



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Cuantificación de la información sobre la categoría del estímulo en la
respuesta neuronal de la corteza somatosensorial primaria durante una
tarea de categorización de frecuencia y amplitud**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

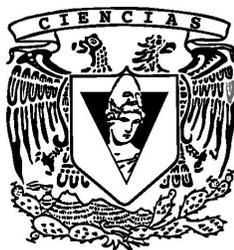
P R E S E N T A:

Santiago Herce Castañón

DIRECTOR DE TESIS:

Doctor Adrián Hernández Alva

2011





Universidad Nacional
Autónoma de México



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

Herce

Castañón

Santiago

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

40800544-1

2. Datos del tutor

Dr

Adrián

Hernández

Alva

3. Datos del sinodal 1

Dra

Elsa Guadalupe

Escamilla

Chimal

4. Datos del sinodal 2

Dr

Pablo

Padilla

Longoria

5. Datos del sinodal 3

Dr

Julio Alejandro

Prieto

Sagredo

6. Datos del sinodal 4

José Antonio

Neme

Castillo

7. Datos del trabajo escrito

Cuantificación de la información sobre la categoría del estímulo en la respuesta neuronal de la corteza somatosensorial primaria durante una tarea de categorización de frecuencia y amplitud

50 pp

2011

Agradecimientos

A Adrián, por todo su apoyo incondicional, paciencia y asesoría durante la realización de esta tesis, y por su amistad y por todo el conocimiento que me transmitió a lo largo de estos casi tres años.

Al Doctor Romo, por haberme abierto las puertas de su laboratorio. Estar en su laboratorio ha sido una de las experiencias más enriquecedoras de mi vida.

A Andrés, por todas esas discusiones tan enriquecedoras, especialmente aquéllas de las que se vio tan beneficiada mi tesis. Y por su amistad, uno de los lazos más importantes que he construido en la vida.

A Manuel, por haberme permitido trabajar con su base de datos, una base de datos realmente impresionante por las horas de trabajo que representó construirla.

A Toño, por haberme introducido al mundo de la teoría de la información y por permitirme deleitarme con esas clases llenas de elocuencia.

A mis sinodales, por sus tan valiosos comentarios, que ayudaron a mejorar sustancialmente esta tesis.

A Blanca, Leonardo y María, por haberme apoyado y amado a lo largo de toda mi vida y por ser parte de esa familia que sé que siempre me seguirá apoyando y amando.

A Lety, siempre amorosa, porque siempre ha estado para mí cuando la necesito más y durante la carrera no fue la excepción.

A Licha, por haberme dado ese apoyo tan fundamental durante toda la primer etapa de mi carrera.

A Luis, por todo el apoyo y buenos ratos que me han dado.

A todos mis amigos de la carrera, por hacer de esta etapa una de las más felices y enriquecedoras de mi vida.

A Ornela, por sus valiosos comentarios para mejorar esta tesis. Y por ser tan compañera. Por una pieza fundamental de mi desarrollo personal en esta etapa tan importante para mí.

ÍNDICE

1 RESUMEN	3
2 INTRODUCCIÓN	5
Marco teórico	5
La percepción	5
Electrofisiología de neuronas unitarias	6
El campo receptor	8
Shannon y la teoría de la información	10
Antecedentes	13
3 JUSTIFICACIÓN	16
4 HIPÓTESIS DE TRABAJO	18
5 OBJETIVOS	18
Objetivos generales	18
Objetivos particulares	18
6 MÉTODOS	20
Tarea de categorización	20
Registro electrofisiológico	22
Modelos para leer la respuesta neuronal	23
Análisis de datos	25
7 RESULTADOS	28
8 DISCUSIÓN	39
9 CONCLUSIONES	44
10 REFERENCIAS	47

RESUMEN

Estudiar la percepción requiere entender cómo se representa la información en los sentidos y cómo se procesa (Crick y Koch, 2000). Un método para estudiar la relación entre las respuestas neuronales y la percepción de los estímulos es el de comparar la actividad de neuronas unitarias con la conducta del mono a través de comparar umbrales psicofísicos contra neurométricos (Parker y Newsome, 1998), sin embargo, el umbral neurométrico no puede ser calculado para todas las neuronas.

Se han realizado estudios de la codificación de la frecuencia y la amplitud de estímulos táctiles, que declaran haber encontrado ambos atributos codificados en las respuestas neuronales (LaMotte y Mountcastle, 1975; Hernández *et al.*, 1997; Salinas *et al.*, 2000), pero si ambos atributos afectan la respuesta de igual manera entonces la respuesta es ambigua con respecto a estos atributos.

En el presente trabajo se intenta explorar si existen distintos atributos de las respuestas neuronales a estímulos táctiles, en la corteza somatosensorial primaria del mono Rhesus, que pueden llevar información que correlacione de manera no ambigua con la frecuencia del estímulo y con la amplitud del estímulo.

Se implementó una nueva forma de comparar la actividad neuronal con el desempeño conductual del mono. Esta nueva forma se basa en la teoría de información de Shannon (1948) y evade algunas de las desventajas presentes en otros métodos.

Se propusieron cuatro formas de leer la respuesta neuronal que explotan distintos atributos temporales de la respuesta neuronal (tres de las cuales se proponen por primera vez en el presente trabajo). Por medio del nuevo método de comparación de información se encontró que las cuatro formas de leer la respuesta neuronal puestas a prueba, pueden explicar el desempeño conductual del mono.

Finalmente se encontró que si el sistema hace uso de distintas estrategias de lectura de la información en las respuestas neuronales podría conseguir obtener información no ambigua sobre la frecuencia y la amplitud del estímulo.

“Men ought to know that from nothing else but the brain come joys, delights, laughter, and sports, and sorrows, griefs, despondency, and lamentations. And by this, in an especial manner, we acquire wisdom and knowledge, and see and hear and know what are foul and what are fair, what are bad and what are good, what are sweet and what are unsavory....And by the same organ we become mad and delirious, and fears and terrors assail us....All these things we endure from the brain when it is not healthy.... In these ways I am of the opinion that the brain exercises the greatest power in the man.”

-Hipócrates, Sobre la enfermedad sagrada (s. IV a. C.)

INTRODUCCIÓN

Marco Teórico

La percepción

La mente humana es, paradójicamente, a la vez lo más familiar y lo más enigmático que conocemos (Dennett , 1989; Chalmers, 1995). Entender la mente humana es un problema que ha estado presente en la humanidad desde hace miles de años (Bear *et al.*, 2007). Uno de los aspectos de la mente que recientemente ha capturado más la atención de la comunidad que trabaja con el cerebro y la mente es el de la percepción (Purves, 2008).

La percepción es la forma de adquirir información, creencias o conocimiento acerca del mundo a través de los sistemas sensoriales (Bayne *et al.*, 2009). La mayoría de descubrimientos sobre cómo funciona la percepción se han realizado por medio de paradigmas experimentales en el sistema visual (principalmente) y en el sistema auditivo (en menor medida) (Bear *et al.*, 2007; Purves, 2008). Esto no significa que no hayan habido hallazgos importantes en otros sistemas sensoriales, pero sí que han recibido mucha menor atención y que queda mucho por conocer acerca de ellos (Purves, 2008).

Los estímulos sensoriales están compuestos de muchos atributos físicos, por ejemplo: la voz de una persona tiene volumen y timbre, una imagen tiene color y brillo, y un aroma puede tener intensidad y dulzura, entre otros atributos. Para entender cómo ocurre la percepción se necesita entender cómo se representa cada uno de los atributos de los estímulos en la actividad neuronal. Para que exista la percepción en los mamíferos (y en otros linajes cercanos), se requiere de la orquestación de millones de neuronas, realizando procesamientos de información en paralelo, y haciendo que la información converja, diverja y se mezcle de maneras que todavía no entendemos completamente (Purves, 2008). Además, la mayoría de estos procesos (no necesariamente los más simples) ocurren de manera subconsciente, por lo tanto no

tenemos otra manera de saber que existen más que la de ir a buscarlos directamente (Crick y Koch, 2000).

La información que un sujeto percibe acerca de un estímulo no necesariamente corresponde a algún atributo físico del estímulo (ver los múltiples ejemplos de ilusiones ópticas)(Purves, 2008). La percepción del color de un objeto, un atributo que nos parece muy simple, resulta de una interacción compleja entre señales que convergen en distintas partes del procesamiento. La información que los conos fotorreceptores capturan es comparada para estimar la longitud de onda e intensidad de la luz reflejada por un objeto; la percepción del color de un objeto depende de la longitud de onda estimada y del contexto de iluminación que el sistema nervioso interpreta de la escena (Purves, 2008). Las cosas se complican aún más ya que los atributos que son representados en la periferia del sistema nervioso, no necesariamente son accesibles de manera consciente: nadie puede decir cuánto se excitaron sus receptores de onda corta cuando ven una u otra imagen.

Electrofisiología de neuronas unitarias

Muchos de los descubrimientos sobre la percepción (y sobre otros procesos cerebrales) se han realizado con paradigmas experimentales utilizando registro de neuronas unitarias en macacos (Purves, 2008). El registro de neuronas unitarias ofrece un acercamiento muy importante para entender procesos cerebrales porque permite registrar el tiempo de ocurrencia de cada uno de los potenciales de acción de una neurona. Los potenciales de acción, también llamados disparos neuronales o espigas, son las señales que forman la base de la comunicación entre neuronas.

La biología de los potenciales de acción es complicada y fascinante. Sin embargo, para los fines del presente trabajo no resulta importante conocer más acerca de los disparos neuronales que el hecho de que son señales de tipo todo-o-nada y que su ocurrencia está muy constreñida en el tiempo (su duración es en promedio de entre 1 y 2 ms) (Bear *et al*, 2007).

Para tener acceso a los potenciales de acción de neuronas unitarias durante la ejecución de alguna tarea que involucre percepción, es necesario colocar electrodos de registro cerca de los cuerpos neuronales. Esta técnica requiere que los electrodos estén en contacto directo con el tejido neuronal, por debajo del cráneo, y por lo tanto se necesitan procedimientos quirúrgicos. Ésta es la razón por la cual casi la totalidad de estudios de neuronas unitarias se realizan en monos (macacos) o ratas y no en humanos (Purves, 2008).

Desafortunadamente, el registro de neuronas unitarias tiene también otras desventajas. Con esta técnica se puede tener acceso a los potenciales de sólo algunas neuronas, y no se puede tener acceso a los patrones de conexión entre neuronas o a los efectos que los potenciales registrados tienen en otras neuronas. Además, el registro no siempre está libre de ruido. En muchas ocasiones, se puede tener acceso a los disparos de dos neuronas aledañas sin que sea posible distinguir cuáles disparos son de una y cuáles de otra. Por otro lado, la utilización de herramientas computacionales permite la correcta extracción y separación de potenciales de acción de distintas neuronas registradas simultáneamente con el mismo electrodo, en muchos de los registros (Lewicki, 1998).

Tener acceso a los potenciales de neuronas unitarias nos puede decir mucho sobre cómo funciona el sistema nervioso. Podemos acercarnos a entender cómo funciona un proceso cerebral, si entendemos cómo funcionan las partes o algunas de las partes del mismo. Una forma de hacer esto, que ha resultado muy fructífera en las últimas dos o tres décadas, ha sido la de forzar a un sujeto a que realice una cierta tarea cognitiva; buscar y encontrar neuronas que cambien su respuesta en distintas partes de la tarea cognitiva; registrar esas neuronas y después tratar de evaluar de qué manera participan en la tarea cognitiva (Parker y Newsome, 1998).

En acercamientos experimentales del tipo descrito en el párrafo anterior, resulta muy útil tener una medida cuantitativa del desempeño del sujeto en la tarea cognitiva que esté realizando. Esto permite saber, por ejemplo, cuánta información sobre un estímulo sensorial puede extraer un sujeto y comparar esta cantidad con la que puede

extraer, de neuronas involucradas en el proceso, un observador ideal. El observador ideal es un concepto que se refiere a un sistema que tenga acceso completo a una señal, bajo un cierto conjunto de reglas un observador ideal puede obtener el máximo de información de una señal (Parker y Newsome, 1998).

Una buena manera de lograr lo anterior es diseñar una tarea en la que se presenten una serie de estímulos sensoriales con muchos valores distintos (estímulos parametrizados) y el sujeto deba decidir, cada vez que el estímulo es presentado, si el estímulo es mayor o menor a un cierto valor memorizado. Esta tarea se conoce como categorización, porque en cada presentación del estímulo el sujeto debe categorizar a éste como alto o bajo (mayor o menor a la referencia memorizada o aprendida). Se dice que una tarea es de elección forzada cuando después de cada presentación de un estímulo, el sujeto está forzado a reportar una decisión (usualmente tiene dos opciones a reportar).

El campo receptor

Las respuestas neuronales están compuestas de arreglos temporales de potenciales de acción. Sin embargo, estas respuestas podrían ser leídas (es decir, integradas por otras neuronas del sistema) de muchas maneras (Gerstner *et al.*, 1997). Una de las maneras más comúnmente usadas es la tasa de disparo, es decir, la integración del número de potenciales de acción ocurridos durante una cierta ventana de tiempo. Pero otros autores mencionan que la tasa de disparo no es la única respuesta posible y que probablemente haya otras estrategias que logren transferir más información (Gerstner *et al.*, 1997). Se ha mencionado la importancia de las ráfagas de espigas. Una ráfaga de espigas se refiere generalmente a la ocurrencia de un conjunto de potenciales de acción muy cercanos en el tiempo, pero su definición exacta depende del algoritmo utilizado en cada estudio. Algunos autores mencionan que las ráfagas de espigas pueden ser de gran importancia para transmitir información, ya que un potencial de acción es poco confiable, mientras que una ráfaga de espigas emitida por una neurona podría por sí misma evocar un potencial de acción en las neuronas conectadas a ésta (Lisman, 1997).

