



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**CODIFICACIÓN DE LA AMPLITUD DE ESTÍMULOS
VIBRO-TÁCTILES EN LAS CORTEZAS
SOMATOSENSORIALES PRIMARIA Y SECUNDARIA
DEL MONO RHESUS**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G A
P R E S E N T A :**

MÓNICA DAFNE GARCÍA GRANADOS



**DIRECTOR DE TESIS:
ING. ADRIÁN HERNÁNDEZ ALVA**

2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

García
Granados
Mónica Dafne
56 22 57 40
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302076273

2. Datos del tutor

Ing.
Adrián
Hernández
Alva

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Rocío
Salceda
Sacanelles

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Verónica
Monroy
Martínez

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Clara
Esquivel
Huesca

6. Datos del sinodal 4

M. en IBB.
Antonio Paulino
Zainos
Rosales

7. Datos del trabajo escrito

Codificación de la amplitud de estímulos vibro-táctiles en las cortezas somatosensoriales primaria y secundaria del mono Rhesus
50 p
2009

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el laboratorio del Dr. Ranulfo Romo, en el Instituto de Fisiología Celular de la UNAM. Dr. Romo, muchas gracias por permitirme aprender la disciplina y el valor de la investigación científica de calidad.

Al Ing. Adrián Hernández por dirigir este trabajo, por sus múltiples enseñanzas, motivación y apoyo incondicional para la realización y finalización de esta tesis.

A la Dra. Verónica Monroy, a la Dra. Clara Esquivel, a la Dra. Rocío Salceda y al M. en IBB. Antonio Zainos por su tiempo, y por sus valiosas correcciones.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis está dedicada a mi familia: Jesús, Lucía, Israel y Silvia. Especialmente a mis padres, porque siempre me brindaron confianza y apoyo. Aquí está el fruto de sus esfuerzos, los amo.

A mi, porque pude consolidar este primer logro y porque estoy segura de que vendrán más.

A Esteban, porque juntos no solo compartimos un profundo amor, sino también un motivante interés intelectual. ¡A tu lado soy muy feliz!

A mis compañeros del laboratorio: Zainos, Adrián, Manuel, Esteban, Vero, Luis, Liliana, Yuri, Rogelio y el Sr. Sergio. Porque de cada uno aprendí muchas cosas, porque todos han quedado sellados en mi vida. Muchas gracias por toda su ayuda.

A mi Sócratito, un mono muy gritón, te quiero mucho y aunque no sepas leer, jajaja, también te quiero dedicar esta tesis, “¡sin monkey...no hay experimento!”.

A mis amigos: Zainitos por tu buen humor, y por casi dos años de platicas interesantes; Roxana, por permitirme ser parte de tu vida, por ser mi confidente; Adrián, porque estuviste en un momento crucial en mi vida, gracias por tu ayuda incondicional; Manuelito, porque contigo me divierto muchísimo y por transmitirme el interés por el conocimiento; Vero, porque te admiro y por tus críticas constructivas; Lety, porque formaste parte de mi sufrimiento en el examen de idioma, ¡bien!; y Erick, porque hablas mucho y llegaste a mover mis intereses profesionales.

Y a todos, gracias por tener paciencia y soportar mi carácter.

ÍNDICE

1	RESUMEN	2
2	INTRODUCCIÓN	2
2.1	¿POR QUÉ ESTUDIAR EL SISTEMA SOMATOSENSORIAL? Y ¿CUÁLES SON LAS VENTAJAS DE UTILIZARLO COMO UN MODELO DE ESTUDIO?	3
3	ANTECEDENTES	4
3.1	ANATOMÍA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL DE PRIMATES	4
3.2	RUTA ANATÓMICA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL	6
3.3	LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL PRIMARIA (S1)	9
3.3.1	Anatomía y citoarquitectura en la S1	9
3.3.2	Conectividad	11
3.3.3	Electrofisiología	12
3.3.4	Campos receptivos	12
3.3.5	Representación corporal	13
3.4	LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL SECUNDARIA (S2)	13
3.4.1	Anatomía y citoarquitectura en la S2	13
3.4.2	Conectividad	14
3.4.3	Electrofisiología	14
3.4.4	Campos receptivos	15
3.4.5	Representación corporal	15
3.5	ESTUDIOS ELECTROFISIOLÓGICOS SOBRE PERCEPCIÓN DE ESTÍMULOS VIBRO-TÁCTILES	16
3.5.1	Representación de estímulos táctiles en la S1	17
3.5.2	Representación de estímulos táctiles en la S2	18
3.6	RELACIÓN ENTRE LA CONDUCTA Y LA ACTIVIDAD NEURONAL	19
3.6.1	Estudios previos sobre la codificación de la amplitud en el sistema somatosensorial	21
4	OBJETIVOS	22
5	HIPÓTESIS	22
6	MATERIALES Y MÉTODOS	23
6.1	ENTRENAMIENTO DE UN MONO RHESUS EN LA TAREA DE CATEGORIZACIÓN	23
6.2	CIRUGÍA	25
6.3	SESIONES DE REGISTRO ELECTROFISIOLÓGICO	25
6.4	ANÁLISIS DE DATOS	25
7	RESULTADOS	31
8	DISCUSIÓN	42
9	CONCLUSIÓN	45
10	REFERENCIAS	47

1 RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la participación de neuronas individuales en las cortezas somatosensoriales primaria (S1) y secundaria (S2) en la percepción de la amplitud de estímulos vibro-táctiles. Para este propósito se utilizó un primate subhumano, (mono Rhesus, *Macaca mulatta*), que aprendió una tarea de categorización de amplitudes de estímulos vibro-táctiles. El animal ejecutó esta tarea oprimiendo con la mano derecha uno de dos botones, para indicar si la amplitud del estímulo que se aplicó sobre la piel glabra de uno de los dedos de la mano izquierda, correspondía a una categoría alta o a una baja. Se presentaron doce amplitudes en el rango de 20 a 80 micras (μm), en pasos de 6 micras. Se estimó la capacidad perceptiva del sujeto obteniendo curvas psicofísicas. Simultáneamente, en las cortezas somatosensoriales primaria (S1) y secundaria (S2), se realizaron registros extracelulares durante la realización de la tarea. Se registraron 119 neuronas en la S1, de las cuales 93 neuronas, modularon su tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo; 71 neuronas clasificadas como de adaptación rápida (AR) y 22 neuronas clasificadas como de adaptación lenta (AL). En el área S2 se registraron 63 neuronas, de las cuales 22 neuronas modularon su tasa de disparo en función del estímulo. El análisis de neuronas individuales, reveló que el 12 % de las neuronas en la S1 y el 9% de las neuronas en la S2, pudieron explicar la capacidad perceptiva del sujeto, mediante la comparación de curvas neurométricas y psicométricas.

2 INTRODUCCIÓN

La percepción es el proceso cognitivo que nos permite formar una representación de la realidad del medio externo que nos rodea. El proceso perceptual involucra: 1) recibir información proveniente de la energía (estímulos), que se encuentra en el medio externo, 2) para que esta información sea útil al organismo, es necesaria la presencia de órganos sensoriales con estructuras nerviosas especializadas, llamadas receptores, que tienen como función registrar los diferentes atributos físicos de los estímulos sensoriales¹, tales como: la modalidad, el lugar, la intensidad y el patrón temporal (Mountcastle, 1980), 3) mediante la transducción de esta energía en potenciales de acción se generan uno o varios códigos neuronales en el sistema nervioso central, esa información se distribuye hacia áreas especializadas en cada sensación, y 4) finalmente, la información es interpretada e integrada con la experiencia y puede originar respuestas motoras apropiadas hacia las diferentes situaciones ambientales, favoreciendo la adaptación y supervivencia del organismo.

¹ Un estímulo sensorial, se define como los diferentes patrones espacio- temporales que tiene la energía.

Uno de los objetivos de las neurociencias es establecer cómo la actividad neuronal da origen a un proceso perceptual. Para cumplir con lo anterior, el estudio de la representación de las propiedades físicas de los estímulos sensoriales en el sistema nervioso es fundamental. A través de proyectos de investigación de esta área, muchos laboratorios alrededor del mundo intentan establecer que poblaciones de neuronas tienen la función de representar los atributos de los estímulos que inciden sobre nosotros, así como a explicar la forma en que las neuronas representan esas características en su actividad.

Actualmente existe un debate sobre la forma en la cual se representa la amplitud de un estímulo vibro-táctil en la actividad de las neuronas de las cortezas somatosensoriales primaria y secundaria.

En la presente tesis, se utilizaron técnicas neurofisiológicas y psicométricas, con el objetivo de identificar la percepción de un estímulo vibro-táctil en la corteza cerebral de un primate subhumano.

2.1 ¿POR QUÉ ESTUDIAR EL SISTEMA SOMATOSENSORIAL? Y ¿CUÁLES SON LAS VENTAJAS DE UTILIZARLO COMO UN MODELO DE ESTUDIO?

El sistema somatosensorial es una parte del sistema nervioso que tiene importancia biológica y social, gracias al cual se hacen conscientes las variaciones del medio externo e interno de un individuo.

Para entender la dimensión de lo importante que es el sistema somatosensorial, imagina no tener la capacidad de experimentar diferentes percepciones en tu cuerpo. Percepciones como por ejemplo: una caricia, la temperatura del agua cuando te bañas, la posición de las partes del cuerpo o el dolor en los dedos cuando te lastimas con una puerta.

El sistema somatosensorial facilita el estudio de la construcción de una percepción y la formación de una decisión debido a lo siguiente: 1) la organización anatómica del sistema somatosensorial desde la periferia hacia la corteza cerebral es simple, esto es evidente si lo comparamos con el sistema visual (Felleman y Van Essen, 1991); 2) se conocen con precisión los mecanorreceptores y las fibras aferentes primarias que se conectan con el sistema nervioso central, 3) la ruta anatómica desde la periferia hacia el SNC es bien conocida, 4) la conectividad entre las áreas somatosensoriales centrales con las regiones motoras del cerebro están identificadas, y 5) la codificación periférica de estímulos mecánicos ha sido estudiada exhaustivamente (Johnson y Hsiao, 1992; Talbot et al, 1968; Vallbo, 1988; Vallbo y Johansson, 1984).

3 ANTECEDENTES

3.1 ANATOMÍA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL DE PRIMATES

El sistema somatosensorial en los humanos, está formado por cuatro modalidades¹: 1) *tacto* (permite el reconocimiento de tamaño, forma y textura de objetos a través de la piel), 2) *propiocepción* (la sensación de la posición estática y movimientos de miembros del cuerpo), 3) *nocicepción* (la señal de tejido dañado, frecuentemente percibido como dolor), y 4) la sensación de la *temperatura* (caliente o frío) (Kandel et al, 1991). Para poder detectar estímulos mecánicos, para cada una de estas modalidades, se encuentran receptores repartidos por todo el cuerpo. Encontrándose una mayor proporción de receptores distribuidos en mayor densidad en las yemas de los dedos.

Para fines de esta tesis nos concentraremos en la anatomía del sistema somatosensorial en la modalidad del tacto. Para que un humano pueda percibir un objeto a través del tacto, es necesario la presencia de mecanorreceptores, los cuales son estructuras sensibles a deformaciones físicas de la piel, por ejemplo a la flexión, la presión, la intensidad y el estiramiento. El sistema nervioso debe transformar la información proveniente del medio externo a un lenguaje adecuado para él. Los mecanorreceptores, deben convertir las variables físicas en señales eléctricas. Las señales eléctricas se transmiten al sistema nervioso central mediante impulsos nerviosos, conocidos como potenciales de acción. A la transformación del estímulo físico en un potencial de acción se le denomina transducción.

Existen distintos mecanorreceptores que se encuentran distribuidos en la piel del humano (figura 1). Los corpúsculos de Meissner, los discos de Merkel y las terminaciones nerviosas libres todos ellos localizados en la epidermis (mecanorreceptores cutáneos). Los corpúsculos de Pacini y los corpúsculos de Ruffini se localizan en capas más profundas, en la dermis (mecanorreceptores profundos).

Se distinguen dos tipos de piel en el cuerpo. Un tipo de piel es la llamada lampiña o glabra (sin pelo, misma que aparece por ejemplo, en las palmas de las manos), El otro tipo de piel es la llamada hirsuta (con pelo, que aparece por ejemplo, en el dorso de la mano y los brazos). Los dos tipos de piel presenta los cinco mecanorreceptores ya mencionados; la diferencia entre ellas consiste en que los principales mecanorreceptores presentes en la piel hirsuta, son los folículos pilosos que están inervados por terminaciones nerviosas libres.

¹ Cada tipo específico de percepción recibe el nombre de modalidad.

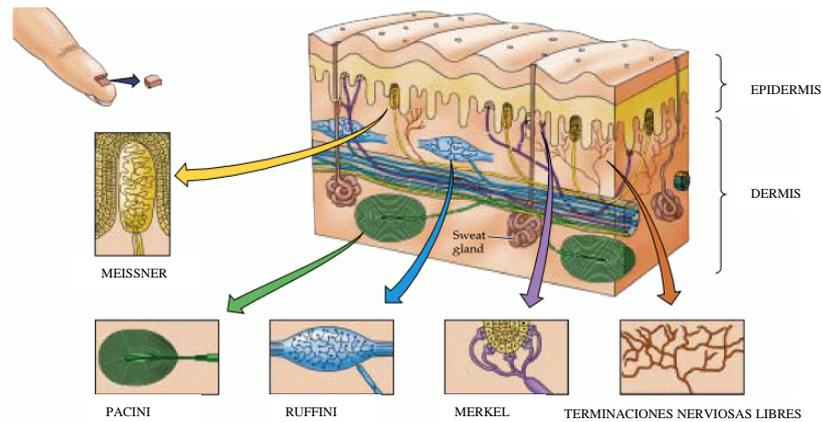


Figura 1. Anatomía del sistema somatosensorial. Se muestra los diferentes mecanorreceptores que se localizan en las capas de la piel.

En monos se pueden encontrar mecanorreceptores tipo Meissner, Pacini, Merkel y terminaciones libres. A diferencia de los humanos, estos primates subhumanos carecen de los receptores de Ruffini.

Las propiedades físicas de estos mecanorreceptores, así como su localización en la piel y el tamaño de sus campos receptivos², hacen que las fibras a las cuales están anatómicamente asociadas respondan a distintas clases de estímulos, y por lo tanto den origen a las diversas percepciones cutáneas. Es decir, estas fibras son selectivas a las diferentes características espacio-temporales (Talbot et al, 1968; Phillips, 1981a,b; Phillips et al, 1988, 1992).

El neurocientífico Vallbo A.B. y colaboradores (1967), desarrollaron un método para evaluar la respuesta de los mecanorreceptores de la mano. Para ello, registraron los potenciales de acción individuales, accediendo al nervio mediano del brazo. De esta manera se pudo determinar que los campos receptivos de Meissner y Merkel son pequeños, mientras que para Pacini y Ruffini los campos receptivos son más grandes (figura 2).

De acuerdo a la respuesta a una presión ligera y sostenida, los mecanorreceptores se clasifican en: a) receptores de adaptación rápida (AR), que responden durante un breve período de tiempo al iniciar y finalizar el estímulo; y b) receptores de adaptación lenta (AL), que muestran una respuesta fuerte transitoria al inicio del estímulo pero mantienen una ligera respuesta durante toda la presentación del estímulo; al retirarse la presión típicamente no aparece ninguna respuesta (figura 2).

² Un campo receptivo en el sistema somatosensorial, se define como una zona corporal (cutánea o profunda), en donde los estímulos adecuados producen la activación de mecanorreceptores, fibras aferentes, células tálamicas o corticales (Mountcastle, 1984).

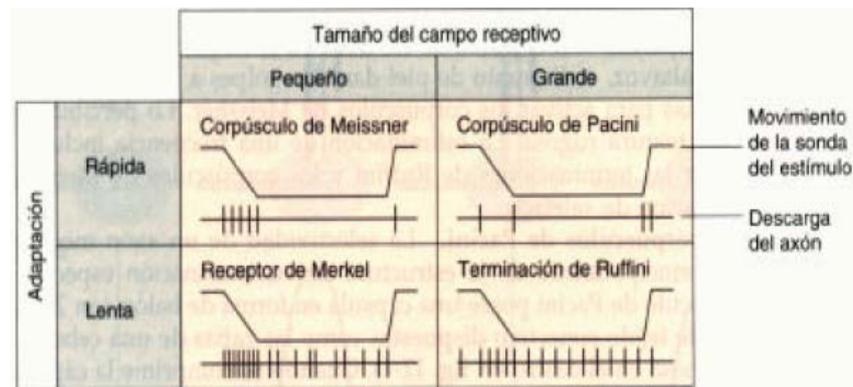


Figura 2. Variaciones de la tasa de adaptación y tamaño del campo receptivo entre los diferentes mecanorreceptores (Vallbo y Johansson, 1984).

Los mecanorreceptores se asocian a fibras neuronales que poseen canales iónicos cuya apertura depende de la tensión mecánica en los canales (Sukharev y Corey, 2004). Esta tensión se traduce en un incremento en la conductancia de iones cargados positivamente (Ca^{2+} , Na^{+}) produciendo una despolarización a través de la membrana del axón. Si la despolarización es suficiente, se produce un potencial de acción³.

3.2 RUTA ANATÓMICA DEL SISTEMA SOMATOSENSORIAL

Después de que algún componente físico del ambiente externo haya afectado a nuestros mecanorreceptores, es necesario que la información somatosensorial sea transmitida hasta el cerebro, con la finalidad de que los estímulos tengan un sentido para el individuo. La vía por la cual la información del tacto, es transportada hasta la corteza somatosensorial primaria, es conocida como columna dorsal del lemnisco medial. La ruta anatómica consiste en neuronas que vinculan la periferia con la médula espinal, el tallo encefálico, y la corteza cerebral (Darian-Smith et al, 1996).

