

CONTROL SUPRASEGMENTARIO: GANGLIOS BASALES

Daniel Herrera

October 8, 2021

Estructura de la clase

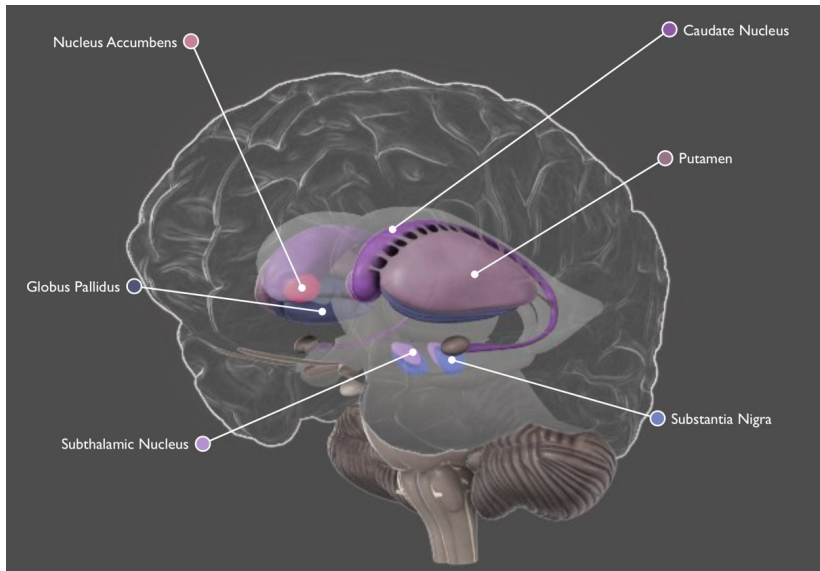
- 1 Introducción
- 2 Fisiología y Anatomía
- 3 Funciones y modelos

Section 1

Introducción

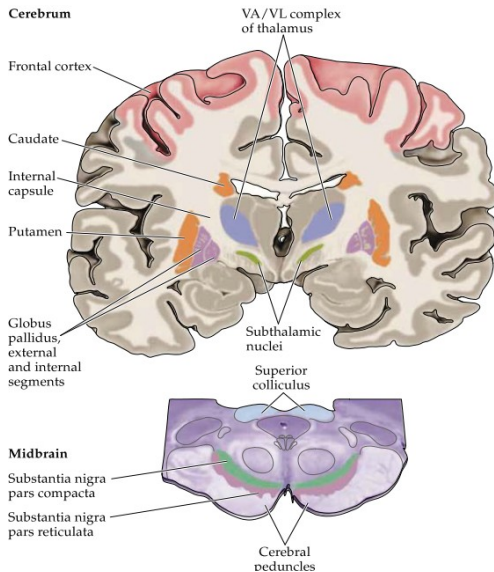
¿Qué son los ganglios basales?

Los ganglios basales son un grupo de núcleos subcorticales



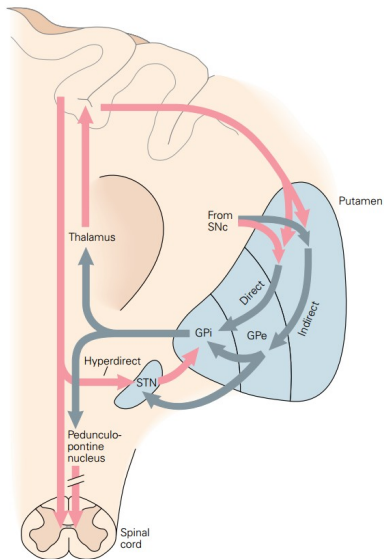
¿Qué son los ganglios basales?

Los ganglios basales son un grupo de núcleos subcorticales



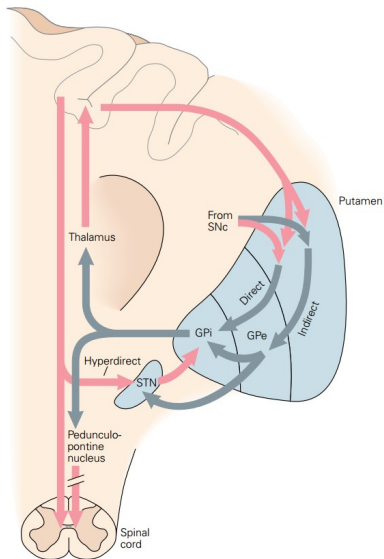
¿Qué son los ganglios basales?

Se pueden separar en núcleos de entrada, intermedios y de salida



¿Qué son los ganglios basales?

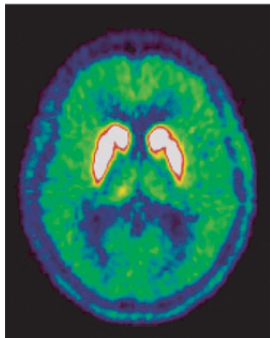
Reciben proyecciones de gran parte de la corteza y del tálamo



¿Qué son los ganglios basales?

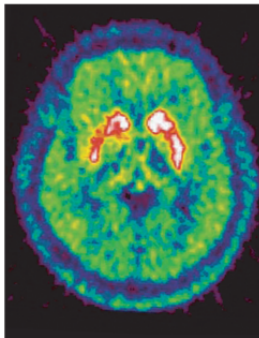
Están involucrados en numerosos trastornos y patologías, especialmente de tipo motor

Normal subject

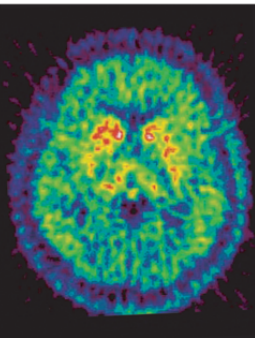


Twin of Parkinson patient

Asymptomatic



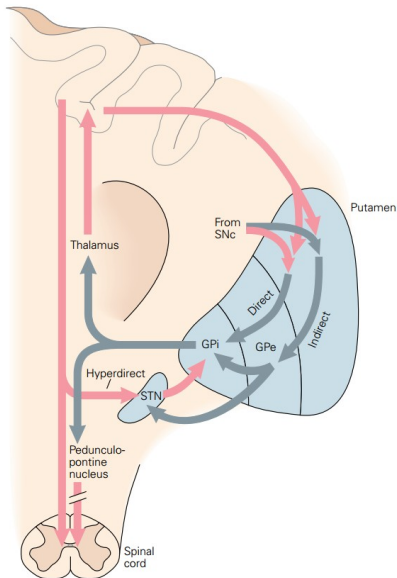
Symptomatic (5 years later)

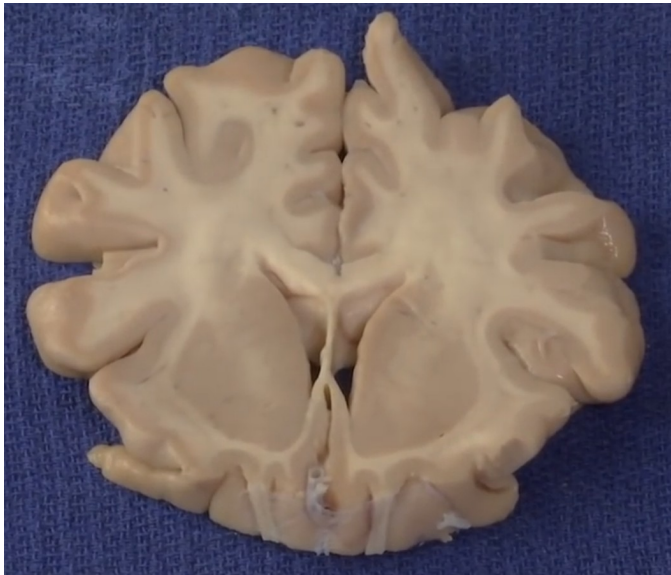


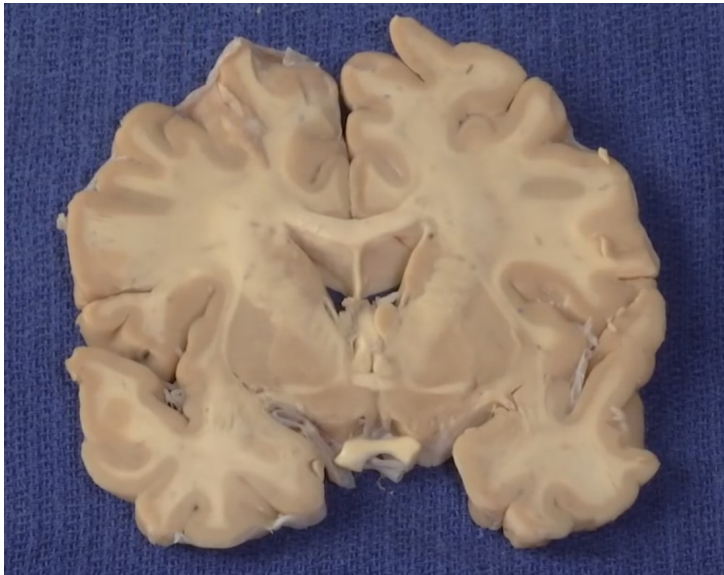
¿Cuáles son los ganglios basales?