Las respuestas de las neuronas dependen, en la mayoría de los casos, de un conjunto de variables ligadas en formas complejas. Sin embargo, muchas veces se puede ligar la respuesta de una neurona a algunos atributos de estímulos sensoriales. El campo receptor de una neurona está definido como el conjunto de características a las cuales responde dicha neurona (Allman *et al.*, 1985). Generalmente estas características son muy específicas pero multidimensionales (Crick y Koch, 2003). Por ejemplo, se han encontrado neuronas en el sistema visual que responden a líneas con una inclinación específica y con una dirección de movimiento específica, y otras neuronas (en la amígdala) que responden sólo cuando Bill Clinton (una foto o dibujo de él) están dentro del campo visual del sujeto (Kreiman, 2001). Este segundo tipo de neuronas requiere de una mayor cantidad de procesamiento que la primera, así, mientras más se avanza en la cadena de procesamiento las neuronas tienen campos receptores más complejos, o con una profundidad computacional mayor (Koch, 2004). La profundidad computacional es una medida del número de pasos (computacionales) que se necesitan para llegar a una conclusión (Bennett, 1988).

En el sistema somatosensorial, en específico en la corteza somatosensorial primaria, se ha descrito que los campos receptores de las neuronas están relacionados con la porción de piel que al ser estimulada provoca un aumento en la actividad neuronal (Kandel *et al.*, 2000). Sin embargo, permanece sólo parcialmente descubierto cuáles atributos físicos específicos son aquellos que están siendo codificados por los mecanorreceptores (Kandel *et al.*, 2000; Bear *et al.*, 2007; Purves, 2008).

Uno de los descubrimientos acerca del funcionamiento de los mecanorreceptores es el de la adaptación. Existen mecanorreceptores catalogados como de adaptación rápida y otros como de adaptación lenta. Los primeros son aquellos que después de una presión en la piel responden bruscamente pero la respuesta dura poco (a pesar de que la presión continúa). Los adaptadores lentos, responden durante todo el periodo que la piel permanece presionada.

Shannon y la teoría de la información

Una de las herramientas analíticas más utilizadas hoy en día y con mayores aplicaciones en las neurociencias es la teoría de la información de Shannon. Para algunos la teoría de la información comenzó y terminó con el artículo canónico que publicó Claude E. Shannon sobre la teoría de la información y sus aplicaciones al mundo de la comunicación (Shannon, 1948; Dimitrov, 2011).

Shannon nos explica en su artículo (Shannon, 1948) que dado un cierto código, existe una cantidad de mensajes posibles y la cantidad de información que transmite un mensaje en particular puede ser medida en función de la cantidad de mensajes que están siendo descartados al recibir ese mensaje en particular.

Para entender mejor las bases de la teoría de información de Shannon, es necesario introducir el concepto de entropía. La entropía de Shannon puede ser definida como una medida de la incertidumbre acerca del valor que pueda tomar una variable aleatoria o también como la cantidad de desorden de un sistema (Quiroga y Panzeri, 2009). Aún otra definición establece que la entropía de Shannon es la cantidad de información que ganamos (en promedio) al conocer el estado en el que se encuentra un sistema dado (o el valor que toma una variable aleatoria) (Borst y Theunissen, 1999; Jones y Jones, 2000). De esta última definición de entropía se deriva que un sistema con más entropía tiene una mayor capacidad de transmitir información que otro con menor entropía (Borst y Theunissen, 1999).

La entropía de Shannon que tiene un sistema depende de dos factores: la cantidad de posibles estados del sistema y la probabilidad de ocurrencia de cada uno de los posibles estados. Para mostrar cómo es que la cantidad de posibles estados afecta al concepto de entropía de Shannon pensemos en una “moneda justa” (la probabilidad de que al ser lanzada caiga con una cara o la otra es igual a $1/2$) y en un “dado justo” (la probabilidad de que caiga cualquiera de los 6 números es igual a $1/6$). En cada lanzamiento del dado o de la moneda podemos estimar la probabilidad de poder adivinar la cara que cayó arriba: en el caso de la moneda nuestra probabilidad es de $1/2$ o bien 50% mientras que en el caso del dado nuestra probabilidad de adivinar es

de $1/6$ o alrededor de 17%. El hecho de que el dado sea más impredecible que la moneda significa que tenemos más incertidumbre sobre el estado en el que pueda caer el dado que sobre el estado en el que pueda caer la moneda, por lo tanto el dado siendo lanzado es un sistema con mayor entropía que la moneda siendo lanzada y esto a su vez significa que, en promedio, conocer el valor del estado del dado nos da más información que conocer el estado en el que cayó la moneda. Y digo “en promedio” porque no siempre son iguales las probabilidades de ocurrencia de los posibles estados.

Para ejemplificar por qué las probabilidades de ocurrencia de los distintos posibles estados de un sistema son importantes para calcular la entropía de ese sistema, pensemos ahora en dos monedas: una “moneda justa”, es decir, una moneda cuya probabilidad de caer con una u otra cara después de cada lanzamiento es de 50%, y una “moneda sesgada”, es decir, que una de las caras queda hacia arriba más frecuentemente. Para que el ejemplo sea más claro vamos a exagerar y decir que de cada 20 lanzamientos de la moneda sesgada sólo en uno cae en sol. En el primer caso tenemos un sistema (la moneda justa siendo lanzada), con dos posibles estados (cayendo en águila o cayendo en sol) igualmente probables (50% águila y 50% sol). En el segundo caso tenemos un sistema (la moneda sesgada siendo lanzada), también con dos posibles estados (cayendo en águila o cayendo en sol) pero con probabilidades de ocurrencia muy distintas (águila 95% y sol 5%). A pesar de que ambas monedas pueden caer en dos posibles estados (águila o sol), una de ellas es mucho más predecible que la otra. La probabilidad de que adivinemos el estado de la moneda sesgada (conociendo el sesgo que tiene) es de $19/20$ o 95%, mientras que la probabilidad de que adivinemos el estado de la moneda justa es de $1/2$ o 50%. Por lo tanto la incertidumbre que tenemos sobre la moneda justa es mucho mayor que la que tenemos sobre la moneda sesgada.

Si ponemos atención, en el caso de la moneda sesgada un estado es mucho más probable que el otro, esto se traduce en que cuando el estado más probable ocurre se revela poca información (en otras palabras, nos causa poca sorpresa), mientras que cuando el estado estadísticamente raro ocurre se revela mucha información (nos

causa mucha sorpresa). Sin embargo como el estado que revela mucha información ocurre en pocas ocasiones y el que revela poca información ocurre muchas veces: "en promedio" la moneda sesgada tiene poca entropía comparada con la moneda justa.

Shannon buscó una ecuación que midiera cuantitativamente la incertidumbre que tenemos sobre un sistema mediante la combinación del número de estados de un sistema y la distribución de probabilidades de esos estados, y que también resultara en un valor máximo para un sistema dado cuando la ocurrencia de todos los estados fuera equiprobable (cualquier desviación de esta situación, como con la moneda sesgada, resulta en una estimación de incertidumbre menor).

La ecuación 1 permite calcular la entropía de Shannon $H(S)$, de un sistema S .

Ecuación 1

$$H(S) = - \sum_{i=1}^q p_i \log(p_i)$$

donde q es el número de estado posibles y p_i es la probabilidad de que ocurra el estado i . La base del logaritmo es arbitraria, sin embargo, cuando el logaritmo tiene base dos, las unidades se llaman bits. Existen dos maneras, no excluyentes, de que un sistema aumente su entropía: que aumente el número de estados posibles o que la distribución de probabilidad de los estados se vuelva más uniforme (que tienda a que todos los estados sean equiprobables). Lo contrario tiene que suceder para que se disminuya la entropía del sistema: que disminuya el número de estados posibles o que algunos estados se vuelvan más probables que otros.

La función de información mutua de Shannon permite obtener una medida cuantitativa de la asociación entre dos variables. (Borst y Theunissen, 1999). La información mutua de Shannon entre dos sistemas mide cuánta entropía o incertidumbre se disipa sobre un sistema (cuán más probable es adivinar el estado de ese sistema) cuando conocemos el estado en el que se encuentra el otro sistema. Si los dos sistemas están totalmente no relacionados (si son totalmente independientes), entonces la información mutua entre ellos va a ser cero, en cualquier otro caso la

información mutua entre ellos va a ser positiva, y será máxima cuando los dos sistemas estén perfectamente correlacionados.

La información mutua de Shannon entre dos sistemas es la diferencia que existe entre la suma de las entropías de ambos sistemas y la entropía de los dos sistemas en conjunto (Jones y Jones, 2000).

En neurociencias la función de información mutua de Shannon se utiliza típicamente para calcular el grado de asociación entre un estímulo y una respuesta al estímulo debido a que la información mutua de Shannon es una medida de asociación que no asume alguna distribución de datos en particular (es decir que es no-paramétrica). La información mutua de Shannon entre un estímulo y una respuesta al estímulo puede calcularse directamente de la ecuación 2.

Ecuación 2:

$$IM = \sum_{r,s} P(s) P(r|s) \log_2 \left[\frac{P(r|s)}{P(r)} \right]$$

donde r es la respuesta y s el estímulo. Ésta puede calcularse de la distribución de probabilidad de estas variables o de la probabilidad empírica de ocurrencia de los valores de esas variables. La probabilidad condicional $P(r|s)$, representa la probabilidad de que la respuesta tome el valor r dado que el estímulo tomó el valor s. La expresión $P(r)$ representa la probabilidad de que la respuesta tome el valor r independientemente del valor del estímulo, mientras que $P(s)$ representa la probabilidad de que el estímulo tome el valor s independientemente del valor que tome la variable r.

Antecedentes

Para entender cómo ocurre la percepción en el sistema somatosensorial, algunos estudios han hecho uso de estímulos táctiles con diferentes amplitudes o frecuencias (LaMotte y Mountcastle, 1975; Hernández *et al.*, 1997; Salinas *et al.*, 2000). Los estímulos de estos estudios generalmente se componen de vibraciones sinusoidales

del estimulador sobre el eje ortogonal a la superficie de la piel, la onda de estimulación puede ser continua o estar compuesta de pequeños pulsos separados con un cierto periodo. La amplitud de estos estímulos se refiere a la magnitud del desplazamiento del estimulador en dirección hacia la piel, es decir a la profundidad máxima que el estimulador presiona la piel. Mientras que la frecuencia de estos estímulos se refiere a la frecuencia de la onda sinusoidal cuando el estímulo es continuo, o bien, al inverso del periodo entre pulso y pulso cuando el estímulo no es continuo.

Los cambios en la frecuencia o la amplitud de un estímulo producen percepciones que están estrechamente relacionadas. En un estudio se reporta que para estímulos en un intervalo de frecuencia de entre 4 y 40 Hz, los aumentos en la amplitud del estímulo resultan en percepciones acerca de que la frecuencia del estímulo es menor a la aplicada, mientras que para estímulos en un intervalo de frecuencia de entre 40 y 100 Hz, aumentar la amplitud resulta en percepciones de frecuencia mayores a las reales (LaMotte y Mountcastle, 1975). Sin embargo no se ha logrado explicar por qué ocurre esto.

En otro estudio se ha reportado que la capacidad de los humanos para distinguir la frecuencia de dos estímulos con frecuencias distintas (en el intervalo de 40 a 100 Hz) se ve reducida si las amplitudes de los estímulos son compensadas para que el producto de la frecuencia y la amplitud sea el mismo en ambos estímulos (Harris *et al.*, 2006), sugiriendo que en ese intervalo de frecuencias, los humanos no tienen acceso a información acerca de la frecuencia sino acerca del producto de la amplitud y la frecuencia del estímulo.

La tasa de disparo de neuronas en la corteza somatosensorial primaria de ratas varía en función del producto de la frecuencia y la amplitud del estímulo (Arabzadeh *et al.*, 2003; Arabzadeh *et al.*, 2004; Muniak *et al.*, 2007) y se ha visto que las ratas no pueden distinguir la frecuencia de dos estímulos con frecuencias distintas, si las velocidades medias de los estímulos son iguales (Gerdjikov *et al.*, 2010), estos estudios utilizan intervalos de frecuencias (de entre 19 y 350 Hz).

También se ha visto que la respuesta neuronal en la corteza somatosensorial primaria a estímulos táctiles sinusoidales (dentro del intervalo entre 4 y 40 Hz) muestra una actividad en fase con el estímulo. La interpretación de los autores fue que la frecuencia del estímulo estaba representada como el intervalo entre la actividad correspondiente al primer ciclo del estímulo y la actividad correspondiente al segundo (Mountcastle *et al.*, 1969). En otro estudio realizaron una medida del tiempo transcurrido entre las respuestas a los distintos ciclos del estímulo, a esta medida le llamaron temporalidad. Los autores concluyeron que a nivel poblacional, la temporalidad era una buena medida de la respuesta neuronal que podía explicar el nivel de desempeño de los sujetos en la tarea que plantearon, mientras que la tasa de disparo no era tan buena (Recanzone *et al.*, 1992).

