícita y, por lo tanto, consciente. Se utiliza cuando se intenta retener información sobre algo que acaban de decir, hechos que acaban de ocurrir o pensamientos que se acaban de tener, todos datos que se aplicarán de inmediato al propio razonamiento, a la resolución mental en curso de algún problema o a la toma de decisiones. Por consiguiente, es una información transitoria que de manera permanente está generándose, borrándose y siendo sustituida por otra de naturaleza similar.

La memoria de trabajo guarda estrecha relación con la inteligencia de cada individuo. Se dice que, normalmente, en la memoria de trabajo es posible almacenar 7 ± 2 ítems que no solo consisten en elementos individuales, sino también en agrupaciones significativas de información. Un sistema central ejecutivo controla y regula el flujo de información a dos sistemas de repetición encargados de mantener el recuerdo para su utilización transitoria: se trata del *bucle articulatorio para el lenguaje* y del *bloc de notas visuoespacial*.

Asimismo, un mecanismo de almacenamiento fonológico, junto con un bucle silencioso, conforman un sistema dual en el que se puede mantener la memoria de las palabras y de los números mediante el habla subvocal. El bloc de notas visuoespacial representa las propiedades visuales y la localización de los objetos por recordar. La información procesada en cualquiera de estos sistemas de repetición de memoria activa —localizados en diferentes regiones de la corteza de asociación— puede acceder a la memoria a largo plazo.

La memoria de trabajo se encuentra mayoritariamente situada en los lóbulos frontal y parietal. Estudios de proyección de imagen cerebral realizados mediante tomografía por emisión de positrones (PET) revelan que, en general, las partes auditivas de la memoria de trabajo están lateralizadas a la izquierda de los lóbulos frontal y parietal, donde interaccionan con las redes neuronales implicadas en el habla, la organización y el establecimiento de decisiones.

Se ha comprobado que cuando la memoria de trabajo funciona, una de las regiones que resulta especialmente activada es la corteza prefrontal. Sin embargo, hoy algunos investigadores creen que esa actividad, más que la base de una memoria propiamente dicha,

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

podría ser el reflejo de procesos de selección de respuestas o de preparaciones motoras, es decir, de un uso prospectivo de la información necesaria para actuar. [4] Esto podría significar, entonces, que la corteza prefrontal es parte de una red de neuronas que implica a otras regiones de la corteza cerebral —temporal, parietal, premotora, límbica— para representar estímulos ausentes y, de ese modo, guiar el comportamiento. Así, la corteza prefrontal estaría comprometida en los aspectos temporales y en la composición coherente de los episodios de la memoria.

Estudios recientes sugieren que la memoria de trabajo se basa en la sincronización de las neuronas para unir las diferentes partes del cerebro y ayudarlas a comunicarse entre sí, mecanismo que también determinaría la capacidad de la memoria de trabajo.

1.2. Memoria implícita o no declarativa

También denominada *memoria reflexiva o de procedimientos*, esta clase de almacenamiento no se relaciona con la atención y no es dependiente del hipocampo, sino de los sistemas sensoriales y motores específicos requeridos para actividades en particular.² Comprende las habilidades motoras, los hábitos y los reflejos condicionados, entre otros.

Si bien este tipo de memoria también se almacena en la corteza, su recuperación es diferente de la que tiene lugar en la memoria declarativa, ya que se produce de manera inconsciente. Es así como, una vez que se ha aprendido a conducir un automóvil, por ejemplo, y se codifica este hecho, solo se podrá demostrar con la realización específica de dicha tarea. Incluso, si el individuo se encuentra frente al vehículo luego de algunos años, podrá identificarlo —memoria declarativa— y podrá seleccionar la mecánica adecuada para ponerlo en movimiento, aunque no siempre le sea posible declararla.

Algo similar ocurre, también, cuando una persona necesita recordar una cantidad de elementos existentes en un espacio determinado. Para dar la respuesta correcta, es necesaria una organización mental estratégica que le permita visualizar el lugar y efectuar el recuento, creando así una conducta de procedimientos.

Como ya se mencionó, la memoria implícita es más rígida que la memoria explícita y revela, además, una relación directa con las condiciones de los estímulos originales bajo los cuales se produjo el aprendizaje. Se construye en forma gradual a través de la repetición y se expresa en la *ejecución*, no en las palabras, con excepción de las memorias de situaciones con alto contenido emocional, que pueden adquirirse y formarse con una sola experiencia.

La memoria implícita se configura a partir de tipos de aprendizaje filogenéticamente antiguos y guarda íntima vinculación con las condiciones particulares de adaptación y supervivencia de cada especie. De allí que las predisposiciones biológicas de cada

². Corresponde aclarar que la memoria explícita requerida para alguna actividad puede volverse implícita una vez que la tarea está minuciosamente aprendida.

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

especie animal y de cada persona en particular para adquirirla sean un factor fundamental en esta clase de memoria.

Casi todas las formas de aprendizaje que dan lugar a la memoria implícita están condicionadas por grados más o menos específicos de plasticidad cerebral, un mecanismo de adaptación del cerebro gracias al cual el individuo puede responder a su entorno de un modo más eficaz.³

Teniendo en cuenta las características de los estímulos involucrados en su configuración, la memoria implícita puede adoptar dos formas:

- ♣ la *memoria no asociativa* y
- ♣ la *memoria asociativa*. [5]

1.2.1. Memoria no asociativa y memoria asociativa

La memoria no asociativa está relacionada con el aprendizaje resultante de la aplicación de un único estímulo. Presenta dos variantes:

- ♣ la *habituación*, una disminución de la respuesta eléctrica, que se produce ante un estímulo repetitivo evocador de una reacción; y
- ♣ la *sensibilización*, una intensificación de la respuesta, que ocurre cuando existe una respuesta inversa y el estímulo repetitivo es acompañado por una motivación placentera o displacentera.

Durante el aprendizaje no asociativo, la conducta refleja del individuo sufre modificaciones al repetirse el estímulo que la provoca. Por ejemplo, el sobresalto que causa un ruido intenso y repentino se reduce a medida que el ruido se repite sin consecuencias nocivas. Esta forma de aprendizaje es la que se denomina habituación.