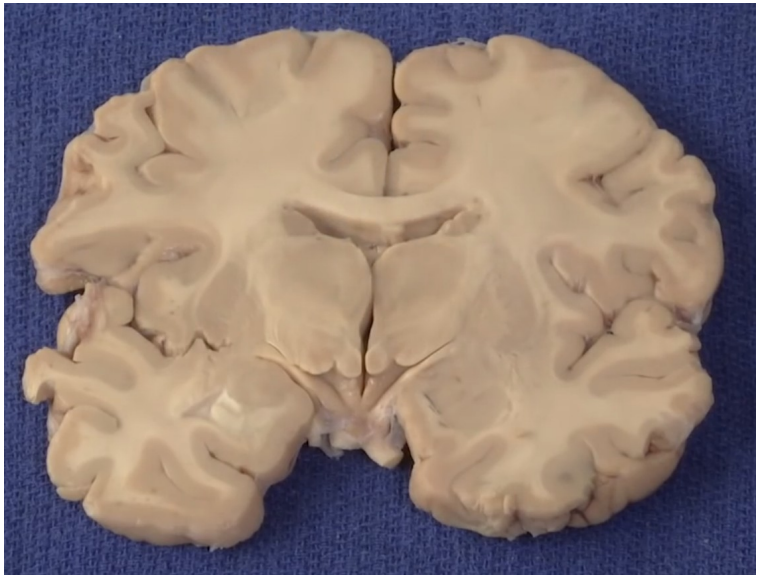
Clasificación:

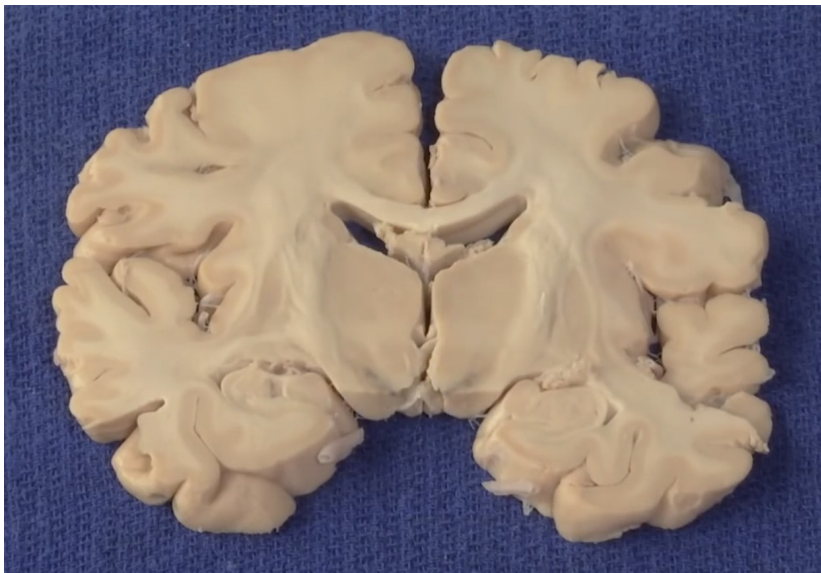
- **Núcleo de entrada:**
Striatum
- **Núcleos de salida:**
Globus Pallidus interno (GPi) y la Substantia Nigra pars reticulata (SNr)
- **Núcleos intermedios:**
Globus Pallidus externo (GPe), Núcleo Subtalámico (STN) y Substantia Nigra pars compacta (SNc)



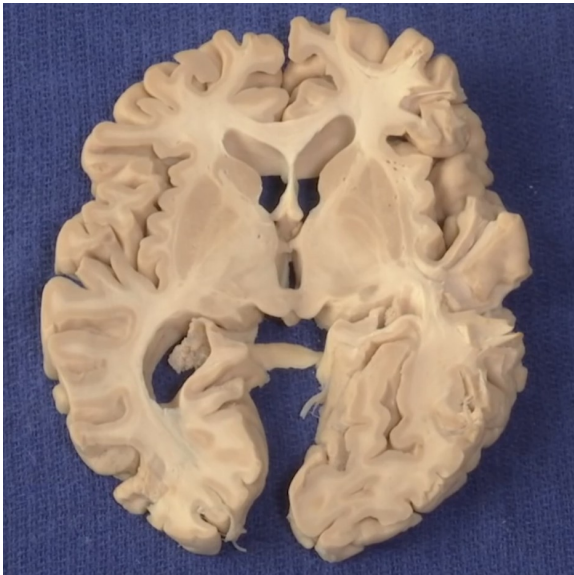












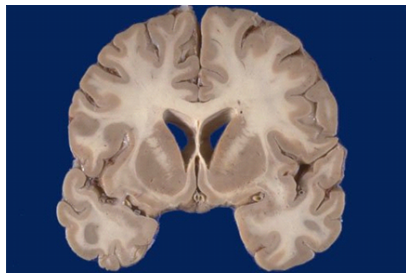
¿Qué son los ganglios basales?

Los trastornos en ganglios basales están muy asociados a trastornos motores, por lo tanto han sido asociados a esta función.

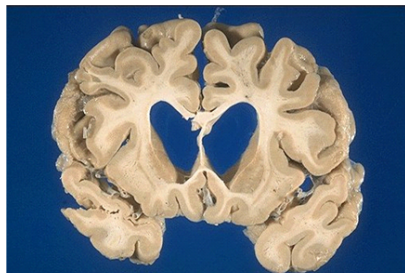
¿Qué son los ganglios basales?

Los trastornos en ganglios basales están muy asociados a trastornos motores, por lo tanto han sido asociados a esta función.

Ejemplo: En el Huntington hay degeneración del Striatum



WT

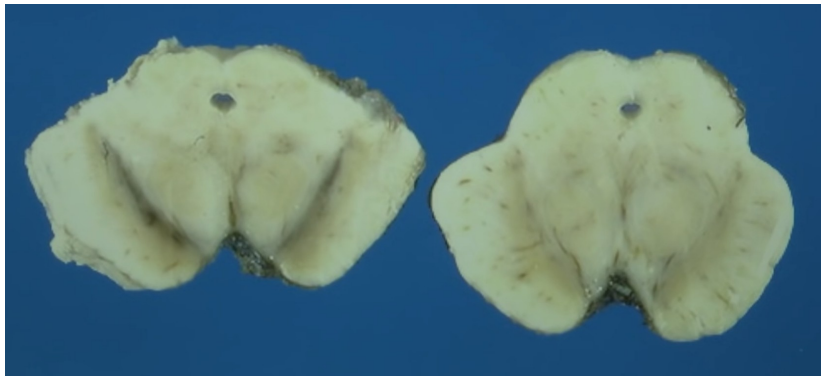


HD

¿Qué son los ganglios basales?

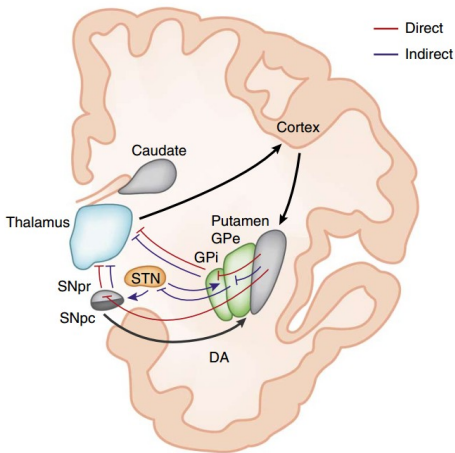
Los trastornos en ganglios basales están muy asociados a trastornos motores, por lo tanto han sido asociados a esta función.

Ejemplo: En el Parkinson hay muerte de neuronas de la Substantia Nigra pars reticulata



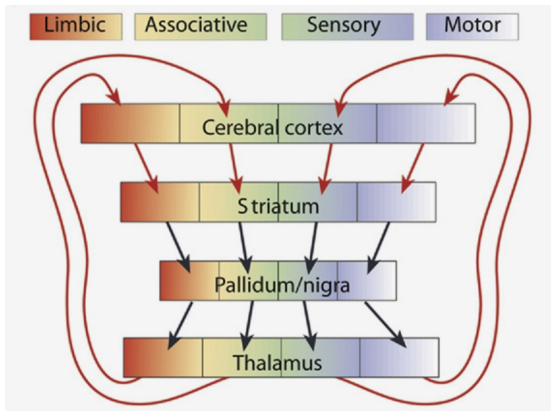
¿Qué son los ganglios basales?

Modelo clásico de GB propone rol en la iniciación y selección de movimientos. Se da mediante la competencia entre dos vías, la **vía directa** y **vía indirecta**



¿Qué son los ganglios basales?

Ganglios basales también están asociados a funciones y trastornos cognitivos. Reciben y envían proyecciones a casi toda la corteza



¿Qué son los ganglios basales?

La función de los ganglios basales es muy debatida

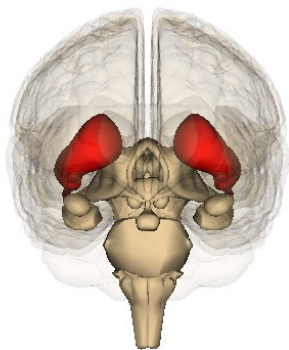
The Persistent Mystery of the Basal Ganglia's Contribution to Motor Control

Section 2

Fisiología y Anatomía

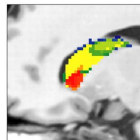
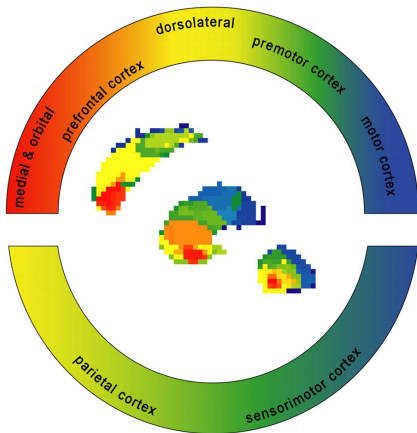
Núcleos de entrada: Striatum

El striatum está dividido en **núcleo caudado**, **núcleo putamen**

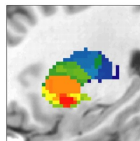


Núcleos de entrada: Striatum

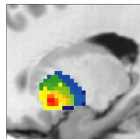
Recibe proyecciones excitatorias de la **corteza**. Tiene un marcado mapa cortical



Caudate



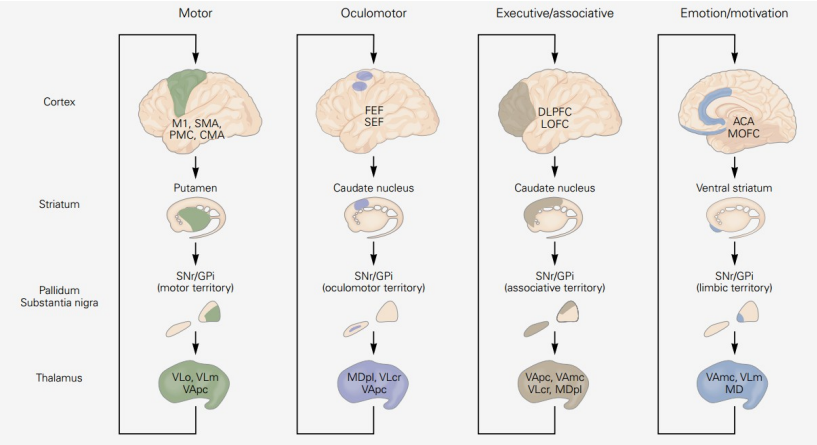
Putamen



Pallidum

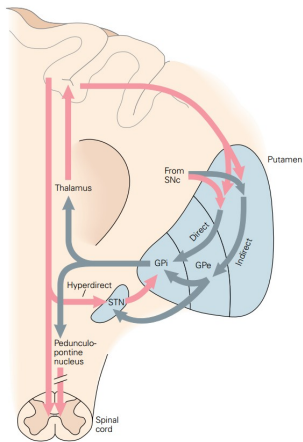
Núcleos de entrada: Striatum

Recibe proyecciones excitatorias de la **corteza**. Tiene un marcado mapa cortical