Estudios más recientes proponen la tasa de disparo y el conteo de ráfagas, entre otras medidas de la respuesta neuronal, como posibles candidatos para poder transmitir información sobre atributos del estímulo en la corteza somatosensorial primaria del mono y que tengan una sensibilidad que explique su conducta (Salinas *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2000; Luna *et al.*, 2005). A pesar de que utilizan distintas formas de medir la periodicidad de las respuestas, estos tres trabajos reportan que la tasa de disparo correlaciona mejor con el desempeño del mono en la tarea.

En un estudio en el que la variable del estímulo que fue estudiada fue la amplitud se reporta que las neuronas aumentan su tasa de disparo cuando aumenta la amplitud del estímulo (de Lafuente y Romo, 2005), sin embargo no se han probado otras maneras de leer la respuesta neuronal que permita obtener mayor información sobre la amplitud del estímulo.

JUSTIFICACIÓN

El presente trabajo utiliza al sistema somatosensorial como modelo para estudiar algunos de los atributos de estímulos táctiles que podrían estar representados en las respuestas neuronales en etapas tempranas del procesamiento de información, en particular, en la corteza somatosensorial primaria de un macaco.

La frecuencia y la amplitud de un estímulo no pueden estar codificadas simultáneamente en la tasa de disparo, si ambos atributos afectan la respuesta medida como tasa de disparo, significa que la tasa de disparo nos permite obtener información ambigua sobre la frecuencia y sobre la amplitud.

Uno de los principales motivos para llevar a cabo el presente trabajo es intentar explorar algunas formas de leer las respuestas neuronales que permitan, al menos teóricamente, que el sistema obtenga información no ambigua sobre la frecuencia y sobre la amplitud de los estímulos táctiles.

El otro motivo es tratar de proponer una nueva manera de comparar la cantidad de información que el sujeto extrae acerca de la categoría de un estímulo (medida a partir de su desempeño en la tarea) con la cantidad de información que se puede extraer acerca de la categoría del estímulo en las neuronas que responden al estímulo. Esto se intentará aplicando la teoría de información de Shannon. Esta teoría puede ser aplicada de manera muy natural ya que la comparación que se quiere hacer es una comparación entre cantidades de información.

Típicamente se ha realizado esta comparación mediante la relación entre el umbral psicofísico y el umbral neurométrico. Estos umbrales son una medida cuantitativa de: la sensibilidad de un sujeto a los estímulos una tarea (umbral psicométrico) y la sensibilidad que podría tener un sistema al tener acceso a las respuestas de una neurona (umbral neurométrico). Estos umbrales se calculan mediante ajustes de Boltzmann aplicados a las curvas de sensibilidad (Hernández *et al.*, 2000; Luna *et al.*, 2005). En el presente trabajo se intenta proponer una nueva forma de hacer la comparación ya que la forma típica de hacerla tiene algunas limitaciones. Por ejemplo,

1) los umbrales diferenciales pueden parecerse aún cuando los ajustes sean muy distintos y 2) los ajustes necesitan tener unas formas particulares para poder calcular los umbrales, las neuronas cuyas respuestas no cumplen esas formas no podían ser tomadas en cuenta.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Existen distintos atributos de las respuestas neuronales a estímulos táctiles, en la corteza somatosensorial primaria del mono Rhesus, que pueden llevar información que correlacione de manera no ambigua con la frecuencia del estímulo y con la amplitud del estímulo.

OBJETIVOS

Objetivo general 1

Comparar maneras alternativas de leer las respuestas neuronales de la corteza somatosensorial primaria de un mono Rhesus (*Macaca mulatta*) a un estímulo táctil, de manera que se pueda obtener información no ambigua sobre la frecuencia y sobre la amplitud de un estímulo.

Objetivo general 2

Buscar una manera alternativa (basada en la teoría de información de Shannon) de comparar la cantidad de información que el sujeto puede extraer sobre la categoría del estímulo, contra la cantidad de información que se pueda extraer de las respuestas de las neuronas (en la corteza somatosensorial primaria del mono) acerca la categoría del estímulo.

Objetivos particulares

1. Las maneras alternativas de leer las respuestas neuronales intentarán representar algunas características de las respuestas neuronales que se han observado en otros trabajos o que el autor del presente trabajo identificó visualmente.
2. Comparar la cantidad de información que puede extraerse, de las respuestas de las neuronas, acerca de la categoría del estímulo en la tarea de categorización de amplitud del estímulo contra la que puede extraerse en la tarea de

categorización de frecuencia del estímulo. Hacer esto para todas las maneras alternativas de leer las respuestas neuronales que sean probadas.

3. Comparar la cantidad de información que pueda extraerse, de las respuestas de las neuronas, acerca de la categoría del estímulo contra la cantidad de información que el sujeto extrae sobre la categoría del estímulo. Hacer esto para ambas tareas y para todas las alternativas de leer las respuestas neuronales.
4. Comparar la cantidad de información que puede extraerse, de las respuestas de las neuronas, acerca de la categoría del estímulo contra la que puede extraerse acerca del valor del estímulo.

MÉTODOS

Tarea de categorización

Se entrenó a un mono rhesus (*Macaca mulatta*) para resolver una tarea de categorización de la frecuencia y la amplitud un estímulo vibrotáctil. La tarea es una tarea de elección forzada. En los experimentos de categorización de frecuencia el mono tenía que reportar, apretando uno de dos botones, si la frecuencia del estímulo era mayor o menor que 20 Hz. En los experimentos de categorización de amplitud el mono tenía que reportar, de la misma manera, si la amplitud del estímulo era mayor o menor que 50 μm .

Los estímulos duraron 500 ms y fueron aplicados por medio de un estimulador mecánico directamente sobre la piel libre de vello de uno de los dedos de la mano derecha. El estimulador fue controlado por medio de una computadora. La punta del estimulador oscilaba verticalmente durante 500 ms de duración del estímulo. Los estímulos consistieron de trenes de pulsos. Cada pulso es una onda sinusoidal de 50 Hz de frecuencia. La frecuencia de cada estímulo se definió como la cantidad de pulsos que existían en el periodo de 500 ms, o bien, por el inverso del periodo entre pulso y pulso. El estímulo empezaba con un pulso y terminaba con un pulso, siempre (Ver figura 1). La amplitud del estímulo se definió como el desplazamiento máximo alcanzado por el estimulador en cada uno de los pulsos (en un estímulo dado, todos los pulsos tenían la misma amplitud).

La serie de eventos que componían un ensayo eran los siguientes (figura 1): la punta del estimulador bajaba hasta tocar la piel del dedo del mono y presionarla levemente. El mono colocaba su mano izquierda en una palanca indicando que estaba poniendo atención y estaba listo para continuar con el ensayo, la mano permanecía sobre la palanca casi hasta el final del ensayo. Un periodo variable entre 1.5 y 3 segundos transcurría antes de la presentación del estímulo. Después del estímulo, transcurría un segundo periodo, esta vez de 3 segundos, hasta que la punta se levantaba y dejaba de tocar la piel del mono. Acto seguido el mono levantaba la mano de la palanca para apretar uno de los dos botones para expresar su respuesta. Si su respuesta era atinada

el mono era recompensado con unas gotas de jugo, si su respuesta era errónea no recibía recompensa en ese ensayo.

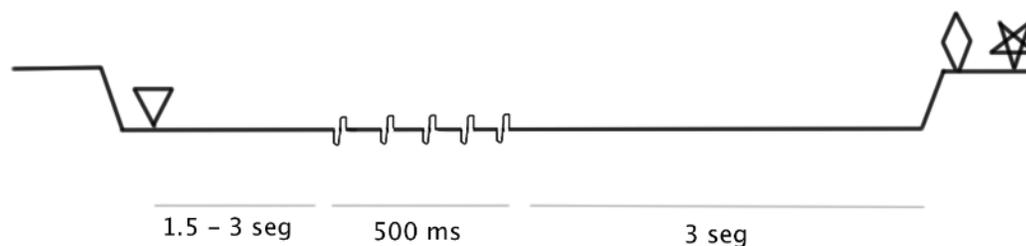


Figura 1. Desarrollo de un ensayo. La punta del estimulador baja, el mono pone la mano sobre la palanca (triángulo), transcurre un tiempo variable, se presenta el estímulo, transcurre un periodo fijo, se levanta la punta, el mono presiona un botón (rombo) y de expresar una respuesta correcta recibe recompensa (estrella).

Ambos experimentos (el de frecuencia y el de amplitud) estaban compuestos de 12 clases. Se estableció un valor central durante la etapa de entrenamiento, que representaba la cantidad límite entre un estímulo que debía ser categorizado como alto y un estímulo que debía ser categorizado como bajo. El valor central para los experimentos de frecuencia fue de 20 Hz mientras que el valor central para los experimentos de amplitud fue de 50 μm . Para ambos experimentos, cinco clases tuvieron valores menores al valor central, el mono recibía recompensa cuando apretaba el botón de bajas, y cinco clases tenían valores mayores al valor central, el mono era recompensado si apretaba el botón opuesto (figura 2). Las dos clases restantes tenían el valor central y una de ellas era recompensada cuando el mono apretaba el botón de alto y la otra al revés. Estas clases no son importantes para el presente trabajo, su existencia se justifica por otros objetivos del experimento que no se abordan en el presente trabajo.

Los ensayos se presentaban de manera pseudoaleatoria: se presentaba un ensayo por cada clase (en desorden) antes de presentar el segundo ensayo de cada clase (en desorden). Un set se consideró completo cuando se completaron 10 ensayos por cada clase, sin embargo, el análisis se realizó si el set tenía al menos 5 ensayos por cada clase.

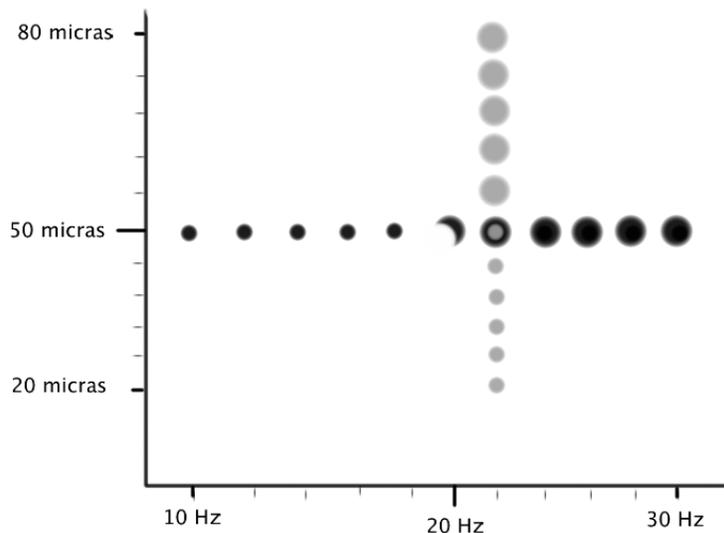


Figura 2. Las clases de la tarea. Las marcas negras representan las clases de los sets de frecuencia (la amplitud de los pulsos quedó fija en 50 micras). La clase con la frecuencia más baja tiene 10 Hz y los incrementos son de 2 Hz hasta llegar a los 30 Hz. Las dos clases centrales están representadas con una media luna (una clase pertenece al grupo de las altas y otra al grupo de las bajas). Las marcas grises representan las clases del set de amplitud (la frecuencia quedó fija en 22 Hz). La clase con la amplitud más baja tiene 20 micras y los incrementos son de 6 micras hasta llegar a las 80 micras. Las dos clases centrales están representadas para este set como un círculo grande (negro) relleno de un círculo pequeño (gris).

Registro electrofisiológico

El registro de neuronas comenzó una vez que los monos alcanzaron un 80% en promedio en el nivel de desempeño de la tarea. Se intentó registrar a las neuronas en ambos experimentos, sin embargo no todas las neuronas pudieron ser registradas en ambas condiciones: algunas sólo se registraron para el experimento de amplitud mientras que otras sólo para el experimento de frecuencia.

Los registros de neuronas se obtuvieron con un arreglo de siete microelectrodos con movimiento independiente (con una resistencia de 2-3 $M\Omega$). Los microelectrodos fueron dirigidos hacia las representaciones de la mano en la corteza somatosensorial primaria. Para una descripción detallada de los procedimientos de implantación ver el trabajo de Mountcastle *et al* (1990). Para la mayoría de las neuronas el estímulo fue

aplicado en el centro del campo receptor. El mono fue manipulado de acuerdo a las bases de los National Institutes of Health and the Society for Neuroscience (Mountcastle *et al*, 1990, Romo *et al*, 1998; de Lafuente y Romo, 2005; Hernández *et al*, 1997; Hernández *et al*, 2000; Salinas *et al*, 2000).

Los modelos para leer las respuestas neuronales

Para cada ensayo de cada neurona, se calculó la tasa de disparo en ventanas pequeñas (10 ms) recorridas cada 1 ms. La primera ventana empezó 500 ms antes del inicio del estímulo. La última ventana empezó 500 ms después del inicio del estímulo. Se calculó el promedio de las tasas de disparo de las ventanas contenidas en el periodo de los 500 ms previos al inicio del estímulo, este promedio será referido como la Línea Basal (LB), es un estimado de la actividad neuronal cuando no hay estímulo. Se utilizaron cuatro algoritmos distintos para leer las respuestas de las neuronas. Estos algoritmos (de este punto en adelante serán llamados modelos) pretenden explotar distintos atributos que se observan en las respuestas neuronales.

Se realizaron gráficas tipo *ráster* para cada uno de los experimentos en los que se registraron neuronas. Estas gráficas muestran las respuestas neuronales organizadas con respecto al valor del estímulo y alineadas con respecto al tiempo de inicio del estímulo. Esta representación gráfica permite observar los atributos de las respuestas de las neuronas de una forma práctica y rápida.

