

01170

5
20)

ESTADO DE
SANTO DOMINGO

**REPRESENTACIÓN DE LA DIRECCIÓN DE
ESTÍMULOS TÁCTILES EN LA CORTEZA
SOMATOSENSORIAL PRIMARIA DEL PRIMATE**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN
INGENIERÍA ELÉCTRICA PRESENTA**

PATRICIA CRESPO MENDOZA

DIRECTOR: Dr. Ranulfo Romo

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1994



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 está 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.

*Este trabajo está dedicado
a todas las personas que me aman:
Salvador,
mis padres, mis hermanos y
la familia Ruiz.*

*Agradezco sinceramente al Dr. Ranulfo Romo
todos sus conocimientos y su paciencia para conmigo.
El es verdaderamente, la persona que me ha guiado en el
difícil pero hermoso camino de la investigación.*

**Este trabajo fue financiado en parte por un International Research
Scholars Award from the Howard Hughes Medical Institute, DGAPA-UNAM
(proyecto IN206491), CONACyT (proyecto 3412N9309) y por el Sistema
Nacional de Investigadores.**

**REPRESENTACIÓN DE LA DIRECCIÓN DE
ESTÍMULOS TÁCTILES EN LA CORTEZA
SOMATOSENSORIAL PRIMARIA DEL PRIMATE**

ÍNDICE.

	Pág.
1. Resumen.	1
2. Introducción.	4
3. Antecedentes.	7
3.1 Receptores y vías periféricas implicadas en la transducción y transmisión de estímulos táctiles.	7
3.2 Organización anatómica de la corteza parietal.	8
3.3 Organización funcional de las aferentes primarias cutáneas.	9
3.3.1 Representación de estímulos vibrotáctiles en las aferentes primarias cutáneas.	9
3.3.2 Representación de estímulos complejos tipo Braille en las aferentes primarias cutáneas.	11
3.4 Organización funcional de la corteza somatosensorial primaria.	12
3.4.1 Representación de estímulos vibrotáctiles en la corteza somatosensorial primaria.	13
3.4.2 Representación de estímulos complejos tipo Braille en la corteza somatosensorial primaria.	15

3.4.3 Codificación de la dirección de estímulos táctiles en la corteza somatosensorial primaria.	17
4. Materiales y métodos.	18
4.1 Animales y estimulación táctil.	18
4.2 Registro neuronal unitario.	20
4.3 Colección de eventos neuronales y conductuales.	21
4.4 Representación de la actividad neuronal.	22
4.4.1 Estimación de la densidad de probabilidad de la respuesta neuronal mediante un kernel fijo.	22
4.4.2 Estimación mediante un kernel adaptable.	26
4.5 Cuantificación de la respuesta neuronal.	28
4.5.1 Cuantificación univariable de la respuesta neuronal.	28
4.5.2 Cuantificación multivariable de la respuesta neuronal.	29
4.5.3 Cálculo de los componentes principales.	30
4.6 Actividad neuronal unitaria relacionada con la dirección del estímulo táctil.	32
4.7 Codificación de la dirección del estímulo táctil.	33

4.8 Efecto del tamaño de la población en la variabilidad de la dirección del vector de población.	36
5. Resultados.	38
5.1 Base de datos.	38
5.2 Modulación temporal de la actividad neuronal inducida por la dirección y la rapidez del estímulo táctil.	39
5.3 Respuestas neuronales unitarias a la dirección del estímulo táctil.	44
5.4 Representación distribuida de la dirección y la rapidez del estímulo táctil.	53
5.5 Variabilidad del vector poblacional en función del tamaño de la población.	60
6. Discusión.	61
6.1 La dirección del estímulo táctil y la actividad neural promedio.	61
6.2 La dirección del estímulo táctil y la modulación temporal en la actividad neural.	62
6.3 Representación neural de la rapidez y la dirección del estímulo táctil.	63
6.4 Vector poblacional y organización columnar en la corteza somatosensorial primaria.	65

6.5 Codificación de estímulos táctiles complejos en la actividad de las neuronas en la corteza somatosensorial primaria.	66
6.6 Señales táctiles en las áreas motoras de la corteza cerebral.	68
6.7 Discriminación sensorial y el vector poblacional.	69
7. Conclusiones.	71
8. Referencias.	72
APÉNDICE A. Predicción de la dirección del movimiento: formalización.	83
APÉNDICE B. Sistema de colección de eventos.	87
B.1 Descripción.	87
B.2 Operación.	88
B.3 Formato de los datos.	88
B.4 Programación.	90
B.5 Referencias.	90
APÉNDICE C. Estimulador táctil.	91
C.1 Descripción.	91
C.2 Control de movimiento.	94
C.3 Control de fuerza.	97
C.4 Programación.	98
C.5 Calibración del sistema de control.	98

1. Resumen.

1. En este trabajo se estudió el proceso de codificación de la dirección y la rapidez de un patrón mecánico que se mueve sobre la superficie de la piel de los dedos de la mano, en la actividad de neuronas de la corteza somatosensorial primaria de tres monos rhesus despiertos que ejecutaban una tarea no relacionada con el estímulo.

2. De un total de 178 neuronas, 103 fueron seleccionadas (prueba de Wilcoxon, $p < 0.05$) para el estudio cuantitativo de la codificación de la dirección del estímulo táctil.

3. Las neuronas se clasificaron de acuerdo a sus propiedades de adaptación a la indentación sostenida de una punta de prueba sobre el campo receptivo. Se encontraron 46 neuronas con propiedades de adaptación lenta (AL), 43 neuronas con propiedades de adaptación rápida (AR) y 14 neuronas con propiedades de adaptación indeterminadas (AL-AR).

4. La actividad neural asociada al estímulo se representó como una función de densidad de probabilidad de ocurrencia en el tiempo de un potencial de acción (densidad de espigas), convolucionando los trenes de impulsos nerviosos con un filtro no causal variante con el tiempo.