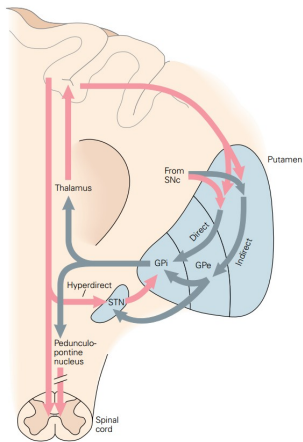
Núcleos de entrada: Striatum

Recibe proyecciones **dopaminérgicas** de la **Substantia Nigra pars compacta**. Tiene 2 tipos de neuronas: Las que tienen receptores de dopamina **D₁ excitatorios** (vía directa) o **D₂ inhibitorios** (vía indirecta)



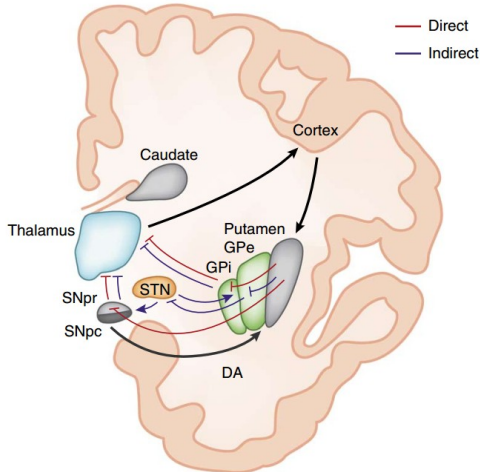
Núcleos de entrada: Striatum

Sus neuronas son principalmente inhibitorias. Proyectan al GPi y SNr (núcleos de salida) y al GPe (núcleo intermedio), a quienes inhibe



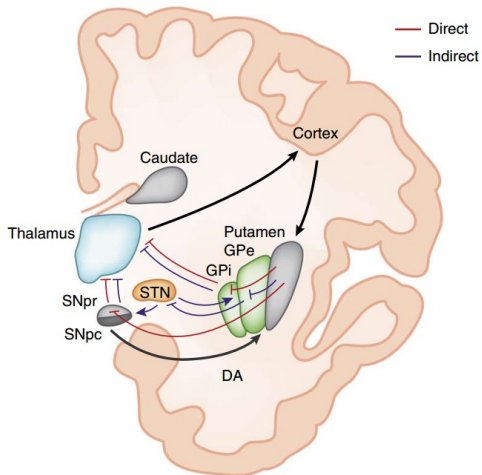
Núcleos de entrada: Striatum

Sus neuronas son principalmente inhibitorias. Proyectan al GPi y SNr (núcleos de salida) y al GPe (núcleo intermedio), a quienes inhibe



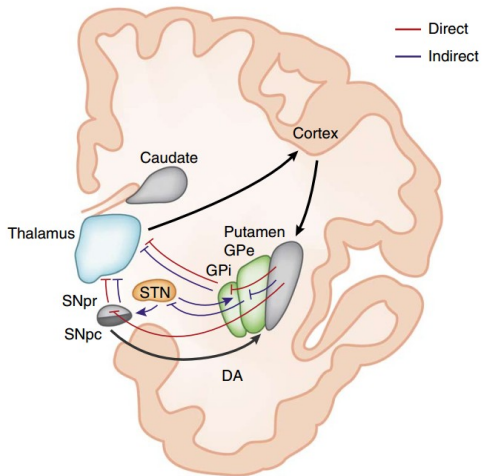
Núcleos de salida: GPi y SNr

Los **núcleos de salida GPi y SNr** tienen conectividad y función muy similares



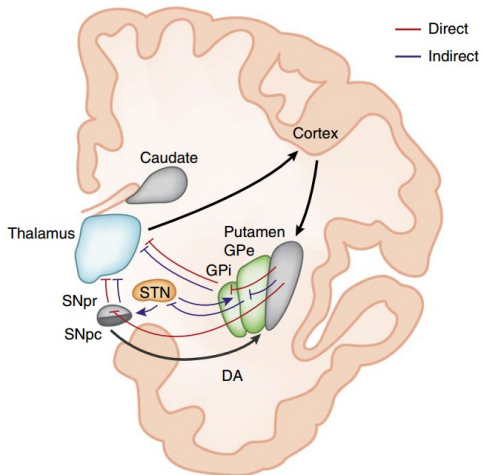
Núcleos de salida: GPi y SNr

Son inhibidos por la **vía directa** y activados por la vía **indirecta**. Mantienen una alta topografía.



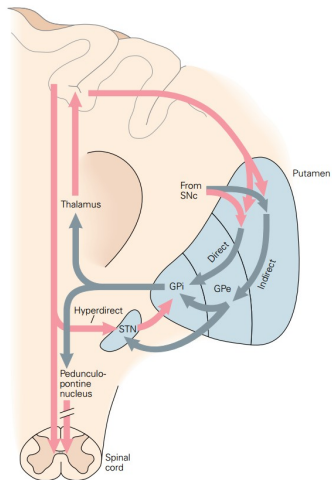
Núcleos de salida: GPi y SNr

Se componen de **neuronas GABAérgicas inhibitorias** con **alta tasa de descarga espontánea**. Proyectan al tálamo y núcleos del tronco encefálico



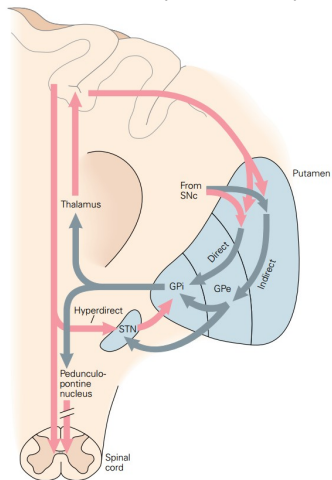
Núcleos intermedios: GPe, SNc, STN

El **GPe** recibe proyecciones inhibitorias del Striatum. Envía proyecciones GABAérgicas inhibitorias al GPi y al STN



Núcleos intermedios: GPe, SNc, STN

El **STN** recibe inhibitorias del GPe (vía indirecta) y excitatorias de corteza, tálamo y núcleos subtalámicos (vía hiperdirecta). Envía excitatorias a núcleos de salida (GPi y SNr)



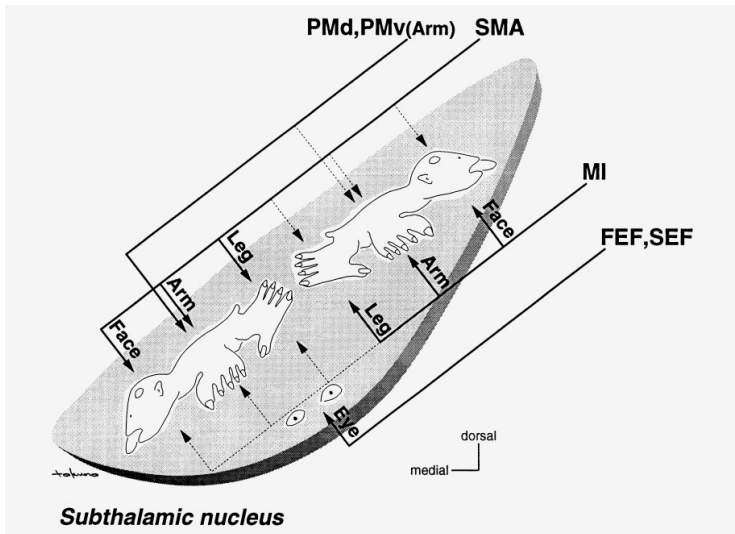
Núcleos intermedios: GPe, SNc, STN

El **STN** es el principal blanco en el tratamiento de estimulación cerebral para Parkinson



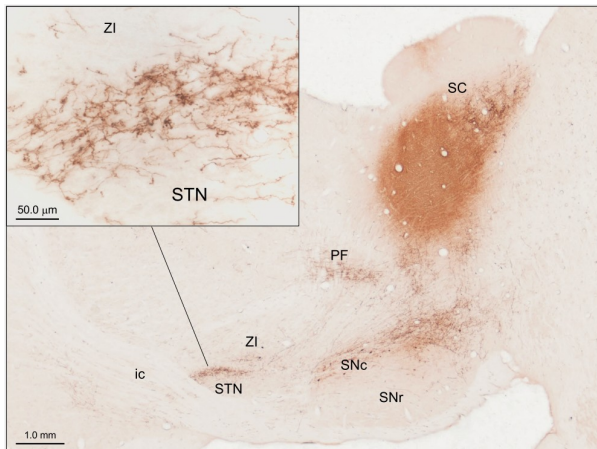
Núcleos intermedios: GPe, SNc, SNT

También tiene una alta topografía en sus entradas y salidas



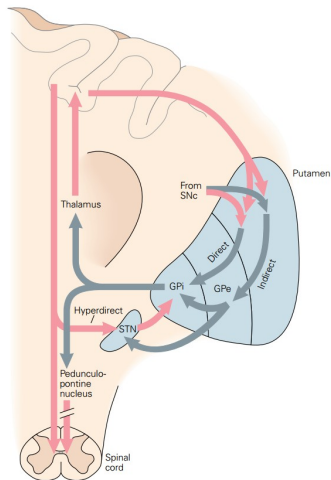
Núcleos intermedios: GPe, SNc, SNT

Ejemplo de experimento de marcado anterógrado. Se inyecta marcador que va por los axones que salen de un área. Se inyectó marcador en el colículo superior (SC) de roedor. Se marca STN