El primer atributo es la intensidad de la respuesta durante la presentación del estímulo, el modelo asociado a este atributo es la Tasa de Disparo (TD), la explicación de cómo fue calculado éste y los demás modelos puede encontrarse más adelante en el texto (figura 3). El segundo atributo es el número de ráfagas de espigas que existe durante el periodo de estimulación, el modelo asociado a este atributo es el Conteo de Ráfagas (CR). El tercer atributo es la suma de la duración de todas las ráfagas durante el periodo de estimulación, el modelo asociado a este atributo es la Duración de la Actividad (DA). Y finalmente, el cuarto atributo es la intensidad promedio de las ráfagas, el modelo asociado a este modelo es la Fuerza de las Ráfagas (FA).

Las respuestas en Tasa de Disparo (TD) se calcularon haciendo un promedio de las tasas de disparo de todas las ventanas (de 10 ms) que estaban comprendidas dentro de los 500 ms de estimulación (Periodo de Análisis). Las unidades de tasa de disparo son Hz, sin embargo, para evitar confusiones con las unidades de frecuencia del estímulo (que también son Hz), se utilizarán las “espigas/s” como unidades de la tasa de disparo.

Las respuestas en Duración de la Actividad (DA) se calcularon como el número de ventanas (de 10 ms) que tuvieron una tasa de disparo superior a la LB dentro del periodo de análisis.

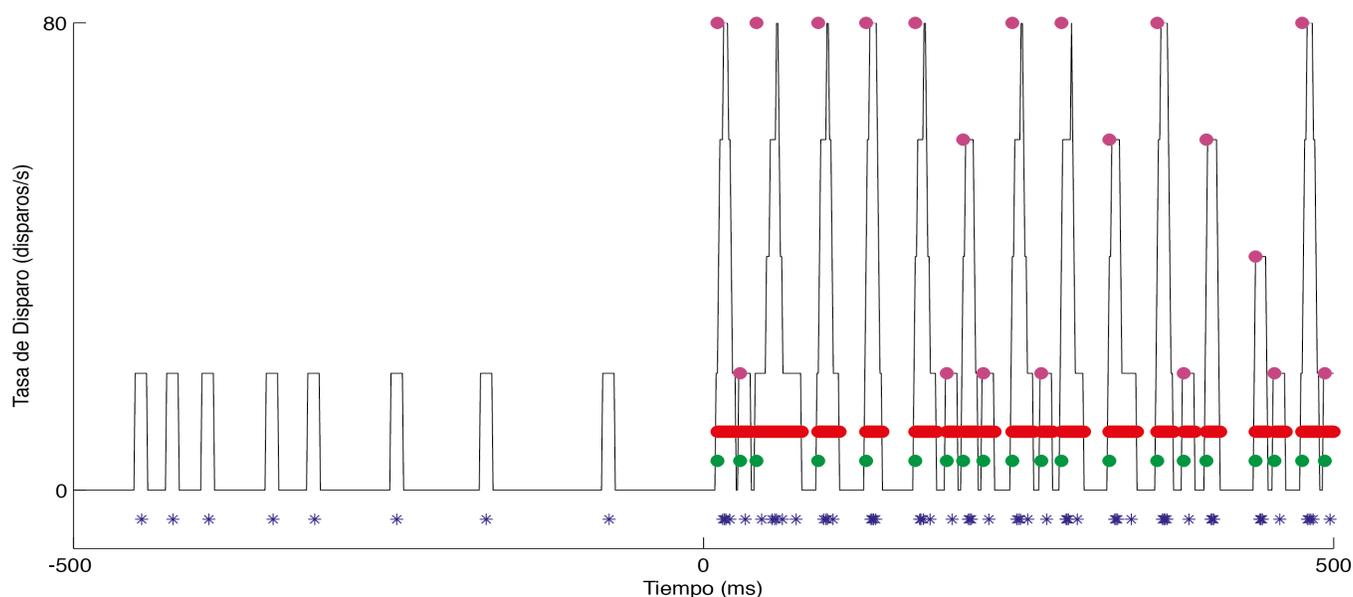


Figura 3. Los distintos modelos para leer la respuesta neuronal. Los asteriscos azules muestran los tiempos de ocurrencia de las espigas (o disparos), su valor en el eje de las ordenadas fue elegido arbitrariamente y no representa nada. La curva negra muestra los valores de tasa de disparo para cada una de las ventanas (de 10 ms) con respecto al tiempo de inicio de la ventana. Las líneas rojas marcan todas las ventanas que sobrepasaron la LB dentro del periodo del estímulo. Los puntos verdes señalan los tiempos de inicio de todas las ráfagas encontradas. Los puntos lilas señalan la tasa de disparo máxima alcanzada en cada ráfaga y están graficados en el punto de inicio de cada ráfaga. Todos los tiempos son relativos al inicio del estímulo.

Las respuestas en Conteo de Ráfagas (CR) se calcularon como el número de ráfagas encontradas en el periodo de análisis. Una ráfaga comienza cuando una ventana tiene una tasa de disparo superior a la LB pero está precedida por una ventana con una tasa de disparo inferior o igual a la LB, la ráfaga termina cuando se tiene el caso opuesto (una ventana con tasa de disparo inferior o igual a la LB precedida por una ventana con una tasa de disparo superior a la LB). Nótese que la Duración de la Actividad (DA) es equivalente a calcular el número de ventanas que forman parte de alguna ráfaga.

Las respuestas en Fuerza de las Ráfagas (FR) se calcularon a partir de promediar la tasa de disparo máxima encontrada en cada ráfaga. Es decir, encontramos las ventanas que pertenecían a cada ráfaga, y dentro de las ventanas de cada ráfaga obtuvimos la tasa de disparo máxima y finalmente promediamos los valores obtenidos para todas las ráfagas del ensayo durante el periodo de estimulación.

Análisis de datos

Se calculó el umbral de corte óptimo de la respuesta neuronal, que permitiera a un observador ideal obtener el máximo desempeño para decir si la respuesta neuronal en cada ensayo provenía de una clase alta o de una clase baja (para ver el método más desarrollado ver el artículo de de Lafuente y Romo, 2005). Con este umbral de corte se categorizó la respuesta neuronal como alta o baja en cada ensayo y para cada uno de los cuatro modelos para leer la respuesta.

Se calculó la información mutua de Shannon (ver ecuación 2) entre la respuesta neuronal categorizada y la categoría del estímulo, para cada experimento (categorización de frecuencia y categorización de amplitud) y para cada uno de los cuatro modelos. También se calculó la información mutua de Shannon entre la respuesta del mono y la categoría del estímulo. Finalmente se calculó la información mutua de Shannon entre la respuesta neuronal y el valor del estímulo.

Estos tres cálculos están basados en las estimaciones de probabilidad observadas empíricamente en los experimentos. El número de ensayos es finito, como resultado

de esto existe un pequeño sesgo que sobreestima la cantidad de información (Treves y Panzeri, 1995). Por esta razón, todas las estimaciones de información fueron corregidas utilizando el método de la permutación sin reemplazo (Salinas *et al.*, 2000).

El método de permutación consiste en reordenar los valores de los ensayos de manera que la relación entre estímulo y respuesta se rompa. A pesar de estar ordenados al azar la estimación de información mutua entre esas variables no va a ser de cero debido a que el muestreo es lejano a ser infinito, y puede existir una asociación espuria. La estimación inicial también es susceptible de este error. Por esta razón se estimó la cantidad de información mutua de 2 mil permutaciones de las variables, después se calculó el promedio (que representa la información que obtendrías por puro azar si no existiera una asociación real entre las variables). Finalmente se restó este promedio para cada una de las estimaciones originales de cada experimento.

El número de ensayos por clase era máximo de 10, mientras que el número de valores distintos de cada atributo del estímulo era de 11 y el número de respuestas neuronales distintas (para cada modelo de lectura de respuesta) llegaba a ser del orden de las decenas. Estos valores hacen que sea imposible calcular la información mutua entre la respuesta y el valor del estímulo con la ecuación 2 porque se obtienen sobreestimaciones exageradas. Esto se debe a que cuando el número de respuestas neuronales distintas (en todos los ensayos de un experimento) es de 70 y para cada clase sólo muestreamos 10 ensayos, entonces de entrada cada clase sólo puede tener máximo 10 valores de respuesta neuronal distintos, descartando para esa clase al menos 60 de los valores que no estarían representados por falta de muestreo.

Para evadir este problema se asumió que las respuestas a cada estímulo caían dentro de una curva gaussiana, como ya se había reportado en datos similares (Salinas *et al.*, 2000, Borst y Theunissen, 1999). Asumiendo que las respuestas a cada estímulo caen en una curva gaussiana se puede calcular la información mutua con sólo conocer la varianza de la respuesta de cada clase. La entropía de una distribución gaussiana está totalmente determinada por la varianza de sus datos, interesantemente, la máxima entropía de una distribución con una cierta varianza se alcanza si la distribución es

gaussiana (Borst y Theunissen, 1999). Se adaptó un código computacional de teoría de la información (Magri *et al.*, 2009) para poder calcular la información mutua entre la respuesta neuronal y el valor del estímulo para cada uno de los cuatro modelos. Estos estimados de información mutua fueron corregidos también (la varianza queda subestimada y por lo tanto la información se sobreestima). Para corregir la información calculada de esta forma se utilizó dos métodos de corrección: el método Gaussiano (Panzeri *et al.*, 2007) y el método de permutaciones del que ya se habló antes.

El uso de la prueba de la permutación permitió obtener un valor de significancia de cada estimación. Este valor de significancia fue calculado como la proporción de permutaciones que arrojaron valores de información mutua iguales o mayores que el estimado original.

Finalmente se realizaron ajustes de Boltzmann (Hernández *et al.*, 2000; Luna *et al.*, 2005) a) sobre las curvas de sintonización de las respuestas neuronales (para cada uno de los modelos para leer la respuesta neuronal) y b) sobre la probabilidad de que el mono diga que el estímulo fue alto con respecto al valor del estímulo (tanto en los experimentos de categorización de amplitud como en los de frecuencia).

Para comparar la cantidad de información que las neuronas llevan sobre la frecuencia o sobre la amplitud en cada modelo, y para comparar la cantidad información que se puede extraer sobre el valor del estímulo contra la que se puede extraer con respecto a la categoría del estímulo, se realizaron pruebas de T de datos pareados (Zar, 1999).

Nota: Tanto el diseño experimental de la tarea de categorización como el registro de los datos electrofisiológicos, fueron realizados por el Ing. Jesús Manuel Álvarez López en colaboración con los doctores: Adrián Hernández Alva, Antonio Zainos Rosales y Ranulfo Romo Trujillo. El trabajo se llevó a cabo en el laboratorio del Dr. Ranulfo Romo Trujillo del Instituto de Fisiología Celular de la Universidad Nacional Autónoma de México.

RESULTADOS

Neuronas registradas y grupos de neuronas

El número de neuronas que se registró en los experimentos de categorización de frecuencia con al menos 5 ensayos por clase fue de 87. El número de neuronas que se registró en los experimentos de categorización de amplitud con al menos 5 ensayos por clase fue de 62. Y el número de neuronas que pudo ser registrado en ambas condiciones experimentales fue de 46.

En la tabla 1 se muestra, para cada modelo, el porcentaje de neuronas que lleva información sólo acerca de la frecuencia (F), sólo acerca de la amplitud (A) y tanto acerca de la frecuencia como acerca de la amplitud (FA). Se puede notar que para casi todos los modelos el mayor porcentaje de las respuestas neuronales tienen información acerca de ambos atributos del estímulo. La excepción es el Conteo de Ráfagas (CR) y se discutirá más adelante.

	F	A	FA	N
TD	22.2%	15.6%	62.2%	45
DA	26.1%	4.3%	69.6%	46
CR	50%	9.5%	40.5%	42
FR	37.8%	18.9%	43.2%	37

Tabla 1. Porcentaje de neuronas con información sólo acerca de la frecuencia del estímulo (F), sólo acerca de la amplitud del estímulo (A) o con información acerca de ambos atributos del estímulo (FA). Este porcentaje es sobre el total de neuronas que tuvo información significativamente distinta de cero sobre al menos uno de los dos atributos (N).

Neurona selectiva a la frecuencia del estímulo

En la figura 4 se muestran las respuestas de una neurona que fue registrada tanto para el experimento de categorización de frecuencia como para el de amplitud.