Primero, los potenciales de acción viajan desde los mecanorreceptores a través de los axones de las neuronas (fibras aferentes), cuyos cuerpos celulares se localizan en las células de los ganglios de la raíz dorsal y ascienden ipsilateralmente (en el mismo lado del cuerpo), para hacer la primer sinapsis en el núcleo gracilis y el núcleo cuneatus, a nivel del tallo cerebral. Los axones de estos núcleos ascienden cruzando la línea media haciendo una segunda sinapsis sobre neuronas que se localizan en el complejo ventro basal (VB) del tálamo. El VB, está formado por los núcleo ventro posterior lateral (VPL) y el núcleo ventral posterior medial (VPM) y se caracteriza por tener una representación topográfica detallada de la superficie

³ Cuando los mecanorreceptores convierten las variables físicas o químicas en señales eléctricas, esta información se transmite al sistema nervioso central mediante impulsos nerviosos conocidos como potenciales de acción.

contralateral del cuerpo, ya que sus células presentan respuestas específicas a la cualidad de un estímulo, cuando existen campos receptivos (Mountcastle, 1980). El VPM es el encargado de representar la topografía de la cara, mientras que el VPL representa la superficie corporal (Krubitzer y Kaas, 1987).

Las neuronas del VB envían sus axones a neuronas localizadas en las cortezas somatosensoriales (figura 3). Se consideran áreas somatosensoriales, a aquella región de la corteza cerebral que recibe vías aferentes somáticas provenientes del tálamo y sus neuronas responden a la estimulación somatosensorial (Mountcastle, 1984). Se definen dos áreas somatosensoriales: 1) la corteza somatosensorial primaria (S1), que se localiza en la zona de la corteza cerebral que ocupa el giro post-central y el surco central, extendiéndose desde la separación interhemisférica hasta el banco superior del surco lateral; y 2) la corteza somatosensorial secundaria (S2), que se localiza en el plano temporal superior, sobre el opérculo parietal del surco lateral, dentro de la banda de la fisura de Silvio.

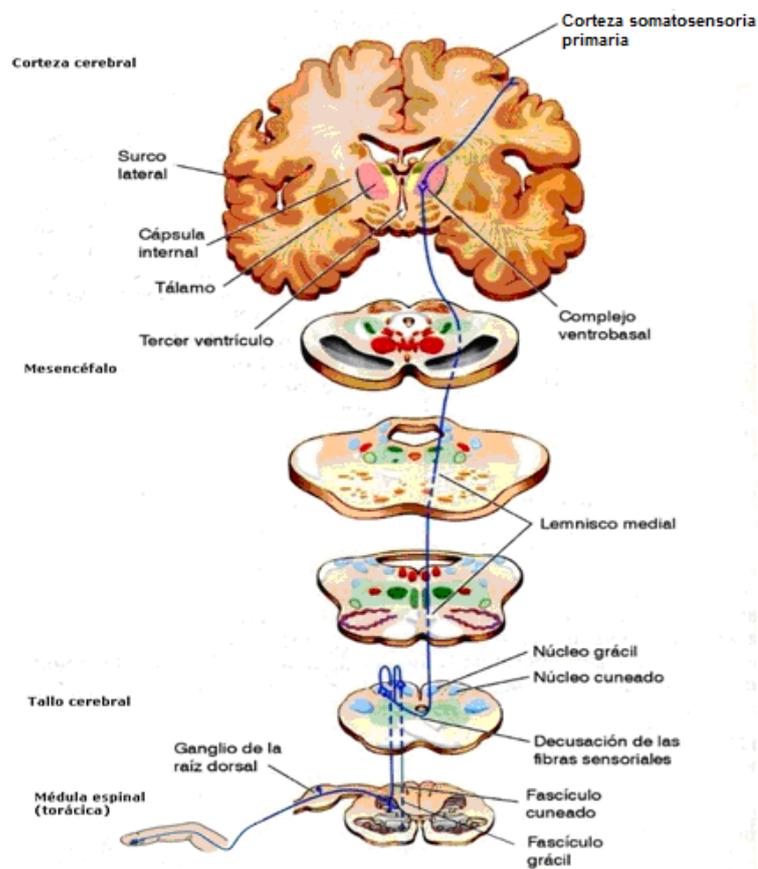


Figura 3. Organización general de la ruta anatómica del sistema somatosensorial (columna dorsal del lemnisco medial), el cual es activado mediante estímulos mecánicos somatosensoriales. Se encuentran dos sinapsis entre la periferia y la corteza somatosensorial primaria. La primera sinapsis está hecha por las células de los ganglios de la raíz dorsal con los núcleos gracilis y cuneatus a nivel del tallo cerebral. Los axones de las neuronas en estos núcleos ascienden a través del lemnisco medial y hacen una segunda sinapsis con neuronas del núcleo ventro posterior lateral del tálamo (VPL). A su vez, éstas envían sus axones hacia la corteza somatosensorial.

En todos los mamíferos, las proyecciones del VB se dirigen hacia S1 (Krubitzer y Kaas, 1987), y en algunos otros mamíferos como por ejemplo, la ardilla gris o voladora (*Sciurus aureogaster*), las proyecciones del VB proyecta hacia dos áreas adyacentes: la S2 y la corteza parietal ventral (PV) (Krubitzer y Kaas, 1987), que ocupa una extensa franja antero-posterior del banco superior de la cisura lateral, también llamada corteza insular (Disbrow et al, 2003). Esto sugiere que la S2 y la PV pueden ser activadas en paralelo con S1 (Garraghty et al, 1991). Sin embargo, en los primates antropoides⁴ (ej. monos, simios y humanos), así como mapaches, parecen perder la mayor parte de sus aferencias de VB hacia S2 (Friedman y Murray, 1986; Krubitzer y Kaas, 1992; Disbrow et al, 2002; Herron, 1983). Se ha demostrado que las lesiones en S1 en monos del género *Macaca*, resultan en la pérdida de un 94% de proyecciones aferentes, dejando pocas neuronas que proyecten hacia otras áreas, incluyendo a la S2 (Chmielowska y Pons, 1995), sugiriendo una conectividad, en la que S2 y la PV son activadas en serie a través de la S1.

Las neuronas de S1 proyectan sus axones hacia otras zonas de la corteza cerebral, las proyecciones ventrales van hacia S2 y la PV. Las proyecciones dorsales van hacia las áreas 5 y 7 de la corteza parietal (Hyvarinen y Poranen, 1982). El área S1 también envía proyecciones descendentes hacia el tálamo, hacia los núcleos de la columna dorsal (gracilis y cuneatus) y hacia la médula espinal (Rustioni y Weinberg, 1989). También, el área S1 proyecta hacia el lóbulo frontal. La información de S2 y PV, así como la del área 5 y 7b, llega a las áreas 4 y 6 del lóbulo frontal. La áreas 5 y 7b, también llegan a las áreas motoras suplementarias (Felleman y Van Essen, 1991) (figura 4).

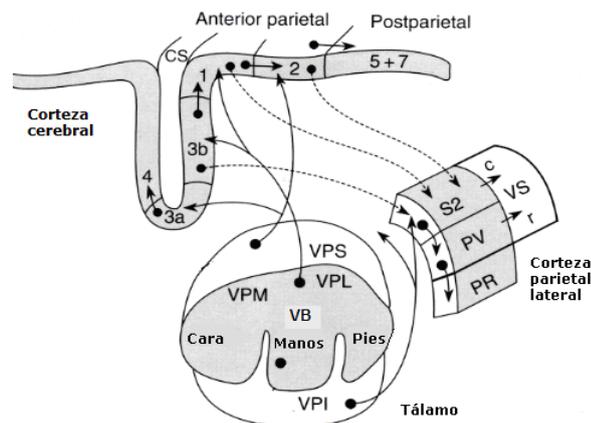


Figura 4. Proyecciones del tálamo hacia S1 y de S1 hacia otras áreas corticales. En el tálamo el núcleo ventro posterior lateral (VPL), representa el pie, el tronco y la mano, y el núcleo ventro posterior medial (VPM) representa la cara. Las flechas indican que las proyecciones del núcleo VPL se dirigen a áreas de la corteza parietal anterior (3b y 1). Las flechas también muestran las conexiones a nivel cortical.

⁴ Primates antropoides, de *anthropos*, "hombre" y *oides*, "similar a", es decir, que un animal por sus características morfológicas externas se asemeja al hombre.

3.3 LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL PRIMARIA (S1)

3.3.1 Anatomía y citoarquitectura en la S1

La S1, tanto en el hombre como en los monos del género *Macaca*, se localiza en el área de la corteza cerebral que ocupa el giro post-central y el surco central, extendiéndose desde la separación inter-hemisférica, hasta el banco superior del surco lateral (figura 5). De acuerdo a las características de inervación talámica y de otras áreas corticales, la S1 se ha dividido en 4 áreas, en dirección anterior a posterior: área 3a, 3b, 1 y 2, nombradas por Brodmann (1908). En cada una de estas áreas se forma un mapa topográfico que representa la información somática del cuerpo (Kaas et al, 1979; Nelson y Sur, 1980). Cada una de estas áreas, tienen conexiones distintas entre ellas (Shanks et al, 1985), además de presentar una citoarquitectura⁵ distinta (Powell y Mountcastle, 1959).

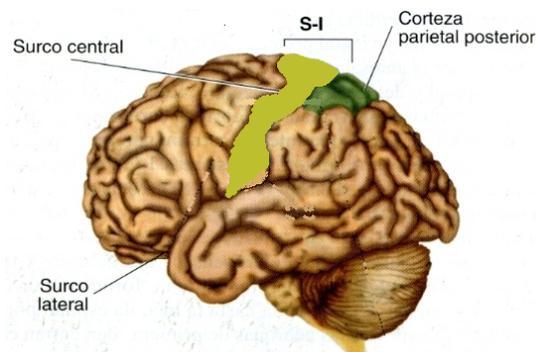


Figura 5. Diagrama que muestra la superficie lateral del hemisferio cerebral izquierdo, y que indica la localización de la S1 en el hombre. La S1 ocupa el giro pos-central y el surco central.

La información que se originó en los mecanorreceptores, es procesada por la S1 en arreglos verticales de neuronas, llamadas columnas. Cada columna recibe información sensorial de una misma clase de mecanorreceptor y de un campo receptivo en la piel. La figura 6, ilustra columnas que representan un dedo específico de la mano. Cada columna está dividida en dos entradas: para fibras AR y AL, además de ser selectivas a cada modalidad (Mountcastle et al, 1987; Sur et al, 1984).

⁵ En neurociencias, el concepto citoarquitectura se define como la disposición de los somas de las neuronas en la corteza cerebral (Fulton et al, 1955).

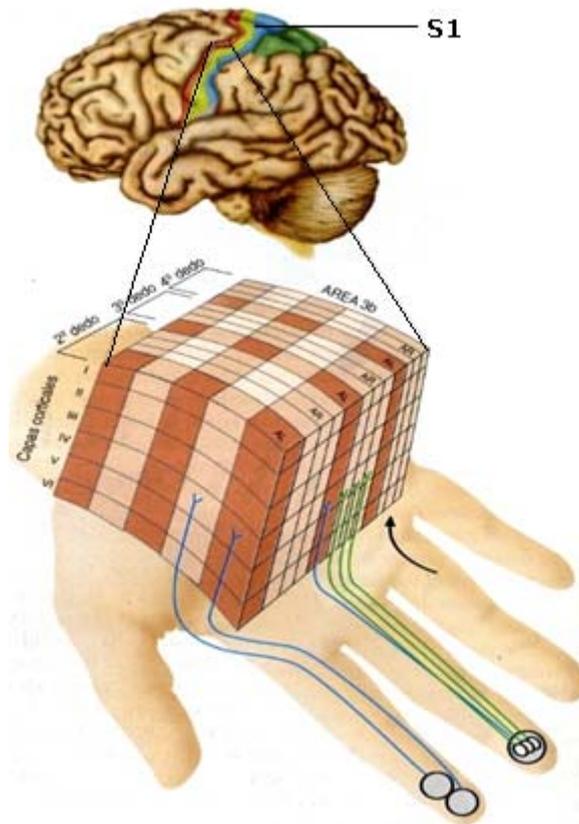


Figura 6. Organización columnar del área 3b de la S1. Las aferentes a cada región de la S1, provienen de un tipo específico de mecanorreceptor de la piel (cutáneo o profundo). El dibujo muestra la organización columnar asociado a las aferentes provenientes de campos receptivos de los dígitos del 2do. y 3er. dedo. El dibujo ilustra que las columnas se dividen de acuerdo al tipo de aferentes que reciben: AR y AL.

La organización específica de las modalidades en la corteza, se debe a las diferentes citoarquitecturas de las cuatro áreas, las cuales muestran las siguientes características: el área *3a* es una franja estrecha localizada en una posición mediolateral de la corteza cerebral, cerca del surco central. Se caracteriza por un adelgazamiento de las célula granulares en la capa IV y la presencia de células piramidales gigantes no consistentes en toda el área (Kaas et al, 1984). El área *3b* se localiza en el banco superior del surco central, es caracterizada por una parcial fusión de la capa II, III, y IV, con paquetes compactados de pequeñas células estrelladas y piramidales, y por una delgada población de células en la capa V. El área *1* contiene células piramidales en la capa I y II, donde varían en tamaño. La transición del área 1 hacia el área 2 no es fácil de especificar; está marcada por un incremento en el número de células piramidales gigantes en las capas profundas III y V, por la forma globular de las células piramidales, y por ocasionales células gigantes en la capa V (figura 7).

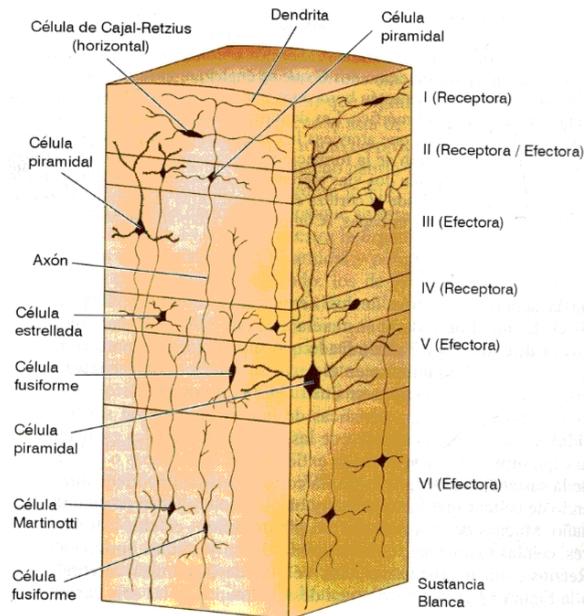


Figura 7. La imagen de la izquierda, muestra la representación de la citoarquitectura de una columna en la S1. Cada capa de células tiene conexiones con diferentes partes del cerebro: la capa V y VI proyecta hacia el tálamo, la capa IV recibe aferencias desde el tálamo, y la capa II y III proyecta a otras regiones corticales. A la derecha, se ilustra la densidad de fibras de cada capa.

3.3.2 Conectividad

La conectividad entre las cuatro áreas se ha establecido en dos formas: conectividad *talámica* y *la conectividad cortical*.

La conectividad talámica, es en la que las aferentes se proyectan del tálamo hacia las áreas 3a, 3b, 1 y 2. Las aferencias provienen del núcleo ventral posterior lateral de la parte caudal (VPLc) del tálamo (Friedman, 1981; Jones y Friedman, 1982). Las proyecciones cortico-talámicas, es en la que las aferentes se proyectan de alguna capa de la S1 hacia el tálamo. Estas aferentes surgen específicamente en las capas V y VI, las cuales terminan en los núcleos VPLc (Jones, 1984).

Referente a la conectividad cortical, las proyecciones entre las áreas de S1, así como de S1 hacia otras áreas corticales muestran una topografía definida. Así, se tiene que el área 3a envía proyecciones al área 2, a la corteza motora primaria y a S2 (Kaas, 1990). El área 3b proyecta sus fibras hacia el área 1 (Kaas, 1983), el área 2 y S2, recíprocamente recibe proyecciones de las mismas áreas (Kaas, 1990). La representación de los dígitos de la mano en el área 2, establece relaciones recíprocas con las representaciones de los dígitos en las áreas 3b y 1 (Pons y Kaas, 1986). Las regiones que representan la punta de los dedos (yemas), del área 3b y 1 están interconectadas, pero estas difieren, ya que las neuronas en el área 3b proyectan densamente sobre la capa III y IV del área 1; a su vez, el área 1 envía una proyección de regreso hacia el

área 3b, sobre la capa I. En primates se puede observar, que existe una estrecha relación entre las 4 áreas que conforman a la S1, al representar los dígitos de la mano.

Con respecto a las proyecciones de S1 hacia otras áreas corticales, se sabe que S1 establece conexiones recíprocas con S2 (Jones, 1986), además de proyectar fibras eferentes a la corteza parietal posterior (áreas 5 y 7b), y hacia la corteza motora primaria (M1) (Jones, 1984; Mountcastle, 1984). Existe una proyección llamada callosal, en la cual S1 manda fibras que van por el cuerpo calloso y terminan en las cortezas S1 y S2 contra laterales (Jones, 1984).

La conectividad subcortical, como su nombre lo dice, se caracteriza porque las neuronas corticales envían sus axones hacia estructuras subcorticales. La S1 tiene 4 estructuras blanco, hacia las cuales proyectarse: los ganglios basales, el núcleo posterior ventral del tálamo, el núcleo de la columna dorsal y al asta dorsal de la médula espinal. Las neuronas eferentes se localizan en las capas V y VI.

3.3.3 Electrofisiología

En cada una de estas áreas se identifican neuronas que responden a la estimulación de los mecanorreceptores cutáneos y profundos de la piel glabra de la mano. Las neuronas del área 3a responden a la estimulación de receptores articulares y musculares (Jones y Porter, 1980; Iwamura et al, 1983a), además de ser activadas por estímulos propioceptivos (Jones y Porter, 1980). Otros trabajos muestran que en el área 3b, las células se activan principalmente con la estimulación de los receptores cutáneos AR y AL (Sur et al, 1984; Iwamura et al, 1983a), mientras que en el área 1 responde a la estimulación de receptores cutáneos AR (Iwamura et al, 1983b). En el área 2 se localizan células que responden a receptores musculares y articulares (Iwamura y Tanaka, 1978), sin embargo, también se han reportado células que responden a la estimulación cutánea (Iwamura y Tanaka, 1978; Kaas et al, 1979; Pons et al, 1985).