Sin embargo, en algunos casos, la repetición del estímulo puede tener justamente el efecto contrario, dando origen a la sensibilización de la respuesta.

La memoria asociativa, en cambio, provoca la respuesta a un conjunto de estímulos que deben ser asociados e integrados. Según el enfoque adoptado, esta respuesta puede consistir:

- ♣ en un *reflejo condicionado* (teoría del condicionamiento clásico) o bien,
- ♣ en un *reflejo operante* (teoría del condicionamiento operante)

³. Son ejemplos: el juego en las crías —que mejora su conducta motora— y la caza de presas heridas en el caso de las crías felinas. La plasticidad cerebral depende de factores como la edad, el área del cerebro que se considere, los diversos tipos de estímulos y sus interacciones. Es importante destacar que toda forma de aprendizaje también está ligada a factores emocionales, los cuales influyen en la plasticidad cerebral y, por ende, en el aprendizaje y en la memoria.

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

De acuerdo con la *teoría del condicionamiento clásico*, de Iván P. Pavlov, el reflejo condicionado es una respuesta elemental y directa de un efector ante la estimulación de un receptor, pero *condicionada*, ya que ese reflejo no se produce si no se da una condición: la concurrencia repetitiva de un estímulo neutro⁴ y un estímulo natural. Una vez que el estímulo neutro adquiere la virtud de producir el reflejo, se denomina estímulo condicionado (EC) por oposición al estímulo natural o no condicionado (ENC) que produce el reflejo sin condición alguna.

Si se aplican en forma simultánea estímulos diferentes, todos llegan a evocar la misma respuesta, aunque en un principio ésta solo fuera evocada por uno de ellos.

Sintetizando, si en reiteradas ocasiones se emparejan un ENC con un EC, este último provocará la misma respuesta refleja, aunque esta vez, condicionada. Por ende, es posible aprender una respuesta condicionada que involucra la construcción de una asociación entre un EC y un ENC. Al utilizarlos juntos, el EC —naturalmente neutro— adopta las propiedades del ENC. De esta forma, un individuo responderá al EC como si estuviera anticipando el ENC.

Por el contrario, según la *teoría del condicionamiento operante* de Burrhus F. Skinner,⁵ el aprendizaje asociativo está relacionado con el desarrollo de nuevas conductas en función de sus consecuencias y no con la asociación entre estímulos y conductas reflejas existentes. Según este planteo, el individuo es adiestrado para ejecutar alguna acción orientada a obtener un reforzador positivo —una recompensa— o evitar un castigo.

En el condicionamiento clásico se aprende la relación entre dos estímulos; en el condicionamiento operante, la relación entre la conducta y sus consecuencias. [2]

Se debe señalar además, que cada forma de memoria implícita se adquiere a través de un modo particular de aprendizaje y afecta a regiones cerebrales diferentes. Por ejemplo, la memoria adquirida a través del temor —que tiene un componente emocional— implica al núcleo amigdalino, mientras que la adquirida a través del condicionamiento operante requiere el estriado y el cerebelo.

Por último, es preciso aclarar que la memoria implícita y la memoria explícita no siempre son independientes una de la otra. En este sentido, se ha observado una influencia mutua notable en los organismos superiores. Más aún, los recuerdos o conductas inconscientes —implícitas— pueden ser modulados y modificados por la memoria consciente —explícita—, y los recuerdos explícitos suelen tener muchos componentes de memoria implícita. Numerosos tipos de aprendizaje y de memoria comienzan siendo conscientes y explícitos para acabar convirtiéndose, con la evocación o la práctica repetida de su contenido, en pura conducta o memoria implícita.

⁴. Un estímulo que produce poca o ninguna reacción.

⁵. Elaborada sobre la *Ley del efecto* de Edgar Thorndike, según la cual el aprendizaje se compone de una serie de conexiones entre un estímulo y una respuesta que se fortalecen cada vez que generan un estado satisfactorio para el organismo.

2. MEMORIA POSITIVA Y MEMORIA NEGATIVA

El cerebro es inundado de información sensitiva proveniente de los sentidos, pero mediante el proceso de habituación —inhibición de las vías sinápticas de esta información— puede desechar aquellos datos que carezcan de interés. A nivel molecular, el mecanismo de la habituación de la terminal sensitiva es el resultado del cierre progresivo de los canales de calcio de la terminal presináptica, y constituye la denominada *memoria negativa*.

Análogamente, el cerebro también tiene la capacidad de facilitar y almacenar las huellas de memoria con consecuencias importantes, como ser el dolor o el placer. Esta aptitud, efecto de la facilitación o sensibilización de las vías sinápticas, es conocida como *memoria positiva*. [5]

Determinadas áreas ubicadas en las regiones límbicas basales del encéfalo son las encargadas de determinar si la información es importante o no y de tomar la decisión subconsciente de almacenar el pensamiento como una huella mnémica reforzada o suprimirlo.

ALMACENAMIENTO DE LA MEMORIA

El componente más importante del sistema temporal medial para el almacenamiento de la memoria explícita se encuentra en el hipocampo. El conocimiento episódico —autobiográfico— sobre el tiempo y el lugar se almacena en las zonas de asociación de los lóbulos frontales, áreas de la neocorteza que parecen estar especializadas en el almacenamiento de esta clase de conocimiento. Estas áreas prefrontales trabajan con otras regiones de la neocorteza para posibilitar el recuerdo de cuándo y dónde sucedió un acontecimiento. (Figura 1)

Tanto el conocimiento semántico como el episódico son el resultado de cuatro procesos diferentes:

- ▲ la *codificación*, proceso por el cual se presta atención y se elabora, en el primer encuentro, la información nueva aprendida. Para que ésta pueda integrarse, debe ser correctamente atendida y asociada de manera significativa y sistemática con el conocimiento previo;
- ▲ la *consolidación*, que incluye los procesos que alteran la información recién almacenada para hacerla más estable con miras al almacenamiento a largo plazo;
- ▲ el *almacenamiento*, que comprende el mecanismo y los lugares en los que la memoria se conserva a lo largo del tiempo; y
- ▲ la *recuperación*, mediante la cual se evoca y se puede utilizar la información. Se trata de un mecanismo constructivo similar al de la percepción y, como tal, sujeto a distorsión.