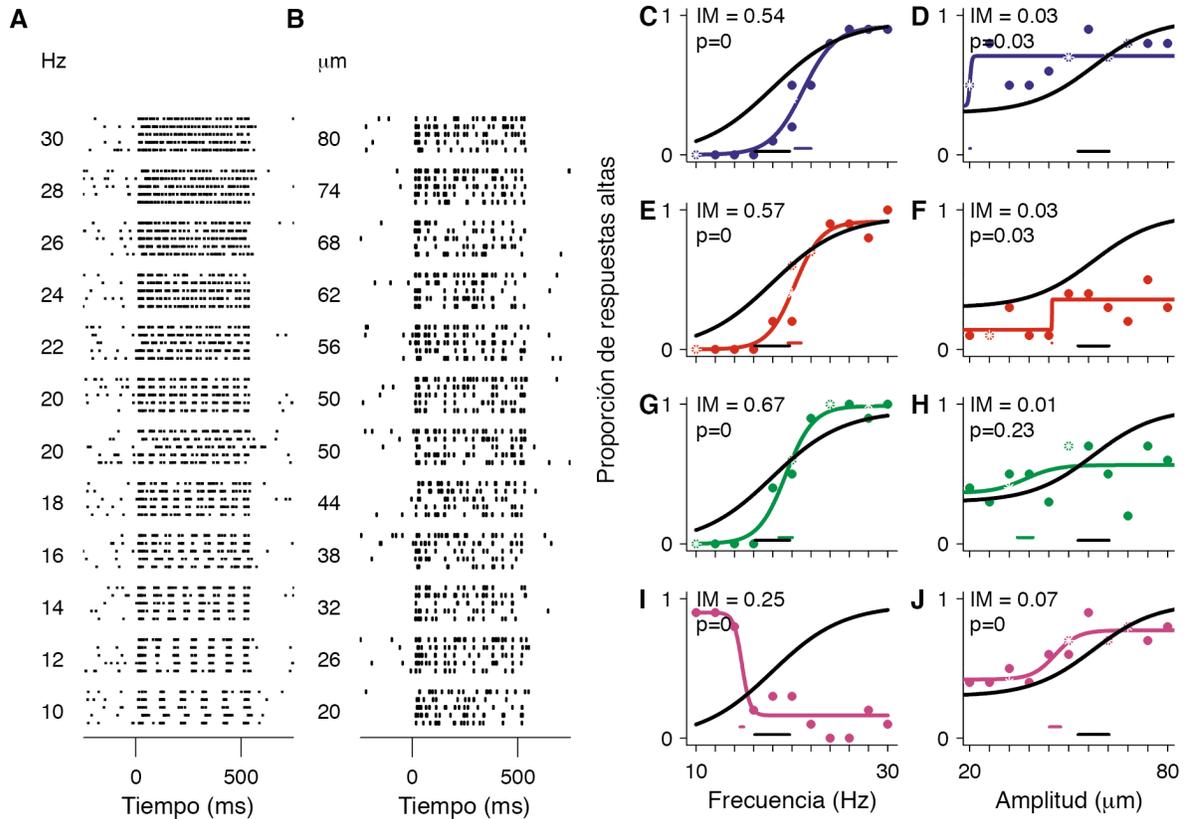


Figura 4. Neurona con información principalmente acerca de la frecuencia. En los paneles **A** y **B** se muestran las gráficas tipo *ráster* (de los primeros 5 ensayos para cada valor del estímulo) del experimento de categorización de frecuencia del estímulo y del de categorización de amplitud del estímulo, respectivamente. Cada punto representa un potencial de acción alineado con respecto al tiempo de ocurrencia relativo al inicio del estímulo. Todos los potenciales de un mismo ensayo están sobre la misma línea horizontal y están agrupados con respecto al valor de frecuencia o de amplitud del estímulo que fue presentado en ese ensayo. Los paneles del **C** al **J** muestran la curva psicométrica (ajuste de Boltzmann) de respuesta del mono (en color negro). En color se muestra el ajuste de Boltzmann de la probabilidad de observar una respuesta neuronal alta dado un valor del estímulo.

Las curvas psicométricas de los paneles **C** al **J** están graficadas como la proporción de ensayos en los que el mono expresó que el estímulo era alto, con respecto al valor del estímulo (para estímulos bajos la probabilidad de que el mono diga alto es casi siempre cero o cercana a cero). Las curvas neurométricas muestran la probabilidad de encontrar una respuesta neuronal alta en función del valor del estímulo. Los colores azul, rojo, verde y lila y representan la Tasa de Disparo (TD), la Duración de la Actividad (DA), el Conteo de Ráfagas (CR) y la Fuerza de las Ráfagas (FR)

respectivamente. IM representa la cantidad de información mutua (en bits) entre la categoría del estímulo y la respuesta neuronal categorizada y debajo de este valor se muestra el valor de significancia de que esta cantidad de información sea distinta de cero. Los paneles **A, C, E, G** e **I** corresponden al experimento de categorización de la frecuencia del estímulo mientras que los paneles **B, D, F, H** y **J** corresponden al experimento de categorización de la amplitud del estímulo.

En la figura 4 se muestra una neurona de cuya respuesta se puede extraer información (significativamente distinta de cero) acerca de la frecuencia del estímulo, bajo cualquiera de los modelos para leer la respuesta. Para el set de amplitud, algunos modelos también obtienen información significativamente distinta de cero, indicando que al variar la amplitud del estímulo también se modifica la respuesta neuronal, sin embargo, para esta neurona en particular, la cantidad de información que se puede extraer en el experimento de categorización de amplitud es mucho menor de la que se puede extraer del de frecuencia.

Es importante notar que para la neurona mostrada en la figura 4, en el experimento de categorización de la amplitud del estímulo, se puede ajustar una curva neurométrica para cualquiera de los modelos para leer la respuesta neuronal. Sin embargo, esos ajustes no cumplen uno de los requisitos para poder calcular el umbral neurométrico: las curvas no cruzan los niveles de .25 y .75 de respuestas altas. Sin embargo, sí puede calcularse la cantidad de información que puede extraerse de esas respuestas acerca de la amplitud.

Neurona selectiva a la amplitud del estímulo

También se encontraron algunas neuronas con respuestas neuronales de las cuales se pudo extraer mucha mayor información acerca de la amplitud que acerca de la frecuencia del estímulo. En la figura 5 se muestra una de ellas. De la respuesta de esta neurona se puede extraer mayor información, para cualquiera de los modelos para leer la respuesta, acerca de la amplitud del estímulo que acerca de la frecuencia del estímulo.

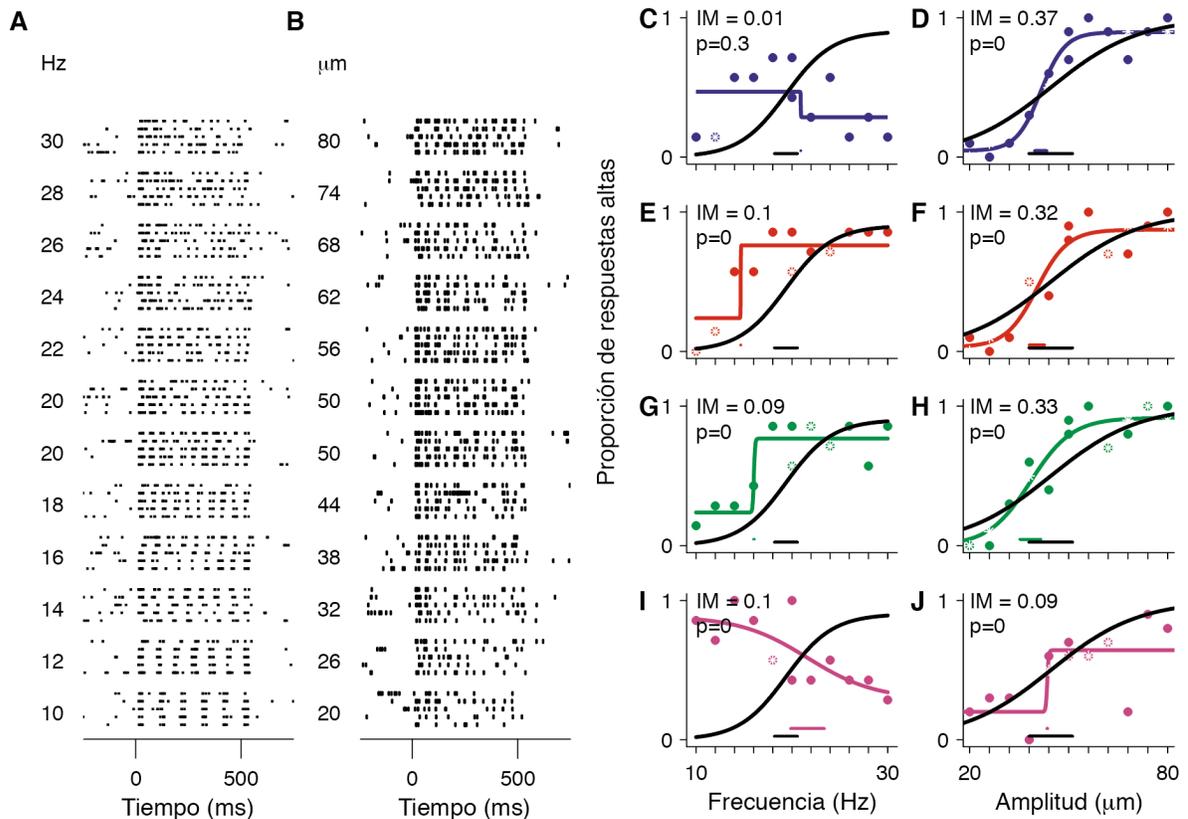


Figura 5. Neurona con información principalmente acerca de la amplitud. Los paneles y las gráficas significan lo mismo que en la figura 4.

Neurona con información tanto acerca de la frecuencia como de la amplitud del estímulo

Un gran porcentaje de neuronas, tienen respuestas neuronales de las cuales se puede obtener información tanto de la frecuencia del estímulo como de la amplitud del estímulo, utilizando distintos modelos para leer la respuesta neuronal. En la figura 6 se muestra una neurona con este tipo de respuesta.

Las neuronas de las figuras 4 y 5, muestran que los distintos modelos para leer la respuesta neuronal dan resultados similares. Sin embargo, éste no fue siempre el caso, de hecho es más bien la excepción. En la neurona que se muestra en la figura 6, por ejemplo, el modelo de Conteo de Ráfagas (CR) proporciona muy poca información

acerca de la amplitud del estímulo, mientras que muestra mucha información acerca de la frecuencia del estímulo.

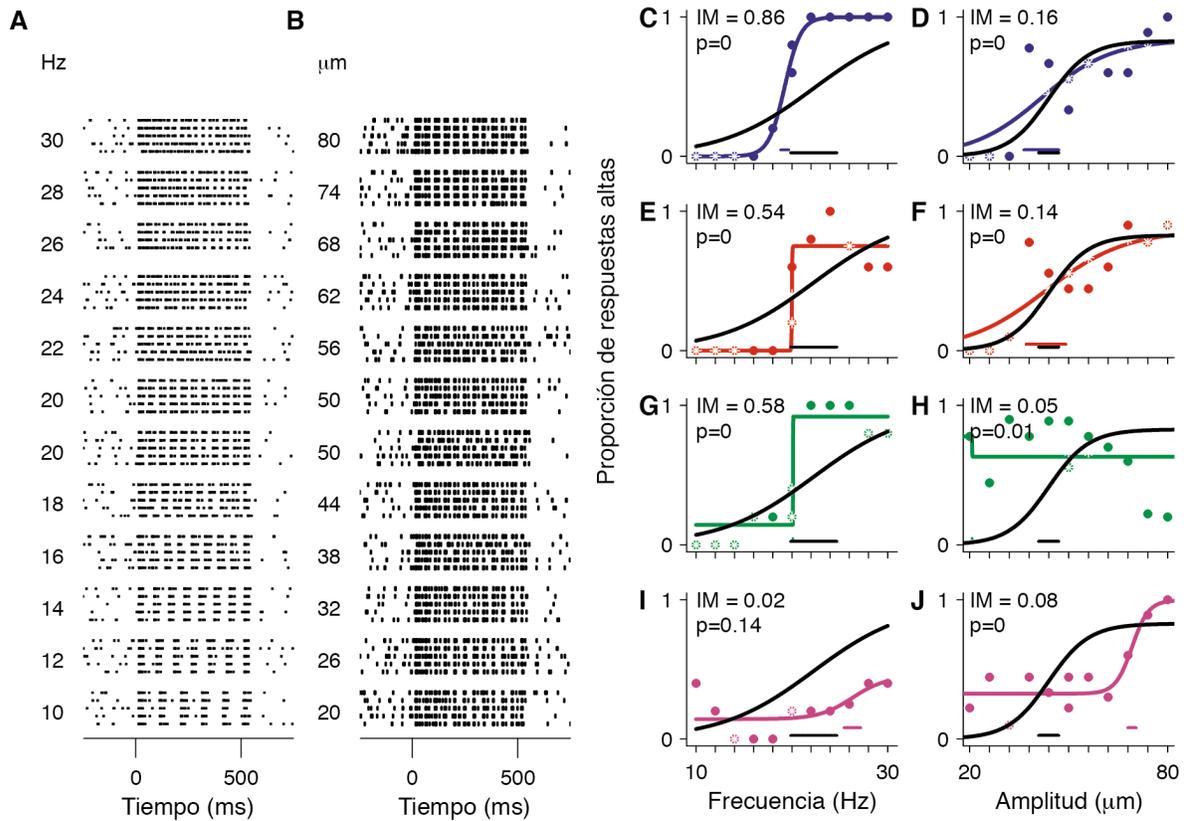


Figura 6. Neurona con información tanto sobre la frecuencia como sobre la amplitud. Los paneles y las gráficas significan lo mismo que la figura 4.

Selectividad de los modelos hacia algún atributo del estímulo

En la figura 7 se muestra la cantidad de información que pudo extraerse sobre la frecuencia y sobre la amplitud de cada neurona para cada uno de los modelos para leer las respuestas de las neuronas. Podemos observar que los puntos para el modelo de Duración de la Actividad (DA) y para el modelo de Conteo de Ráfagas (CR) están mucho más cargados hacia el eje x. Esto significa que la cantidad de información que llevan acerca de la frecuencia es mayor que la que llevan acerca de la amplitud (ver la tabla 2).