3.3.4 Campos receptivos

La identificación de campos receptivos en la zona cortical correspondiente a la representación de la mano, ha permitido establecer que en las células del área 3b tienen de manera preferente, campos receptivos (cutáneos y profundos) de menor tamaño, su localización se restringe a un solo dedo (Iwamura Tanaka, 1983a; Sur et al, 1985) y los campos receptivos cutáneos son uniformes y homogéneos (Sur, 1980). En contraste, en el área 1 se localizan, de manera predominante, células que responden a diferentes sitios (cutáneos y profundos) en diferentes segmentos homólogos de los dedos (campo receptivo multidedo), o responden a la estimulación de los dedos y la palma de la mano (campos receptivos amplio) (Iwamura et al, 1983b; Sur et al,

1985). En el área 2 se identifican células con campos receptivos grandes del tipo multidedo y amplios, que responden a la estimulación cutánea y articular o a ambas (Iwamura et al, 1980).

3.3.5 Representación corporal

Los registros unitarios extracelulares en la S1, han demostrado que existe una representación somatotópica (organización de la corteza cerebral según las partes corporales) de la superficie corporal en cada una de las áreas que la conforman. Correspondiente a la representación del área 1 y 3b; el área 1 es más pequeña que en el área 3b, siguiendo una representación sistemática de la superficie contralateral del cuerpo, la cola, los genitales y los pies representados en la región más medial, seguido por la representación de los miembros traseros, el tronco, miembros delanteros, la cara, la mano, la muñeca, y los dedos contralaterales (Kaas et al, 1979) (figura 8). En el área 2 se ha reportado la existencia de regiones corporales con una representación para la estimulación cutánea y otra para la estimulación profunda (Pons et al, 1985).

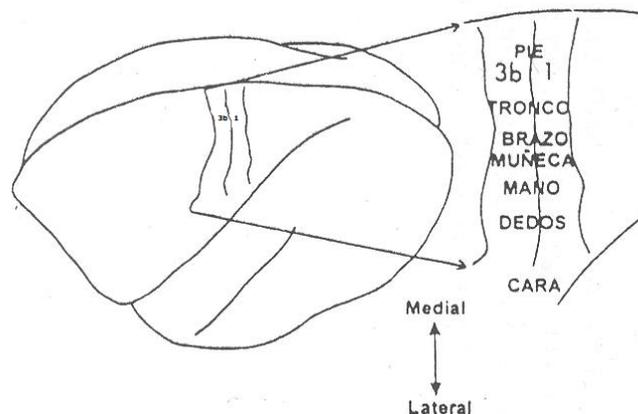


Figura 8. Diagrama que muestra la superficie lateral del hemisferio cerebral izquierdo del mono *Macaca mulatta* y que muestra la representación de diferentes partes del cuerpo en la corteza S1 (área 3b y 1) mencionadas en una secuencia medial-lateral.

3.4 LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL SECUNDARIA (S2)

3.4.1 Anatomía y citoarquitectura en la S2

La otra área de procesamiento de información somatosensorial es la corteza somatosensorial secundaria (S2). Que tanto en el hombre como en los monos del género *Macaca*, se localiza sobre el opérculo parietal del surco lateral, dentro de la banda de la fisura de Silvio (figura 9). Esta es una región con una citoarquitectura que difiere de la coniocorteza⁶ del área 3b, en S1;

⁶ Coniocorteza es la región de la corteza cerebral caracterizada por un desarrollo de células granulares en la capa IV.

ésta es más gruesa que 3b, la capa IV es densa y con células compactadas, la capa II y III están claramente diferenciadas, y la capa V y VI están parcialmente fusionadas (Friedman et al, 1980; Jones y Burton, 1976).

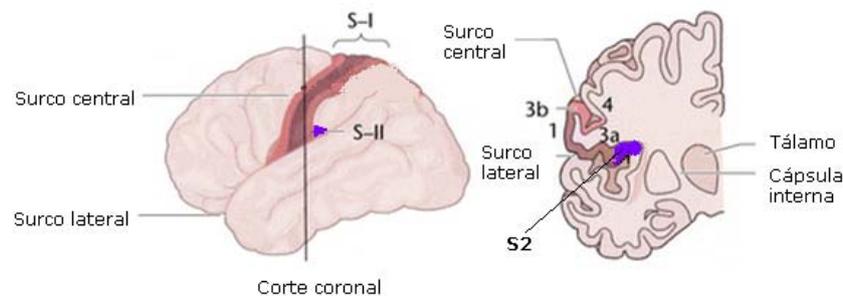


Figura 9. Localización de la S2 en la corteza parietal, en humanos. La imagen de la derecha muestra un corte coronal que ilustra a la S2 en el opérculo parietal del surco lateral.

3.4.2 Conectividad

La S2 recibe una proyección del tálamo desde el VB (Cervero et al, 1977; Jones y Burton, 1976), y esta recíprocamente ligado con las áreas 3b, 1 y 2 de S1 (Cervero et al, 1977; Friedman, 1981). Varias evidencias sugieren que la S2 es una área de mayor procesamiento jerárquico en comparación a la S1, ya que, las lesiones de la S1 provocan que la S2 se silencie (Pons et al, 1992).

3.4.3 Electrofisiología

Las neuronas de primates subhumanos en la S2, pueden responder a la propiocepción y a la estimulación cutánea (Fitzgerald et al, 2006). Los estudios en monos, revelaron que un 80-90% de las neuronas de S2 pueden ser activadas por una ligera estimulación mecánica del cabello, o de la superficie de la piel, con estímulos sostenidos (Whitsel et al, 1969; Robinson y Burton, 1980). Otros estudios han demostrado que neuronas de S2 son sensibles a la dirección del movimiento, es decir a la orientación (Hsiao et al, 2002; Fitzgerald et al, 2006). En otros trabajos, el 90% de las neuronas en S2 son afectados por el estado de atención del animal (Hsiao et al, 2002). Se atribuye que la S2, es importante para el procesamiento de objetos y textura, ya que a animales con ablación de S2 fueron incapaces de realizar tareas táctiles involucradas en la discriminación de forma y textura (Ridley y Ettlinger, 1978; Murray y Mishkin, 1984). Finalmente, la respuesta de las neuronas en S2 hacia letras escaneadas es significativamente más complejo y menos isomórfico que en las respuestas de las neuronas en el área 3b.

3.4.4 Campos receptivos

Mientras que las neuronas de la S1, tienen pequeños campos receptivos en un solo dedo, las neuronas de S2 presentan campos receptivos multidedo (Robinson y Burton, 1980b; Hsiao et al, 1993; Fitzgerald et al, 2006). Otra característica de los campos receptivos de las neuronas de la S2, es que estos son bilaterales⁷. La proporción de las neuronas con campos receptivos bilaterales varían desde un 90% en los estudios de Whitsel (1969) en monos *Macaca mulatta*, hasta un 45% en los estudios de Robinson y Burton (1980) en monos del género *Cynomolgus*. Robinson y Burton (1980) sugieren que dicha disparidad se deben a las diferencias en la localización e identificación de la S2. Por otro lado, Mountcastle opinó que muy probablemente se debió a las diferencias en los métodos y las condiciones experimentales. Whitsel (1969), enfatizó que muchos campos receptivos de las neuronas de la S2 son variables y difíciles de definir, ya que las respuestas de muchos se habitúan rápidamente con estimulación sostenida.

Estudios recientes, sugieren que la S2 está compuesta, por tres áreas (Fitzgerald et al, 2006). Encontró que en primates subhumanos, las áreas inferiores y posteriores de las neuronas en la S2 responden a la propiocepción y a los estímulos cutáneos, mientras que las áreas centrales responden principalmente a la estimulación cutánea. Posiblemente, las diferentes percepciones táctiles son distribuidas entre las tres áreas, y quizá los diferentes aspectos de la forma de los objetos sean representados en cada uno de estas áreas. Otra posibilidad es que la S2 esta más estrechamente relacionada a procesos cognitivos en el sistema somatosensorial, lo cual podría explicar que cerca del 90% de las neuronas en esta área son afectadas por la atención de los animales (Hsiao et al, 1993).

3.4.5 Representación corporal

La S2, tiene una representación somatotópicamente organizada del cuerpo. La superficie ipsilateral y contralateral del cuerpo están representados en un patrón simple en S2, donde las zonas de las diferentes partes del cuerpo están orientadas mediolateralmente. La representación corporal en el área S2, mencionadas de una posición medial a lateral se encuentran representadas en franjas: la representación de la mano, el brazo, el tronco, la pierna y el pie (figura 10).

⁷ Un campo receptivo bilateral, es aquel que al aplicar un estímulo adecuado en dos partes iguales del cuerpo (ej. en los dos dedos índices), producen la activación de las neuronas en áreas corticales pero de un solo hemisferio.

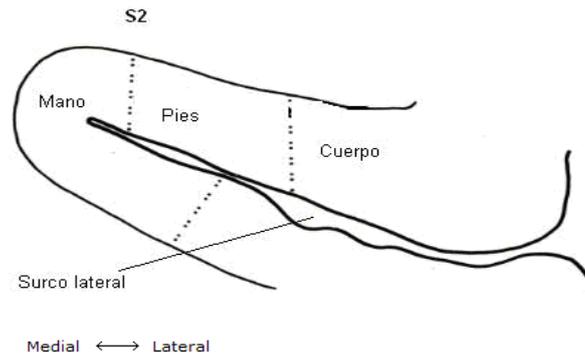


Figura 10. Representación somatotópica en la S2. Se muestra un corte coronal, que permite observar de una posición medial a lateral, la representación de la mano, pies y cuerpo en la S2.

3.5 ESTUDIOS ELECTROFISIOLÓGICOS SOBRE PERCEPCIÓN DE ESTÍMULOS VIBRO-TÁCTILES

Cuando son aplicados los estímulos mecánicos sinusoidales en la piel glabra de la mano, dos sensaciones pueden ser evocadas. Con estímulos de baja frecuencia, entre 5 y 50 Hz (1 Hz equivale a 1 evento en 1 segundo), producirá una sensación cutánea local de aleteo o flutter. Con estímulos de alta frecuencia, entre 60 y 300 Hz, se producirá una sensación difusa de vibración (Mountcastle y LaMotte, 1975). Talbot (1968), estudió las aferentes primaria en primates subhumanos previamente anestesiados, y demostró que el flutter esta mediado por aferentes de Meissner, mientras que la de vibración esta mediada por aferentes de Pacini. Este hecho lo corroboró, cuando aplicó anestésicos locales en la piel a sujetos humanos, y obtuvo que la sensación inducida por el estímulo flutter desapareció debido a que las aferentes de Meissner se localizan en las capas superficiales de la piel, mientras que la sensación de vibración permaneció intacta, ya que las aferentes de Pacini se localizan en las capas profundas de la piel.

El empleo del estímulo flutter ha permitido establecer que tanto el hombre como los primates subhumanos presentan una sensibilidad similar a estos estímulos somestésicos (Talbot et al, 1968). Los resultados de estos trabajos permiten concluir que a nivel de las aferentes primarias, los estímulos táctiles con diferentes frecuencias inducen patrones periódicos en la actividad de las fibras correspondientes a la frecuencia de estimulación, además de que existe una segregación de la transmisión de estos estímulos vibro-táctiles a estructuras centrales.

Este tipo de trabajos han permitido estudiar otras propiedades presentes en los estímulos somestésicos, tales como los que a continuación se explicaran.

Johnson y colaboradores (1992; 1996), estudiaron la representación neuronal de la textura y la forma, en las aferentes primarias. Los investigadores caracterizaron las respuestas de las fibras de Merkel, Meissner y Pacini. Para ello, utilizaron letras en relieve, que fueron barridas de manera repetida sobre el campo receptivo de dichas fibras. En experimentos con

primates subhumanos anestesiados (Phillips y Johnson, 1981a,b) y sujetos humanos (Phillips y Johansson, 1992), se observó que las fibras aferentes de Merkel, mostraron una mejor resolución, con respecto a las fibras de Meissner y Pacini, para representar de manera isomórfica la forma de las letras (Phillips et al, 1988). Esta representación isomórfica, es un factor que determina los umbrales psicométricos, tanto para los estímulos con un patrón temporal (flutter-vibración), como para los estímulos con un patrón espacial (forma). Por otro lado, estos investigadores estudiaron las bases neurales de la percepción de la textura (Johnson et al, 1992, 1996). En este caso, la comparación entre las respuestas de las neuronas y la ejecución del mono fue más rigurosa, quizá porque los estímulos consistieron en arreglos de puntos en relieve de diferentes texturas. La conclusión fue que la información acerca de la textura tuvo que ser transmitida por la diferencia en la actividad entre fibras de Merkel con campos receptivos en diferente localización, al cual se refieren como variación espacial de fibras de Merkel (Johnson et al, 1996).

En conjunto, estos trabajos muestran que las propiedades temporales y espaciales de los estímulos tienen una representación en los tres tipos de fibras aferentes que son responsables de la transmisión y codificación de estos estímulos.

3.5.1 Representación de estímulos táctiles en la S1

Los primeros experimentos de electrofisiología en el sistema somatosensorial, resultaron en el descubrimiento de que los estímulos sensoriales producen patrones espaciales y temporales en las fibras aferentes periféricas. Esto creó interés en generar nuevas investigaciones para conocer como se representaban las propiedades de los estímulos, pero enfocado en las cortezas somatosensoriales.

Los estudios en el área 3b de la S1, han mostrado que las células se activan principalmente con la estimulación de los receptores cutáneos de Meissner y Merkel (Sur et al, 1984; Iwamura et al, 1983a). Con el estímulo flutter se ha demostrado en las áreas 1 y 3b de la S1 de primates subhumanos despiertos, las diferentes frecuencias inducen patrones periódicos en la actividad de los mecanorreceptores de Meissner, en presencia de frecuencias bajas; y los de Pacini en presencia de frecuencias altas (Mountcastle et al, 1969). En otro estudio, Phillips (1988), sugiere que la actividad neuronal de las células con propiedades de AL en el área 3b representa finos detalles de patrones espaciales, tales como el arreglo de puntos en la lectura Braille, debido a la réplica fiel de la actividad de los mecanorreceptores. Los resultados de este trabajo fueron importantes, ya que revelaron que los patrones espaciales y temporales de un estímulo somatosensorial pueden cuantificarse a partir de la actividad neuronal de S1.

En el área 1 de la S1, las neuronas responden a la estimulación de mecanorreceptores cutáneos de Meissner (Paul, 1982; Iwamura et al, 1983b). En el área 2 se localizan células que

responden a receptores musculares y articulares (Iwamura y Tanaka, 1978), aunque también en otros trabajos se ha reportado células que responden a la estimulación cutánea (Iwamura y Tanaka, 1978; Kaas et al, 1979; Pons et al, 1985). Las neuronas de las áreas 1 y 2 integran información de un gran grupo de receptores. Sus respuestas son menos afines a la localización de un estímulo sobre la piel. Así, la combinación específica de la entrada sensorial es requerida para optimizar la activación de estas células. Su tasa de disparo, esta sintonizada a características tales como, la orientación de los bordes de un estímulo, la dirección del movimiento a través de la piel, o la postura de la mano. Estas neuronas indican las propiedades comunes que varían en función de la forma, tales como bordes verticales u horizontales, con una localización exacta en el cuerpo.

Romo y colaboradores (1993), contribuyeron en las investigaciones enfocadas a entender como los estímulos táctiles son codificados en la S1. Para este proyecto se diseñó un estimulador cartesiano que permite la aplicación de un estímulo somestésico, sobre la superficie de la piel glabra de la mano teniendo el control preciso de la distancia, la fuerza, la velocidad y la dirección. Ruiz y colaboradores (1995), hicieron uso de dicho estimulador y estudiaron la representación de la dirección y la velocidad en las neuronas de la S1, en primates subhumanos despiertos. Los resultados sugirieron que una población de células de la S1 de las áreas 3b y 1, se sintoniza con una dirección preferente del estímulo.

Es importante resaltar que todos los experimentos antes mencionados, no se tiene certeza si la representación de las propiedades físicas de los estímulos somatosensoriales en S1, se relacionan con la ejecución sensorial (capacidad perceptiva) de los animales.

3.5.2 Representación de estímulos táctiles en la S2

Estudios electrofisiológicos en primates subhumanos (Romo et al, 2003), han mostrado que el patrón de disparo de las neuronas en S2 es modificado de acuerdo a la trascendencia de la información táctil, lo cual sugiere que la S2 es un punto de decisión para la formación de la memoria táctil. Esto es en consecuencia con sus conexiones anatómicas con la corteza insular, que a su vez inerva regiones del lóbulo temporal que son importantes para la memoria táctil.

En la mano, existen tres grupos de respuestas neuronales durante la presencia de un estímulo somestésico: el primer grupo incrementa la tasa de disparo en función de la frecuencia del estímulo; el segundo, cuando decrece la tasa de disparo en función del incremento de la frecuencia del estímulo; y el tercero, cuando las neuronas responden pero sin modulación por la frecuencia del estímulo (Romo et al, 2003). Las respuestas más interesantes en S2 son aquellas, en las cuales la tasa de disparo está modulada durante la frecuencia de los estímulos, ya que estas respuestas son afectadas por el estado del animal.

Bennett (1980), Ferrington y Rowe (1980) sugirieron que la S2 podría proveer un especializado procesamiento de información somatosensorial provenientes de los mecanorreceptores de Pacini, distinto de S1, ya que algunas células de S2 en gatos retienen con gran fidelidad el patrón de respuesta temporal transmitida por estos receptores para la vibración mecánica de alta frecuencia. En contraste, Mishkin y colegas (1984) han propuesto, basados en estudios de lesiones en monos, que S2 ocupa un vínculo jerárquico para el aprendizaje táctil. De acuerdo con dicha hipótesis, la S2 concentra las señales procesadas desde S1, a un nivel cognitivo más alto y a centros de memoria en el cerebro. Dadas las diferencias anatómicas y fisiológicas ente la S2 en gatos y en primates subhumanos, es posible que ambas sugerencias sean correctas. De acuerdo con esto, hay un cambio dramático en la representación del flutter desde S1 hacia S2.

Además, los estudios con lesiones de S2 en monos, han sugerido el tema acerca de que la transformación de las señales somatosensoriales fluyen serialmente desde S1 hacia S2 en primates subhumanos. Hallazgos sugieren, sin embargo, que las conexiones tálamo-corticales podrían ser el origen de las respuestas de adaptación lenta en S2, es decir, que las señales fluyen paralelamente desde el tálamo.