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

La memoria a largo plazo se sitúa en varios sistemas ampliamente distribuidos por medio de múltiples redes cerebrales encargadas de distintas funciones. La información ingresa por el sistema sensorial y se procesa de manera especializada a través de diferentes vías. Por ejemplo, la información visual pasa por una vía ventral desde la corteza estriada hasta el lóbulo temporal medio a través de una serie de redes que procesan la forma, el color, la densidad del objeto, si éste es familiar o no, etc. Ciertas áreas dentro de la corteza visual extraen la información perceptiva de lo que se está observando, información que se utiliza para almacenar y, más tarde, reconocer los elementos del medio ambiente. De esta manera, se establece un tipo de memoria por el cual el objeto queda registrado y se sabe cuándo y dónde ha sido observado.

En el sistema de memoria semántica —que engloba la mayor parte del conocimiento del individuo sobre lo que existe y lo que sucede en el mundo— todos los eventos están organizados por categorías diferentes en un esquema ramificado en forma de árbol, un medio de organización fundamental para la búsqueda y la localización de hechos.

Estudios recientes sugieren que el conocimiento almacenado como memoria explícita se adquiere, en primer lugar, a través del procesamiento en una o más de las tres áreas de asociación polimodal de la corteza —corteza prefrontal, límbica y parieto-occipito-temporal— que sintetizan la información visual, auditiva y somática. Desde allí, la información es transportada a las cortezas parahipocámpica y perirrinal; luego, a la corteza entorrinal, a la circunvolución dentada, al hipocampo y al subículo y, a continuación, nuevamente a la corteza entorrinal. Después, es devuelta hacia las cortezas del parahipocampo y perirrinal y, por último, vuelve a las áreas de asociación polimodal de la neocorteza. [9] (Gráfico 2)

En el procesamiento de la información para el almacenamiento de la memoria explícita, la corteza entorrinal cumple una doble función. Por un lado, es la principal aferencia hacia el hipocampo. A través de la vía perforante, se proyecta a la circunvolución dentada proporcionando la aferencia principal por medio de la cual la información de las cortezas de asociación alcanza al hipocampo.

Por otro lado, la corteza entorrinal es la vía principal de salida del hipocampo. La información que llega al hipocampo desde las cortezas de asociación polimodal y la que va desde el hipocampo a las cortezas de asociación convergen en la corteza entorrinal.⁶

Una lesión aislada del núcleo amigdalino no tiene efecto alguno sobre la memoria explícita. El núcleo amigdalino almacena componentes de la memoria vinculados con la emoción, pero no almacena información objetiva. Por el contrario, la lesión selectiva del hipocampo o de las áreas de asociación en la corteza temporal con las que éste se conecta —corteza perirrinal y parahipocámpica— ocasiona una alteración de la memoria explícita.

⁶. En el Alzheimer, —la principal enfermedad neurodegenerativa que afecta el almacenamiento de la memoria explícita—, la lesión comienza en la corteza entorrinal y luego procede al hipocampo.

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

Las lesiones en la corteza perirrinal, parahipocámpica y entorrinal que respetan al hipocampo causan un mayor déficit en el almacenamiento de la memoria que el provocado por las lesiones selectivas del hipocampo que respetan la corteza que los cubre.

El hipocampo reviste mayor importancia en la representación espacial. Las experiencias en ratas han demostrado que las lesiones del hipocampo interfieren en la memoria para el espacio y el contexto, ya que células individuales en el hipocampo codifican información espacial específica.

La neuroimagen funcional del cerebro de seres humanos normales permite observar que la memoria espacial implica, en mayor grado, a la actividad del hipocampo en el hemisferio derecho, mientras que la memoria para palabras, objetos o personas, supone una mayor actividad del hemisferio izquierdo dominante.

Las lesiones en el hemisferio derecho del hipocampo ocasionan problemas en la orientación espacial; en cambio, las lesiones en el hemisferio izquierdo del hipocampo generan defectos en la memoria verbal.

El hipocampo también podría servir para reunir los diversos componentes de un recuerdo. En tal sentido, el sistema hipocámpico mediaría en los pasos iniciales del almacenamiento a largo plazo, transfiriendo lentamente la información al sistema de almacenamiento neocortical. Esta adición lenta permitiría almacenar los nuevos datos sin distorsión de la información preexistente.

Si las áreas de asociación son los últimos depósitos de la memoria explícita, los daños en esa corteza alterarán el recuerdo de conocimiento explícito. Los pacientes con lesiones en esas áreas presentan dificultades para reconocer caras, objetos y lugares.⁷

El componente hipocámpico está integrado por varias estructuras temporales y diencefálicas.

Además del hipocampo, se incluyen:

- ⤴ el gyrus parahipocámpico,
- ⤴ las cortezas perirrinal y entorrinal,
- ⤴ los cuerpos mamilares,
- ⤴ el núcleo dorsomedial del tálamo,
- ⤴ la corteza cingulada y
- ⤴ el fornix.

⁷. Cabe aclarar que las lesiones en diferentes áreas de asociación ocasionan defectos específicos, sea en la memoria semántica, o bien sea en la memoria episódica.

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

Este módulo tiene la función de establecer conjunciones entre estímulos: reúne la información de los módulos de *input* perceptuales y del sistema central y la hace consciente. —memoria de trabajo—. Integra, entonces, lo neocortical —el lóbulo frontal—, un factor fundamental para el aprendizaje. [5]

El hipocampo no es un gran almacén sino una puerta de entrada para la información, base del aprendizaje. [12] Es un área transmodal que no actúa como un banco de memorias específicas en sí mismo, sino como un acceso a conjuntos de información distribuida y vinculada en el aprendizaje.