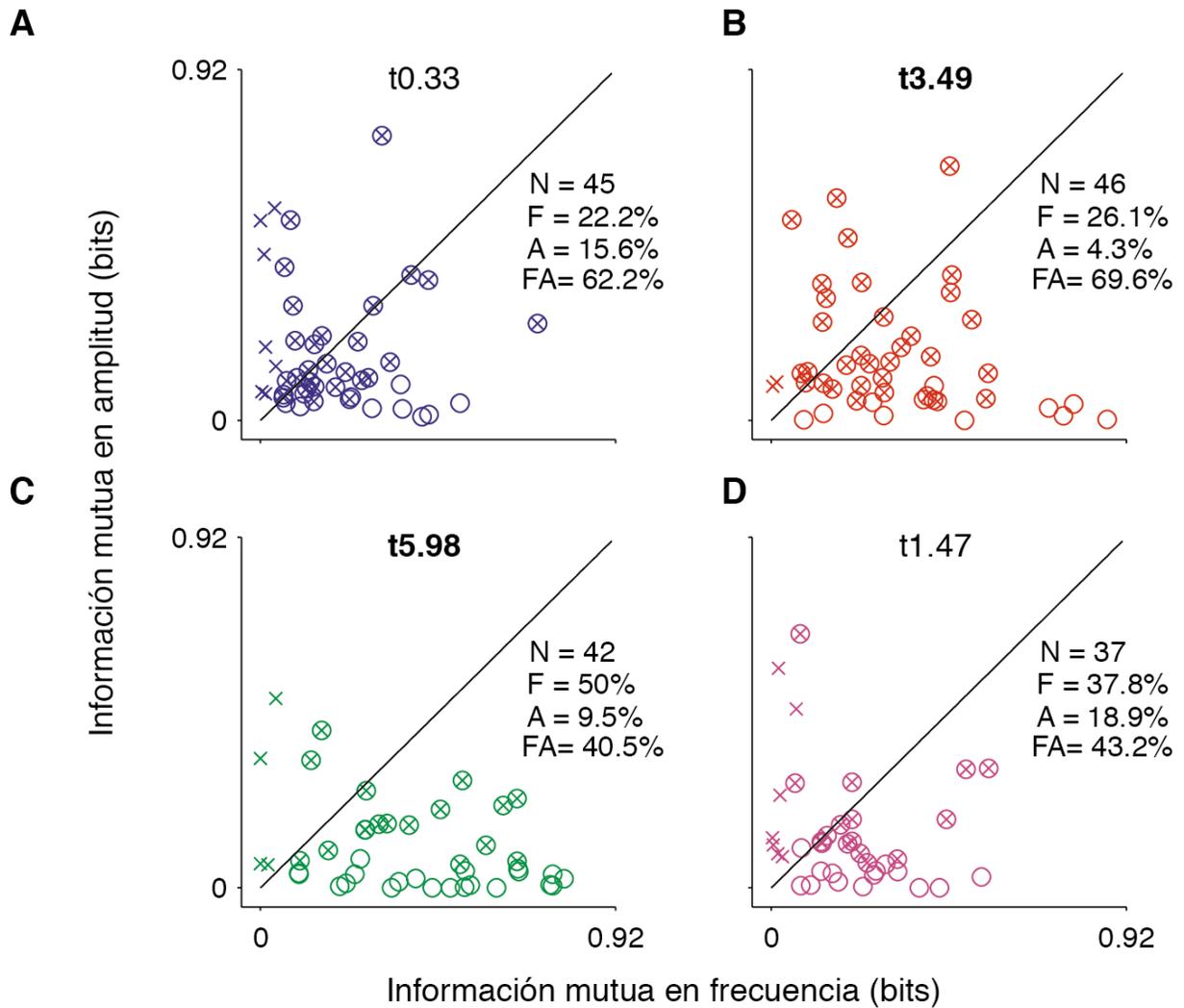


Figura 7. Comparación de la cantidad de información que llevan las neuronas sobre la frecuencia contra la información que llevan sobre la amplitud. Cada marcador representa una neurona y su posición en el plano depende de la cantidad de información que pudo ser extraída para frecuencia (eje x) y para amplitud (eje y). Los valores de t obtenidos de la comparación pareada de la información en frecuencia contra la información en amplitud se muestran en la parte alta de cada panel y están marcados en negritas aquellos valores que tienen una significancia menor a 0.01. La N representa el número de neuronas que tuvo información significativamente distinta de cero para al menos uno de los dos atributos (frecuencia o amplitud). Los colores azul (panel A), rojo (panel B), verde (panel C) y lila (panel D) representan la Tasa de Disparo (TD), la Duración de la Actividad (DA), el Conteo de Ráfagas (CR) y la Fuerza de las Ráfagas (FR) respectivamente.

La diagonal negra de la figura 7 representa la igualdad $x = y$, y sirve como referencia para saber qué neuronas llevan más información acerca de la frecuencia que acerca de la amplitud y viceversa. Los puntos debajo de la diagonal significan una mayor cantidad de información acerca de la frecuencia que acerca de la amplitud, mientras que los puntos arriba de la diagonal significan lo contrario. Los puntos pueden ser círculos abiertos o cruces. Si la neurona sólo tenía información significativamente distinta de cero acerca de la frecuencia del estímulo (F), entonces el punto es un círculo. Si sólo tenía información significativa acerca de la amplitud del estímulo (A), entonces el punto es una cruz. Y cuando tenía información significativa acerca de ambos atributos (FA) el punto es un círculo con una cruz adentro.

En la tabla 2 se pueden ver los estadísticos de la comparación entre la cantidad de información acerca de la frecuencia del estímulo contra la cantidad de información acerca de la amplitud del estímulo para cada uno de los modelos para leer la respuesta neuronal. Los modelos de Duración de la Actividad y de Conteo de Ráfagas son más selectivos a capturar información acerca de la frecuencia del estímulo que acerca de la amplitud del estímulo.

	Valor de t	valor de p
TD	0.33	0.7461
DA	3.49	0.0011
CR	5.98	4.55×10^{-7}
FR	1.47	0.1510

Tabla 2. Resultado de la comparación entre la cantidad de información para frecuencia y la cantidad de información para amplitud. Tanto la Duración de la Actividad (DA) como el Conteo de Ráfagas (CR) muestran significativamente más información para frecuencia que para amplitud.

Comparación de la cantidad de información que extrajo el mono contra la cantidad de información que se puede extraer de las respuestas neuronales

Se comparó la cantidad de información que puede ser extraída de las respuestas neuronales leídas con cada modelo contra la cantidad de información que el mono reportó haber extraído.

La figura 8 muestra el promedio de la cantidad información que tienen las neuronas acerca de la frecuencia del estímulo (panel A) o acerca de la amplitud del estímulo (panel B). Las curvas de colores azul, rojo, verde y lila representan el promedio para la Tasa de Disparo (TD), la Duración de la Actividad (DA), el Conteo de Ráfagas (CR) y la Fuerza de las Ráfagas (FR) respectivamente. Las curvas caen debido a que las neuronas están ordenadas con respecto a la cantidad de información que llevan acerca del atributo (frecuencia para el panel A y amplitud para el panel B).

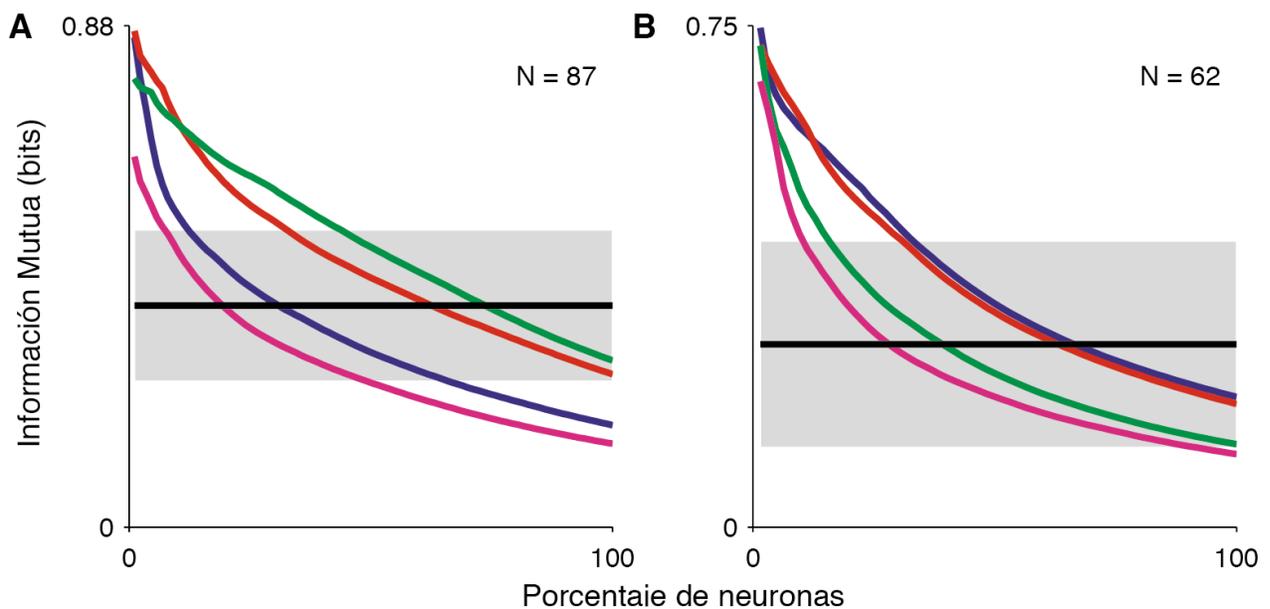


Figura 8. Comparación entre la cantidad de información que se puede extraer de las respuestas neuronales (con los distintos modelos) y la cantidad de información que extrajo el mono. Las líneas de colores muestran el promedio acumulado de las x% mejores neuronas. El panel **A** hace la comparación para los experimentos de categorización de la frecuencia del estímulo mientras que el **B** hace la comparación para los experimentos de categorización de la amplitud del estímulo. La N representa el número de neuronas que fueron registradas y analizadas en cada condición experimental.

El valor promedio de la cantidad de información que el mono logró extraer acerca del atributo, en todos los experimentos de categorización del atributo (frecuencia para el panel A y amplitud para el panel B) se muestra como la línea negra horizontal en cada panel. La línea de cada panel está rodeada por una franja gris que representa la desviación estándar de ese promedio.

Si se toma sólo el promedio del mejor 50% de neuronas para los cuatro modelos se encuentra que sólo la DA y el CR tienen la capacidad de explicar el desempeño del mono en el experimento de categorización de frecuencia, mientras que sólo la TD y la DA pueden explicar la conducta del mono en el experimento de categorización de amplitud. Sin embargo, si se restringe el promedio al mejor 10% de las neuronas o incluso un porcentaje menor, entonces cualquier modelo puede extraer suficiente información (al menos en ese porcentaje de las mejores neuronas) como para explicar desempeño psicofísico del mono.

Más información en las respuestas neuronales acerca del valor del estímulo que acerca de la categoría del estímulo

Las figura 9 muestra la comparación entre la cantidad de información que lleva la respuesta de cada neurona acerca del valor de la frecuencia del estímulo, contra la cantidad información que lleva la respuesta de cada neurona acerca de la categoría del estímulo para el experimento de categorización de frecuencia. Cada punto representa una neurona y su posición en el plano depende de la cantidad de información que pudo ser extraída sobre el valor de la frecuencia (x) y sobre la categoría del estímulo (y).

La diagonal negra muestra la igualdad $x = y$. Los círculos abiertos representan neuronas que tuvieron información significativamente distinta de cero sobre el estímulo pero no sobre la categoría del estímulo (S). Las cruces representan neuronas que tuvieron información significativamente distinta de cero sobre la categoría del estímulo pero no sobre el valor estímulo (C). Los círculos rellenos de una cruz representan neuronas que tuvieron información significativamente distinta de cero tanto sobre el valor del estímulo como sobre la categoría del estímulo (SC).

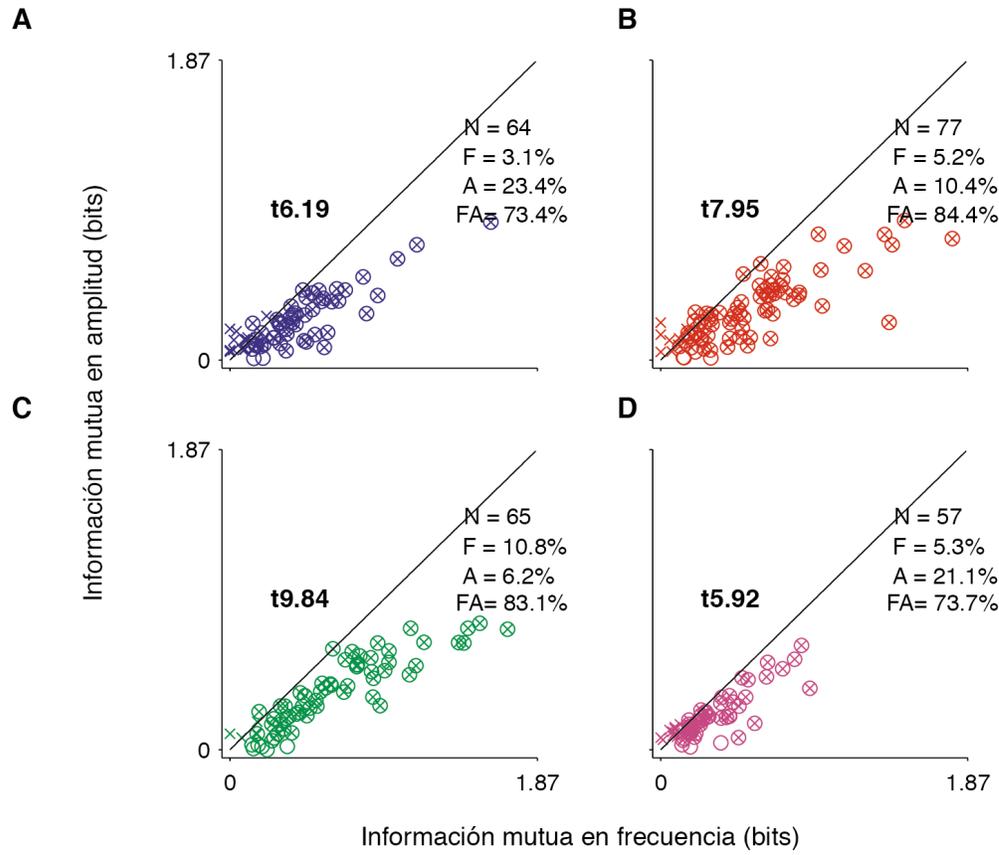


Figura 9. Comparación de la información sobre el estímulo contra la información sobre la categoría del estímulo, que pueden llevar las respuestas neuronales bajo cualquiera de los cuatro modelos para el set de frecuencia. Los valores de t obtenidos de la comparación pareada de la información sobre el valor del estímulo contra la información sobre la categoría del estímulo se muestran en la parte alta de cada panel y están marcados en negritas aquellos valores que tienen una significancia menor a 0.01. La N representa el número de neuronas que tuvo información significativamente distinta de cero sobre el estímulo o sobre la categoría del estímulo (o ambos).