3.6 RELACIÓN ENTRE LA CONDUCTA Y LA ACTIVIDAD NEURONAL

Sin perder de vista que el objetivo principal en las neurociencias sensoriales, es descubrir y cuantificar los posibles códigos neuronales⁸ relacionados a procesos cognitivos. Y además que los trabajos anteriormente mencionados, plantean que el sistema nervioso debe adquirir y representar internamente (las cortezas somatosensoriales), algún atributo (frecuencia, velocidad, amplitud, etc); Parker y Newsome (1998), describieron con detalle los lineamientos que se deben cumplir para validar que la actividad neuronal codifica el atributo de un estímulo (percepción). Entre ellos se enlistan los siguientes: a) las respuestas de las neuronas y del sujeto que percibe, deben ser medidas y analizadas de maneras comparable, b) las neuronas en cuestión pueden señalar la información relevante cuando el organismo está realizando la tarea elegida: así, las neuronas deben tener diferencias perceptibles en sus patrones de disparo en respuesta hacia los diferentes estímulos externos que se presentan al sujeto durante la tarea, c) las diferencias en los patrones de disparo de un grupo de neuronas, a los diversos estímulos externos, deben ser suficientemente confiables en un sentido estadístico para ser explicadas, y ser concordantes con la precisión de las respuestas del sujeto, d) las fluctuaciones en el disparo de un cierto grupo de neuronas, a la presentación repetida de los estímulos externos, debe ser predictivos para el juicio del sujeto sobre las representaciones estímulos individuales, e) la

⁸ Un código neuronal se define como las señales neuronales de la corteza cerebral que reflejan las características físicas de los estímulos periféricos y que puede demostrarse que son utilizadas para originar la percepción de ellos (Mountcastle et al, 1990).

interferencia directa con los patrones de disparo de un cierto grupo de neuronas (ej. por estimulación eléctrica o química), deben llevar alguna forma de cambio medible en las respuestas perceptuales de el sujeto, en el momento que el estímulo externo es aplicado, f) los patrones de disparo de las neuronas en estudio, no deben ser afectadas en forma particular por la respuesta motora que el sujeto utiliza para indicar su percepción, y g) la eventual o permanente eliminación de todo o una parte del grupo de neuronas, debe llevar a un déficit perceptivo medible o cuantificable.

¿Qué mecanismos utilizan las neuronas para generar una determinada acción a partir de una percepción? Para contestar esta pregunta, es necesario descubrir códigos neuronales útiles al cerebro que le permitan generar movimientos voluntarios ante situaciones novedosas.

El problema que resulta a partir de los primeros experimentos electrofisiológicos enfocados a identificar la representación de los estímulos somestésicos, es que no se tiene certeza si la representación de las propiedades físicas de los estímulos somatosensoriales en S1, se relacionan con la ejecución sensorial (capacidad perceptiva) de los animales. Para ello, se han tenido que utilizar técnicas psicofísicas y electrofisiológicas, que juntas forman una herramienta en la investigación de la fisiología sensorial.

La psicofísica se define como, el estudio de la relación que existe entre un atributo físico de un estímulo (amplitud, frecuencia, velocidad) y la percepción que pueda producir en un individuo. La electrofisiología es la técnica encargada de estudiar la actividad eléctrica de las neuronas en diferentes regiones del SNC.

Las técnicas electrofisiológicas han permitido estudiar la representación de las propiedades físicas de los estímulos sensoriales en la corteza cerebral, y las técnicas psicofísicas, permiten identificar y cuantificar los posibles códigos neuronales relacionados a conductas cognitivas, tales como: la percepción, la memoria, el aprendizaje o la solución de problemas.

Cuantificar y relacionar la actividad neuronal con el comportamiento psicométrico ha sido de interés entre los investigadores de procesos sensoriales, por ello, emplear tareas psicofísicas bien definidas es parte crucial en estas investigaciones. Newsome y colaboradores (1989), fueron uno de los primeros grupos que intentaron aproximar estas dos técnicas. Ellos midieron la ejecución psicofísica de monos despiertos y registraron neuronas en el área de la corteza visual, mientras que los animales realizaban tareas conductuales. Ellos fueron los primeros que compararon gráficamente los dos tipos de desempeño: el neuronal y el psicométrico. En sus resultados reportan que la percepción de las neuronas de la corteza medial-temporal (MT) durante la ejecución de una tarea visual, igualó o excedió a la ejecución del animal. Por lo tanto sugirieron, que las decisiones se podrían basar en la actividad de un número relativamente pequeño de neuronas.

Posteriormente, Mountcastle y colaboradores (1990), intentaron implementar este modelo pero enfocado en el sistema somatosensorial. Se interesaron en estudiar la manera en la cual se

transformaba la información táctil desde las aferentes primaria hasta llegar a las áreas sensoriales de la corteza. Ellos, midieron la capacidad perceptual de primates subhumanos despiertos, en una tarea de discriminación, y registraron la actividad de neuronas individuales de la S1. El análisis de la actividad neuronal y la ejecución del animal, no fue comparable, ya que los datos neuronales y perceptuales no fueron obtenidos en el mismo tiempo y bajo las mismas condiciones experimentales. El análisis independiente de los datos, reveló que en el rango de flutter, las neuronas con campos receptivos bien definidos codifican la frecuencia a través de la periodicidad de la actividad de estas neuronas, y que la actividad de estas neuronas pueden dar origen a la capacidad discriminatoria (capacidad perceptiva) del sujeto.

3.6.1 Estudios previos sobre la codificación de la amplitud en el sistema somatosensorial

Johnson y colaboradores (1974), estudiaron las respuestas de las fibras aferentes cutáneas periféricas de primates subhumanos anestesiados, aplicando en la yema del dedo, estímulos de vibración a diferentes amplitudes (amplitudes en el rango de 0 a 1000 μ m). Ellos descubrieron que los incrementos en amplitud resultan en el reclutamiento de un número mayor de fibras mecanorreceptoras. De esta manera, a nivel periférico, la intensidad del estímulo se codifica mediante el número de fibras aferentes que el estímulo es capaz de activar. Mountcastle y colaboradores (1975), fue otro grupo interesado en descubrir la codificación de la amplitud en el sistema somatosensorial. Ellos experimentaron con primates subhumanos despiertos que realizaban la tarea de discriminación de amplitudes (amplitudes en el rango de 61 a 143 μ m). Su trabajo resultó en la propuesta de dos códigos para la amplitud: 1) código periférico, en la cual las diferencias en el tamaño de la población activan los aferentes de Meissner; y 2) código cortical, en el cual los incrementos en amplitud resultan en el reclutamiento de un número mayor de neuronas en el área S1. De esta manera, a nivel cortical, el tamaño de la población de neuronas de la S1, es la que codifica la amplitud del estímulo, es decir, al aumentar la amplitud del estímulo habrá un mayor reclutamiento neuronal, mientras que al disminuir la amplitud del estímulo la población reclutada será menor.

Whitsel y colaboradores (2005), usando métodos de registro ópticos basados en la reflectancia de la corteza, en monos ardilla anestesiados, demostraron que los incrementos en la amplitud de un estímulo vibratorio (amplitudes en el rango de 50 a 400 μ m), se refleja en incrementos en la tasa de disparo de las neuronas de S1 en el área de la corteza.

De Lafuente y colaboradores (2005), estudiaron la respuesta de neuronas individuales en la S1 de primates subhumanos que realizaban una tarea de detección de amplitudes (amplitudes en el rango de 0 a 35 μ m). Ellos reportaron que la tasa de disparo de neuronas

individuales en la S1 varía ligeramente en función de la amplitud del estímulo, y no hay una modulación clara en la tasa de disparo durante los ensayos con ausencia de estímulo.

A nivel de la S1, aun no existe un acuerdo entre los investigadores sobre los mecanismos que codifican la amplitud de un estímulo vibro-táctil en las áreas sensoriales. Se puede decir que existen dos propuestas: la primera, propone que a nivel de la corteza, la amplitud se codifica en el tamaño de la población activada, a mayor amplitud debe ser mayor el número de neuronas activas. Quienes propusieron esto, no realizaron la comparación de umbrales neurométricos contra umbrales psicométricos obtenidos en el mismo sujeto. La segunda propuesta, establece que la tasa de disparo de neuronas individuales puede codificar la amplitud del estímulo, sin embargo estos estudios se realizaron para un rango limitado de amplitudes. Por lo tanto, es necesario realizar un estudio que aporte evidencia a favor de alguna de las dos propuestas.

4 OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general del presente trabajo será estudiar la participación de las cortezas somatosensoriales primaria (S1) y secundaria (S2) en la percepción de la amplitud de estímulos vibro-táctiles.

Objetivos particulares

- Identificar la codificación de la amplitud de un estímulo vibro-táctil en la corteza somatosensorial primaria (S1) y secundaria (S2), durante la percepción de este estímulo.
- Correlacionar la capacidad perceptiva de un mono Rhesus al ejecutar una tarea de categorización de amplitudes con la actividad unitaria extracelular que se obtendrá en dos áreas sensoriales (S1 y S2) de la corteza cerebral.

5 HIPÓTESIS

Existe un debate sobre si la amplitud de un estímulo táctil se representa por el número de neuronas (código poblacional) o por la actividad de neuronas individuales. La propuesta poblacional sugiere que los incrementos en amplitud del estímulo resultan en el reclutamiento de un número mayor de neuronas en el área S1 (Mountcastle y LaMotte, 1975). Entonces, es probable que el tamaño de la población de neuronas de la S1 (reclutamiento de un rango de 20 a 80 neuronas), sea la que codifica la amplitud del estímulo.

Por otro lado, se ha demostrado que para valores de amplitud cercanas al umbral de detección, la tasa de disparo de neuronas individuales de la S1 puede representar este atributo (De Lafuente et al, 2005). Entonces quizá, la amplitud de los estímulos vibro-táctiles para valores supra umbrales (en un rango de 20 a 80 μ) aplicados en la yema del dedo de la mano de un mono también estará representada por los cambios en la tasa de disparo de las neuronas de dicha área.

Debido a la controversia del tipo de codificación neuronal en S1, en el presente trabajo se tratará de aportar evidencias a favor de alguna de las dos propuestas. Por consiguiente, se tratará de explicar lo que sucede en la S2.

6 MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 ENTRENAMIENTO DE UN MONO RHESUS EN LA TAREA DE CATEGORIZACIÓN

Un mono (*Macaca mulatta*) fue entrenado para ejecutar una tarea en la cual requería categorizar diferentes amplitudes (tarea de categorización). Para ello, durante la tarea, se restringió con una férula, la mano derecha del animal y con pegamento se mantuvo la palma de la mano en posición hacia arriba. Se aplicaron estímulos vibro-táctiles en la piel del segmento distal de un dígito de la mano restringida del animal. El estímulo vibro-táctil se aplicó a través de un estimulador mecánico (2 mm, con punta redonda), controlado por una computadora.

El estímulo vibro-táctil consistió en una serie de ondas sinusoidales, mecánicas de 22Hz con 12 amplitudes diferentes (en el rango de 20 a 80 μm), la mitad de ellas debían ser consideradas como amplitudes bajas (20, 26, 32, 38, 44, 50 μm) y el resto como amplitudes altas (50, 56, 62, 68, 74, 80 μm) (figura 11). El valor de 50 micras, que corresponde al valor central del rango, se incluyó en los dos grupos para mantener el balance en el número de respuestas hacia uno u otro botón.

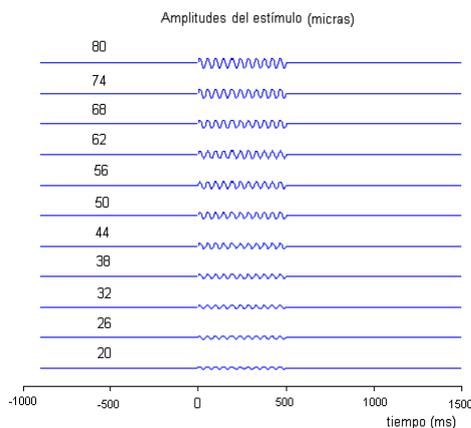


Figura 11. Gráfico que ilustra las amplitudes aplicadas en la yema del dedo de un mono. En la parte superior de la imagen se muestra la amplitud más alta (80 μm), mientras que en la parte inferior se muestra la amplitud más baja (20 μm). De cero a 500 milisegundos corresponde al periodo de aplicación del estímulo (20, 26, 32, 38, 44, 50, 56, 62, 68, 74, 80 μm).

El animal con la mano izquierda libre, indicó la categorización del estímulo, presionando uno de los dos botones presentes delante de él. El animal presionaba el botón lateral, si la amplitud era categorizada como menor que la amplitud central (50 μm), o presionando el botón medial si la amplitud era categorizada como mayor a la amplitud central. El animal fue recompensado con una gota de líquido por cada respuesta correcta (figura 12).

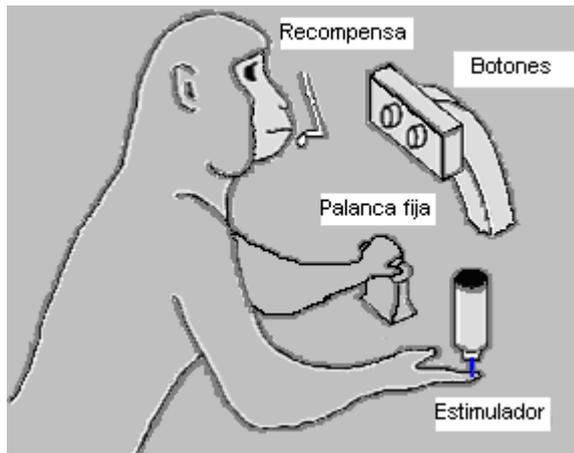


Figura 12. Elementos de trabajo para la tarea de categorización.

El mono entrenado iniciaba un ensayo cuando la punta del estimulador tocaba la piel de uno de los dígitos de la mano restringida (100 ms, evento punta abajo, PAb), en respuesta a esto, el animal colocaba su mano izquierda libre sobre una palanca fija (evento mano en la palanca, MP). Él mantenía esta posición durante un periodo de retardo variable (1000 a 3000 ms, evento retardo, R1), hasta que la punta del estimulador presentara aleatoriamente alguna de las 12 amplitudes (evento estímulo E, con una duración de 500 ms). Una vez finalizado el estímulo, se presentó un segundo periodo de retardo fijo (2000 ms, evento retardo dos, R2), posteriormente, la punta del estimulador se levantaba (evento punta arriba, PAr), indicándole al mono que podía ejecutar su movimiento de respuesta (evento presión del botón, PB) hacia uno de los dos botones (el botón medial fue usado para indicar amplitudes categorizadas altas y el lateral para amplitudes categorizada bajas) (figura 13).

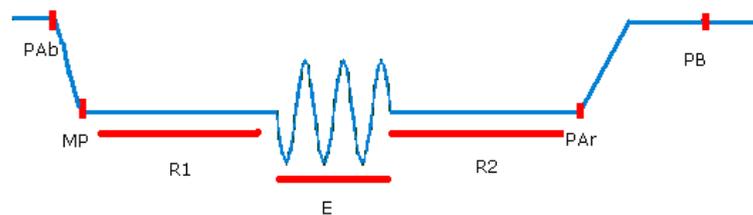


Figura 13. Representación de los eventos durante un ensayo. Un ensayo inicia cuando la punta del estimulador baja y toca la yema del mono (PAb), en respuesta a esto el animal coloca su mano en una palanca fija (MP), posteriormente aparece un primer periodo de retardo variable (R1), después se presenta el estímulo a categorizar (E), al terminar el período de estimulación (E), se presenta un segundo periodo de retardo fijo (R2), y posteriormente la punta del estimulador se levanta (PAr) y el animal indica su respuesta (PB).

El animal fue recompensado con una gota de agua, por cada categorización de amplitud correcta. El número de categorizaciones correctas e incorrectas en una ronda (que consistían de 10 ensayos por clase (amplitudes) presentados aleatoriamente) fue usado para construir funciones psicométricas. Estas funciones psicométricas fueron graficadas como “la probabilidad de que la amplitud fuera categorizada como alta”.

6.2 CIRUGÍA

Después de que el animal alcanzó un buen desempeño durante la ejecución de la tarea (más del 75 % de respuestas correctas), se le sometió a una cirugía que se realizó bajo anestesia general y en condiciones de asepsia, dos trepanaciones en el cráneo, con un diámetro de 7mm, en la región correspondiente a la S1 y a la S2, que se localizaron mediante coordenadas estereotáxicas del monos Rhesus (Paxinos et al, 2000). Las trepanaciones permitieron la colocación de un cilindro de metal (cámara de registro) en cada área, que facilitó el acceso directo a la S1 y la S2. Después de la recuperación del animal, se iniciaron las sesiones de registro electrofisiológico.

6.3 SESIONES DE REGISTRO ELECTROFISIOLÓGICO

La actividad de neuronas individuales fueron registradas extracelularmente con microelectrodos de aleación de Tungsteno/Platino recubierto de vidrio de cuarzo, con una impedancia de 2 a 3.5 M Ω , lo cuales penetraron a la S1 y la S2. Las señales neuronales de los microelectrodos fueron amplificadas, filtradas y monitorizadas con osciloscopios y audífonos. Los animales se manejaron de acuerdo con los estándares institucionales del NIH (National Institutes of Health) y la Sociedad para las Neurociencias (Society for Neurociences).

6.4 ANÁLISIS DE DATOS

- *Análisis del comportamiento del animal durante la ejecución de la tarea de categorización.*

El número de categorizaciones correctas e incorrectas que realiza el mono durante cada experimento, fue utilizado para construir curvas psicométricas. Cada curva, se calcula al obtener para cada amplitud, el número de aciertos (considerados aquellos en los que el animal categorizó correctamente la amplitud presentada), posteriormente se dividió el número de aciertos por el total de ensayos correspondiente a cada amplitud (puntos negros en la figura 14). Posteriormente, la función logística de Boltzmann fue ajustada a estos datos (línea roja en la figura 14). La curva psicofísica cuantifica y representa la capacidad perceptiva del animal durante la tarea. A cada curva, se obtuvo un DL psicométrico. El DL psicométrico es la diferencia mínima necesaria para que el animal pueda categorizar adecuadamente una amplitud respecto de la referencia central (50 μ m).