5. La modulación temporal de la actividad neuronal relacionada con los parámetros del movimiento, se evaluó mediante el cálculo de los coeficientes de la transformada de Karhunen-Loève de cada conjunto de respuestas, expresadas en términos de las densidades de espigas. La descomposición en componentes principales indicó que en promedio, más del 75% de la varianza total en los trenes de impulsos está contenida en los primeros 10 coeficientes de la transformación.

6. Un modelo de regresión múltiple hizo evidente que el primer coeficiente de la transformada de Karhunen-Loève varía en función de la dirección del movimiento, por lo que existe una relación estrecha entre la modulación temporal de la actividad neuronal unitaria y la dirección en la que se estimula el campo receptivo. Los porcentajes de las células que poseen una función de sintonización a la dirección, asociada al primer coeficiente de la transformación, son los siguientes: 18% para 4 mm/s, 31% para 23 mm/s, 34% para 50 mm/s y 23% para 100 mm/s. Un porcentaje muy bajo ($< 10\%$) de células mostró una variación ordenada de la actividad promedio en el intervalo de estimulación en función de la dirección del estímulo táctil.

7. A partir de las funciones de sintonización se calcularon las direcciones preferentes de cada célula, asociadas al primer coeficiente de la transformada de Karhunen-Loève. Se estableció entonces que la respuesta de una neurona a la dirección del movimiento del estímulo, es un vector cuya magnitud está determinada por el valor absoluto de la función de sintonización y cuya dirección coincide con la dirección preferente de la célula, si la función de sintonización toma un valor positivo o un vector en dirección opuesta a la preferente, si la función de sintonización toma un valor negativo. El vector poblacional se calculó sumando vectorialmente las contribuciones de cada unidad. Por medio de un método estadístico no paramétrico de cálculo intensivo (el "bootstrap") se determinó que la dirección del vector de población está altamente correlacionada con la dirección del movimiento (los coeficientes de correlación de Pearson fueron: .9744, .9935, .9888 y .9891 para 4, 23, 50 y 100 mm/s respectivamente; $p < 0.0001$ en todos los casos).

8. Mediante una simulación Montecarlo se determinó que se requiere un número finito de células (aproximadamente 1500),

con funciones de sintonización acordes al modelo propuesto, para mantener una representación fiel de la dirección del movimiento del estímulo táctil.

9. Los resultados indican que la dirección del estímulo táctil es representada en la forma de un vector poblacional que es modulado por la rapidez. Esta representación debe de servir para el procesamiento de alto orden relacionado con la percepción táctil.

2. Introducción.

Uno de los problemas de la neurobiología es descubrir cómo los estímulos sensoriales son representados en la actividad del sistema nervioso periférico (aferentes primarias) y central (núcleos y áreas cerebrales). La caracterización cuantitativa de esta representación (Fig. 1) sería el primer paso en el estudio de funciones mucho más elaboradas como la percepción, la memoria, el aprendizaje y la conducta motora voluntaria (Romo, et al., 1993a). Los trabajos pioneros de Adrian en los años 20's revelaron que los potenciales de acción provocados en los nervios cutáneos estaban asociados a la estimulación mecánica de la piel (Adrian, 1928). De este estudio surgió la posibilidad de que las propiedades físicas del estímulo se encontraran codificadas en la actividad de las células del sistema nervioso periférico y central. La actividad provocada por el estímulo sensorial en las aferentes primarias sería el primero de una serie de procesos neurales relacionados con su percepción. Posteriormente, los trabajos de Bard, Marshall, Rose, Mountcastle y Woosley con el método de los potenciales provocados, mostraron la existencia de una representación de la lámina receptiva del cuerpo en el tálamo y la corteza cerebral del primate (Woosley, et al., 1942; Mountcastle, et al., 1992). Estos trabajos permitieron a Mountcastle iniciar el estudio cuantitativo de la representación de señales sensoriales en el sistema nervioso (Mountcastle, et al., 1963).

En el laboratorio del Dr. Ranulfo Romo se ha abordado el problema de la representación de estímulos táctiles en la corteza cerebral del primate. Uno de los objetivos del proyecto es cuantificar las propiedades físicas de un estímulo táctil en la actividad de las poblaciones de neuronas de las áreas somatosensoriales primarias de la corteza cerebral (áreas 3b y 1). En este trabajo se

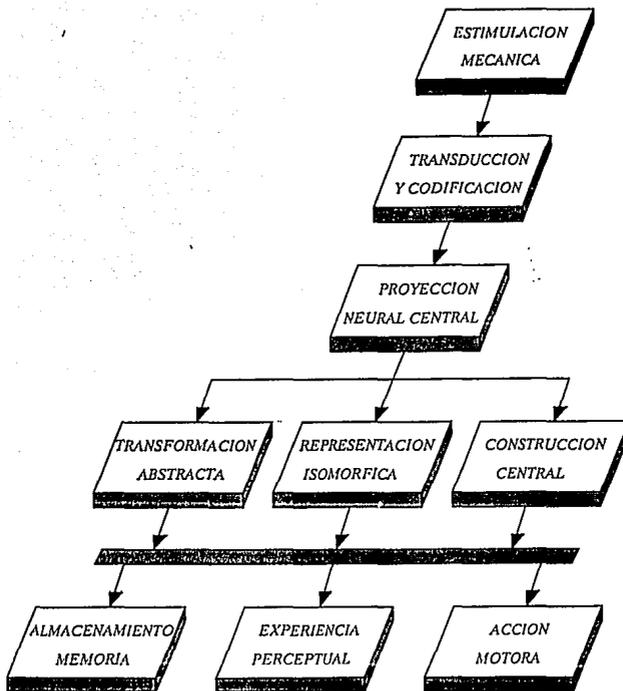


Figura 1. Diagrama que ilustra los procesos provocados por los estímulos táctiles, desde los receptores cutáneos hasta la generación de la percepción de los mismos o de conductas mucho más complejas como lo son la memoria y la conducta motora voluntaria.

presentan una serie de evidencias que sugieren que el procesamiento de alto orden de estas señales comienza en las áreas primarias de la corteza cerebral con una réplica de las propiedades físicas del estímulo sensorial. Se muestra que la dirección y la rapidez del estímulo táctil, tienen una representación distribuida en los agregados neuronales de las áreas 3b y 1, en forma de un vector poblacional.