Los colores de los puntos: azul (panel A), rojo (panel B), verde (panel C) y lila (panel D), representan la Tasa de Disparo (TD), la Duración de la Actividad (DA), el Conteo de Ráfagas (CR) y la Fuerza de las Ráfagas (FR) respectivamente.

Las figura 10 muestra la comparación entre la cantidad de información que lleva la respuesta de cada neurona acerca del valor de la amplitud del estímulo, contra la cantidad información que la respuesta de cada neurona lleva acerca de la categoría del estímulo para el experimento de categorización de amplitud.

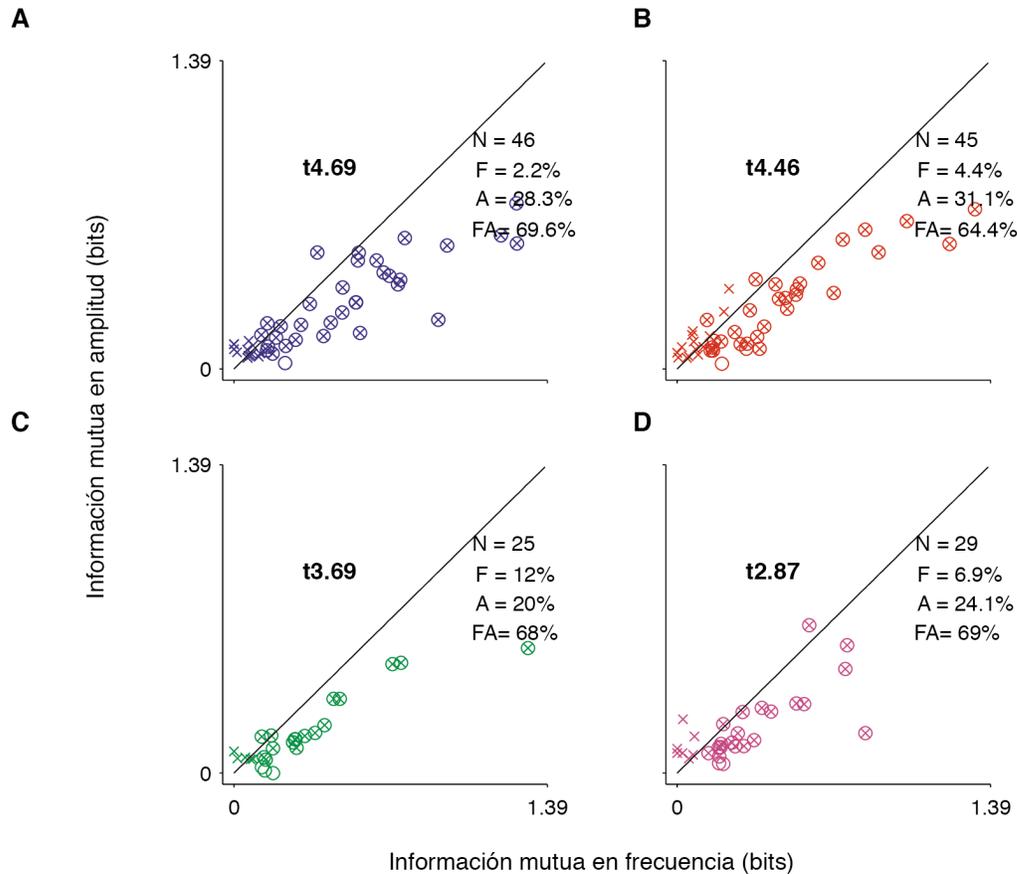


Figura 10. Comparación de la información sobre el estímulo contra la información sobre la categoría del estímulo, que pueden llevar las respuestas neuronales bajo cualquiera de los cuatro modelos para el set de amplitud. Los paneles y las gráficas significan lo mismo que los de la figura 9.

Para ambos atributos (la frecuencia y la amplitud del estímulo), la cantidad de información sobre el valor del estímulo es mucho mayor que la cantidad de información sobre la categoría del estímulo (Figura 9 para el experimento de categorización de la frecuencia del estímulo y figura 10 para el experimento de categorización de la amplitud del estímulo), los puntos están cargados hacia el eje de las x.

El límite máximo de información que una neurona puede llevar sobre la categoría del estímulo es de 1 bit ($\log_2(2)$), ya que hay sólo dos opciones. Sin embargo el límite máximo de información sobre el valor del estímulo es de 3.4594 bits ($\log_2(11)$).

DISCUSIÓN

Los resultados mostrados en la tabla 2, sugieren la existencia de tres grupos de neuronas en la corteza somatosensorial primaria que modulan su Tasa de Disparo en función de: 1) sólo la amplitud del estímulo, 2) sólo la frecuencia del estímulo o 3) en función de ambos atributos del estímulo.

El primer grupo (sólo amplitud) puede ser explicado por la adaptación neuronal. Ojeda (2011, comunicación personal) ha detectado que existe una disminución en la respuesta a un pulso si éste está precedido por otro pulso, la cercanía temporal de los pulsos es directamente proporcional a la magnitud de la adaptación. Si la respuesta se adapta suficientemente fuerte se pierde la correlación entre la Tasa de Disparo y la categoría del estímulo.

El segundo grupo (sólo frecuencia) puede ser explicado si la adaptación de estas neuronas es suficientemente baja como para no romper la correlación entre la TD y la categoría del estímulo; y si, además, las variaciones en amplitud no producen respuestas suficientemente distintas (su intervalo de sintonización podría ser demasiado amplio en comparación al intervalo de estímulos presentados en el set).

El tercer grupo (ambos atributos) puede ser explicado si esas neuronas tienen un efecto pequeño o nulo de adaptación y si además las variaciones en amplitud producen respuestas suficientemente distintas (tienen un intervalo de sintonización similar al utilizado en la tarea).

Este tercer grupo de neuronas no puede estar codificando explícitamente la amplitud y la frecuencia en Tasa de Disparo, ya que si las respuestas son afectadas tanto por la frecuencia del estímulo como por la amplitud del estímulo existe ambigüedad en la señal. Sin embargo este grupo es similar a las neuronas reportadas por otros grupos de investigación (Arabzadeh *et al.*, 2003; Arabzadeh *et al.*, 2004; Muniak *et al.*, 2007). Las neuronas reportadas por estos autores responden a un parámetro que es producto de la frecuencia del estímulo y la amplitud del estímulo (probablemente la velocidad), es posible entonces que las neuronas de este grupo codifiquen la velocidad

del estímulo y que sean el correlato neuronal de la percepción subjetiva de que al cambiar la frecuencia de un estímulo se perciba un cambio en la intensidad del mismo (LaMotte y Mountcastle, 1975). Este escenario no choca con el hecho de que el sujeto haya podido resolver la tarea, ya que ésta puede ser resuelta al categorizar la velocidad promedio del estímulo en alta y baja.

Al buscar modelos para leer la respuesta neuronal, alternativos a la Tasa de Disparo se encontró que tanto la Duración de la Actividad como el Conteo de Ráfagas presentan una selectividad significativamente mayor para los cambios en la frecuencia del estímulo que para los cambios en la amplitud del estímulo, además de tener una mayor cantidad de información sobre la frecuencia que la Tasa de Disparo. Este resultado está en concordancia con el hecho de que Ojeda (2011, comunicación personal) no haya encontrado una relación entre el nivel de adaptación y la cantidad de información en Duración de la Actividad y el Conteo de Ráfagas, es decir, que la adaptación reduce la cantidad de información en Tasa de Disparo pero no así en Duración de la Actividad y en Conteo de Ráfagas.

Es interesante observar que a pesar de que el Conteo de Ráfagas es el modelo más selectivo a la frecuencia del estímulo, también captura información sobre la amplitud del estímulo. Esto probablemente se debe a que el algoritmo detecta más fácilmente las ráfagas cuando la amplitud del estímulo es más alta, el aumento en amplitud se acompaña de un aumento en la probabilidad de detectar una ráfaga.

Se encontraron otros resultados muy interesantes. El primero de estos es que la Duración de la Actividad tiene tanta información sobre la frecuencia del estímulo como el Conteo de Ráfagas y tanta información sobre la amplitud del estímulo como la Tasa de Disparo, lo cual lo convierte en un candidato muy atractivo para extraer la información que el sujeto necesita para resolver la tarea. El otro resultado importante es que sorprendentemente la Fuerza de las Ráfagas no es más selectivo a cambios en amplitud. Se propuso este modelo pensando en que cada una de las ráfagas iba a tener una mayor intensidad conforme se aumentara la amplitud del estímulo, pero la Duración de la Actividad parece capturar más información sobre la amplitud del

estímulo. Es decir, que los cambios en la amplitud parecen alargar la duración de las ráfagas registradas a cada pulso, más que aumentar la altura de las ráfagas. Además, la Fuerza de las Ráfagas parece tener una relación inversa con la frecuencia del estímulo, muy probablemente debido al efecto de adaptación estudiado por Ojeda (2011 comunicación personal).

Los trabajos que se han hecho en ratas (Arabzadeh *et al.*, 2003; Arabzadeh *et al.*, 2004; Muniak *et al.*, 2007) de los que ya se ha hablado, mencionan, no sólo que las neuronas de la corteza somatosensorial primaria de ratas representan la velocidad del estímulo, sino que la respuesta neuronal no lleva más información que ésta. Las respuestas que ellos registran no muestran una estructura temporal, sino más bien la respuesta es plana durante todo el estímulo. Esto resulta en que las ratas no tengan acceso al valor de la frecuencia ni al de la amplitud (Gerdjikov *et al.*, 2010).

En contraste a lo encontrado por estos autores, las respuestas neuronales de la corteza somatosensorial primaria del mono a los estímulos aplicados en los experimentos descritos en el presente trabajo, muestran una estructura temporal que resulta evidente al observar la figura tipo *ráster* de la figura 4, especialmente para las frecuencias de estímulos bajas. Los perfiles de respuesta neuronal a lo largo del tiempo de estimulación son distintos cuando variamos la frecuencia que cuando variamos la amplitud. Y son estas diferencias las que pueden ser explotadas para obtener información no ambigua acerca de la frecuencia del estímulo y acerca de la amplitud del estímulo.

Las diferencias entre los resultados previos (Arabzadeh *et al.*, 2003; Arabzadeh *et al.*, 2004; Muniak *et al.*, 2007; Gerdjikov *et al.*, 2010) y a los resultados del presente trabajo pueden deberse a que se utilizó un intervalo de frecuencias muy distinto. Las frecuencias utilizadas en los trabajos previos van desde los 20 Hz hasta los 350 Hz o más, y utilizan saltos muy grandes de frecuencia. Es posible que la resolución temporal de los mecanorreceptores no sea suficiente para capturar las variaciones en estímulos con frecuencias arriba de un cierto valor y que por lo tanto las respuestas a

los estímulos sean uniformes a lo largo del tiempo de estimulación (como lo muestran los trabajos previos).

Las diferencias también pueden deberse a las diferencias en la naturaleza del estímulo: en roedores se aplica sobre las vibrisas, agitándolas de manera lateral, mientras que los estímulos del presente trabajo fueron aplicados directamente sobre la piel y vibrando sólo hacia arriba y hacia abajo. Y a las diferencias en las demandas cognitivas de las tareas. Algunos de los estudios previos utilizan sujetos anestesiados.

Para lograr obtener información no ambigua acerca de la frecuencia y amplitud del estímulo se proponen dos mecanismos posibles que se derivan de los resultados descritos en el presente trabajo: el primero consiste en extraer información utilizando un único modelo pero en grupos neuronales distintos (a este mecanismo se le llamará Segregación de Grupos) y el segundo consiste en leer la información con modelos distintos en los mismos grupos de neuronas (a este mecanismo se le llamará Lecturas Distintas).

Al existir un grupo de neuronas que sólo lleva información acerca de la frecuencia y otro que sólo lleva acerca de la amplitud (como se muestra en la tabla 1), el sistema podría comparar la información que le llegue de estos dos grupos, de manera similar a lo que ocurre con los conos fotorreceptores en el sistema visual (Purves, 2008; Koch, 2004). Este mecanismo, se denominará Segregación de Grupos, y asume que de alguna manera el sistema tiene información acerca de a qué grupo de neuronas pertenece cada neurona.