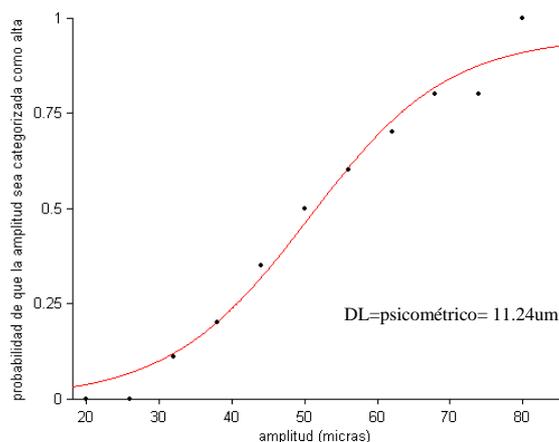


Figura14. Curva psicofísica, que representa la capacidad perceptiva del mono durante la ejecución de la tarea de categorización. En el eje de las ordenadas se gráfica la probabilidad de ensayos en el cual la amplitud es categorizada por el animal como alta (puntos negros). El eje de las abscisas corresponde a las amplitudes presentadas durante la tarea de categorización. La línea roja corresponde al ajuste logístico de Boltzmann. El DL psicométrico calculado fue de 11.24 μ m.

- *Análisis de la actividad neuronal para la tarea de categorización.*

La actividad neuronal registrada durante la ejecución de la tarea de categorización, fue representada en un gráfico llamado raster. Esta herramienta permitió visualizar la actividad neuronal de la S1 y la S2, con respecto a tres eventos de la tarea: el PAb, el E y el PAr (figura15

a,b). Cada línea negra representa el tiempo en que ocurrió un potencial de acción. Cada renglón corresponde a un ensayo, que fue presentado aleatoriamente durante la tarea. Para poder observar el comportamiento de la actividad neuronal durante el evento estímulo, se ordenaron los ensayos con respecto a las clases (se llama clase, a 10 ensayos para cada una de las amplitudes). Se presentaron en total 120 ensayos. Las clases fueron organizadas en orden descendente, quedando graficadas las amplitudes altas en la parte superior del raster y las amplitudes más bajas en la parte inferior (figura 15 a,b). El raster fue programado en la aplicación llamada MATLAB.

Para cada una de las neuronas registradas se le realizó un raster, y mediante una revisión visual de la tasa de disparo (número de potenciales de acción en el tiempo), durante los eventos PAb y PAr, se realizó una clasificación subjetiva del tipo de adaptación de las neuronas. Para ello, se graficó un PSTH (peristimulus time histogram), que muestra la tasa de disparo promedio de todos los ensayos alrededor de un evento (figura 15 c,d). Se clasificó una neurona con características de adaptación rápida, si la tasa de disparo promedio aumentaba al presentarse los eventos PAb y PAr (estímulos sostenidos), y esa respuesta disminuía antes de 300 ms, para alcanzar su tasa de disparo basal. Se consideró que la neurona presentaba características de adaptación lenta, en los casos donde la tasa de disparo promedio aumentaba durante los eventos PAb y PAr, y decrecía después de 300 ms pero manteniéndose por encima de la tasa observada antes del evento PAb.

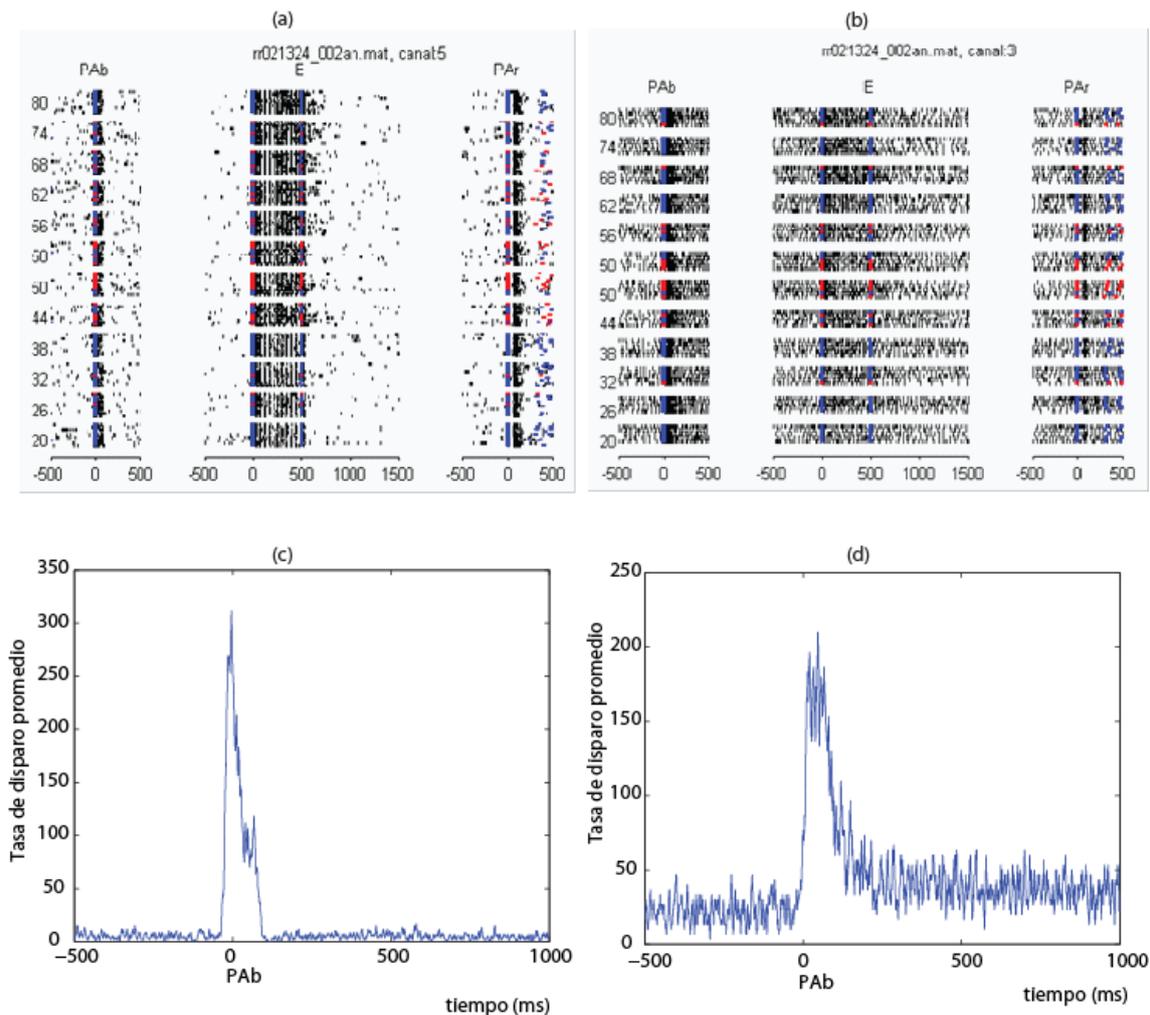


Figura 15. Rasters **(a,b)**; grafico en el que se visualizó la actividad neuronal de la corteza cerebral, durante la tarea de categorización ejecutada por un primate subhumano. Cada línea negra representa el tiempo en que ocurrió un potencial de acción. Cada renglón corresponde a un ensayo, que fue presentado aleatoriamente durante la tarea, pero aquí se muestran ordenados respecto a las amplitudes. La actividad neuronal se observa alineada durante tres eventos de la tarea: punta abajo (PAb), estímulo (E) y punta arriba (PAr); eventos graficados en el eje de abscisas (el cero correspondió al inicio de los diferentes eventos, por ejemplo: en el tiempo 0ms inicia el evento PAb, y se observa la tasa de disparo desde 500ms previos y hasta 500ms posteriores al evento PAb, así para los demás casos). En azul se grafican los aciertos ejecutados durante la tarea, y en rojo, los errores. El raster a, es una neurona registrada en el área 3b; y el raster b, es una neurona registrada en el área 1, ambas en la S1. La figura c y d, muestra el PSTH para cada neurona, graficando la tasa de disparo promedio de todos los ensayos alrededor del evento PAb. El cero representa el inicio del evento PAb, el cual muestra el pico máximo de la tasa de disparo promedio. Para la neurona del raster a, corresponde el PSTH de la figura c, que muestra un pico máximo de 310 espigas (potenciales de acción) por segundo. Esta neurona fue clasificada como adaptador rápido, ya que su tasa de disparo promedio aumentó al presentarse el evento PAb (estímulos sostenidos), y esa respuesta disminuyó en menos de 300 ms. Por otro lado, para la neurona del raster b, corresponde el PSTH de la figura d, que muestra un pico máximo de 210 espigas por segundo. Esta neurona fue clasificada como adaptador lento, ya que su tasa de disparo promedio aumento al presentarse el evento PAb, y esa respuesta decreció después de 300 ms (obsérvese, que posterior a los 300ms la tasa de disparo promedio, se mantiene sobre su tasa de disparo basal).

- *Análisis de la actividad neuronal durante la aplicación del estímulo vibro-táctil.*

La prueba estadística no paramétrica ROC (Receiver Operating Characteristic), calcula la probabilidad de que cualquier valor de una distribución A tomada al azar, sea mayor a cualquier valor de una distribución B tomado al azar ($ROC(A>B)$). El valor ROC tiende al valor 1, si A es mucho mayor que B, y tiende a cero en el caso contrario. Cuando no existen diferencias entre A y B, el valor ROC corresponde a 0.5. Esta prueba permitió cuantificar el número de neuronas responsivas durante el estímulo. Para ello, se obtuvo para todos los ensayos, y para cada una de las neuronas, la tasa de disparo de los 500 ms previos al evento E (distribución A o control), y se comparó contra la tasa de disparo durante los 500ms de duración del evento E (distribución B o respuesta al estímulo), y se obtuvo el valor ROC correspondiente y su significancia “p”. Si “p” fue menor a <0.01 , se consideró que había diferencia significativa entre la respuesta del periodo control y la respuesta a la estimulación. Por tanto, se cuantificó como una neurona responsiva durante el estímulo.

Posteriormente, para cada una de las neuronas responsivas, se cuantificó la tasa de disparo durante el estímulo, correspondiente a cada ensayo y se graficó en función de la amplitud (figura 16). A estos datos, se calculó un ajuste lineal ($y=mx+b$), y se obtuvo la pendiente de los datos. Las neuronas con pendientes significativas ($p<0.01$), fueron cuantificadas como neuronas moduladas durante el estímulo. Es decir, se consideraron como neuronas moduladas aquellas en que la tasa de disparo fue dependiente de la amplitud de estímulo. Se encontraron dos tipos de modulación: la positiva y la negativa. Una neurona modulada positivamente fue aquella en la que su tasa de disparo fue mayor en presencia de estímulos con amplitudes altas (ej. $80\mu\text{m}$), mientras que, la tasa de disparo fue menor, al presentar estímulos con amplitudes bajas (ej. $20\mu\text{m}$). Mientras que una neurona con modulación negativa la tasa de disparo es mayor en presencia de amplitudes bajas (ej. $20\mu\text{m}$), y con amplitudes altas (ej. $80\mu\text{m}$), la tasa de disparo es menor.

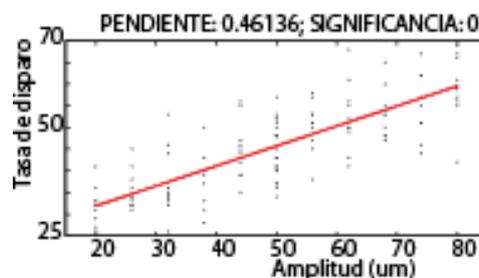


Figura 16. Neurona registrada en la S1, que fue responsiva durante el estímulo vibro-táctil y que modula positivamente su tasa de disparo en función de la amplitud. Cada punto representa la tasa de disparo durante el estímulo para un ensayo. A estos datos, se realizó un ajuste lineal (línea roja). Esta neurona presentó una pendiente de 0.46136 ($p<0.01$), lo que indica que la tasa de disparo de esta neurona incrementa en 0.46 espigas por segundo al incrementar en una micra la amplitud del estímulo.

- *Análisis de la actividad neuronal durante la ejecución de la tarea de categorización*

Para las neuronas moduladas en función de la amplitud del estímulo, se obtuvieron curvas neurométricas. Una curva neurométrica es una gráfica que muestra el porcentaje de respuestas correctas, que un observador ideal podría lograr al comparar la respuesta neuronal a cierta amplitud contra la respuesta a una referencia central (para este caso 50 μ m). Estas curvas se calcularon utilizando la prueba ROC. La distribución A (referencia) fue la tasa de disparo correspondiente a la clase central de 50 μ m, y la distribución B fue la tasa de disparo correspondiente a cada una de las otras amplitudes. Se graficó cada valor ROC obtenido contra el valor de amplitud correspondiente. A estos puntos, se realizó un ajuste logístico utilizando la ecuación de Boltzmann, $f(x)=e^{-\frac{A_1 - A_2}{x - dx}}$.

La curva neurométrica (figura 17), permitió calcular el umbral diferencial (DL) para cada una de las neuronas. Un DL neuronal es la diferencia mínima en micras que con respecto a un valor central (50 μ m) se necesita para categorizar correctamente una determinada amplitud (Blanco, 1996). Y se obtienen a partir del ajuste logístico, con los valores correspondientes al 75 y al 25 % de aciertos, obteniendo la diferencia entre ellos y dividiendo el resultado entre 2.

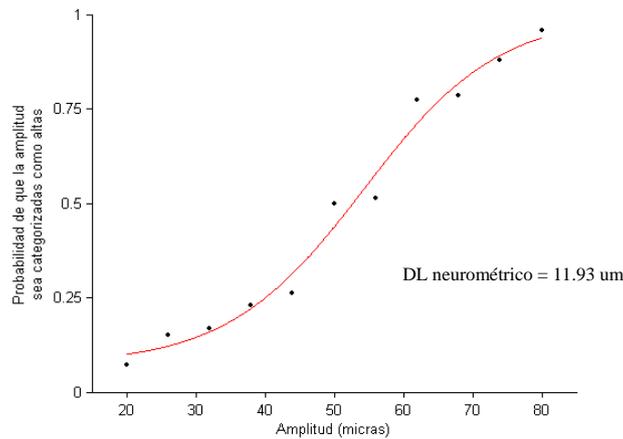


Figura 17. Curva neurométrica de una neurona registrada en la S1, en el área 3b. Se gráfica la probabilidad de que la amplitud sea categorizada como alta. Los puntos negros corresponden a valores ROC. La línea roja corresponde al ajuste logístico. Para esta neurona el DL neurométrico calculado fue de 11.93 μ m.

7 RESULTADOS

- *Neuronas estudiadas en la S1*

Durante las sesiones de registro electrofisiológico, con el mono ejecutando la tarea de categorización, se obtuvieron 119 neuronas, todas con campo receptivo en el segmento distal del dedo. El 76% (90/119) de las neuronas fueron clasificadas como adaptadores rápidos (AR), y el 24% (29/119) como adaptadores lentos (AL). La clasificación con respecto al área, mostró que de las 90 neuronas AR, 47 se localizaron en área 3b, y 43 en el área 1. Mientras que de las 29 neuronas AL, 17 se localizaron en área 3b y 12 en el área 1 (Tabla 1).

Tabla1. Clasificación de las neuronas registradas en la S1

119 Neuronas registradas en la S1	90 Adaptador rápido (76% AR)	29 Adaptador lento (24% AL)
64 Área 3b (54%)	47 Neuronas (52%)	17 Neuronas (59%)
55 Área 1 (46%)	43 Neuronas (48%)	12 Neuronas (41%)

La prueba estadística no paramétrica ROC, mostró que las 119 neuronas, fueron responsivas durante el estímulo ($p < 0.01$). La figura 18, muestra la dinámica de las 119 neuronas estudiadas, desde un segundo antes de la presentación del estímulo, hasta 500 ms posteriores a la finalización del estímulo. En el eje de abscisas se gráfica el tiempo en ms, y en el eje de las ordenadas se gráfica el número de neuronas que presentan diferencias significativas en la tasa de disparo a través del tiempo.

En resumen, se puede observar tres respuestas neuronales: 1) antes de la presencia del estímulo, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo, es muy pequeño (menor al 5% que se espera respondan solo por azar), 2) cuando se presentó el evento E, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo, aumenta drásticamente, y 3) al finalizar el estímulo, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo empieza a decrecer gradualmente.

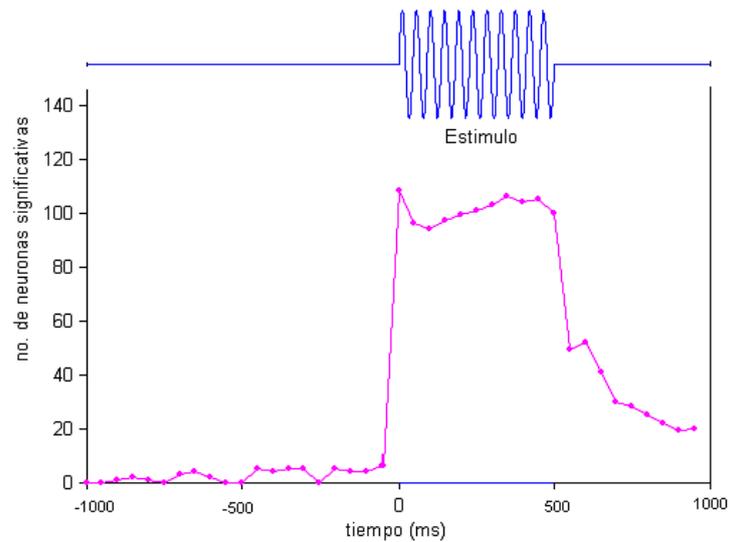


Figura 18. Dinámica de 119 neuronas responsivas registradas en la S1. En el eje de las abscisas se gráfica un segmento de la tarea de categorización que va: de 1000 ms previos al estímulo, 500 ms de duración del estímulo vibro-táctil, hasta 500 ms posteriores al estímulo. En el eje de las ordenadas se gráfica el número de neuronas que presentan diferencias significativas en la tasa de disparo a través del tiempo. El comportamiento más evidente se observa durante el periodo de duración del estímulo. En azul se ilustra el momento en el cual se presentó el estímulo vibro-táctil.

De las 119 neuronas responsivas a la tarea, el 78% (93/119) presentaron una modulación positiva de su tasa de disparo en función del estímulo y todas significativamente diferente de cero ($p < 0.01$) (Tabla 2).

Tabla 2. Clasificación de neuronas moduladas durante el estímulo vibro-táctil en la S1.