3. Antecedentes.

Estudios recientes en el campo de la neuroanatomía han revelado las vías y los centros nerviosos relacionados con el procesamiento de estímulos somestésicos. Estos estudios han caracterizado los mecanorreceptores y las aferentes primarias implicados en la transducción y la transmisión de los estímulos somestésicos (Romo, et al., 1993a). A nivel central han sido encontradas más de 12 áreas corticales y otras tantas subcorticales relacionadas con el procesamiento de señales somestésicas (Kaas, et al. 1979; Iwamura, et al., 1980; Nelson, et al., 1980; Sur, et al., 1984; Kaas, 1993). Este conocimiento sienta las bases para el estudio del procesamiento de información somestésica en el sistema nervioso. Se ha demostrado que estas regiones corticales están constituidas por columnas de neuronas orientadas verticalmente y translaminarmente, por lo que no sólo existe un procesamiento entre las diferentes áreas sino también a nivel local. Estas columnas de neuronas tienen un diámetro aproximado de 50 micras. En teoría, esta organización dinámica de la neocorteza permite el estudio de las variables del estímulo somestésico (Mountcastle y Henneman, 1952; Mountcastle, 1957, 1978).

3.1 Receptores y vías periféricas implicadas en la transducción y transmisión de estímulos táctiles.

La fisiología sensorial ha revelado que cada uno de los tres tipos de mecanorreceptores cutáneos identificados, están inervados selectivamente por una aferente cutánea (Johansson y Vallbo, 1979; Ochoa y Torebjork, 1983; Vallbo, et al., 1984; Torebjork, et al., 1987). Existen tres tipos de aferentes cutáneas que han sido clasificadas de acuerdo a su respuesta a una estimulación mecánica puntual, suave y sostenida, sobre el campo receptivo, localizado en la

superficie de la piel. Los tres tipos de aferentes cutáneas se conocen como adaptadores rápidos (ARs), conectados a los corpúsculos de Meissner, los adaptadores lentos (ALs), conectados a las discos de Merkel y un tercero, conocido también como adaptador rápido, pero conectado al corpúsculo de Paccini (PC) (Darian-Smith, 1984; Darian-Smith, et al., 1984). La información transmitida por las aferentes primarias llega a la corteza cerebral después de relevos sinápticos en el núcleo de la columna dorsal de la médula espinal y el tálamo (Mountcastle, 1984).

3.2 Organización anatómica de la corteza parietal.

La corteza parietal está situada entre las cortezas frontal y temporal. Está constituida en su porción rostral por las áreas somatosensoriales primarias 3a, 3b, 1 y 2 y por las áreas 5 y 7b en la porción posterior del lóbulo parietal. Existen además otras dos áreas. Una de ellas situada en la porción mesial entre los dos hemisferios corticales conocida como corteza somatosensorial suplementaria y otra situada en la parte profunda del lóbulo parietal, conocida como área somatosensorial secundaria. Los estudios anatómicos han revelado que la información proveniente de las aferentes talámicas se proyecta en las áreas 3a y 3b y en menor grado, en el área 1. Las áreas 3a y 3b proyectan sus axones a las áreas 1 y 2. A su vez, estas últimas lo hacen hacia las áreas 5 y 7b (Jones, 1984; Mountcastle, et al., 1990b). Existe también una vía directa desde las áreas 3a y 3b hacia el área somatosensorial secundaria y muy poco se sabe de las conexiones de la corteza somatosensorial secundaria.

3.3 Organización funcional de las aferentes primarias cutáneas.

En lo que sigue presentaremos los resultados y conclusiones de un estudio iniciado por Mountcastle en el que se abordó el problema de la representación de un estímulo somestésico vibrotáctil a nivel de las aferentes primarias y la neocorteza de primates (Mountcastle, et al., 1990a). En segundo término se hará referencia a la representación de estímulos complejos tipo Braille en las aferentes cutáneas y en la corteza somatosensorial primaria (Phillips, et al., 1988). Finalmente, se hará referencia a aquellos trabajos relacionados con el estudio de cómo la corteza somatosensorial codifica la dirección y la rapidez de estímulos táctiles. La descripción de estos estudios permite ejemplificar el procesamiento de información somestésica en el sistema nervioso.

3.3.1 Representación de estímulos vibrotáctiles en las aferentes primarias cutáneas.

Un estímulo vibratorio aplicado sobre la piel de la mano produce dos tipos de sensaciones diferentes dependiendo de su frecuencia: una de "flutter" (aléteo) en el rango de 10-40 Hz y otra de vibración en el rango de 60-300 Hz. Con este dato, se trata de delucidar el o los substratos nerviosos implicados en estos dos tipos de sensaciones. Con este propósito, Talbot y colaboradores (Talbot, et al., 1968), estudiaron directamente las respuestas de los tres tipos de aferentes cutáneas durante la presentación de los estímulos vibrotáctiles. La capacidad para detectar las diferentes frecuencias en función de la intensidad fue primeramente determinada en el hombre (Talbot, et al., 1968) y posteriormente en el mono (Mountcastle y Powell, 1959; Mountcastle, et al., 1972, 1990a; LaMotte y Mountcastle,