La operación de codificación en el hipocampo —*encoding*— está condicionada por el nivel de procesamiento de la información. Según el modelo de Craik y Lockhart (1972), a mayor profundidad de procesamiento —semántico— mayor probabilidad de recuperación.

El *output* central y el neocortical —producto de la percepción— que han formado un primer engrama quedan ligados con el hipocampo y configuran las trazas de memoria que son codificadas como un archivo de entrada o índice dentro del hipocampo.

La modularidad se aplica al hipocampo y da por resultado un *output* no inteligente —lo que *sale* de él—. El hipocampo puede guardar información y brindar una asociación entre lo estudiado, pero no puede organizar temporalmente los acontecimientos u ordenarlos en secuencia temporal. Los ítems sin ordenar pueden ser recordados si no hay lesión hipocámpica, y para ser ordenados necesitan, también, indemnidad frontal.

ALMACENAMIENTO DE LA MEMORIA SEMÁNTICA

Como ya se señaló, la memoria semántica es un tipo de memoria a largo plazo que abarca el conocimiento de los objetos, los hechos, los conceptos, las palabras y sus significados, contenidos que no se almacenan en una región única del cerebro.

Este tipo de memoria sigue una pauta conceptual, de modo que las relaciones entre los conceptos se organizan en función de su significado. Es una memoria de carácter inferencial, capaz de manejar y generar nueva información nunca aprendida de manera explícita, pero implícita en sus contenidos. Es decir, se puede entender el sentido de una nueva frase o de un nuevo concepto mediante asociaciones entre los significados de palabras ya conocidas. Por ejemplo, el término “perro” se asocia a diferentes características: reino animal, ser vivo con determinadas características físicas, que emite un sonido característico, etc. Todos esos fragmentos de información y todas las asociaciones constituyen el conocimiento semántico. Se cree que la capacidad de recordar y utilizar el conocimiento depende de lo bien que estas asociaciones hayan organizado la información.

Nuestra experiencia del conocimiento ordenado y con una base de datos de referencia cruzada es el producto de la integración de múltiples representaciones en el cerebro en diferentes lugares anatómicos, cada uno implicado en un solo aspecto del concepto. Cada vez que el conocimiento sobre algo es recordado, ese recuerdo se construye a

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

partir de diversos fragmentos de información, cada uno de los cuales está almacenado en lugares especializados.

Condiciones degenerativas, como la demencia semántica —una clase de enfermedad de Alzheimer—, pueden inducir marcadas alteraciones de la memoria semántica. Al comienzo de estas patologías, los pacientes podrán decir sin dificultad si la imagen de una fotografía que están viendo corresponde a un gato, a un perro, a un coche o a un tren. Pero más tarde, cuando la enfermedad evoluciona, pueden tener dudas, por ejemplo, en reconocer un ratón en una imagen fotográfica y llegar a decir que se trata de un perro. Esta circunstancia confirmaría la teoría según la cual la información de los hechos se organiza por categorías: la información animada se almacena en un lugar determinado, mientras que la inanimada, en otro.

POTENCIACIÓN A LARGO PLAZO (LTP)

Una de las mayores contribuciones a la investigación sobre los mecanismos básicos del aprendizaje y la memoria ha sido el hallazgo del fenómeno de *Potenciación a Largo Plazo* (del inglés “*Long Term Potentiation*”, *LTP*), descubrimiento realizado por Timothy Bliss y Terje Lomo en 1973.

Durante pruebas efectuadas en el hipocampo de un conejo, estos científicos comprobaron que un estímulo eléctrico breve pero de alta frecuencia en los axones de la vía perforante del gyrus dentado evocaba un aumento en la excitabilidad sináptica que duraba días y aun meses. [7]

Hoy se sabe que este fenómeno no se limita al hipocampo, sino que también alcanza a otras regiones del sistema nervioso de los vertebrados, incluyendo el neocortex, las áreas límbica, visual y motora, el cíngulo y las áreas periforme y entorrinal, entre ellas.

En consecuencia, los cambios en la eficiencia de la comunicación sináptica dependen del incremento sostenido en la fuerza con la que ésta se produce, aumento motivado por la activación repetida de una vía.

La LTP ha sido aceptada como modelo de la plasticidad sináptica que subyace a la información. [8] Esta plasticidad se ha detectado, en particular, en el hipocampo y en la neocorteza. Durante la consolidación de la información por medio de una LTP, estas áreas corticales sufren, biológicamente, un reclutamiento de las redes neocorticales provenientes del hipocampo. Los cambios estructurales se ven reflejados en el tipo de memoria implícita —motor— o explícita —perceptual.

La memoria implícita posee múltiples subcomponentes, y casi todos los sistemas cognitivos involucran diferentes redes neurales capaces de almacenar algunos tipos de memoria reflexiva. Hoy se sabe que el cerebelo se asocia a diversas formas de aprendizaje esencialmente motoras, los ganglios basales son los encargados de los reflejos operantes, la neocorteza permite el *priming*⁸, y la habituación y la sensibilización están

⁸. Se denomina *priming* al mejoramiento, respecto de una línea de base apropiada, en el desempeño en

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

en estrecha relación con las vías sensoriales primarias. Por su parte, la amígdala —en concreto, el núcleo lateral— juega un papel preponderante en la expresión de las emociones —en especial el miedo y el temor—. Constituye, además, una conexión entre la somatización de las emociones —hipotálamo y núcleo del tallo cerebral— y la concientización de las emociones —cíngulo, parahipocampo y corteza prefrontal. El núcleo lateral de la amígdala recibe los estímulos por las vías tálamo-amígdala y córtico-amígdala —corteza auditiva—, y es sensible a la LTP, lo que permite el condicionamiento al miedo.

En cambio, la memoria de las actividades motoras es identificada en el cerebelo y su plasticidad depende de las fibras sinápticas de las células de Purkinje. [11]

El hipocampo y los sistemas neurales del lóbulo temporal medial son las principales áreas involucradas en la memoria explícita, aunque por un período limitado. Estas estructuras dirigen el procesamiento gradual de la reorganización y la estabilización de las representaciones corticales de un solo evento.