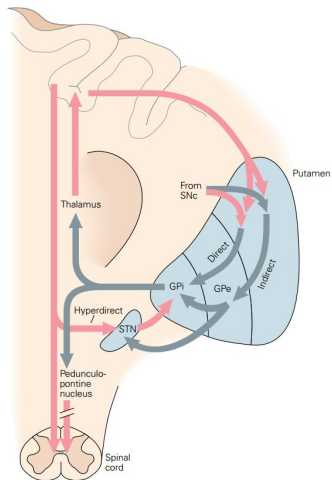
Núcleos intermedios: GPe, SNc, STN

La **SNc** tiene neuronas dopaminérgicas que inervan el Striatum.
Activa neuronas de la vía directa, inactiva a las de la indirecta

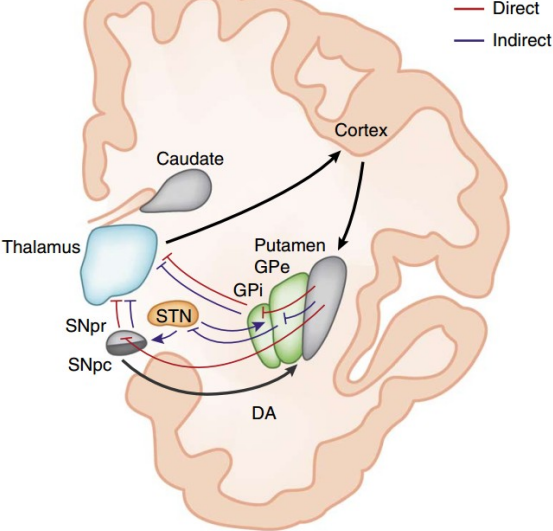


Núcleos intermedios: GPe, SNc, STN

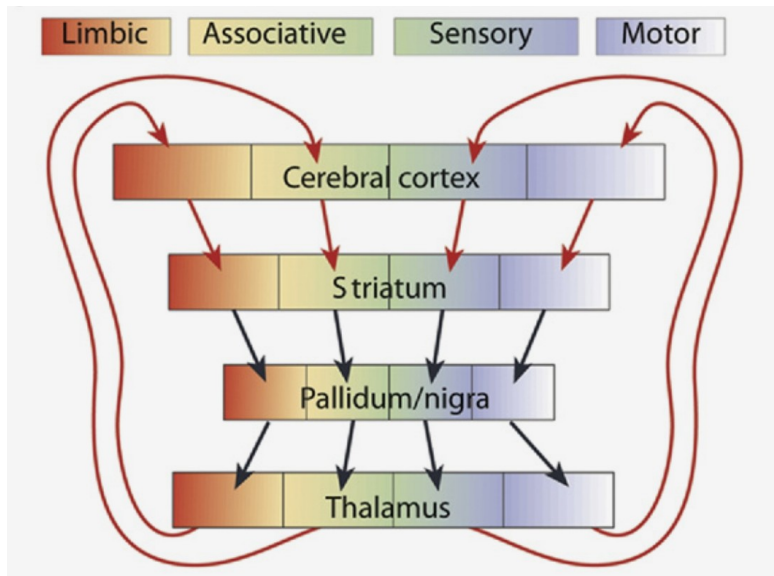
La SNc recibe proyecciones de diferentes lugares, entre ellos, el colículo superior



Repaso



Repaso



Section 3

Funciones y modelos

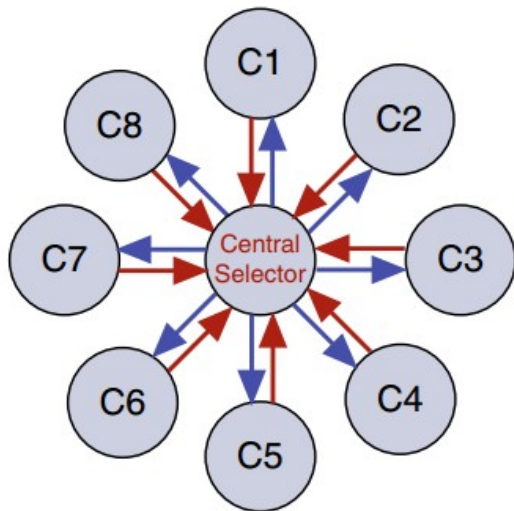
Funciones vinculadas a los ganglios basales

Varias funciones motoras se han relacionado a los ganglios basales:

- Inicializar y finalizar acciones
- Selección de acciones
- Aprendizaje por refuerzo
- Aprendizaje y almacenamiento de patrones motores
- Regulación del vigor de las acciones

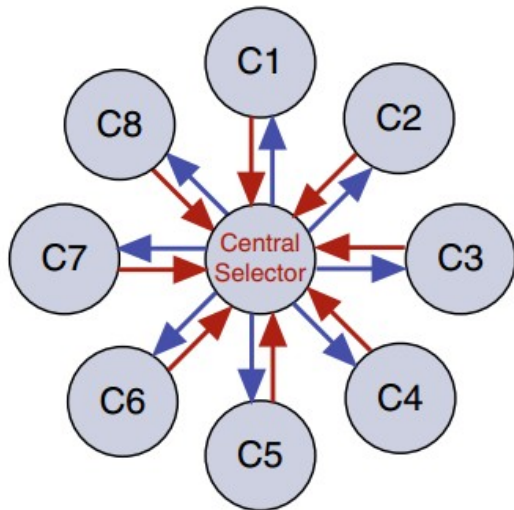
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

El modelo clásico plantea un rol en la selección e iniciación de movimientos, mediado por el balance entre la vía directa e indirecta



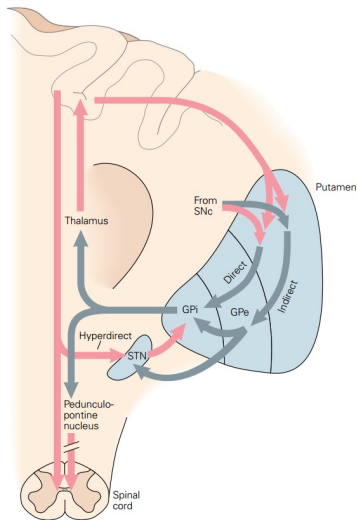
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

Constantemente tenemos diferentes motivaciones y diferentes posibles acciones que queremos realizar, un selector central de acciones elige cual de estas llevar a cabo



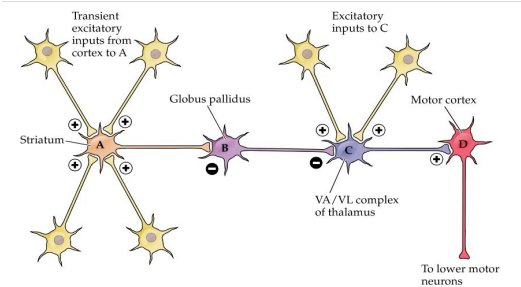
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

El modelo plantea que los GB actúan a modo de compuerta



Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

El modelo plantea que los GB actúan a modo de compuerta



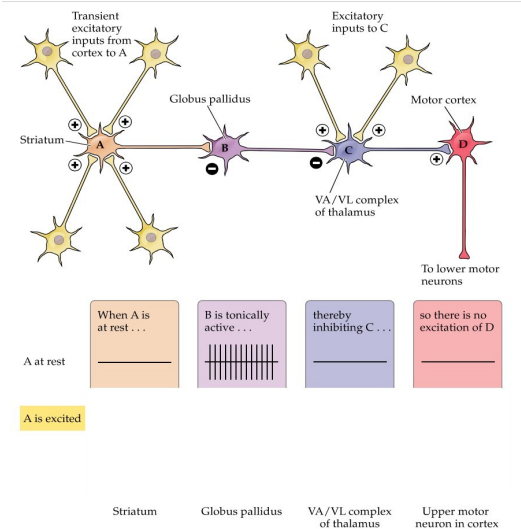
A at rest

A is excited

Striatum Globus pallidus VA/VL complex of thalamus Upper motor neuron in cortex

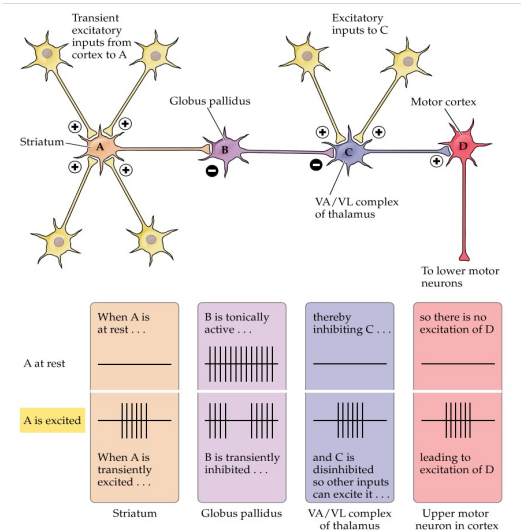
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

El modelo plantea que los GB actúan a modo de compuerta



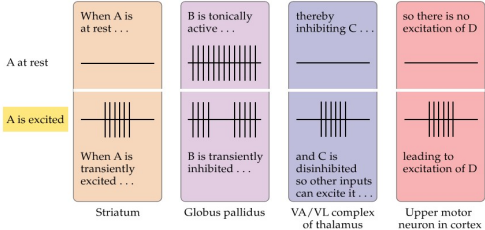
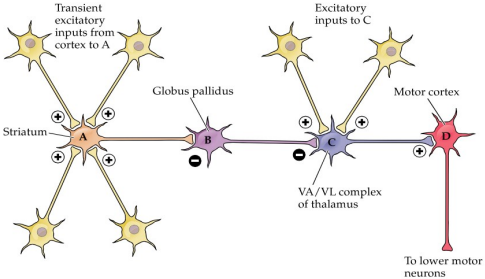
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

El modelo plantea que los GB actúan a modo de compuerta



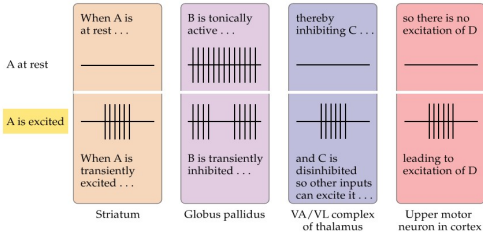
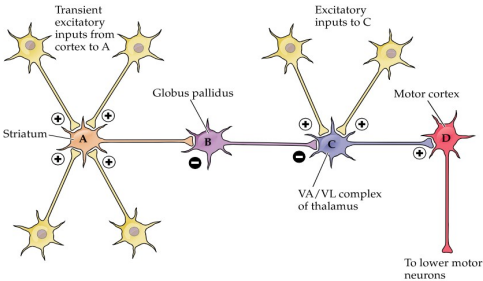
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