1975; Steinmetz, et al., 1990). Con los datos obtenidos se construyeron funciones psicométricas y se determinaron los umbrales, los cuales fueron utilizados para estudiar las respuestas de las aferentes primarias del mono. Los estudios de psicometría revelaron primeramente, que tanto el hombre como el mono presentaban la misma sensibilidad (umbral determinado por el 50% de respuestas correctas) a los estímulos vibrotáctiles, con una mayor sensibilidad alrededor de los 250 Hz. Con esta curva de sensibilidad a la frecuencia se determinó hasta que grado la secuencia temporal de estímulos vibrotáctiles eran codificados en la actividad de las aferentes ALs, ARs y PCs. Los resultados fueron los siguientes: los estímulos que son detectados en el rango de 10 a 40 Hz provocan una secuencia periódica de impulsos en las aferentes ARs, mientras que las aferentes PCs codifican la secuencia temporal de los estímulos en el rango de 60 a 300 Hz (Talbot, et al., 1968). Estos resultados demostraron que a nivel del sistema nervioso periférico ya existe una segregación de la transmisión de los estímulos vibrotáctiles en función del rango de frecuencias. Esta hipótesis fue posteriormente confirmada, puesto que la anestesia local de la piel produjo una disociación de la detección del rango de frecuencias; por arriba de 60 Hz, la detección se mantiene, mientras que el sujeto no puede detectar frecuencias en el rango de 10 a 40 Hz (Talbot, et al., 1968). Esto se debe a que las ARs, que sirven para la detección y codificación de los estímulos en el rango del "flutter", están localizadas en la superficie de la piel, siendo inactivadas por la anestesia; en contraste, las PC's, que sirven para transmitir frecuencias en el rango de 60-300 Hz, están localizadas en los tejidos subcutáneos, por lo que no son afectadas por la anestesia. Por lo tanto, la distribución diferencial de estos receptores en la piel, permite el estudio de cada una de estas dos poblaciones de aferentes primarias en la transmisión de los estímulos vibrotáctiles. Estos estudios

permitieron a Mountcastle sugerir que los estímulos de diferentes frecuencias provocan patrones periódicos de actividad en los distintos grupos de aferentes primarias, las cuales transmiten selectivamente esta actividad hasta la corteza somatosensorial primaria. Esta representación cortical, permite al individuo detectar los dos rangos de frecuencias (Talbot, et al., 1968).

3.3.2 Representación de estímulos complejos tipo Braille en las aferentes primarias cutáneas.

La identificación de los tres tipos de aferentes cutáneas, ha facilitado no solamente el estudio de la representación de los estímulos vibrotáctiles, sino también de la representación de patrones de estímulos mucho más complejos, como lo son la forma de las letras.

La percepción de la forma de un estímulo por medio del tacto, consiste en la apreciación de las características espaciales de un objeto que toca la piel de la mano. El ejemplo más exquisito de este tipo de percepción es la habilidad que tiene el hombre para leer los patrones de las letras en Braille. En otras palabras, cuando un sujeto lee en Braille, las aferentes primarias cutáneas deben transmitir al sistema nervioso central una representación detallada de la forma de las letras y es esta información la que origina en el sistema nervioso central los procesos de reconocimiento y percepción de las letras. Esta hipótesis ha sido probada, determinando primeramente la capacidad discriminatoria que posee el hombre por medio de mediciones psicométricas y en segundo término, la representación de estos patrones a nivel de las aferentes cutáneas; en otras palabras, la búsqueda de la representación de las letras en la actividad de los tres grupos de aferentes primarias. Phillips y colaboradores (Phillips y Jonhson, 1981;

Phillips, et al., 1988) han estudiado cómo las aferentes ALs, ARs y PCs representan en su actividad los estímulos tipo Braille. Con la ayuda de un estimulador táctil, se presentaron letras tipo Braille sobre los campos receptivos de los tres tipos de aferentes cutáneas. Este estimulador táctil simuló la situación natural en la que un individuo mueve la punta de los dedos sobre las letras en la lectura Braille. Con este diseño, la representación espacial de estos estímulos complejos fueron reconstruidos en la actividad de las tres poblaciones de aferentes cutáneas. Los resultados obtenidos indican que las aferentes cutáneas ALs y ARs transmiten imágenes isomórficas de las letras presentadas sobre sus campos receptivos. Se encontró, además, que las ALs transmiten mucho mejor la forma de las letras que las ARs y PCs. Este dato sugiere que a nivel del sistema nervioso periférico existe una segregación de la transmisión de la información espacial y que una réplica del estímulo, es proyectada al sistema nervioso central, como sucede con la transmisión de estímulos vibrotáctiles. El hecho de que las ALs y ARs generan en su actividad imágenes neurales altamente estructuradas del estímulo, no es sorprendente, considerando la alta densidad de receptores ALs y ARs que son inervados por las aferentes cutáneas donde las letras son presentadas (Darian-Smith y Kenins, 1980). Está implícito en esta observación que la representación de la forma de las letras depende de la activación de cada una de las aferentes cutáneas que inervan el campo receptivo (Phillips, et al., 1988).

3.4 Organización funcional de la corteza somatosensorial primaria.

De los resultados concernientes a la representación de estímulos táctiles que poseen propiedades temporales o espacio-temporales (Powell y Mountcastle, 1959; Talbot, et

al., 1968; Pons, et al., 1987; Phillips, et al., 1988; Mountcastle, et al., 1990a) se puede concluir que existen tres grandes canales periféricos que son responsables de la transmisión y codificación de los estímulos táctiles y que el procesamiento de alto orden que realiza el sistema nervioso central, depende de las propiedades discriminativas de estos tres canales. Por otro lado, las imágenes isomórficas representadas en la actividad de las aferentes cutáneas, son un factor que determina los umbrales psicométricos tanto para la detección y discriminación de los estímulos vibrotáctiles, como para el reconocimiento de patrones complejos, como sucede en la lectura Braille. Estos trabajos han permitido sentar las bases para el estudio de la representación de los estímulos táctiles a nivel de la corteza cerebral del primate.