93 Neuronas moduladas durante el estímulo	71 AR (76%)	22 AL (24%)
53 Área 3b (57%)	40 Neuronas (56%)	13 Neuronas (59%)
40 Área 1 (43%)	31 Neuronas (44%)	9 Neuronas (41%)

- *Curvas neurométricas y psicométricas*

En general, las neuronas estudiadas en la S1, presentaron una modulación positiva, pero mostraron tres tendencias diferentes al calcular sus DL neurométrico y psicométricos: caso 1) el DL neurométrico era semejante al DL psicométrico; caso 2) el DL neurométrico era menor que el DL psicométrico; y caso 3) el DL neurométrico era mayor que el DL psicométrico (figura 19 a,d,g).

Caso 1. El panel a de la figura 19 muestra el raster de una neurona con propiedades de AR registrada en el área 3b de la S1. Esta neurona está modulada positivamente, y presenta una pendiente de 0.46 ($p < 0.01$) (figura 19, b). Se observa que la tasa de disparo incrementa en función de la amplitud del estímulo. Es decir, la tasa de disparo es mayor al aplicar una amplitud de 80 μm , mientras que la tasa de disparo disminuye al aplicar amplitudes menores, como se observa en amplitudes de 20 μm . El DL de esta neurona fue de 11.93 μm . El DL psicométrico, fue de 11.24 μm . La semejanza de DL neurométrico con el DL psicométrico, sugiere que esta neurona podría explicar la capacidad perceptiva del sujeto (figura 19, c).

Caso 2. El análisis de otra neurona registrada en la S1 en el área 3b, con propiedades de AR (figura 19, d) muestra una modulación positiva de la tasa de disparo dependiente de la amplitud del estímulo. Pendiente de 0.86 ($p < 0.01$) (figura 19, e). El DL de esta neurona fue de 4.01 μm , lo cual significa que esta neurona es más sensible con respecto a la neurona del caso 1, ya que requiere de una menor cantidad de micras para poder diferenciar entre las diversas amplitudes. El DL psicométrico, fue de 11.09 μm . La diferencia entre el DL neurométrico y el DL psicométrico, sugiere que la sensibilidad de la neurona es mejor que el mono para categorizar amplitudes (figura 19, f).

Caso 3. El análisis de una neurona con propiedades de AL registrada en el área 1 de la S1 (figura 19, g), muestra una modulación de la tasa de disparo dependiente de la amplitud, con una pendiente de 0.22 ($p < 0.01$) (figura 19, h). El DL de esta neurona fue grande (18.59 μm), lo cual significa que un observador ideal requiere una cantidad mayor de micras para poder diferenciar entre amplitudes respecto a la amplitud de 50 μm . El DL psicométrico, fue de 8.75 μm . La diferencia entre el DL neurométrico y el DL psicométrico, sugiere que la sensibilidad de esta neurona es menor que la sensibilidad del sujeto durante la tarea psicofísica (figura 19, i).

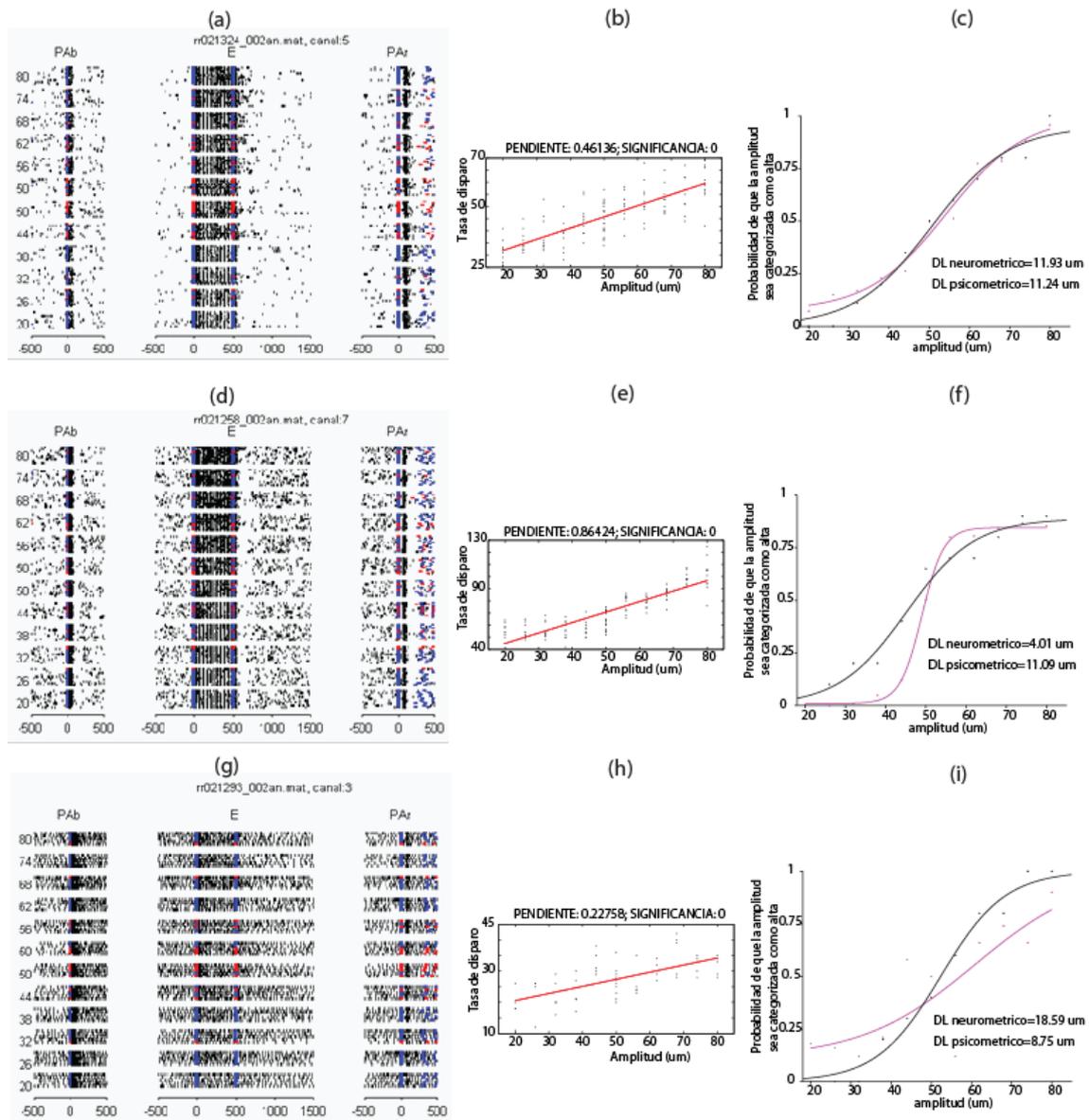


Figura 19. Respuesta de tres neuronas estudiadas en la S1, que modularon positivamente la tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo vibro-táctil, pero que mostraron tres tendencias diferentes al calcular sus DL neurométrico y psicométricos. **a,d,g** / Raster que visualiza la actividad neuronal en la S1. (a,d) Neuronas con propiedades de AR registrada en el área 3b, (g) neurona con propiedades de AL, registrada en el área 1. **b,e,h** / Tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo, y ajuste lineal (línea roja). Se observa que la tasa de disparo es mayor en amplitudes altas (como 80 μ m), mientras que la tasa de disparo disminuye cuando la amplitud es baja (como 20 μ m). (b) Pendiente 0.46 ($p < 0.01$), (e) Pendiente 0.86 ($p < 0.01$) y (h) Pendiente 0.22 ($p < 0.01$). **c,f,i** / Curva neurométrica (línea rosa) y psicométrica (línea negra). En el eje de las ordenadas se gráfica la probabilidad de que la amplitud sea categorizada como alta. El eje de las abscisas corresponde a las amplitudes presentadas durante la tarea de categorización. Los puntos y la línea rosa, indica la ejecución de un observador ideal que toma su decisión basándose en la respuesta neuronal (tasa de disparo), de neuronas individuales. Los puntos y la línea negra, indica la ejecución de un primate subhumano. (c) La semejanza de DL neurométrico con el DL psicométrico, sugiere que esta neurona podría explicar la conducta del sujeto. (f) El DL neurométrico es aproximadamente tres veces menor que el DL psicométrico, esto sugiere que la neurona es más sensible que el sujeto. (i) El DL neurométrico es dos veces mayor que el DL psicométrico, lo que sugiere que la neurona es peor que el sujeto durante la ejecución de la tarea psicofísica.

- *Neuronas estudiadas en la S2*

Durante las sesiones de registro, con el mono ejecutando la tarea de categorización, se registraron en la S2, 63 neuronas, todas con campo receptivo bilaterales. La prueba no paramétrica ROC, reveló que solo 52% (33/63), fueron responsivas durante el estímulo ($p < 0.01$).

La figura 20, muestra la dinámica de las 33 neuronas responsivas, desde un segundo (1000 ms), previos a la presentación del estímulo, hasta 500 ms posteriores a la finalización del estímulo. En el eje de abscisas se gráfica el tiempo, y en el eje de las ordenadas se gráfica el número de neuronas que presentan diferencias significativas en la tasa de disparo a través del tiempo. Se observa, que antes de la presencia del estímulo, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo, es muy pequeño. Mientras que, durante la presencia del estímulo, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo aumenta considerablemente. Finalmente, el número de neuronas con diferencias significativas en su tasa de disparo aumenta aun más hacia el final del estímulo, seguido de una disminución lenta en la tasa de disparo posterior al estímulo.

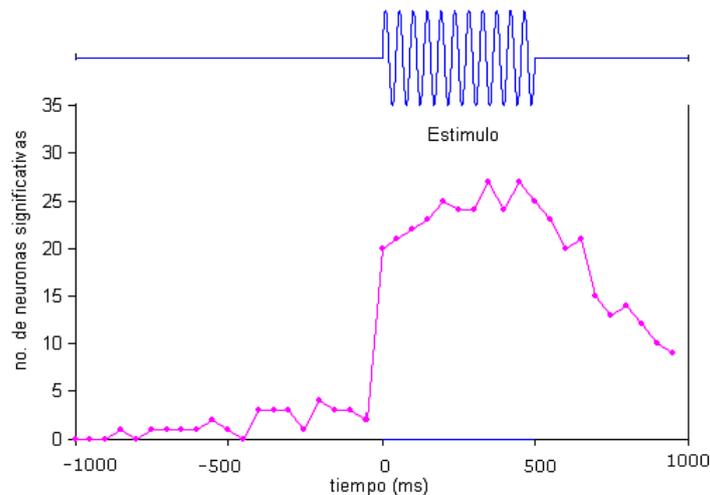


Figura 20. Dinámica de 33 neuronas registradas en la S2. En el eje de abscisas se gráfica desde 1000 ms previos al estímulo, los 500 ms de duración del estímulo, hasta 500 ms posteriores al estímulo. En el eje de las ordenadas se gráfica el número de neuronas que presentan diferencias significativas en la tasa de disparo a través del tiempo. El mayor número de neuronas que presentan diferencias significativas en la tasa de disparo se observa al final del periodo de duración del estímulo. Posterior al estímulo (de 500ms a 1000ms), se observa que varias neuronas disminuyen su tasa de disparo muy lentamente. En azul se ilustra el momento en el cual se presentó el estímulo.

Del 52% de las neuronas responsivas durante el estímulo, el 67% (22/33) fueron moduladas; 19 neuronas presentaron una modulación positiva y 3 neuronas modulación negativa.

Se observaron dos tipos de respuesta en la tasa de disparo, durante la presencia del estímulo vibro-táctil.

Caso 1. La figura 21, panel a, muestra el raster de una neurona registrada en la S2. Esta neurona presenta una modulación negativa, ya que la regresión lineal, reveló una pendiente de -0.1630 , significativamente diferente de cero ($p < 0.01$) (figura 21, b). El DL neurométrico fue de $19.16\mu\text{m}$, mientras que el DL psicométrico fue de $9.08\mu\text{m}$. La diferencia entre el DL neurométrico y el DL psicométrico, sugiere que esta neurona tiene ejecuciones menos sensible que el sujeto durante la tarea psicofísica (figura 21, c)

Caso 2. Otro tipo de respuesta observada en la actividad neuronal en la S2, se muestra en el raster de la figura 21 panel d, en la que la tasa de disparo incrementa hacia el final de la presentación del estímulo vibro-táctil. El análisis ROC reveló que esta neurona se moduló positivamente (pendiente = 0.15 , $p < 0.01$) (figura 21, e). El DL neurométrico fue de $26.05\mu\text{m}$, lo cual significa que con base en esta neurona, un observador ideal, solo podría categorizar correctamente (al 75% de aciertos) amplitudes mayores a $76.05\mu\text{m}$ o menores a $23.95\mu\text{m}$. El DL psicométrico, fue de $9.71\mu\text{m}$. La diferencia entre el DL neurométrico y el DL psicométrico, sugiere que a la neurona de la S2 le es muy difícil categorizar las diferentes amplitudes, en cambio, el DL psicométrico muestra que la sensibilidad del animal es mayor (figura 21, f).

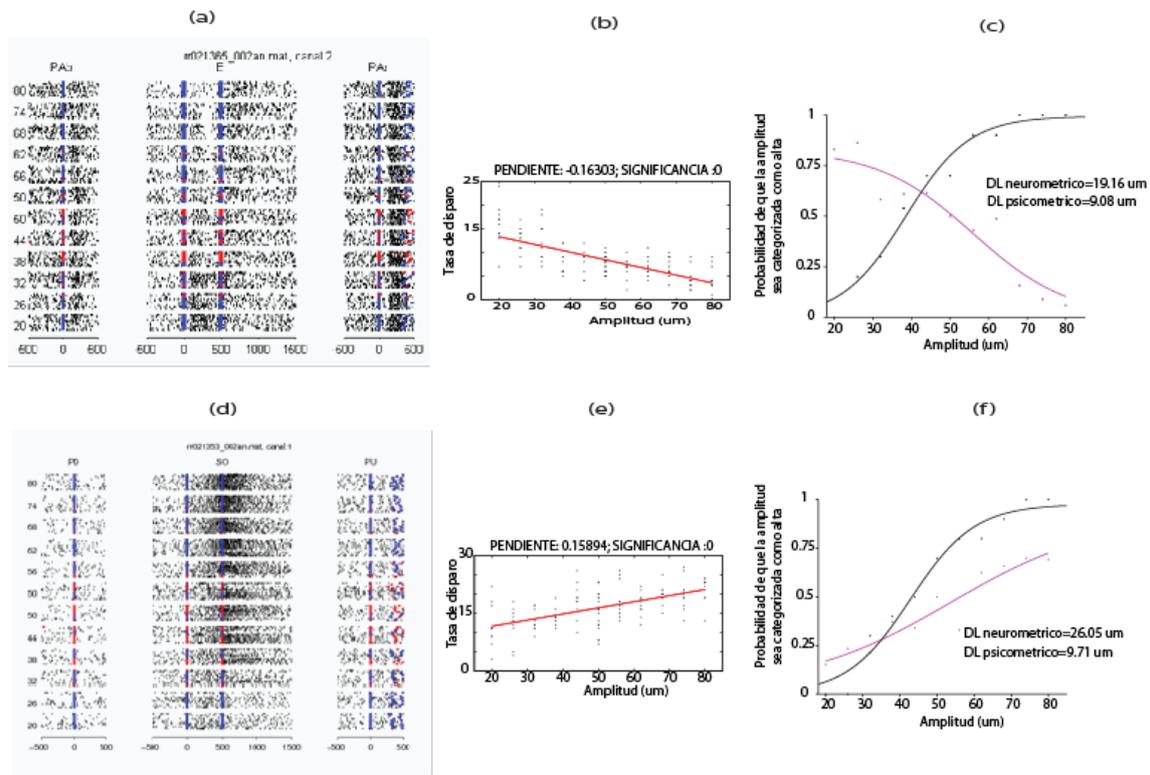


Figura 21. Respuesta de dos neuronas estudiadas en la S2. **(a)** Raster de una neurona que moduló negativamente la tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo. **(b)** La tasa de disparo graficada en función de la amplitud reveló una pendiente negativa de -0.16 ($p < 0.001$). **(c)** Curva neurométrica y psicométrica. En el eje de las ordenadas se gráfica la probabilidad de que la amplitud sea categorizada como alta. El eje de las abscisas corresponde a las amplitudes presentadas durante la tarea de categorización. Los puntos y la línea rosa, indica la ejecución de un observador ideal que toma su decisión basándose en la respuesta neuronal (tasa de disparo) de neuronas individuales (la línea rosa presenta un ajuste negativo, ya que la neurona presentó una modulación negativa). Los puntos y la línea negra, indica la ejecución de un primate subhumano. El DL neurométrico, es dos veces menor que el DL psicométrico, lo cual sugiere que en la S2 la neurona es muy mala para diferenciar entre amplitudes, y por lo tanto, no podría explicar la capacidad perceptiva del sujeto. **(d)** Raster otra neurona registrada en la S2, que visualiza la actividad neuronal a través de tres eventos: punta abajo (PAb), estímulo (E) y punta arriba (PAr). **(e)** Gráfica de la tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo, con su respectivo ajuste lineal (línea roja). Esta neurona reveló una pendiente menor (pendiente 0.15 ($p < 0.01$)), comparada con las neuronas estudiadas en la S1. Es interesante la actividad neuronal que se presenta posterior al evento E, sugiriendo un patrón importante durante el evento R2. **(f)** Curva neurométrica y psicométrica. El DL neurométrico, es tres veces menor que el DL psicométrico, esta neurona no es capaz de diferenciar entre amplitudes, por lo tanto no es capaz de explicar la capacidad perceptiva del sujeto.

- *Comportamiento de las pendientes en la S1 y la S2*

En la S1, el 78% (93/119) de las neuronas modularon su tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo, siguiendo la tendencia de que el incremento de amplitud resulta en el incremento de la tasa de disparo (pendientes positivas). Sólo una neurona, presentó un comportamiento inverso, en el cual, el incremento de amplitud resultó en la disminución de la tasa de disparo (pendiente negativa).

En la S2, 35% (22/63) de las neuronas modularon su tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo. Solo tres del total de neuronas moduladas, presentaron pendientes negativas.