El hipocampo está dividido en cuatro subregiones: CA1, CA2, CA3 y CA4 —Cuernos de Amón 1, 2, 3 y 4. (Figura 2)

- ♣ CA1: es el área de mayor tamaño en el hipocampo humano, ubicada entre el subículo y el hipocampo propiamente dicho. Es un área muy sensible a la hipoxia, a diferencia de la CA4 —área de transición entre el hipocampo y el giro dentado—, más resistente a la hipoxia, y de las áreas CA2 y CA3, de mediana resistencia.
- ♣ CA2: esta área posee dos capas celulares, una de ellas menos marcada.
- ♣ CA3: es el área cuyas células piramidales presentan un claro árbol dendrítico que se dirige del centro del hipocampo hacia el giro dentado. En estas dendritas, se encuentran numerosas espinas dendríticas que reciben inervación de terminales excitadoras. Esas espinas son de mayor tamaño y son inervadas por fibras *mossy*. Los axones de las células piramidales emiten colaterales, llamadas colaterales de Schaffer, que van a enervar a las células piramidales de CA1. (Figura 3)
- ♣ CA4: un área que no posee organización celular. [13]

El hipocampo recibe aferencias por tres vías principales:

- ♣ la *vía perforante*, que se proyecta desde la corteza entorrinal a las células granulosas de la circunvolución dentada,
- ♣ la *vía de las fibras musgosas*, que contiene los axones de las células granulosas y se dirige a las células piramidales de la región CA3 del hipocampo; y

una tarea cognitiva, como producto del contexto o de una experiencia anterior.

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

- ⤴ la *vía colateral de Schaffer*, que consiste en colaterales excitadoras en las células piramidales de la región CA3 y que termina en las células piramidales de la región CA1.

La LTP ha sido estudiada, en especial, en la sinapsis entre la vía colateral de Schaffer y las células piramidales de CA1.

El fenómeno de la LTP está definido por una serie de propiedades específicas, entre ellas:

- ⤴ *un estado dependiente*: la membrana postsináptica debe estar lo suficientemente despolarizada para propiciar la LTP;
- ⤴ *cooperatividad*: es la activación de múltiples entradas a la célula nerviosa;
- ⤴ *especificidad*: la LTP inducida por la estimulación de una sinapsis no se producirá en una sinapsis inactiva que esté en contacto con la misma neurona. y
- ⤴ *asociatividad*: si bien un estímulo débil no desencadena LTP, cuando una neurona presináptica recibe ese estímulo al mismo tiempo que la postsináptica, se producirá una LTP. Por aplicación de la Ley de Hebb⁹, hay una activación simultánea de la neurona presináptica y de la neurona postsináptica.

La inducción de la LTP requiere la activación del receptor glutamatérgico del tipo NMDA y su expresión está medida por un aumento en la liberación de glutamato y un aumento de la conductancia del calcio. No obstante, existen otras formas de LTP —por ejemplo, LTP inducida en las fibras musgosas del hipocampo— en las cuales no se requiere la activación del receptor NMDA.

La LTP —fenómeno dependiente de la actividad, que posee fases y es específico de las sinapsis activadas, su rápida inducción, asociatividad y prolongada duración— se ha impuesto como un modelo sinaptocelular de la memoria a largo plazo.

Las sinapsis entre las colaterales de Schaffer y las dendritas de las células piramidales de CA1 son glutaminérgicas. La membrana postsináptica de las prolongaciones dendríticas posee tres tipos de receptores glutaminérgicos:

- ⤴ el tipo NMDA —N-metil-D-aspartato—,
- ⤴ no NMDA como AMPA —amino-3-hidroxi-5-hidroxi-5-metil-4-isoxazol-propionato— y
- ⤴ metabótrofo.

⁹. Cuanto mayor sea la excitación, mayor será el refuerzo de la conexión.

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

El receptor canal NMDA es permeable al Ca^{2+} , pero es bloqueado fisiológicamente por Mg^{2+} . Durante la transmisión sináptica de baja frecuencia, el glutamato liberado por las vías colaterales de Schaffer se unen a ambos receptores tanto NMDA como AMPA. Si la neurona postsináptica está en su potencial de membrana de reposo, los canales NMDA serán bloqueados por los iones de Mg^{2+} . Debido a que el bloqueo de los canales de NMDA por el Mg^{2+} es voltaje-dependiente, la función de la sinapsis sufre un cambio drástico cuando la membrana postsináptica es despolarizada. Así, condiciones que inducen la LTP —como la estimulación de alta frecuencia— causarán una despolarización prolongada que expulsará el Mg^{2+} de los canales NMDA. Esto permitirá la entrada de Ca^{2+} y provocará un incremento en la concentración de Ca^{2+} dentro de las espinas dendríticas de la neurona postsináptica, aumento que desencadenará la LTP.

La subsiguiente elevación del Ca^{2+} en la espina dendrítica dispara las cinasas dependientes de calcio: Ca^{2+} /Calmodulina cinasa II —CAMKII—, proteincinasa C —PKC— y la tirosincinasa Fyn, y juntas inducen la LTP. La CAMKII y la PKC fosforilan los receptores canales no NMDA —AMPA— y aumentan su sensibilidad al glutamato activando, de esta forma, algunos canales receptores de otro modo silentes. Estas alteraciones hacen una contribución postsináptica en la expresión y mantenimiento de la LTP. Se advierte, entonces, cómo el mantenimiento de la LTP se debe a los receptores AMPA, mientras que la inducción depende de los receptores NMDA. Posteriormente, la célula presináptica ha de ser informada de que se ha inducido la LTP. Se ha postulado que un segundo mensajero activado por el Ca^{2+} , como el óxido nítrico —NO, un gas que se difunde con facilidad de una célula a otra— pudiera ser el mensajero retrógrado involucrado en la LTP.