3.4.1 Representación de estímulos vibrotáctiles en la corteza somatosensorial primaria.

El estudio de cómo los estímulos vibrotáctiles son representados en la actividad de las neuronas de la corteza somatosensorial, tiene el mérito de que esta representación puede ser correlacionada directamente con el grado de percepción provocada por el mismo estímulo. Este estudio fue realizado en monos entrenados para detectar y discriminar las diferencias que hay entre dos estímulos vibrotáctiles que difieren en unos cuantos ciclos (Mountcastle, et al., 1990a). El objetivo de este estudio fue determinar el código neocortical que determina esta capacidad discriminatoria. Es importante aclarar que en este trabajo, los dos estímulos aplicados en la piel de la mano son juzgados por el individuo como si fueran de igual magnitud, por lo que la discriminación se lleva al cabo exclusivamente con base en la diferencia que hay en la frecuencia entre uno y otro. El estudio reveló que tanto el hombre como el mono poseen la

misma capacidad discriminatoria en el rango de frecuencias de 10 a 50 Hz (Mountcastle, et al., 1990a). Esta situación permite el estudio de los eventos neuronales que determinan la capacidad discriminatoria tanto del hombre como del primate. En estos experimentos, un estímulo con una frecuencia de 20, 30 o 40 Hz es presentado primeramente (estímulo base), seguido por un estímulo cuya frecuencia es 2, 4, 6 u 8 Hz mayor o menor que el primero (estímulo de comparación). El sujeto tiene que indicar con su mano libre, por medio del movimiento hacia uno de dos interruptores, si el segundo estímulo fue de mayor o de menor frecuencia que el primero. El registro de las neuronas de la corteza somatosensorial durante el desarrollo de la tarea de discriminación reveló que las neuronas ARs de las áreas 3b y 1 muestran actividad periódica en sus descargas provocadas por los estímulos que son discriminados, tanto para el estímulo base como para el estímulo de comparación. Además, los intervalos de las descargas corresponden exactamente a los ciclos de los estímulos vibrotáctiles. Por lo tanto, las neuronas ARs de la corteza somatosensorial primaria son capaces de representar los estímulos vibrotáctiles en sus descargas, de la misma manera como lo hacen las aferentes cutáneas ARs.

Otra observación importante realizada en este estudio es el hecho de que no se encontraron diferencias entre las respuestas de las neuronas ARs, cuando los estímulos eran relevantes o irrelevantes para el desarrollo de la tarea. La impresión de periodicidad en la actividad neuronal provocada por el estímulo permite concluir que las diferencias en los intervalos de las descargas neuronales son probablemente las señales neurales que dan origen a la capacidad discriminatoria que posee el primate y que éstas, dependen del orden serial de aparición de los potenciales de acción. Otra conclusión importante en este estudio es que la discriminación de frecuencias vibrotáctiles no puede

llevarse al cabo con base en un código de frecuencias promedio de impulsos, puesto que no se encontraron diferencias entre las respuestas provocadas en el estímulo base y el de comparación.

El siguiente paso en este estudio, fue investigar las propiedades de las neuronas del área 2 de la corteza somatosensorial primaria mientras el animal desarrollaba la tarea discriminatoria (Mountcastle, et al., 1990b). Se encontró que muy pocas neuronas respondían a los dos estímulos, en comparación con el porcentaje encontrado en las áreas 3b y 1, bajo las mismas condiciones experimentales. Una conclusión podría ser que el área 2 no juega un papel relevante en el procesamiento de los estímulos vibrotáctiles. Sin embargo, podría ser que la periodicidad provocada por los estímulos discriminados fuera transformada en un código diferente, dado que el procesamiento intracortical en estas áreas es necesario para la percepción, decisión y conducta motora voluntaria (Romo, et al., 1993a y 1993c). Esta transformación podría ser un código neural para estructuras mucho más centrales.

3.4.2 Representación de estímulos complejos tipo Braille en la corteza somatosensorial primaria.

Se ha descrito cómo el orden temporal de los estímulos vibrotáctiles es representado en las descargas de las neuronas de la corteza somatosensorial primaria, durante la ejecución de una tarea de detección y discriminación. Este estudio, ha permitido, posteriormente, investigar la representación en la corteza somatosensorial primaria, de estímulos mucho más complejos, como son la forma de las letras. Para el estudio de la representación de estos estímulos, Phillips y colaboradores (Phillips, et al., 1988; Connor, et al., 1990) siguieron el mismo procedimiento

utilizado para investigar la representación de la letras en las aferentes cutáneas ALs, ARs y PCs. Estos autores observaron que los estímulos espacio-temporales pueden ser representados en la actividad de las neuronas con diferentes niveles de resolución en las neuronas ALs, ARs y PCs de las áreas 3b y 1. La imagen más nítida de las letras fue observada en las neuronas ALs y ARs del área 3b y de éstas dos, en las neuronas ALs. De suficiente interés es el hecho de que la mejor imagen encontrada en las neuronas ALs podría ser comparada con la misma resolución encontrada en las aferentes cutáneas ALs. Sin embargo, el resultado más importante indica que las imágenes provocadas en el área 3b cambiaron de una representación isomórfica a una anisomórfica. La gran mayoría de las neuronas del área 1 mostraron una pobre resolución de las letras, aunque una vez más, las mejores respuestas fueron desplegadas por las neuronas ALs.

Una pregunta que emerge de este resultado es si la resolución de las formas desplegadas por las neuronas de la corteza somatosensorial puede ser suficiente para ser comparada con los umbrales de discriminación espacial. Los estudios de psicofísica realizados por estos autores determinaron que el umbral de resolución espacial era de 800 micras, con los mismos patrones de letras (Johnson y Phillips, 1981; Phillips et al., 1988). Un análisis mucho más cuidadoso reveló que las neuronas ALs del área 3b presentan en la actividad provocada por el estímulo, suficiente resolución espacial para llevar al cabo la discriminación de la forma del estímulo (Johnson y Phillips, 1981).

3.4.3 Codificación de la dirección de estímulos táctiles en la corteza somatosensorial primaria.

El estudio de las propiedades de sintonización a la dirección y la rapidez de las neuronas de la corteza somatosensorial primaria se inició en la década de los 70's con los trabajos de Werner y sus colaboradores (Werner y Whitsel, 1970). Desde entonces, la mayor parte de los trabajos publicados se han concentrado en caracterizar estas propiedades, cuantificando las respuestas neuronales en términos de la actividad promedio o pico, medida durante el intervalo de estimulación. Whitsel y sus colaboradores (Whitsel, et al., 1972, 1978; Dreyer, et al., 1978) mostraron la existencia de células en las áreas 1 y 2 de la corteza somatosensorial primaria, que respondían diferencialmente (patrones de descarga diferentes) al barrido en dos direcciones opuestas y que dicho comportamiento diferencial mantenía una relación estrecha con la rapidez del movimiento. En 1978 Hyvärinen y Poranen proponen un modelo de procesamiento para las áreas somatosensoriales primarias. Basados en un estudio cualitativo, establecen que las propiedades direccionales de las neuronas son una consecuencia de los relevos sinápticos que progresivamente se incrementan en el viaje de la información hacia áreas más centrales, es decir del área 3b hacia el área 2. De ahí que la mayor parte de las neuronas con éstas propiedades se encuentren en las áreas 1 y 2. Mucha de la evidencia que apoya esta hipótesis fue aportada posteriormente en los trabajos de Gardner y sus colaboradores (Costanzo y Gardner, 1980; Gardner y Costanzo, 1980; Warren, et al., 1986a, 1986b). Sin embargo, ninguno de estos trabajos ha podido establecer cómo las neuronas de la corteza somatosensorial codifican la dirección y rapidez del estímulo.