El panel a de la figura 22, muestra la distribución de las pendientes positivas y negativas de las neuronas de la S1 y la S2. La gráfica muestra que la media de las pendientes de S1 ($\mu=0.1861$), es mayor que la media de las pendientes en la S2 ($\mu=0.0651$). La figura 22 panel b, muestra la distribución de las pendientes de las mismas neuronas estudiadas en la S1 y la S2, pero ahora graficadas al obtener los valores absolutos de las pendientes. Se puede observar que la media de las pendientes de la S1 ($\mu=0.1944$), es aproximadamente dos veces mejor que la media de las pendientes de la S2 ($\mu=0.0967$).

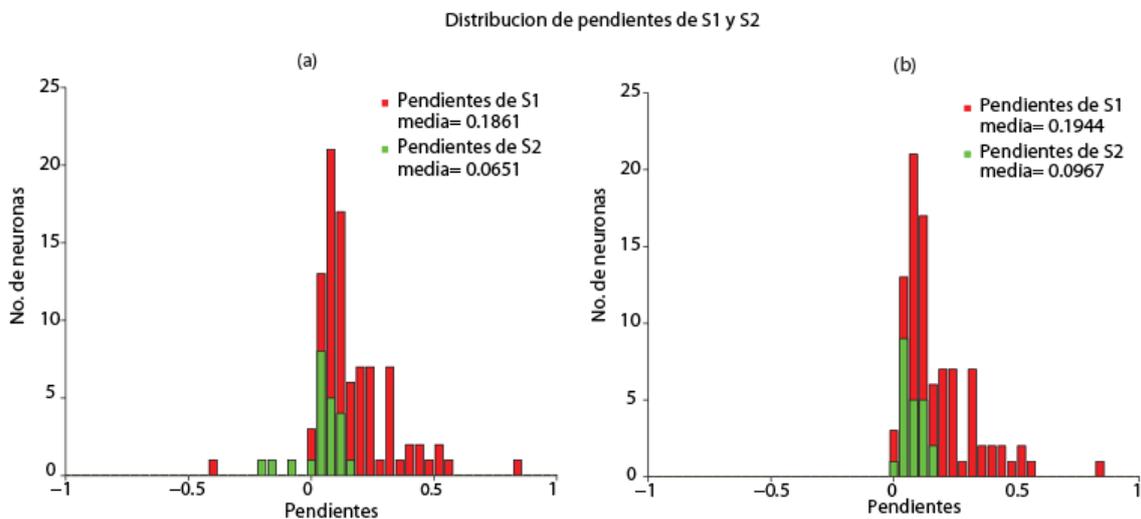


Figura 22. **a,b** / Graficas que muestra la distribución de las pendientes de la S1(barras rojas) y la S2 (barras verdes). (a) Se muestra la distribución de 93 neuronas con pendientes significativamente diferentes de cero ($p<0.01$), obtenidas en la S1, graficadas junto con la distribución de 22 neuronas moduladas en la S2, con pendiente significativamente diferente de cero ($p<0.01$). Obsérvese, que una neurona en la S1, y 3 neuronas en la S2, presentaron pendientes negativa, esto es, que la tasa de disparo incrementó en presencia de amplitudes bajas, y decrecía en presencia de amplitudes altas. Para estas distribuciones, la media de las pendientes de la S1 fueron tres veces mejores que la media de las pendientes de la S2. (b) Muestra la distribución de las pendientes de las mismas neuronas estudiadas en la S1 y la S2, pero ahora graficadas al obtener los valores absolutos de las pendientes. Se puede observar que la media de las pendientes de la S1 son aproximadamente dos veces mejor que la media de las pendientes de la S2.

- *Comportamiento de los DL neurométricos y psicométricos en la S1 y la S2*

De las 93 neuronas moduladas durante el estímulo en la S1, el 18% (17/93) de ellas se pudo calcular el DL neurométrico y su respectivo DL psicométrico. Mientras que el 82% no fue posible calcular el DL neurométrico. Del 18% de las neuronas, 14 fueron neuronas con propiedades de AR (9 en área 3b y 5 en área 1), y 3 neuronas con propiedades de AL (2 neuronas en el área 3b y 1 en área 1).

La figura 23, muestra el 18% de neuronas que fue posible calcular un DL neurométrico graficadas en función de su respectivo DL psicométrico, permitiendo visualizar la distribución y la tendencia de los DL's. Este 18% se representaron en 4 gráficas, clasificada de acuerdo al tipo de adaptación de las neuronas (AR o AL) y su localización de registro en la S1 (área 3b o 1). En el eje de las abscisas se graficaron los DL psicométrico, y en el eje de las ordenadas se graficaron sus respectivos DL neurométricos. El mayor número de neuronas graficadas se muestra en el panel a, representando por el 53% de neuronas con propiedades de AR, registradas en el área 3b, mientras que el menor número de neuronas se observa en el panel d, representado por el 6% de neuronas con propiedades de AL, registradas en el área 1.

Distribucion de DL Psicometricos vs Neurometricos en S1

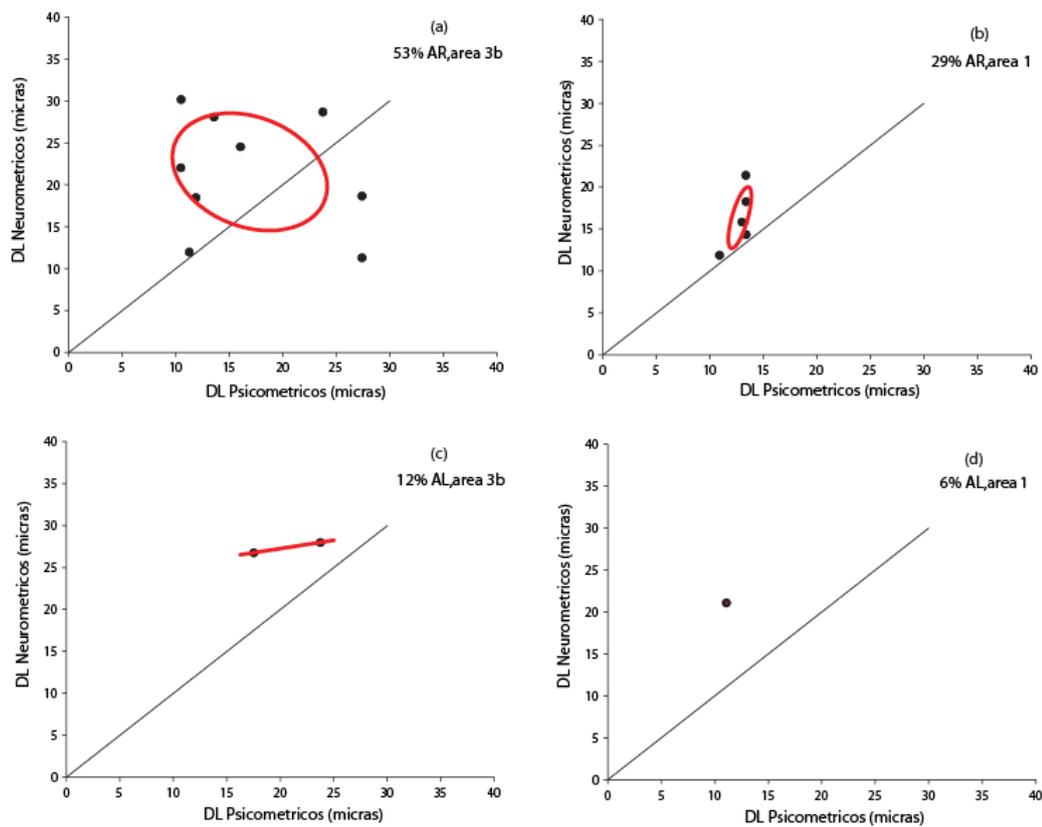


Figura 23. Gráficas que muestran el 18% de neuronas que presentaron una relación con la conducta. Los DL's neurométricos en función de los psicométricos, se representaron en 4 gráficas, clasificada de acuerdo al tipo de adaptación de las neuronas (AR o AL) y su localización de registro en la S1 (área 3b o 1). A los puntos de cada una de las gráficas, se calculó un ajuste Gaussiano en dos dimensiones (en rojo). Se observa que las neuronas que pueden explicar la conducta del animal pertenecen a las del tipo AR (a,b).

Por otro lado, de las 22 neuronas moduladas durante el estímulo en la S2, sólo el 9% (2/22), fue posible calcular su DL neurométrico, el resto no fue posible (91%). La figura 24 muestra los DL psicométricos en función de sus DL neurométricos. En este caso, los DL neurométricos fueron mayores que los DL psicométricos.

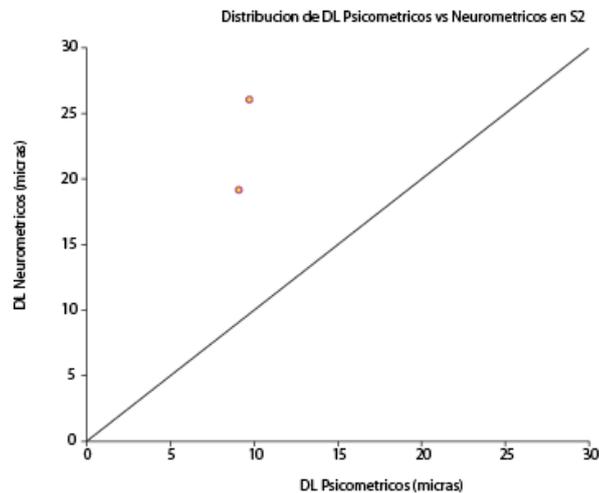


Figura 24. DL neurométricos vs DL psicométricos en la S2. Se observa en los dos casos, los DL's psicométricos fueron menores que los DL's neurométricos.

- *Razones de umbral en la S1*

En neurofisiología, la forma de representar la relación entre la ejecución del animal y las neuronas, es a través del histograma de las razones de umbral (umbral psicométrico/ umbral neurométrico) graficado en escala logarítmica.

La figura 25, muestra un histograma de la distribución de la razón de umbral psicométrico y neurométrico de 17 neuronas. Los valores de razón menores a 1 representan casos donde el umbral de la neurona fue mayor que el del mono; valores mayores que 1 representan casos donde el umbral de mono fue mayor que el de la neurona. En otros casos, los umbrales neurométricos y psicométricos fueron similares, en estos casos la razón es cercana al valor 1. La media geométrica de la razón de umbral fue de 0.76 y no fue significativamente distinta de 1 ($p=0.19$, prueba t), es decir, aunque en promedio las neuronas fueron ligeramente peores que el sujeto, existen aproximadamente once neuronas en los cuales las neuronas individuales pueden explicar la conducta del animal.

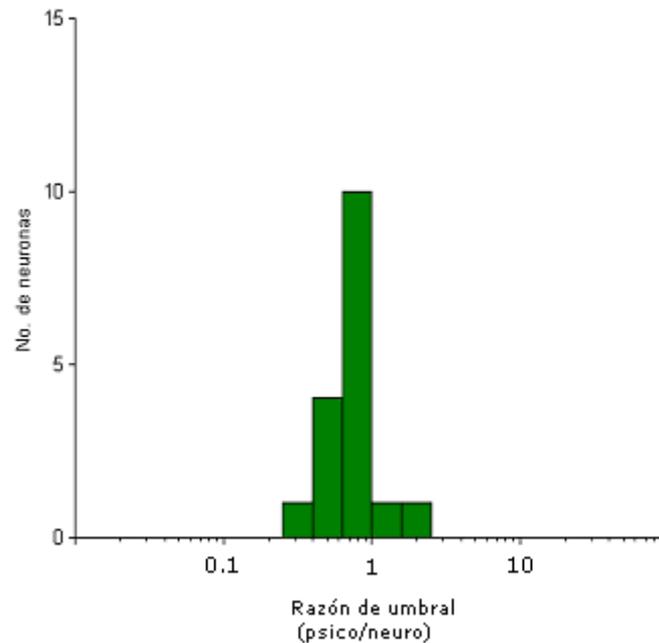


Figura 25. Razón de umbral calculado entre la neurona y la conducta del mono durante la tarea de categorización. Los valores de razón menores a 1 representan casos donde el umbral de la neurona fue mayor al del mono; valores mayores a 1 representan casos donde la ejecución del mono fue peor que el de la neurona. Si la razón de umbral neurométrico y psicométrico fueron similares, los casos se grafican cerca del valor 1.

8 DISCUSIÓN

Algunas de las observaciones del presente estudio son las siguientes:

1. Algunas neuronas individuales de la S1 y la S2 fueron responsivas (figura 18 y 20) y modularon su tasa de disparo en función de la amplitud de los estímulos vibro-táctiles durante la tarea psicofísica. Sin embargo, las neuronas de la S1 presentaron una mejor modulación (media de las pendientes en S1 $\mu = 0.1944$) de la tasa de disparo en función del estímulo, en comparación con las neuronas de la S2 (media de las pendientes en S2 $\mu = 0.0967$) (figura 22, b). La mayor proporción de neuronas moduladas durante el estímulo, presentaron características de AR localizadas en el área 3b de la S1 (40 neuronas). Esto sugiere que las neuronas con AR son mejores para seguir el estímulo vibro-táctil aplicado en yema del dedo de sujeto durante la tarea de categorización.

Que las pendientes de la S1 sean dos veces mejores que las pendientes de la S2, sugiere que la información de la amplitud del estímulo sufre una disminución o transformación de información sensorial, considerando una transmisión de la información sensorial en serie, es decir, que la información fluye de la S1 hacia la S2.

2. Se encontraron tres casos en las neuronas de la S2, y uno en la S1, que su modulación fue negativa, quizá este patrón se deba a que estas neuronas tuvieron preferencia hacia amplitudes bajas, ya que en estos casos la tasa de disparo incrementó significativamente (figura 21, a). Este tipo de neuronas con pendientes negativas las han reportado Romo y colaboradores (2003), para la codificación de la frecuencia de estímulos vibro-táctiles, y mostraron que la combinación de las respuestas de neuronas con pendientes positivas y negativas, pueden incrementar nuevamente la cantidad de información. Ellos reportaron que en el área S2, el 40% de neuronas tuvieron una modulación negativa. En el presente experimento se tiene un número pequeño de neuronas registradas en la S2 (63 neuronas), es probable que el aumento en el tamaño de la población en futuros experimentos, se encuentre la misma proporción de neuronas reportadas por Romo y colaboradores.

3. Este punto surge de la aproximación de técnicas como la psicofísica y la neurofisiología, las cuales se ha intentado correlacionar desde los años 60's. La aplicación de estas dos técnicas en el presente trabajo, ha permitido contribuir al establecimiento de un correlato entre la actividad neuronal y la ejecución del animal durante la tarea de categorización. Ya que, los resultados muestran que *la aplicación de los estímulos vibro-táctiles, en la yema del dedo del mono, provoca cambios en la tasa de disparo de algunas neuronas individuales de la S1, y que el 12% (11/93) de estas permiten explicar el desempeño del animal durante la ejecución de la tarea (figura 25)*. Por lo tanto, estos resultados difieren con la propuesta poblacional planteada por Mountcastle (1975), quien estudio la codificación de la amplitud en monos que no ejecutaban una tarea, sugiriendo así, un código neuronal en el que, *el número de neuronas responsivas en la S1, se modulan en función de la amplitud del estímulo*.

Quizá el número reducido de neuronas individuales que explican la ejecución del sujeto en el área de la S1 (12%), se justifique por el tipo de análisis (neuronas individuales) que se realizó. Proponer un análisis donde se sume la información de la tasa de disparo de las neuronas, podría mejorar futuros resultados.

Quizá, la discrepancia entre el código sugerido por Mountcastle (el número de neuronas codifican la amplitud en la S1) y el propuesto en el presente trabajo (la tasa de disparo de neuronas individuales codifica la amplitud en la S1), se deba a las diferencias metodológicas implementadas durante los experimentos.

Mountcastle realizó sus experimentos bajo parámetros como: registrar la actividad neuronal en la S1, en animales anestesiados que no realizaban ninguna tarea conductual (Mountcastle et al, 1969); y por otro lado, entrenar a monos en la tarea de discriminación de amplitudes (en un rango de amplitudes de 61 a 143 μ), pero sin realizar ninguna registro extracelular en la corteza cerebral durante la tarea (Mountcastle y LaMotte, 1975), para posteriormente correlacionar ambos experimentos. Que la actividad neuronal y la ejecución del animal, no se hayan realizado

de manera simultánea en un mismo sujeto, pudo provocar que Mountcastle sugiriera el código poblacional en el que, el número de neuronas responsivas (171 neuronas) se modula en función de la amplitud del estímulo.

En el presente trabajo se consideraron estrictamente los lineamientos que se deben cumplir para validar que, la actividad neuronal codifica el atributo de un estímulo (Parker y Newsome, 1998). Estos lineamientos, consistieron en registrar en un mismo sujeto y de manera simultánea, la actividad neuronal y la ejecución perceptual del animal (tarea de categorización de amplitudes en un rango de 20 a 80 μ m). Esto permitió medir y analizar estas dos variables de manera comparable, mediante las funciones neurométricas y psicométricas. De igual manera, se cuantificó que las neuronas bajo estudio presentaron diferencias perceptibles en el patrón de disparo en presencia de los diferentes estímulos aplicados al sujeto, durante la tarea psicofísica.

Otros estudio enfocados en la codificación de la amplitud, fue realizado por De Lafuente y colaboradores (2005). Ellos siguieron los lineamientos sugeridos por Parker y Newsome (Parker y Newsome, 1998), y reportaron que en monos ejecutando la tarea de detección de estímulos vibro-táctiles (aplicando amplitudes en el rango de 0 a 35 μ m), la tasa de disparo de neuronas individuales en el área S1 varía ligeramente en función de la amplitud del estímulo, y no existe una modulación clara en la tasa de disparo durante los ensayos con ausencia de estímulo. De Lafuente, aplicó amplitudes cercanas al umbral de detección. Quedando la incógnita sobre si la tasa de disparo podría codificar para un rango mayor de amplitudes.

Los resultados en el presente trabajo, aportó evidencias de que al incrementar las amplitudes aplicada en la yema del dedo del sujeto (en un rango de 20 a 80 μ m), el sistema somatosensorial se activa, y las neuronas individuales modulan la tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo.

4. Otro punto a discutir se dirige hacia el área S2. Generando las siguientes cuestiones: ¿Qué sucede con la información somatosensorial cuando se transmite de S1 hacia S2? ¿Por qué no hay suficiente información que permita sustentar la tarea psicofísica?