La activación de la vía directa por la corteza desinhibiría/excitaría a la corteza mediante la vía directa



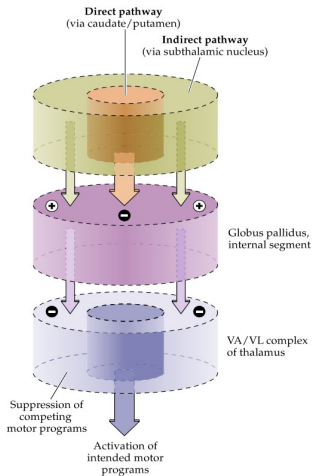
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

Las acciones a realizarse en la corteza tienen que competir para que se les abra la compuerta



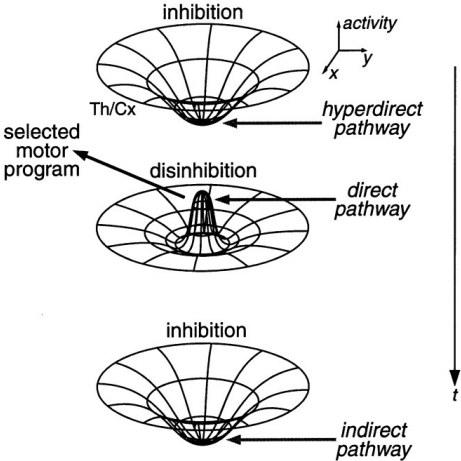
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

Este modelo propone una configuración de centro excitatorio y periferia inhibitoria en los GB, que ayudaría a seleccionar un movimiento e inhibir los otros



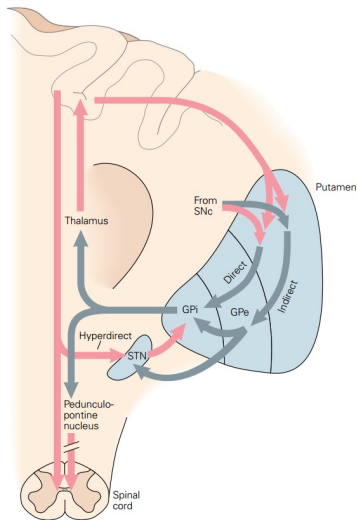
Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

También hay un aspecto temporal, donde puede ser relevante la vía hiperdirecta



Modelo clásico: Vía directa e indirecta, selección de acciones

Como la dopamina afecta diferente a las dos vías, puede modular el grado de 'activación' de la corteza



Evidencia experimental del modelo clásico

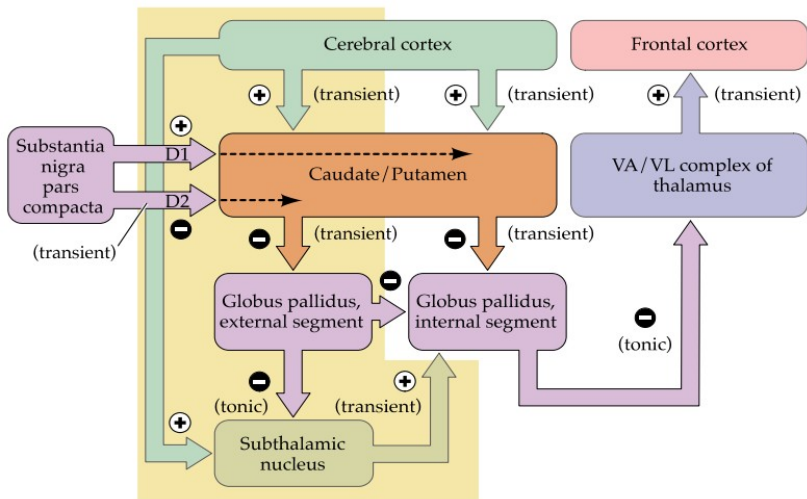
Hay evidencia experimental a favor del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo clásico logra explicar algunos aspectos de patologías de los GB
- Se ha observado que la iniciación de algunos movimientos está correlacionada con disminución en actividad de la salida de los GB
- Estudios optogenéticos en ratones, que permiten manipulación fina de las vías mostraron los resultados esperados

Evidencia experimental del modelo clásico

En el Parkinson mueren neuronas dopaminérgicas, según el modelo esto generaría menos movimiento

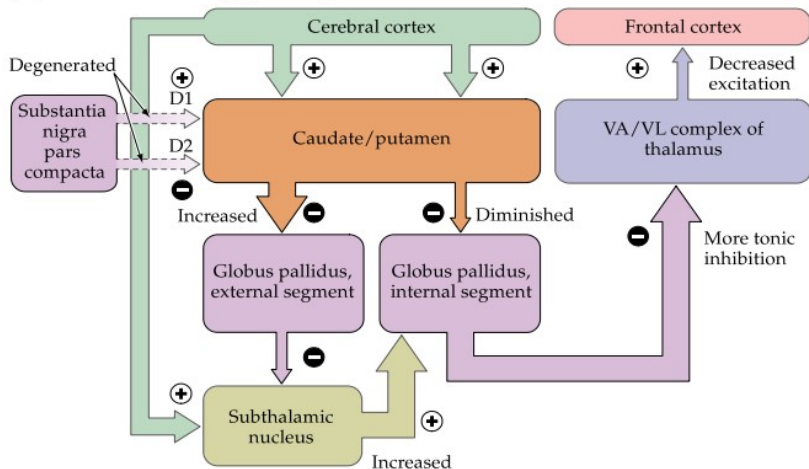
(B) Indirect and direct pathways



Evidencia experimental del modelo clásico

En el Parkinson mueren neuronas dopaminérgicas, según el modelo esto generaría menos movimiento

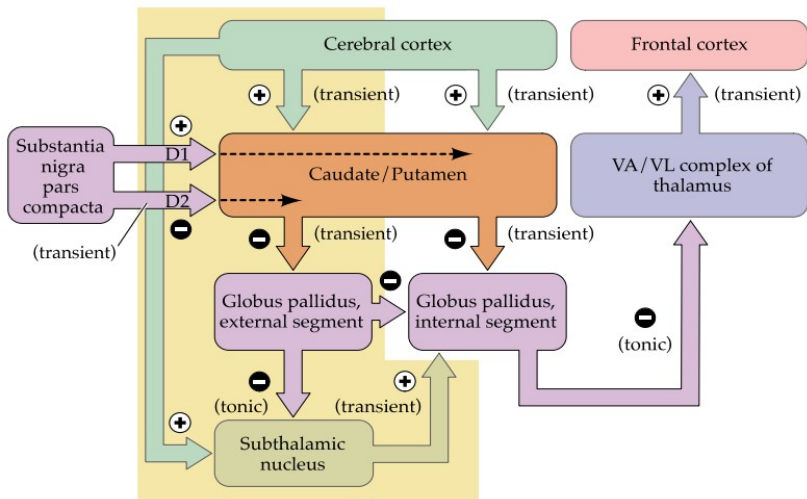
(A) Parkinson's disease (hypokinetic)



Evidencia experimental del modelo clásico

En Huntington se degenera parte del Striatum, según el modelo esto aumentaría el movimiento

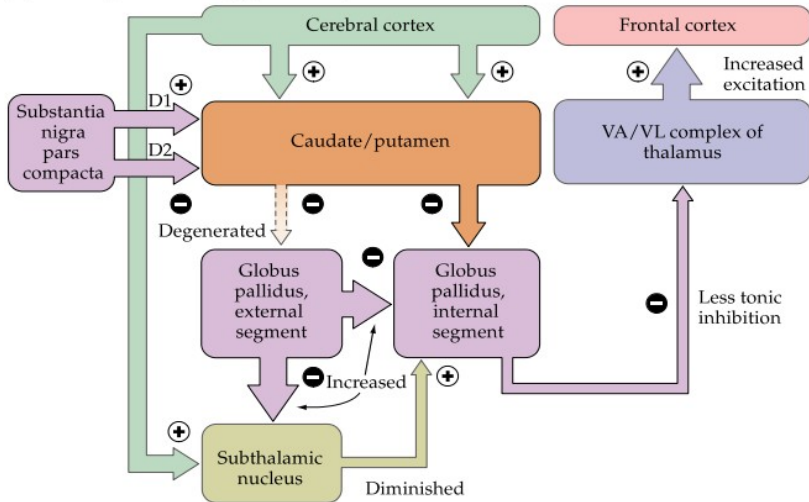
(B) Indirect and direct pathways



Evidencia experimental del modelo clásico

En Huntington se degenera parte del Striatum, según el modelo esto aumentaría el movimiento

(B) Huntington's disease (hyperkinetic)



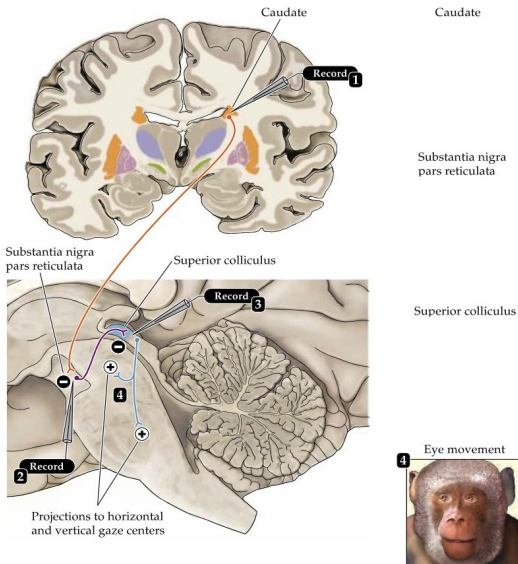
Evidencia experimental del modelo clásico

Hay evidencia experimental a favor del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo clásico logra explicar algunos aspectos de patologías de los GB
- Se ha observado que la iniciación de algunos movimientos está correlacionada con disminución en actividad de la salida de los GB
- Estudios optogenéticos en ratones, que permiten manipulación fina de las vías mostraron los resultados esperados