4. Materiales y métodos.

4.1 Animales y estimulación táctil.

Tres monos despiertos (dos machos y una hembra, 5-6 kg) *Macaca mulatta* se utilizaron para estudiar el proceso de codificación de la rapidez y la dirección de un estímulo táctil en la actividad de las neuronas de las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial primaria. Se eligió como estímulo una punta esférica metálica de 2 mm de diámetro que se mueve sobre la punta de los dedos de la mano. El movimiento se caracteriza por sus parámetros cinemáticos y dinámicos: velocidad, distancia de recorrido, dirección, aceleración y fuerza de indentación. Para el estudio se eligieron cuatro velocidades (4, 23, 50 y 100 mm/s), cuatro direcciones (0, 90, 180 y 270 grados), distancia de recorrido (6 mm), aceleración y fuerza (20 gf) constantes. Los movimientos de la punta (o probósculo) se generaron con un robot cartesiano diseñado en el laboratorio (Romo, et al., 1993b; Apéndice C). Para estudiar las propiedades de cada neurona, se presentaron aleatoriamente 40 estímulos sobre el área de su campo receptivo, en los que se varió la dirección de movimiento y la velocidad permaneció constante (Fig. 2A y C). En un ensayo típico de la secuencia (Fig. 2B), el probósculo entra en contacto con la piel, en la periferia del campo receptivo a ser estimulado y después de un período de dilación de entre 1 y 2 segundos, comienza el movimiento con una fuerza constante, aplicada perpendicularmente a la superficie de barrido. Cuando el recorrido de distancia se completa, la punta se levanta hasta el punto de dejar de hacer contacto con la piel, para buscar una nueva posición e iniciar nuevamente el barrido en otra dirección. Durante la presentación de los estímulos, el brazo izquierdo del animal se asegura mediante una férula (coyuntura a 90°) con el dorso de la mano pegado sobre una plataforma y la palma de la mano hacia arriba. El animal se

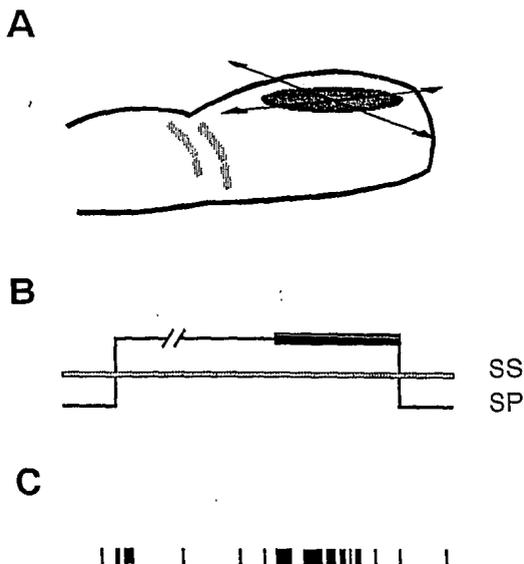


Figura 2. A. Dibujo de los segmentos medial y distal de uno de los dedos de la mano del mono. La región sombreada del segmento distal representa el campo receptivo cutáneo (la región que al ser estimulada mecánicamente activa a la neurona registrada en la corteza somatosensorial primaria), el cual es barrido en cuatro direcciones. B. Representa la secuencia de estimulación del campo receptivo. SS indica la superficie de la piel; SP, indica la indentación de la piel y la línea en negro, indica la duración del barrido del campo receptivo, en una de las cuatro direcciones indicadas en A. C. Indica las respuesta de una neurona cuyo campo receptivo fue estimulado. Las barras indican las descargas en tiempo real y están alineadas con respecto a B.

mantiene alerta durante la estimulación debido a que su mano libre opera una palanca sensible al tacto que al ser activada descarga algunas gotas de líquido como recompensa. Una vez que los animales aceptaron la estimulación mecánica por un período de 5 a 6 horas, se les implantó, en condiciones de asepsia y bajo anestesia general, una cámara de acero inoxidable, centrada sobre el giro central del hemisferio derecho para el registro unitario y un soporte para mantener fija la cabeza. La cámara y el soporte se aseguraron al cráneo por medio de tornillos y con acrílico dental.

4.2 Registro neuronal unitario.

La actividad neuronal unitaria de la neocorteza, contralateral al sitio de la estimulación, fue registrada en penetraciones transdurales con microelectrodos de platino forrados con vidrio, con puntas expuestas que tienen un diámetro de alrededor de 2 y 5 micras y una impedancia de entre 2 y 3 M Ω (@1 KHz). El avance de los microelectrodos a través del tejido cortical se controló por medio de un micromanipulador montado sobre la cámara de acero inoxidable colocado sobre un trépano, el cual expone la dura madre que cubre al giro postcentral. Las señales eléctricas inducidas en el microelectrodo fueron amplificadas y filtradas con equipo estándar construido en el laboratorio. La detección de los potenciales de acción contenidos en la señal se hizo por medio de un discriminador diferencial de amplitud (DAD). El DAD genera un pulso TTL en respuesta a la aparición de un potencial de acción cuya amplitud alcanza un nivel que yace entre dos referencias de voltaje que definen la ventana de detección.