Los resultados muestran que la información en la S2, sufre una disminución o transformación de la información somatosensorial durante la presencia del estímulo, sin embargo se muestra un respuesta de la poblacional neuronal al final de la presencia del estímulo, lo que podría sugerir que existe un código poblacional en función de el área S2, independiente de la amplitud del estímulo (figura 20). Los resultados de neuronas individuales, reveló que, solo el 35% (22/63) de las neuronas en la S2, modularon la tasa de disparo en función de la amplitud del estímulo vibro-táctil, sin embargo, esta información no fue suficiente para sustentar la ejecución de la tarea, y solo el 9% (2/22) de las neuronas permitieron estimar un umbral neurométrico pero de manera muy deficiente (figura 24). Es posible que el reducido número de neuronas registradas en la S2, se debiera a la difícil localización y registro en el área.

Aun que, algunos estudios neurofisiológicos en animales entrenados para realizar tareas conductuales, muestran que las respuestas de cerca del 85% de las neuronas en S2 son afectadas por el foco de atención de los animales (Murray y Mishkin, 1984).

Por otro lado, proponer futuros análisis en el segundo periodo de retardo (figura 21, d), es decir, posterior al evento estímulo, podrían dar más información sobre el papel de la actividad neuronal en el área S2, ya que durante dicho periodo, se observa una mayor respuesta en la tasa de disparo de las neuronas.

No se descarta que la S2 sea un área que tiene como función transmitir información sensorial a áreas centrales, ya que se ha reportado que al lesionar esta área, en monos entrenados, ellos son incapaces de ejecutar una gran variedad de tareas táctiles (Chmielowska y Pons, 1995). Grupos de trabajo como Hsiao y colaboradores (2002) y Fitzgerald y colaboradores (2006), reportaron que la S2 realiza funciones como identificar la dirección del movimiento.

9 CONCLUSIÓN

Con una tarea táctil bien definida, como lo es la tarea de categorización de amplitudes; se puede medir la capacidad perceptual de un mono Rhesus (*Macaca mulatta*) y simultáneamente registrar la actividad neuronal en áreas sensoriales.

Los resultados en el presente trabajo, aportó evidencias a favor de la hipótesis en la cual la tasa de disparo de neuronas individuales en la S1 codifica la amplitud de estímulos vibrotáctiles en un rango de 20 a 80 μ m, y no se encontró evidencias en la cual, el número de neuronas en la S1 codificará la amplitud del estímulo, propuesta hecha por Mountcastle (1975).

Los resultados mostraron que la aplicación de los estímulos vibrotáctiles, en la yema del dedo del mono, provoca cambios en la tasa de disparo de algunas neuronas individuales de la S1, y que el 12% (11/93) de estas permitieron explicar el desempeño del animal durante la ejecución de la tarea (figura 25). También, el análisis de neuronas individuales en el área S1 reveló, que tanto neuronas con AR como AL en el área 3b y el área 1 fueron capaces de representar la amplitud del estímulo. Siendo las neuronas de AR, las que mostraron mayor sensibilidad a la amplitud y permitieron obtener el mayor número de DL's neurométricos. Además, todas las neuronas que son iguales o mejores que el mono (12%), mostraron propiedades de AR y aproximadamente el 50% se encontró en cada área. Mientras que para el área S2, 22 neuronas codificaron el atributo amplitud, solo que un número muy reducido de ellas fue posible calcular un DL neurométrico (9%).

Concluyendo, podemos afirmar que la actividad del 78% (93/119) de las neuronas individuales en la S1, codifica la amplitud de un estímulo vibrotáctil en un rango de amplitudes supraumbrales, y que alrededor del 12% (11/93) de esas neuronas individuales pueden explicar la capacidad perceptiva del mono Rhesus al ejecutar la tarea de categorización de amplitudes.

10 REFERENCIAS

1. Bennett, R.E., Ferrington, D.G. and Rowe, M.J., Tactile neuron classes within second somatosensory area (SII) of cat cerebral cortex, *J. Neurophysiol.*, 43, 292-309, 1980.
2. Blanco, Manuel J. *Psicofísica*, Universitas, S.A., Madrid. 1996.
3. Brodmann, K. *Die vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde*, Barth, Leipzig. English translation: Garey, L., *Localisation in the cerebral cortex*. Smith-Gordon, London, 1908.
4. Cervero, F., Iggo A., Molony V. Responses of spinocervical tract neurons to noxious stimulation of the skin. *J. Physiol. London* 267,537-558, 1977.
5. Chmielowska, J. and Pons, T.P. Patterns of thalamocortical degeneration after ablation of somatosensory cortex in monkeys. *J. Comp. Neurol.* 360, 377-392, 1995.
6. Darian-Smith, I., Galea M.P., Darian-Smith C., Sugitani M., Tan A., Burman K. The anatomy of manual dexterity. The new connectivity of the primate sensorimotor thalamus and cerebral cortex. *Adv Anat Embryol Cell Biol.* 133,1-140, 1996.
7. De Lafuente, V., Romo R. Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nat Neurosci.* 8(12):1698-703, 2005.
8. Disbrow, E.A., Hinkley L.B., Roberts T.P. Ipsilateral representation of oral structures in human anterior parietal somatosensory cortex and integration of inputs across the midline. *J Comp Neurol.* 22:467(4):487-95, 2003.
9. Disbrow, E.L., Latinas, E., Recanzone, G.H., Slutsky, D.A., and Krubitzer, L.A. Thalamocortical connections of the parietal ventral area (PV) and the second somatosensory area (S2) in macaque monkeys. *Thalamus Relat. Syst.* 1, 289-302, 2002.
10. Felleman, D., and Van Essen D.C. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*;1:1-47, 1991
11. Ferrington, D.G., and Rowe, M.J. Differential contributions to coding of cutaneous vibratory information by cortical somatosensory areas I and II, *J. Neurophysiol.*, 43,310-331, 1980.
12. Fitzgerald, M., Slater R., Boyd S. and Meek J. Cortical pain responses in the brain. *123(3):332, 332-4, 2006.*
13. Friedman, D.P. and Murray E.A. Thalamic connectivity of the second somatosensory area and neighboring somatosensory fields of the lateral sulcus of the macaque. *J. Comp. Neurol.* 252,348-373, 1986.
14. Friedman, D.P. Body topography in second somatic sensory area. Monkey SII somatotopy. En: *Cortical Sensory Organization. Multiple Somatic Areas*, edited by C.N. Woolsey. Clifton, NJ: Humana, vol.1,121-165, 1981.
15. Friedman, D.P., Jones, E.G. and Burton, H. Representation pattern in the second somatic sensory area of the monkey cerebral cortex, *J. Comp. Neurol.*, 192, 1021-1041, 1980.
16. Fulton, J.F., et al. *Textbook of physiology: excitable cells and neurophysiology*, 21th Edition, W. B. Saunders Company, Philadelphia and London, 1955.
17. Garraghty, P.E., Florence S.L., Tenhula W.N., y Kaas J.H. Parallel thalamic activation of the first and second somatosensory areas in prosimian primates and tree shrews. *J. Comp. Neurol.* 311,289-299, 1991.
18. Herron, P. The connections of cortical somatosensory areas I and II with separate nuclei in the ventroposterior thalamus in the raccoon. *Neuroscience* 8, 243-257, 1983.
19. Hsiao, S.S, Lane J., Fitzgerald P. Representation of orientation in the somatosensory system. *Behav Brain Res.* 20; 135(1-2):93-103, 2002.
20. Hsiao, S.S, O'Shaughnessy D.M., Johnson K.O. Effects of selective attention on spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex. *J Neurophysiol.*, 70(1):444-7, 1993.

21. Hyvarinen, J., and Poranen A. Effects of attention on multiunit responses to vibration in the somatosensory regions of the monkey's brain. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 53(5):525-37, 1982.
22. Iwamura, Y. and M. Tanaka. Postcentral neurons in hand region of area 2: their possible role in the form discrimination of tactile objects. *Brain Res* 150:662-66, 1978.
23. Iwamura, Y., M. Tanaka, and O. Hikosaka. Overlapping representation of fingers in the somatosensory cortex (area 2) in the conscious monkey. *Brain Res* 197:516-520, 1980.
24. Iwamura, Y., M. Tanaka, M. Sakamoto, and O. Hikosaka. Converging patterns of finger representation and complex response properties of neurons in area 1 of the first somatosensory cortex of the conscious monkey. *Exp. Brain Res.* 51:327-337, 1983b.
25. Johnson K.O., Hsiao S.S. Neural mechanisms of tactual form and texture perception. *Annu Rev Neurosci*, 15,227-50, 1992.
26. Johnson, K.O. Reconstruction of population response to a vibratory stimulus in quickly adapting mechanoreceptive afferent fiber population innervating glabrous skin of the monkey. *J Neurophysiol*, 37(1):48-72, 1974.
27. Johnson, K.O., DiCarlo J.J., Lane J.W., Hsiao S.S. Marking microelectrode penetrations with fluorescent dyes. *J Neurosci Methods*, 64(1):75-81, 1996.
28. Jones, E., and Burton H. Areal differences in the laminar distribution of thalamic afferents in cortical fields of the insular, parietal and temporal regions of primates. *J. Comp. Neurol.* 168,197-247, 1976.
29. Jones, E.G. and Friedman D.P. Projection pattern of functional components of thalamic ventrobasal complex on monkey somatosensory cortex. *J Neurophysiol.* 48(2):521-544, 1982.
30. Jones, E.G. Connectivity of the primate sensory motor cortex. En: Jones and A. Peters (eds.) *Cerebral Cortex. Sensory Motor areas and aspects of cortical connectivity*, vol 5, New York: Plenum Press, 113-175, 1984.
31. Jones, E.G. Neurotransmitters in the cerebral cortex. *J Neurosurg.* 65(2):135-53, 1986.
32. Jones, E.G., and R. Porter. What is area 3a? *Brain Res.*203:1-43, 1980.
33. Kaas J.H., Sur M., Wall J.T. Modular distribution of neurons with slowly adapting and rapidly adapting responses in area 3b of somatosensory cortex in monkeys. *J Neurophysiol.*, 51(4):724-44, 1984.
34. Kaas, J.H. Somatosensory System. En *The human nervous system.* G. Paxinos (ed.) Academic Press 813-844, 1990.
35. Kaas, J.H. What, if any is, SI? Organization of first somatosensory area of the cortex. *Physiol. Rev* 63 (1):206-231, 1983.
36. Kaas, J.H., Nelson M., Sur C.S., Lin and M.M. Merzenich. Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates. *Science* 204, 521-523, 1979.
37. Kandel, R. Eric, et al. *Principles of neural science*, 3rd Edition. USA, Elsevier Science Publishing Co., Inc. 1991.
38. Krubitzer, L.A., and Kaas J.H. The somatosensory thalamus of monkeys: cortical connections and a redefinition of nuclei in marmosets. *J. Comp. Neurol.* 319, 1-18, 1992.
39. Krubitzer, L.A., Kaas, J.H. Thalamic connections of three representations of the body surface in somatosensory cortex of gray squirrels. *J. Comp. Neurol.* 319,1-18, 1987.
40. LaMotte, R.H., and Mountcastle V.B. Capacities of humans and monkeys to discriminate between vibratory stimuli of different frequency and amplitude: a correlation between neural events and psychophysical measurements, *Neurophysiol.* 38, 539-559, 1975.
41. Mishkin, M., Bachevalier J. An early and a late developing system for learning and retention in infant monkeys. *Behav Neurosci.*, 98(5):770-8, 1984.
42. Mountcastle V.B., M.A. Steinmetz and R. Romo. Frequency discrimination in the sense of flutter: psychophysical measurements correlated with postcentral events in behaving monkeys, *J. Neurosci* 10:3032-3044,1990.

43. Mountcastle, V.B. Central nervous mechanisms in mechanoreceptive sensibility. En: Handbook of Physiology, Section 1, The Nervous System. Vol. III, Sensory process, part 2. J.M. Brookhart, V.B. Mountcastle and S.R. Geiger (eds.). Am. Physiol. Soc. Bethesda, 789-878, 1984.
44. Mountcastle, V.B. Sensory receptors and neural encoding: introduction to sensory process. En: Medical Physiology, 14th Edition. V.B. Mountcastle (ed.) St. Louis, Mosby Company. 1980.
45. Mountcastle, V.B., Motter B.C., Steinmetz M.A., Sestokas A.K. Common and differential effects of attentive fixation on the excitability of parietal and prestriate cortical visual neurons in the macaque monkey. *J Neurosci*, 7(7):2239-55, 1987.
46. Mountcastle, V.B., W.H. Tallbot, H. Sakata and J. Hyvarinen. Cortical neuronal mechanisms in flutter-vibration studied in unanesthetized monkeys. Neuronal periodicity and frequency discrimination. *J Neurophysiol* 32:452-484, 1969.
47. Murray, E.A., Mishkin M. Relative contributions of SII and area 5 to tactile discrimination in monkeys. *Behav Brain Res.*, 11:67-85, 1984.
48. Nelson, S.B. and Sur M. Receptors in sensory information processing. *Current opinion in neurobiology*, 2(4):484-8, 1980.
49. Newsome, W.T., Britten K.H., Movshon J.A. Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature*, 7341(6237):52-4, 1989.
50. Parker, A.J., Newsome W.T. Sense and the single neuron: probing the physiology of perception. *Annu Rev Neurosci.*, 21:227-77, 1998.
51. Paxinos, G., et al. The Rhesus monkey brain in stereotaxic coordinates, Academic Press, USA, 200.
52. Phillips, J.R., Johansson R.S., Johnson K.O. Responses of human mechanoreceptive afferents to embossed dot arrays scanned across fingerpad skin. *J Neurosci*. 12(3):827-39, 1992.
53. Phillips, J.R., Johnson K.O. Tactile spatial resolution. a. Neural representation of bars, edges, and gratings in monkey primary afferents. *J Neurophysiol*. 46(6):1192-203, 1981.
54. Phillips, J.R., Johnson K.O. Tactile spatial resolution. b. A continuum mechanics model of skin predicting mechanoreceptor responses to bars, edges, and gratings. *J Neurophysiol*. 46(6):1204-25, 1981.
55. Phillips, J.R., Johnson K.O., Hsiao S.S. Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 85(4):1317-21, 1988.
56. Pons, T.P. and Kaas J.H. Corticocortical connections of area 2 of somatosensory cortex in macaque monkeys: a correlative anatomical and electrophysiological study. *J. Comp. Neurol*. 248,313-335, 1986.
57. Pons, T.P., Garraghty C.G., Cusick and Kaas J.H. A sequential representation of the occiput, arm forearm and hand across the rostrocaudal dimension of area 1,2 and 5 in macaque monkeys. *Brain Res*. 350-335, 1985.
58. Pons, T.P., Garraghty C.G., Mishkin M. Serial and parallel processing of tactual information in somatosensory cortex of rhesus monkeys. *J Neurophysiol.*, 68(2):518-27, 1992.
59. Powell, T.P.S. and Mountcastle, V. B. Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: a correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture. *BUZZ. Johns Hopkins Hosp*. 105, 133-162, 1959.
60. Ridley, R.M., Ettlinger G. Further evidence of impaired tactile learning after removal of the second somatosensory projection cortex (SII) in monkey. *Exp Brain Res*, 31:475-88, 1978.
61. Robinson C.J., and Burton H. Somatotopographic organization in the second somatosensory area of *M. fascicularis*. *J. Comp. Neurol*. 192, 43-67, 1980.

62. Romo, R., Hernández A., Zainos A., Salinas E. Correlated neuronal discharges that increase coding efficiency during perceptual discrimination. *Neuron.*, 22;38(4):649-57, 2003.
63. Romo, R., Ruiz S., Crespo P., Hsiao S.S. A tactile stimulator for studying motion processing in the somatic sensory system of primates. *J Neurosci Methods.*, 46(2):139-46, 1993.
64. Ruiz S., P. Crespo and R. Romo. Representation of moving tactile stimuli in primary somatic sensory cortex of awake monkeys. *J Neurophysiol* 73:525-537, 1995.
65. Rustioni, A. and Weinberg R.J. Brainstem projections to the rat cuneate nucleus. *J Comp Neurol.* 1:282(1):142-56, 1989.
66. Shanks, M. F., R. C. A. Pearson and T. P. S. Powell. The callosal connexions of the primary somatic sensory cortex in the monkey. *Brain Res. Rev* 9:43-65, 1985.
67. Sukharev, S., Corey D.P. Mechanosensitive channels: multiplicity of families and gating paradigms. *Sci STKE.* (3):219, 2004.
68. Sur, M. Receptive fields of neurons in areas 3b and 1 of somatosensory cortex in monkeys. *Brain Res.* 198:465-471, 1980.
69. Sur, M., P. E. Garraghty, C.J. Bruce .Somatosensory cortex in macaque monkeys: laminar differences in receptive field size in areas 3b and 1. *Brain Res* 342:391-395 , 1985.
70. Sur, M., Wall J.T., Kaas J.H. Modular distribution of neurons with slowly adapting and rapidly adapting responses in area 3b of somatosensory cortex in monkeys. *J Neurophysiol.* 51(4):724-44, 1984.
71. Talbot W.H., Darian-Smith I., Kornhuber H.H., Mountcastle V.B. The sense of flutter-vibration: comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey hand. *J Neurophysiol.* 31(2):301-34, 1968.
72. Vallbo, A.B. Single-afferent neurons and somatic sensation in humans. In: Gazzaniga M, editor. *The cognitive neurosciences.* Cambridge: MIT Press, 237-52, 1988.
73. Vallbo, A.B., Hagbarth K.E. Impulses recorded with micro-electrodes in human muscle nerves during stimulation of mechanoreceptors an voluntary contractions. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 23(4):392, 1967.
74. Vallbo, A.B., Johansson R.S. Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensation. *Hum Neurobiol.* 3(1):3-14, 1984.
75. Whitsel B.L., Petrucelli J.R., and Werner G. Symetry and connectivity in the map of the body surface in somatosensory area II of primates. *J. Neurophysiol.*, 32,170-183, 1969.
76. Whitsel, B.L. Tommerdahl M., Favorov O.V. Effects of high-frequency skin stimulation on SI cortex: mechanisms and functional implications. *Somatosens Mot Res.*, 22(3):151-69, 2005.