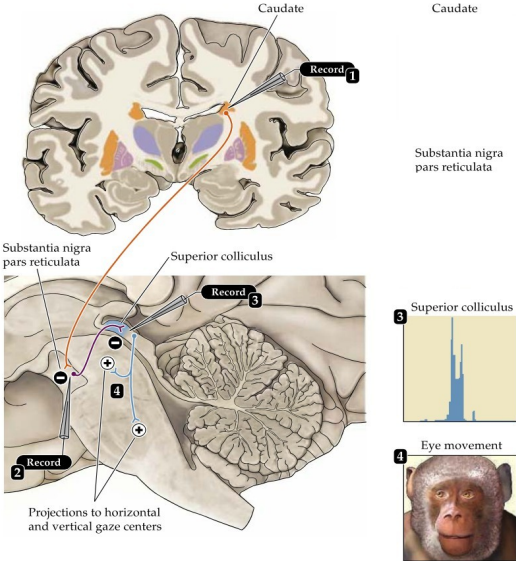
Evidencia experimental del modelo clásico

El modelo predice que un movimiento estaría asociado a menor descarga de los núcleos de salida



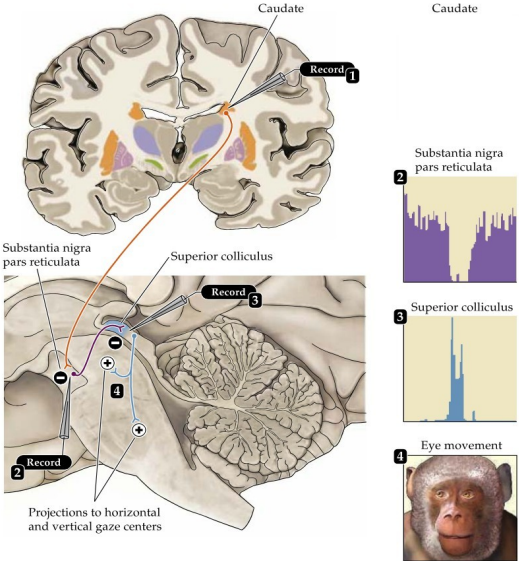
Evidencia experimental del modelo clásico

El modelo predice que un movimiento estaría asociado a menor descarga de los núcleos de salida



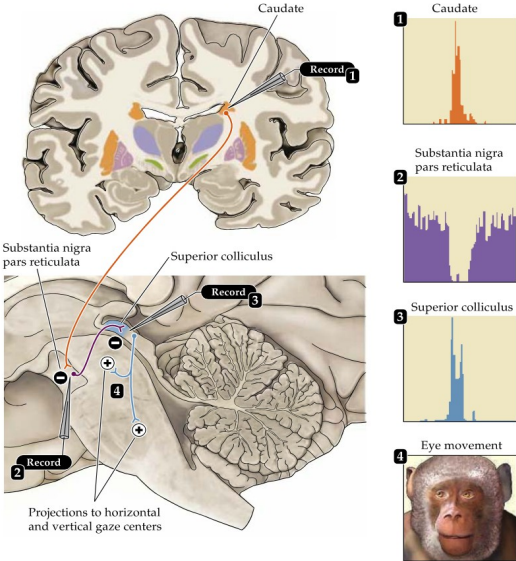
Evidencia experimental del modelo clásico

El modelo predice que un movimiento estaría asociado a menor descarga de los núcleos de salida



Evidencia experimental del modelo clásico

El modelo predice que un movimiento estaría asociado a menor descarga de los núcleos de salida



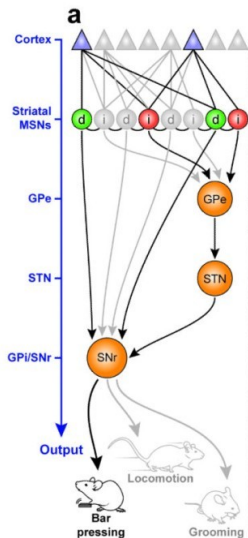
Evidencia experimental del modelo clásico

Hay evidencia experimental a favor del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo clásico logra explicar algunos aspectos de patologías de los GB
- Se ha observado que la iniciación de algunos movimientos está correlacionada con disminución en actividad de la salida de los GB
- Estudios optogenéticos en ratones, que permiten manipulación fina de las vías mostraron los resultados esperados

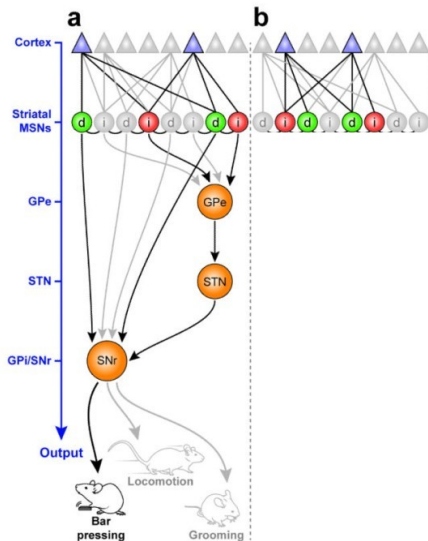
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



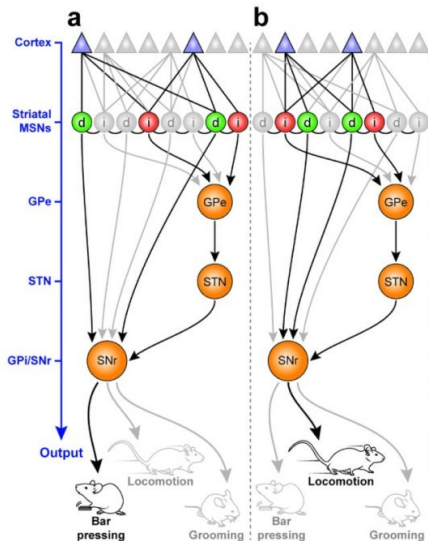
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



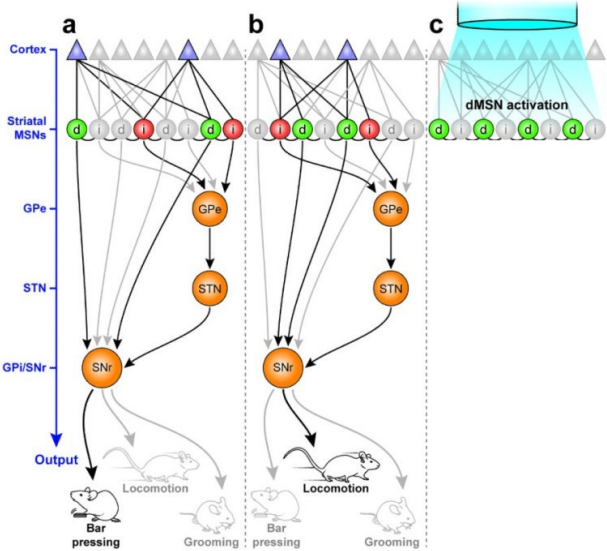
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



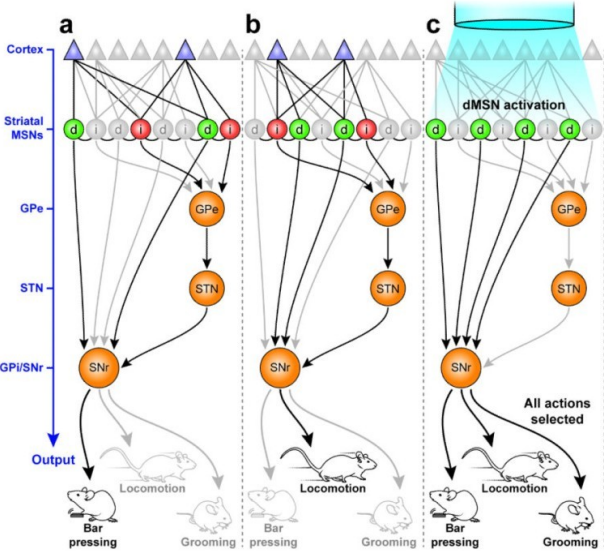
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



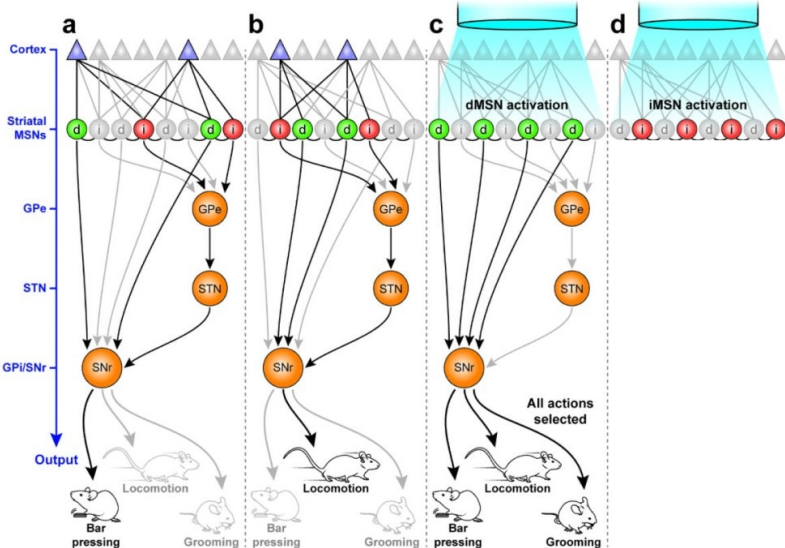
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



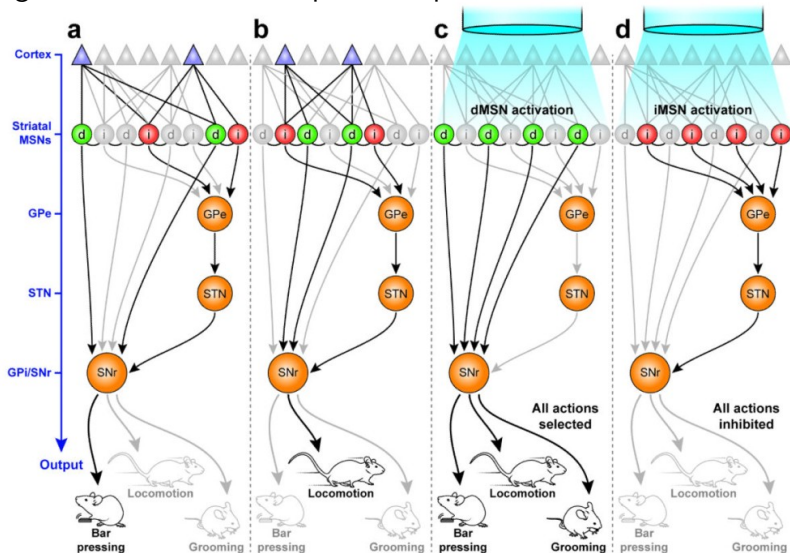
Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