Se llevó un registro cuidadoso de la profundidad a la que fueron localizadas las diferentes neuronas en el

transcurso de la penetración. La altura cero se estableció con referencia a la primera célula registrada en la corteza. La presencia exclusiva de potenciales positivos (correspondientes a fibras) indicó la entrada a la materia blanca (Mountcastle, et al., 1969), aproximadamente 2000 micras por debajo de la superficie cortical.

4.3 Colección de eventos neuronales y conductuales.

El registro unitario es una abstracción en la que el potencial de acción de una célula nerviosa es representado como un evento único que lleva información en términos del tiempo en el que ocurre. Es decir, que la información transmitida por la neurona está contenida en la secuencia de instantes de tiempo (o épocas) en los que se generan los potenciales de acción (o espigas). Consecuentemente, la estructura detallada de su forma de onda no se toma en cuenta (Glaser y Ruchkin, 1976). El modelo matemático apropiado para la representación de las épocas es un proceso aleatorio denominado proceso punto, en el que un tren de espigas se constituye como una realización (Cox y Lewis, 1966).

La ocurrencia de los pulsos de aceptación generados por el DAD, se derivan de la estimación de épocas durante el registro unitario y se utilizan para almacenar eventos neuronales en la memoria de una computadora de colección (Crespo, et al., 1991; Apéndice B). Los eventos neuronales son colectados junto con los eventos conductuales en forma de bytes correspondientes al evento ocurrido y al tiempo relativo a la aparición del evento previo. La referencia de tiempo de la computadora de colección se genera por medio de un cristal de cuarzo que ofrece una precisión de 100 μ s en la medición de ocurrencias y una exactitud de varias partes por millón.

4.4 Representación de la actividad neuronal.

Cada secuencia colectada se representó como una función discreta, $f(nT) = f(k)$, definida como un 1 si una espiga ha ocurrido en el n-ésimo intervalo de tiempo ($T = 100 \mu s$) o cero de otro modo. Las series fueron desplegadas en monitores convencionales en forma de diagramas de barrido (parte superior, Figs. 3 y 4). En estos diagramas, cada línea horizontal corresponde a un ensayo y cada barra vertical, la ocurrencia de un potencial de acción. Los ensayos se encuentran alineados con respecto a la ocurrencia de algún evento de la tarea (v. gr. el momento en el que el probósculo comienza a moverse sobre la piel).

4.4.1 Estimación de la densidad de probabilidad de la respuesta neuronal mediante un kernel fijo.

El análisis cuantitativo de las respuestas neuronales se basa, generalmente, en las respuestas obtenidas a partir de la presentación aleatoria de un conjunto de estímulos paraméricamente caracterizados. Con base en las respuestas, se trata de estimar la probabilidad de ocurrencia de una espiga en el tiempo. Un método clásico de estimación es el histograma periéstímulo (Glaser y Ruchkin, 1976) en el que a partir de los diagramas de barrido, se promedia el número de espigas en intervalos de tiempo, arbitrariamente seleccionados, para generar una aproximación de la tasa instantánea de descarga (Abeles, 1982). Sin embargo, el método tiene el defecto de asignar probabilidades de ocurrencia iguales a potenciales de acción que caen cerca de los límites y del centro de los intervalos, por lo que, se generan errores en la estimación, especialmente pronunciados, cuando el tamaño de la muestra es pequeño. El método también es sensible a la longitud de los intervalos, por lo que resulta apropiado solamente, si el tamaño de la

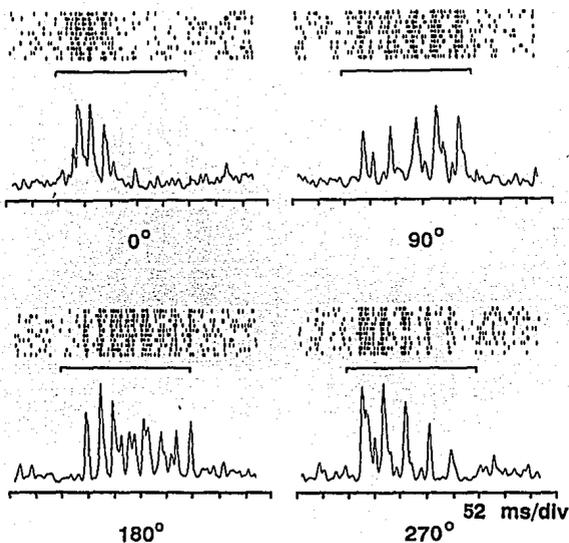


Figura 3. Respuestas de una neurona al barrido de su campo receptivo en cuatro direcciones. Esta neurona fue registrada en el área 3b de la corteza somatosensorial primaria y fue difícil clasificarla como adaptador lento o rápido (AL-AR). Esta neurona fue registrada a 3606 micras por debajo de la superficie cortical. El campo receptivo estuvo localizado en la superficie del segmento distal del dedo 4 (D4). Las descargas neuronales están representadas por barras verticales y están alineadas con respecto al inicio del barrido. Las barras horizontales indican la duración del recorrido de la punta de prueba sobre el campo receptivo (260 ms). Las densidades de espigas están graficadas en la parte inferior de cada bloque de diez ensayos. Las densidades de espigas promedio fueron calculadas 104 ms antes del inicio del barrido. Todos los ensayos fueron presentados aleatoriamente hasta completar los diez barridos en cada dirección. La velocidad de barrido fue de 23 mm/s, en un recorrido de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