Al igual que el almacenamiento de la memoria, la LTP tiene dos fases:

- ♣ *LTP temprana o LTP precoz*, que dura de 1 a 3 horas y no requiere síntesis de nuevas proteínas, y
- ♣ *LTP tardía*, que dura más de 4 horas. Requiere síntesis de novo de proteína y ARN. [5]

La fase tardía recluta la vía de transmisión de señales del AMPc-PKAMAPK- CREB, la cual estimula la expresión de un número de genes implicados en la activación persistente de PKA y el crecimiento de nuevas zonas de sinapsis.

La memoria a corto plazo se convierte en memoria a largo plazo estable mediante la consolidación. En esta fase, a su vez, se desarrollan tres subprocesos:

- ♣ *la expresión génica*,
- ♣ *la nueva síntesis de proteínas*, y
- ♣ *el crecimiento de conexiones sinápticas*.

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

Se ha comprobado que durante la consolidación, se produce una aplicación repetida de serotonina que activa la subunidad catalítica de PKA. Esta proteína, a su vez, recluta otra cinasa segunda mensajera: la proteincinasa activada por mitógeno (MAPK), con frecuencia asociada al crecimiento celular. Ambas cinasas son translocadas al núcleo de la neurona sensitiva, donde la subunidad catalítica activa un interruptor genético: el CREB-1, proteína ligadora del elemento de respuesta al AMPc. Este factor de transcripción, cuando es fosforilado, se une a un elemento promotor denominado CRE —elemento de respuesta al AMPc—. [2]

Por medio de la MAPK, la subunidad catalítica de PKA también actúa en forma indirecta, aliviando las acciones inhibitoras de CREB-2 —un represor de la transcripción—. La supresión de la acción inhibitora de CREB-2 y la activación de CREB-1 inducen la expresión de dos genes: la enzima ubiquitina hidrolasa —que activa el proteosoma para activar PKA persistentemente— y el factor de transcripción C/EBP —uno de los componentes de la cascada génica necesaria para el crecimiento de nuevas unidades sinápticas.

Cuando los axones y las dendritas son estimulados, sufren cambios constantes y establecen nuevas conexiones al tiempo que van eliminando otras. De ese modo, existe una revisión permanente a lo largo del ciclo vital de la neurona, lo que permite hablar de la naturaleza plástica, cambiante y maleable de la célula nerviosa.

Estudios recientes sugieren la existencia de factores de crecimiento neuronal, responsables de promover las conexiones sinápticas, y otros que las eliminarían.

La memoria a corto plazo no necesita de la síntesis proteica, indispensable para la memoria a largo plazo. La proteína CREB —*AMPc response element-binding*— pertenece a una clase de proteínas que median la transcripción en respuesta al AMPc. La producción de segundos mensajeros es dependiente de la inhibición-desinhibición de canales originados en los niveles de excitación de los receptores AMPA —kiskalatos—. Este proceso genera AMPc que interviene en la transducción de señales al núcleo. Específicamente, CRE es un sitio del genoma —secuencia del ADN con regiones— que responde al AMPc.

En síntesis, la activación de CRE origina una cascada de eventos en los que intervienen neuropéptidos, enzimas, factores de crecimiento celular, etc.; un mecanismo complejo que conduce a desacoplar y producir nuevos brotes sinápticos, base fundamental de la plasticidad cerebral y de la memoria a largo plazo.

CONSOLIDACIÓN DE LA MEMORIA

La teoría de la consolidación de la memoria, basada en el trabajo que Georg Elias Müller y Alfons Pilzecker publicaron hace más de un siglo, ha guiado —de manera directa o indirecta— la investigación acerca de la neurobiología de la memoria. Sumado a ello, el posterior hallazgo de la LTP ha significado una contribución esencial en el conocimiento de este proceso a nivel molecular.

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

Según la teoría citada, la fijación de la memoria requiere del paso del tiempo, un período durante el cual es vulnerable, ya que aparece un cuadro amnésico cuando se interfiere con el funcionamiento cerebral antes de concluir el proceso de consolidación. Sin embargo, luego se fija de tal modo que, ante cualquier nueva experiencia, se forma una nueva memoria, pero sin destruir las configuradas previamente con relación a otras experiencias.

Hoy se sabe que el hipocampo desempeña un rol fundamental en la consolidación de la memoria, al procesar la información y transferirla al neocortex. De otra manera, no podrían almacenarse nuevos recuerdos en la memoria a largo plazo y solo habría un período de atención muy corta.

En el hipocampo, se almacena la memoria declarativa y mediante conexiones recíprocas con el neocortex, se activa la representación completa de la información que se encuentra allí. Cuando estas interconexiones son estimuladas en forma reiterada, se generan cambios duraderos en las sinapsis de las áreas corticales, esenciales para el proceso de consolidación.

Durante el desarrollo de las huellas de la memoria a largo plazo, se producen alteraciones estructurales de la sinapsis, de las cuales las más importantes son:

- ▲ aumento del número de lugares de liberación de vesículas para la secreción de neurotransmisores;
- ▲ incremento del número de vesículas del transmisor;
- ▲ aumento del número de terminales sinápticas; y
- ▲ modificaciones de las estructuras de las espinas dendríticas.

Los mecanismos emocionales también ejercen influencia en la consolidación a través de las hormonas del estrés y del complejo amigdalino —considerados también *moduladores* de la consolidación—. Numerosos estudios sostienen la idea de que las hormonas del estrés deterioran las formas de memoria dependientes del hipocampo, tanto en humanos como en animales. Así por ejemplo, los pacientes con trastorno por estrés postraumático presentan atrofia del hipocampo y déficit marcado en las tareas de recuerdo dependientes del hipocampo.

En la última década, algunos investigadores han asegurado que si la memoria consolidada es evocada mediante un recordatorio —por ejemplo, el mismo contexto que rodeó al primer aprendizaje—, se vuelve nuevamente lábil y capaz de alterarse o recomponerse si en ese momento se introduce nueva información o algún tratamiento específico.