Evidencia experimental del modelo clásico

La activación de la vía directa o indirecta por separado en ratones genera efectos como los predichos por el modelo



Evidencia experimental del modelo clásico

También hay evidencia experimental en contra del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo centro periferia no es respaldado por la anatomía, la vía indirecta no parece establecer conexiones más difusas que la directa
- En ambos Parkinson y patologías hiperkinéticas ayuda tanto lesionar el GPi como estimularlo
- La activación del Globus Pallidus parece darse demasiado tarde para estar seleccionando movimientos
- Varios otros resultados experimentales

Evidencia experimental del modelo clásico

También hay evidencia experimental en contra del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo centro periferia no es respaldado por la anatomía, la vía indirecta no parece establecer conexiones más difusas que la directa
- En ambos Parkinson y patologías hiperkinéticas ayuda tanto lesionar el GPi como estimularlo
- La activación del Globus Pallidus parece darse demasiado tarde para estar seleccionando movimientos
- Varios otros resultados experimentales

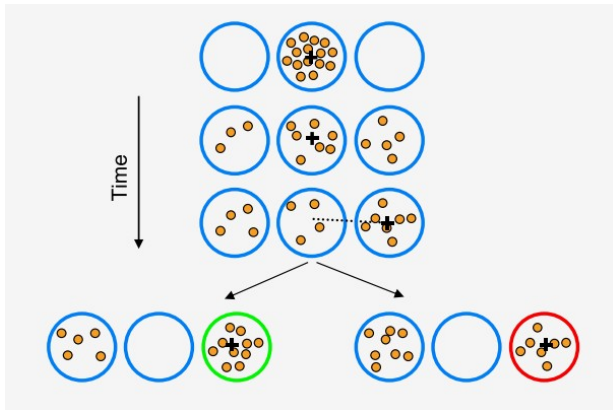
Evidencia experimental del modelo clásico

También hay evidencia experimental en contra del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo centro periferia no es respaldado por la anatomía, la vía indirecta no parece establecer conexiones más difusas que la directa
- En ambos Parkinson y patologías hiperkinéticas ayuda tanto lesionar el GPi como estimularlo
- La activación del Globus Pallidus parece darse demasiado tarde para estar seleccionando movimientos
- Varios otros resultados experimentales

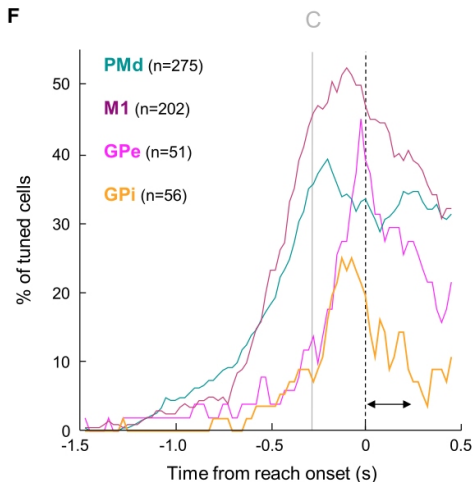
Evidencia experimental del modelo clásico

En esta tarea se van moviendo las pelotas a derecha o izquierda. El animal tiene que tomar una decisión de cual va a tener más pelotas. Se registra actividad de diferentes áreas motoras, para ver cual tiene mayor relación con la decisión.



Evidencia experimental del modelo clásico

Línea punteada vertical muestra el inicio del movimiento, la gris el momento de decisión del mono. Las líneas coloreadas muestran cuanta información de la decisión final hay en cada área a lo largo del tiempo. El globus pallidus apenas se comenzó a activar cuando ya se tomó la decisión del movimiento.



Evidencia experimental del modelo clásico

También hay evidencia experimental en contra del modelo clásico de los Ganglios Basales:

- El modelo centro periferia no es respaldado por la anatomía, la vía indirecta no parece establecer conexiones más difusas que la directa
- En ambos Parkinson y patologías hiperkinéticas ayuda tanto lesionar el GPi como estimularlo
- La activación del Globus Pallidus parece darse demasiado tarde para estar seleccionando movimientos
- Varios otros resultados experimentales

Modelo de aprendizaje por refuerzo

- El aprendizaje por refuerzo se basa en la utilización de recompensas y castigos para aprender qué acciones son favorables en qué situaciones
- Involucra intentar maximizar las recompensas reforzando las acciones que llevan a las mismas
- Las neuronas dopaminérgicas que proyectan al striatum se activan ante recompensas inesperadas (reward prediction error). Pueden ser señal de aprendizaje
- Dado que el striatum recibe información de casi toda la corteza y participa del control de las acciones, es un lugar apropiado para realizar aprendizaje por refuerzo
- En este marco también se ha vinculado a los GB con el aprendizaje de secuencias complejas de movimientos que realizamos de forma automática.

Modelo de aprendizaje por refuerzo

- El aprendizaje por refuerzo se basa en la utilización de recompensas y castigos para aprender qué acciones son favorables en qué situaciones
- Involucra intentar maximizar las recompensas reforzando las acciones que llevan a las mismas
- Las neuronas dopaminérgicas que proyectan al striatum se activan ante recompensas inesperadas (reward prediction error). Pueden ser señal de aprendizaje
- Dado que el striatum recibe información de casi toda la corteza y participa del control de las acciones, es un lugar apropiado para realizar aprendizaje por refuerzo
- En este marco también se ha vinculado a los GB con el aprendizaje de secuencias complejas de movimientos que realizamos de forma automática.

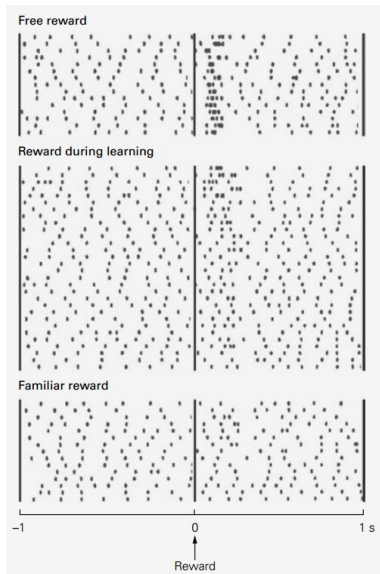
Modelo de aprendizaje por refuerzo

- El aprendizaje por refuerzo se basa en la utilización de recompensas y castigos para aprender qué acciones son favorables en qué situaciones
- Involucra intentar maximizar las recompensas reforzando las acciones que llevan a las mismas
- Las neuronas dopaminérgicas que proyectan al striatum se activan ante recompensas inesperadas (reward prediction error). Pueden ser señal de aprendizaje
- Dado que el striatum recibe información de casi toda la corteza y participa del control de las acciones, es un lugar apropiado para realizar aprendizaje por refuerzo
- En este marco también se ha vinculado a los GB con el aprendizaje de secuencias complejas de movimientos que realizamos de forma automática.

Modelo de aprendizaje por refuerzo

Actividad de neurona dopaminérgica ante presentación de una recompensa (cada fila muestra un ensayo distinto).

Arriba: la recompensa se empieza a dar de forma inesperada. **Medio:** El animal comienza a aprender cuándo viene la recompensa, disminuye activación. **Abajo:** El animal ya sabe cuándo viene la recompensa, no se activa la neurona dopaminérgica.



Modelo de aprendizaje por refuerzo

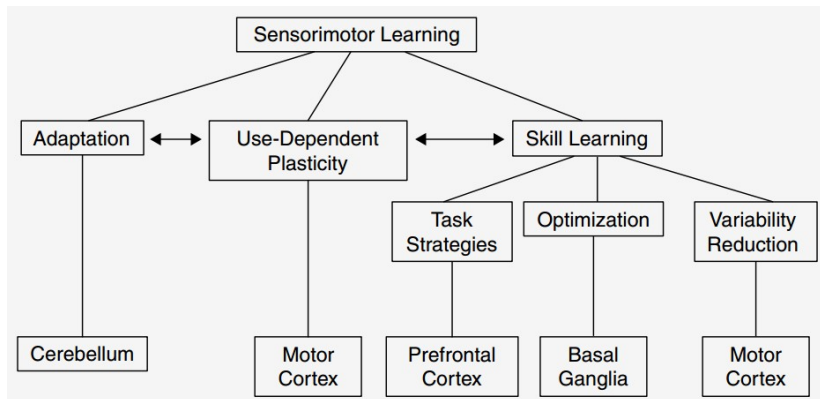
- El aprendizaje por refuerzo se basa en la utilización de recompensas y castigos para aprender qué acciones son favorables en qué situaciones
- Involucra intentar maximizar las recompensas reforzando las acciones que llevan a las mismas
- Las neuronas dopaminérgicas que proyectan al striatum se activan ante recompensas inesperadas (reward prediction error). Pueden ser señal de aprendizaje
- Dado que el striatum recibe información de casi toda la corteza y participa del control de las acciones, es un lugar apropiado para realizar aprendizaje por refuerzo
- En este marco también se ha vinculado a los GB con el aprendizaje de secuencias complejas de movimientos que realizamos de forma automática.

Modelo de aprendizaje por refuerzo

- El aprendizaje por refuerzo se basa en la utilización de recompensas y castigos para aprender qué acciones son favorables en qué situaciones
- Involucra intentar maximizar las recompensas reforzando las acciones que llevan a las mismas
- Las neuronas dopaminérgicas que proyectan al striatum se activan ante recompensas inesperadas (reward prediction error). Pueden ser señal de aprendizaje
- Dado que el striatum recibe información de casi toda la corteza y participa del control de las acciones, es un lugar apropiado para realizar aprendizaje por refuerzo
- En este marco también se ha vinculado a los GB con el aprendizaje de secuencias complejas de movimientos que realizamos de forma automática.