Alternativamente el sistema podría no tener que segregar las neuronas en grupos. Podría hacer uso de modelos distintos para leer la respuesta neuronal de varias neuronas, un modelo para obtener información sobre frecuencia y otro para obtener información sobre amplitud. El Conteo de Ráfagas permite extraer información casi exclusivamente acerca de la frecuencia, mientras que la Tasa de Disparo o la Duración de la Actividad permiten extraer bastante información tanto acerca de frecuencia como acerca de la amplitud del estímulo. El sistema podría comparar la información que proviene de estas dos lecturas, para obtener información no ambigua acerca de la

amplitud y la frecuencia de los estímulos. Este mecanismo, se denominará Lecturas Distintas, y es similar a lo que ocurre con señales acústicas que tienen la amplitud y la frecuencia modulada, algunos atributos de esa señal pueden llevar información sobre la frecuencia y otros sobre la amplitud, una comparación de la señal obtenida en estos atributos de la señal permitiría saber si se está modulando la amplitud, la frecuencia, o ambas (Moore y Sek, 1992).

Es importante saber que los experimentos de categorización de frecuencia y de amplitud que se reportan en el presente trabajo no fueron registrados de manera simultánea. En el proceso de registro, las neuronas pueden perderse o ganarse, y el registro puede mejorar o empeorar. El Dr. Adrián Hernández Alva (2011, comunicación personal) realizó un análisis de componentes principales (PCA) para verificar que los potenciales de acción tuvieran las mismas formas en ambos experimentos (categorización de la frecuencia del estímulo y categorización de la amplitud del estímulo) y se eliminaron aquellos registros en los que se encontraron diferencias. Sin embargo, algunos residuos de ruido podrían seguir afectando los resultados. Afortunadamente sólo el mecanismo de la Segregación de Grupos se vería afectado por este hecho y no así el mecanismo de Lecturas Distintas.

Por último, la decisión sobre qué parámetros utilizar para los algoritmos de lectura de respuestas de las neuronas, fue una decisión personal pero educada. Las ventanas debían ser suficientemente pequeñas como para poder capturar el detalle temporal de la respuesta, pero no demasiado pequeñas como para integrar únicamente un potencial de acción. Se eligió un tamaño de ventana de 10 ms por cumplir con estas observaciones y porque es un valor cercano al tiempo de integración sináptico (el tiempo en el que la región de la neurona que recibe el potencial de acción integra los potenciales que haya recibido)(Lisman, 1997).

CONCLUSIONES

Se pusieron a prueba cuatro modelos para leer la información que son candidatos posibles para que el sistema utilice al resolver una tarea de categorización de frecuencia y amplitud de un estímulo táctil. Estos modelos son: la Tasa de Disparo (TD), la Duración de la Actividad (DA), el Conteo de Ráfagas (CR) y la Fuerza de las Ráfagas (FR). Los últimos tres modelos para leer la información mencionados fueron propuestos por primera vez en el presente trabajo. La tasa de disparo y otras estimaciones de conteo de ráfagas habían sido propuestas anteriormente (Salinas *et al.*, 2000; Luna *et al.*, 2005).

Se implementó una nueva manera de comparar la actividad de neuronas unitarias con la conducta del mono, basada en el uso de la función de información mutua de Shannon. Este nuevo método, descrito por primera vez en este trabajo, permite comparar la cantidad de información que el mono reporta haber extraído acerca de la categoría del estímulo contra la cantidad de información acerca de la categoría del estímulo que puede extraerse de las respuestas sensoriales de neuronas unitarias en la corteza somatosensorial primaria del mono. Este método para establecer la comparación tiene ventajas sobre el método utilizado en trabajos, y podrá ser aplicado en futuras otros paradigmas experimentales similares.

Se encontró que los cuatro modelos probados, en mayor o menor medida, permiten extraer suficiente información para resolver la tarea con los niveles de desempeño conductual que mostró el mono. Los modelos de Duración de Actividad (DA) y Conteo de Ráfagas (CR) son los modelos que permiten extraer la mayor información acerca de la frecuencia del estímulo. El modelo de Conteo de Ráfagas (CR) no permite extraer tanta información acerca de la amplitud del estímulo como el modelo de Tasa de Disparo (TD), sin embargo el modelo de Duración de la Actividad (DA) permite extraer tanta información acerca de la amplitud del estímulo como el modelo de Tasa de Disparo (TD).

El hecho de que el modelo de Duración de la Actividad (DA) esté dentro de los dos mejores modelos para extraer información tanto acerca de la frecuencia como acerca

de la amplitud del estímulo lo convierte en un modelo muy atractivo. Por su parte, el modelo de Conteo de Ráfagas (CR) es muy atractivo por ser el modelo con mayor especificidad para obtener información acerca de la frecuencia del estímulo. Este aspecto del modelo de Conteo de Ráfagas (CR) puede ser fundamental si se requiere extraer información no ambigua sobre la frecuencia y la amplitud del estímulo.

Se propusieron dos mecanismos basados en los resultados del presente trabajo para explicar cómo se podría obtener información no ambigua acerca de la frecuencia y de la amplitud del estímulo.

Con uno de los mecanismos propuestos se intenta explotar la capacidad de extraer información distinta utilizando modelos de extracción de información distintos. Las señales provenientes de dos o más modelos de extracción de información (con especificidades distintas hacia la frecuencia y la amplitud del estímulo) pueden ser comparadas para obtener información no ambigua acerca de la frecuencia y la amplitud del estímulo. A este primer mecanismo lo denominamos Lecturas Distintas.

El segundo mecanismo podría funcionar aunque el sistema sólo utilizara uno de los modelos de extracción de información y consiste en explotar la aparente existencia de un grupo de neuronas de las que se puede extraer información principalmente acerca de la amplitud del estímulo y de otro grupo de neuronas de las que se puede extraer información principalmente acerca de la frecuencia del estímulo. En este caso el sistema podría comparar las señales provenientes de estos dos grupos para obtener información no ambigua acerca de la frecuencia y la amplitud del estímulo. A este mecanismo lo denominamos Segregación de Grupos. Sin embargo, este mecanismo está basado en resultados que podrían haberse derivado de problemas durante el registro.

También se encontró que las respuestas neuronales a los estímulos presentados tienen mucho más información que la que se requiere para resolver la tarea. Este resultado tiene mucho sentido evolutivo ya que esta tarea es bastante artificial, en la naturaleza los cerebros no tienen que resolver si un estímulo es mayor o menor a un valor dado, sino que se intenta obtener tanta información sensorial como sea posible

de manera que pueda ser utilizada para tomar decisiones mucho más complejas que las que presentamos en los experimentos de categorización de este trabajo.

REFERENCIAS

- Allman, J., Miezin, F. y McGuinness, E. Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Annual Review of Neuroscience* **8**, 407–430 (1985).
- Arabzadeh, E., Panzeri, S. y Diamond, M.E. Whisker vibration information carried by rat barrel cortex neurons. *The Journal of neuroscience* **24**, 6011–6020 (2004).
- Arabzadeh, E., Petersen, R.S. y Diamond, M.E. Encoding of whisker vibration by rat barrel cortex neurons: implications for texture discrimination. *The Journal of neuroscience* **23**, 9146–9154 (2003).
- Bayne, T., Cleeremans, A. y Wilken, P. *The Oxford companion to consciousness*. (Oxford University Press, USA: 2009), p502.
- Bear, M.F., Connors, B.W. y Paradiso, M.A. *Neuroscience: Exploring the brain*. (Lippincott Williams & Wilkins: 2007), 857pp.
- Bennett, C.H. Logical depth and physical complexity. *The Universal Turing Machine: A Half-Century Survey* 227–257 (1988).
- Borst, A. y Theunissen, F.E. Information theory and neural coding. *Nature neuroscience* **2**, 947–958 (1999).
- Chalmers, D.J. The puzzle of conscious experience. *Scientific American* **273**, 80–87 (1995).
- Crick, F. y Koch, C. A framework for consciousness. *nature neuroscience* **6**, 119–126 (2003).
- Crick, F. y Koch, C. The unconscious homunculus. *Neuro-psychoanalysis* **2**, 3–11 (2000).
- De Lafuente, V. y Romo, R. Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nature neuroscience* **8**, 1698–1703 (2005).
- Dennett, D.C. *The intentional stance*. (The MIT Press: 1989), p2.
- Dimitrov, A.G., Lazar, A.A. y Victor, J.D. Information theory in neuroscience. *Journal of computational neuroscience* 1–5 (2011).

- Gerdjikov, T.V., Bergner, C.G., Stüttgen, M.C., Waiblinger, C. y Schwarz, C. Discrimination of vibrotactile stimuli in the rat whisker system: behavior and neurometrics. *Neuron* **65**, 530–540 (2010).
- Gerstner, W., Kreiter, A.K., Markram, H. y Herz, A.V.M. Neural codes: firing rates and beyond. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**, 12740-12741 (1997).
- Harris, J.A., Arabzadeh, E., Fairhall, A.L., Benito, C. y Diamond, M.E. Factors affecting frequency discrimination of vibrotactile stimuli: implications for cortical encoding. *PLoS One* **1**, e100 (2006).
- Hernández, A., Salinas, E., García, R. y Romo, R. Discrimination in the sense of flutter: new psychophysical measurements in monkeys. *The Journal of neuroscience* **17**, 6391-6400 (1997).
- Hernández, A., Zainos, A. y Romo, R. Neuronal correlates of sensory discrimination in the somatosensory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**, 6191-6196 (2000).
- Jones, G.A. y Jones, J.M. *Information and coding theory*. (Springer Verlag: 2000), p35-78.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H. y Jessell, T.M. *Principles of Neural Science, Edition*. (New York: McGraw-Hill: 2000).
- Koch, C. *The quest for consciousness: A neurobiological approach*. (Roberts & Company Publishers: 2004).
- Kreiman, G. On the neuronal activity in the human brain during visual recognition, imagery and binocular rivalry. (2001), 496 pp.
- LaMotte, R.H. y 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. *J Neurophysiol* **38**, 539–559 (1975).
- Lewicki, M.S. A review of methods for spike sorting: the detection and classification of neural action potentials. *Network: Computation in Neural Systems* **9**, 53–78 (1998).
- Lisman, J.E. Bursts as a unit of neural information: making unreliable synapses reliable. *Trends in neurosciences* **20**, 38–43 (1997).

- Luna, R., Hernández, A., Brody, C.D. y Romo, R. Neural codes for perceptual discrimination in primary somatosensory cortex. *Nature neuroscience* **8**, 1210–1219 (2005).
- Magri, C., Whittingstall, K., Singh, V., Logothetis, N. y Panzeri, S. A toolbox for the fast information analysis of multiple-site LFP, EEG and spike train recordings. *BMC neuroscience* **10**, 81 (2009).
- Moore, B.C.J. y Sek, A. Detection of combined frequency and amplitude modulation. *The Journal of the Acoustical Society of America* **92**, 3119-3131 (1992).
- Mountcastle, V.B., Talbot, W.H., Sakata, H. y Hyvarinen, J. Cortical neuronal mechanisms in flutter-vibration studied in unanesthetized monkeys. Neuronal periodicity and frequency discrimination. *Journal of neurophysiology* **32**, 452-484 (1969).
- Mountcastle, V., Steinmetz, M. & Romo, R. Frequency discrimination in the sense of flutter: psychophysical measurements correlated with postcentral events in behaving monkeys. *The Journal of Neuroscience* **10**, 3032-3034 (1990).
- Muniak, M.A., Ray, S., Hsiao, S.S., Dammann, J.F. y Bensmaia, S.J. The neural coding of stimulus intensity: linking the population response of mechanoreceptive afferents with psychophysical behavior. *The Journal of Neuroscience* **27**, 11687-11699 (2007).
- Panzeri, S., Senatore, R., Montemurro, M.A. y Petersen, R.S. Correcting for the sampling bias problem in spike train information measures. *Journal of neurophysiology* **98**, 1064-1072 (2007).
- Parker, A.J. y Newsome, W.T. Sense and the single neuron: probing the physiology of perception. *Annual Review of Neuroscience* **21**, 227–277 (1998).
- Purves, D. Principles of cognitive neuroscience. (Sinauer Associates Inc: 2008), 757 pp.
- Quiroga, R.Q. y Panzeri, S. Extracting information from neuronal populations: information theory and decoding approaches. *Nat. Rev. Neurosci* **10**, 173–185 (2009).
- Recanzone, G.H., Merzenich, M.M. y Schreiner, C.E. Changes in the distributed temporal response properties of SI cortical neurons reflect improvements in performance on a temporally based tactile discrimination task. *Journal of Neurophysiology* **67**, 1071-1091 (1992).
- Romo, R., Hernández, A., Zainos, A. y Salinas, E. Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation. *Nature* **392**, 387–390 (1998).

Salinas, E., Hernández, A., Zainos, A. y Romo, R. Periodicity and firing rate as candidate neural codes for the frequency of vibrotactile stimuli. *The Journal of Neuroscience* **20**, 5503-5515 (2000).

Shannon, C. E. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, **27**, 623-656 (1948).

Treves, A. y Panzeri, S. The upward bias in measures of information derived from limited data samples. *Neural Computation* **7**, 399-407 (1995).

Zar, J.H. *Biostatistical analysis*. **564**, (Prentice hall Upper Saddle River, NJ: 1999), 929 pp.