En opinión de estos teóricos, el recordatorio trae como consecuencia la reactivación de la memoria que estaba “dormida” y, al quedar otra vez expuesta, se inicia un proceso de reconsolidación, en apariencia, similar al primero. Si el recordatorio se presenta durante

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

un tiempo breve, tiene lugar este proceso, pero si se mantiene por más de una hora, la memoria se extingue. Los efectos de los agentes amnésicos, en un caso y en otro, serían totalmente opuestos. Sea como sea, la reconsolidación parece depender de la fuerza y antigüedad de la memoria original, puesto que las recientes y débiles serían más fácilmente reconsolidables que las antiguas y fuertes. [14]

Sin embargo, hay quienes sostienen que aún no se ha podido observar labilidad tras la reactivación de la memoria ni se ha comprobado que los efectos de la inhibición proteica tras la reactivación sean temporales. En esta línea de investigación, los científicos han señalado la necesidad de poner de manifiesto un sustrato bioquímico que afecte a la reconsolidación sin afectar a la consolidación del aprendizaje original, para evitar confundir la reconsolidación con nuevo aprendizaje adicional. En tal sentido, tanto la consolidación como la reconsolidación pueden requerir transcripción genética y síntesis de proteínas; pero aún así, parecen ser procesos orquestados por mecanismos distintos de señalización intracelular. [4]

CONCLUSIONES

Los mecanismos más importantes a través de los cuales el medio altera la conducta de los seres humanos son el aprendizaje y la memoria. Somos lo que somos por lo que aprendemos y por lo que recordamos.

El aprendizaje y la memoria son procesos interdependientes imposibles de separar. No se puede afirmar que la memoria constituye un proceso aislado, en vista de su relación con los mecanismos neuronales del aprendizaje. La medida de lo aprendido se relaciona con la memoria, y ésta es la expresión de la capacidad para recuperar la información adquirida.

Si entendemos el aprendizaje como “un proceso natural que es el tiempo requerido por un organismo para ordenar sus sistemas internos a través de ensamblar patrones, asignar significados y clasificar las experiencias diarias de la vida en un número extraordinario de claves para sobrevivir”, es indudable que para realizar esas operaciones, se requiere la memoria. [15]

Gracias al aprendizaje, los seres humanos y los animales adquieren conocimientos sobre su entorno, pero esa información debe ser almacenada para poder aprender de la experiencia o utilizarla en la resolución de problemas: la memoria está en directa relación con el procesamiento de la información.

La memoria es un proceso complejo que reconoce, por lo menos, dos formas: la memoria implícita, una memoria inconsciente de destrezas perceptivas y motoras, y la memoria explícita, memoria de personas, lugares y objetos, que requiere una recuperación consciente.

Sin la memoria, todo nuestro entorno carecería de sentido: al no poder recordar las experiencias previas, no se le podría otorgar significado y, en consecuencia, serían nece-

Autora: Martínez, María E.
Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

**CURSO VIRTUAL INTERDISCIPLINARIO A DISTANCIA: SALUD MENTAL, PSICOLOGÍA Y
PSICOPATOLOGÍA DEL NIÑO, EL ADOLESCENTE Y SU FAMILIA
DIRECTOR PROF. DR. HÉCTOR S. BASILE**

sarios esfuerzos constantes y reiterados para poder resolver problemas y enfrentar las experiencias cotidianas.

Podríamos decir que la memoria es el resultado de la articulación entre diversos sistemas que interactúan sirviendo a diferentes funciones mnémicas y que operan mediante circuitos neuroanatómicos y neuronales distintos. El almacenamiento a largo plazo de la memoria implícita depende de la vía AMPc-PKA-MAPK-CREB; el almacenamiento de la memoria explícita depende de la potenciación a largo plazo en el hipocampo.

En este trabajo, hemos procurado compilar y analizar algunos conceptos predominantes sobre la memoria y su funcionamiento, destacando el vínculo indisoluble entre ésta y el aprendizaje.

Como puede apreciarse, los estudios sobre los mecanismos celulares y moleculares del aprendizaje y la memoria se han enfocado en la plasticidad neuronal promovida por la LTP; los mecanismos neuronales implicados en el aprendizaje y en la adquisición y consolidación de la memoria todavía no se conocen íntegramente; y tampoco ha sido posible precisar la localización de la memoria en el sistema nervioso.

En suma, a pesar de los importantes progresos alcanzados en las últimas décadas en el estudio de los mecanismos cerebrales, todavía existen numerosos interrogantes que la investigación neurocientífica deberá revelar para que podamos comprender cabalmente la complejidad de los procesos referidos en este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Kandel E.R. y J.H. Schwartz, “Molecular biology of learning: modulation of transmitter release”, *Science* 1982; Oct 29; 218: 433-43.
2. Kandel E.R., I. Kupfermann y S. Iversen, “Aprendizaje y memoria”, en: Kandel R.E., J.H. Schwartz y M.T. Jessell eds. *Principios de neurociencia*, Madrid, McGraw-Hill Interamericana, 2001, 4º. Edición: 1227-77.
3. Baddeley, A.D. y G.J.L Hitch, “Working Memory”, en G.A. Bower (ed.), *The psychology of learning and motivation: advances in research and theory*, New York: Academic Press, 1974, Vol. 8: 47-90.
4. Morgado Bernal I. “Psicobiología del aprendizaje y la memoria: fundamentos y avances recientes”, *Revisión en Neurociencia Rev Neurol* 2005; 40: 289-97.
5. Ortega Loubon C y J. C. Franco. “Neurofisiología del aprendizaje y la memoria. Plasticidad neuronal”. *IMed Pub Journals*, 2010, Vol 6, No. 1:2. Dirección URL: <<http://redalyc.uaemex.mx>> Consulta: 2 Jul. 2011.
6. Machado S. et al, “Aprendizaje y memoria implícita: mecanismos y neuroplasticidad”, *Revisión en Neurociencia Rev Neurol* 2008; 46 (9): 543-549.
7. Bliss, T. V. P. y T. Lomo, “Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anesthetized rabbit following stimulation of the perforant path”, *Journal of Physiology*, Londres, 1973, 232: 331-356.
8. Prado Alcalá R.A y G.L. Quitarte.”La consolidación de la memoria, un siglo después”, *Revisión en Neurociencia Rev Neurol* 2007; 45 (5): 284-292.
9. Buffalo E.A et al, “Distinct roles for medial temporal lobe structures in memory for objects and their locations”. *Learn Mem*, 2006; 13: 638-43.
10. Guyton A.C., *Tratado de Fisiología Médica*. Madrid, Editorial Mc Graw Hill Interamericana S.A., 10º edición, 2001: 799-814.
11. Betancourth Alvarenga J. “Neurobiología de la memoria” [en línea].BUN Synapsis, Julio - Septiembre 2007; Vol. 2 No. 3: 4-9. Dirección URL: <[http://www.bvs.hn/Honduras/SUN.THEPIXIE.../BUN_SYN_2007_2\(3\)B.pdf](http://www.bvs.hn/Honduras/SUN.THEPIXIE.../BUN_SYN_2007_2(3)B.pdf)>
12. [Consulta: 2 Jul. 2011].
13. Mesulam, M. “Neurocognitive networks and selectively distributed processing” *Rev. Neurol*, París, 1994, 150, 8, 9: 564-569.
14. Facultad de Medicina, Universidad de la Frontera. *Neuroanatomía* [en línea]. Temuco IX Región, Chile. Dirección URL: <<http://www.med.ufro.cl/Recursos/neuroanatomia>> [Consulta: 2 Jul. 2011].
15. Suzuki A. et al, “Memory reconsolidation and extinction have distinct temporal and biochemical signatures”, *J Neurosci*, 2004; 24: 4787-95.
16. Urbiola, M. y M. Ituarte. *Cerebro, Inteligencia y aprendizaje*, México, Urbiola Ituarte y Asociados, S.A. de C.V. 2000: p15.