Aprendizaje por refuerzo

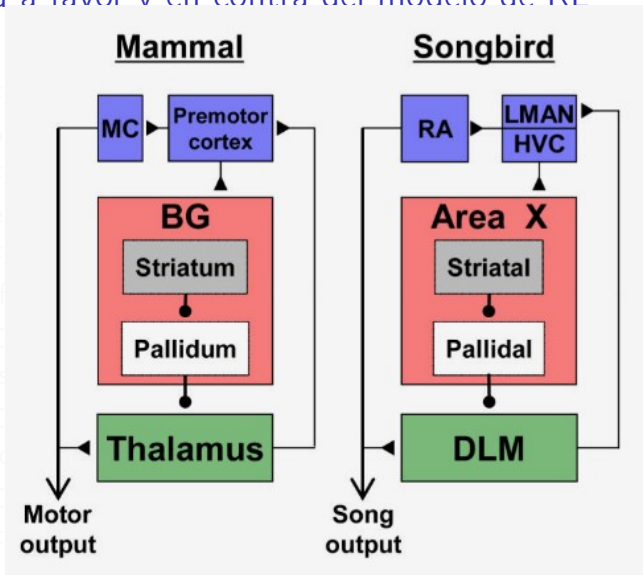
Hay diferentes componentes al aprendizaje motor. Hay hipótesis de a qué función está vinculada cada área.



Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

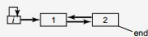
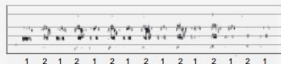
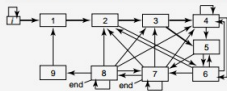
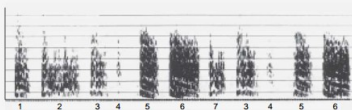
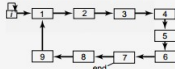
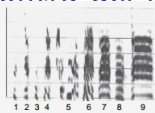
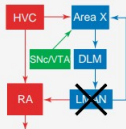
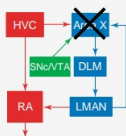
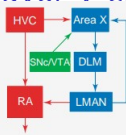
- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor v en contra del modelo de RL



Evidencia a favor y en contra del modelo de RI

- (Favor complejo)
- (Favor de la p)
- (Favor refuerzo)
- (Contr respon)
- (Contr recomp)
- (Contr ocurr)



Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- **(Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)**
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

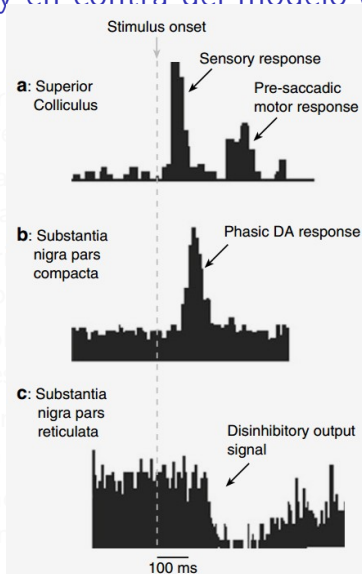
- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- **(Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas**
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- **(Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces**
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje de los complejos parámetros de movimiento parece depender de la presencia de la recompensa
- (Favor) Experimentos muestran que la dopamina (al igual que la palanca) responde a errores de predicción de recompensas
- (Contra) Se observa que las neuronas dopaminérgicas también responden antes de la recompensa
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas también responden antes de la recompensa
- (Contra) La actividad de las neuronas dopaminérgicas puede haber ocurrido en un momento anterior a la misma



Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Evidencia a favor y en contra del modelo de RL

- (Favor) El aprendizaje y utilización de patrones de movimiento complejos parece depender del striatum
- (Favor) La plasticidad neuronal en striatum parece depender de la presencia de dopamina
- (Favor) Experimentos clásicos mostrando que la dopamina refuerza comportamientos (ej. raton apretando palanca)
- (Contra) Se observó que las neuronas dopaminérgicas también responden a estímulos neutrales, además de recompensas
- (Contra) Las neuronas dopaminérgicas responden antes de la recompensa a veces
- (Contra) La acción que llevó a una recompensa puede haber ocurrido en un amplio rango de tiempo previo a la misma

Almacenamiento de movimientos complejos en los GB

Se propone que las secuencias de movimientos complejos se almacenan en los GB, permitiendo una representación más compacta

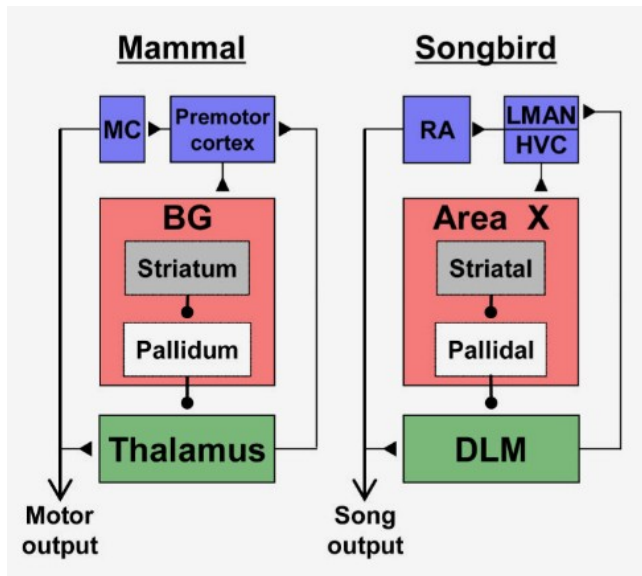
- (F) Hay experimentos que muestran que los GB son necesarios para aprender y ejecutar secuencias complejas de movimientos
- (C) Hay experimentos que muestran que la inactivación de la salida de los GB no afecta especialmente a las secuencias de movimientos aprendidas

Almacenamiento de movimientos complejos en los GB

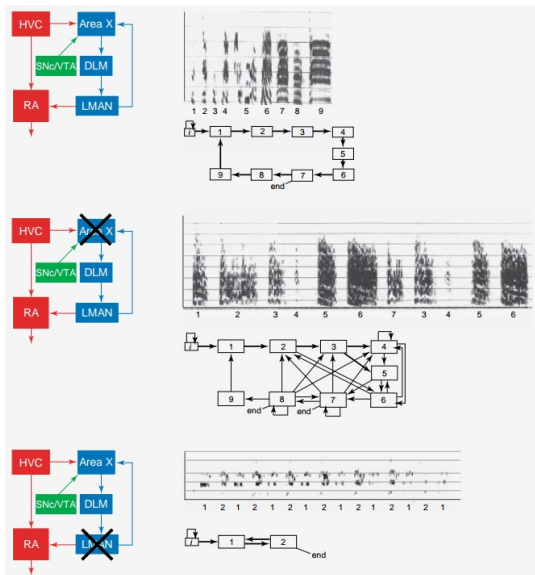
Se propone que las secuencias de movimientos complejos se almacenan en los GB, permitiendo una representación más compacta

- (F) Hay experimentos que muestran que los GB son necesarios para aprender y ejecutar secuencias complejas de movimientos
- (C) Hay experimentos que muestran que la inactivación de la salida de los GB no afecta especialmente a las secuencias de movimientos aprendidas

Almacenamiento de movimientos complejos en los GB



Almacenamiento de movimientos complejos en los GB

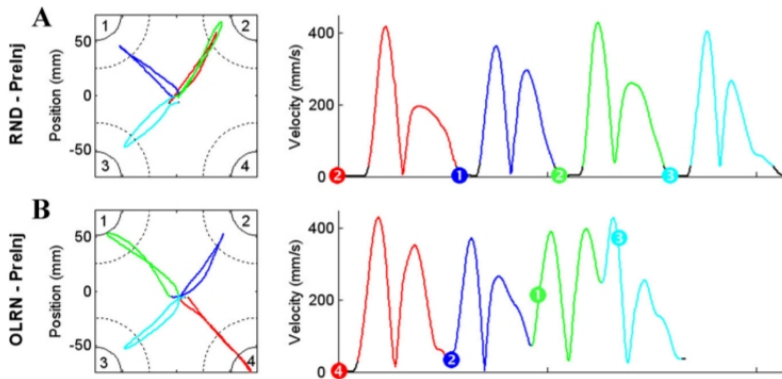


Almacenamiento de movimientos complejos en los GB

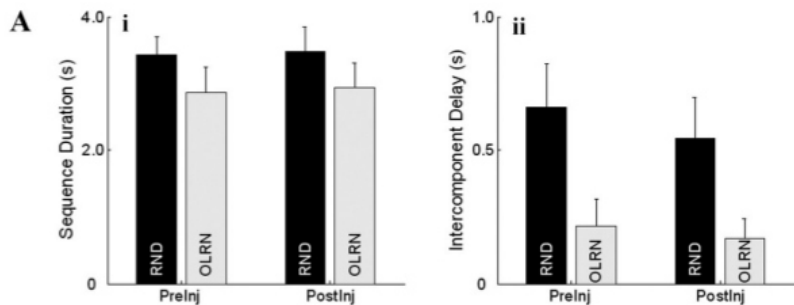
Se propone que las secuencias de movimientos complejos se almacenan en los GB, permitiendo una representación más compacta

- (F) Hay experimentos que muestran que los GB son necesarios para aprender y ejecutar secuencias complejas de movimientos
- (C) Hay experimentos que muestran que la inactivación de la salida de los GB no afecta especialmente a las secuencias de movimientos aprendidas

Almacenamiento de movimientos complejos en los GB



Almacenamiento de movimientos complejos en los GB



The Persistent Mystery of the Basal Ganglia's Contribution to Motor Control

Fin

Referencias

- Kandel 5ta edición, capítulo 43
- Purves 5ta edición, capítulo 18
- Lanciego, J.L. et.al. (2012). *Functional Neuroanatomy of the Basal Ganglia*
- Calabresi, P. et.al. (2014). *Direct and indirect pathways of basal ganglia: a critical reappraisal*
- Redgrave, P. et.al. (2011). *Functional properties of the basal ganglia's re-entrant loop architecture: selection and reinforcement*
- Nambu, A. (2002). et.al. *Functional significance of the cortico-subthalamo-pallidal 'hyperdirect' pathway*
- Thura, D. et.al. (2017). *The basal ganglia do not select reach targets but control the urgency of commitment*
- Redgrave, P. et.al.(2013) *The role of the basal ganglia in discovering novel actions*
- Doupe, A. J. et.al. (2005). *Birdbrains could teach basal ganglia research a new song*
- Friend D.M et.al. (2014). *Working together: basal ganglia pathways in action and selection*
- Estas diapositivas vienen acompañadas de notas específicas para las mismas, elaboradas con estas referencias.