Datos de la Autora:

Martínez, María Eugenia.

Psiquiatra infantojuvenil, ex residente del Hospital Carolina Tobar García.

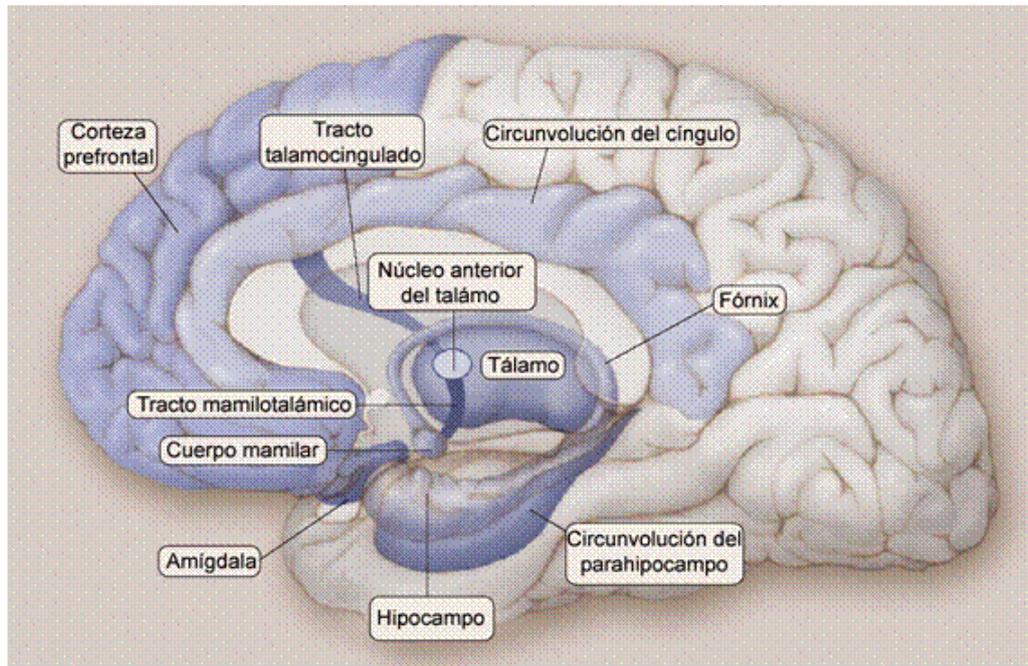
Domicilio: Chivilcoy 155. C.A.B.A. Teléfono: 4671 3525.

E-mail: mem_1231@hotmail.com

Autora: Martínez, María E.

Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria

Figura 1



Los lóbulos temporales mediales, incluidos el hipocampo y parahipocampo, forman el núcleo principal del sistema de memoria episódica. Se necesitan también otras regiones cerebrales para que la memoria episódica funcione correctamente. (Según Budson y Price. N Eng J Med 2005; 352: 692-9).

Figura 2

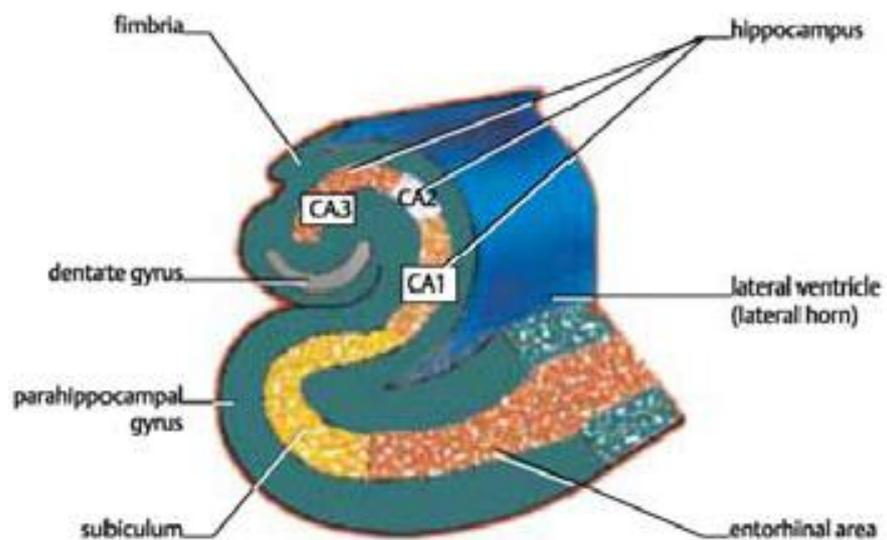


Figura 3