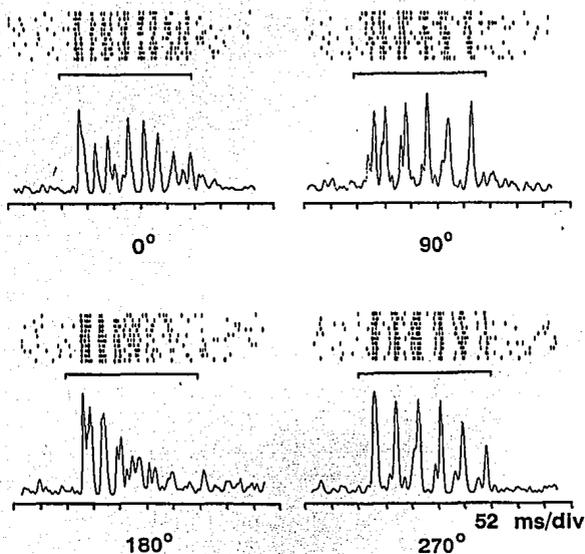


Figura 4. Respuestas de una neurona al barrido de su campo receptivo en cuatro direcciones. Esta neurona fue registrada en el área 1 de la corteza somatosensorial primaria y fue clasificada como un adaptador lento (AL). Esta neurona fue registrada a 1326 micras por debajo de la superficie cortical. El campo receptivo estuvo localizado en la superficie del segmento medial del dedo 3 (D3). Las descargas neuronales están representadas por barras verticales y están alineadas con respecto al inicio del barrido. Las barras horizontales indican la duración del recorrido de la punta de prueba sobre el campo receptivo (260 ms). Las densidades de espigas están graficadas en la parte inferior de cada bloque de diez ensayos. Las densidades de espigas promedio fueron calculadas 104 ms antes del inicio del barrido. Todos los ensayos fueron presentados aleatoriamente hasta completar los diez barridos en cada dirección. La velocidad de barrido fue de 23 mm/s, en un recorrido de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

muestra es lo suficientemente grande (Sanderson y Kobler, 1976).

La estimación de la actividad neuronal, representada en términos de una función de densidad de probabilidad (fdp), puede ser calculada convenientemente utilizando una técnica no paramétrica denominada estimación por kernel (Parzen, 1962; Fukunaga, 1972; Silverman, 1986). La estimación mediante kernel tiene dos ventajas: no introduce los errores de localización (generados con el histograma) y es una operación lineal. La estimación de la fdp es la suma de funciones de área unitaria, discretizadas en el tiempo, centradas en cada espiga; es decir,

$$m(k) = \frac{1}{L\sigma} \sum_{i=1}^L K\left(\frac{k-i}{\sigma}\right) \quad (4.1)$$

en donde σ es el parámetro de suavizado y $L > 0$ es el número de potenciales de acción en la serie de tiempo. Un kernel utilizado frecuentemente en la estimación de la densidad es el pulso Gaussiano,

$$g(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-t^2}. \quad (4.2)$$

La estimación de densidad de la ecuación 4.1 es equivalente a la convolución de la serie de tiempo con un filtro no causal de respuesta al impulso finita que no produce dilación en el tiempo. En el caso de la función de densidad Gaussiana la operación se representa como,

$$m(k) = \frac{1}{L\sigma} f(k) \otimes g\left(\frac{k}{\sigma}\right) = \frac{1}{L\sigma} \sum_{i=1}^N f(i) g\left(\frac{k-i}{\sigma}\right) \quad (4.3)$$

en donde \otimes denota convolución, N es el número de muestras de la serie de tiempo y $m(k)$ es la estimación de la fdp o

densidad de espigas. Para la densidad Gaussiana, σ es una medida del ancho del pulso que, por propósitos prácticos, se trunca frecuentemente a $\pm 3\sigma$.

Uno de los problemas fundamentales en la estimación por kernel es la elección de σ , ya que el ancho del pulso y la naturaleza de los resultados dependen críticamente de este parámetro. Valores grandes de σ disminuyen la habilidad del método para resolver eventos que varían rápidamente en el tiempo e incrementan su capacidad para detectar niveles absolutos de la señal. En el análisis de señales provenientes de la corteza parietal no existen criterios a priori para elegir σ . Asignaciones a σ de números entre 3 y 20 ms arrojan resultados aceptables, sin embargo, las estimaciones de densidad difieren en apariencia, debido al efecto paso bajas del filtrado. El otro problema es que durante la estimación, en el intervalo de tiempo de interés, el ancho del pulso permanece constante. Debido a que la actividad unitaria registrada corresponde a las respuestas neuronales a un estímulo táctil, el proceso aleatorio no puede considerarse estacionario. Por lo tanto, es necesario que el ancho del pulso se adapte a las propiedades locales del tren de espigas.

4.4.2 Estimación mediante un kernel adaptable.

La estimación por medio de un kernel adaptable permite variar el ancho del pulso de acuerdo a las propiedades locales de la densidad de los propios datos, eliminando la problemática de la estimación por kernel fijo (Silverman, 1986). El método consiste en generar una estimación piloto utilizando un kernel fijo (de parámetro σ_p) que sirve como una medida de la actividad local durante todo el intervalo de análisis. A partir de esta estimación se define un conjunto de factores de ancho de banda local, λ_i ,

$$\lambda_i = \sqrt{\frac{f(i)}{\mu}} \quad (4.4)$$

en donde $f(i) > 0$, es la estimación piloto en el i -ésimo intervalo de tiempo y μ es la media geométrica de todos los puntos de la estimación

$$\mu = \exp \left[\frac{1}{N} \sum_{i=0}^{N-1} \ln f(i) \right]. \quad (4.5)$$

El efecto de los factores del ancho de banda local es que el ancho del pulso se hace más pequeño cuando los datos contienen espigas muy cercanas unas de otras. Se requiere por lo tanto, un ancho de banda mayor para estimar la densidad. Las espigas pueden estar juntas porque durante el ensayo se incrementa la tasa de descarga o porque en diferentes ensayos éstas ocurren al mismo tiempo. Para espigas aisladas el ancho del pulso se incrementa debido a que se requiere de un ancho de banda más pequeño.

La estimación por kernel adaptable se forma convolucionando cada punto con un pulso cuyo ancho es igual al producto

$$\sigma = \frac{\sigma_p}{\lambda_i}, \quad (4.6)$$

es decir,

$$m(k) = \frac{1}{L\sigma} f(k) \otimes g\left(\frac{k\lambda_i}{\sigma_p}\right) \quad (4.7)$$

La respuesta al impulso del filtro es variante con el tiempo ya que cada espiga es convolucionada con un kernel cuyo ancho de pulso ha sido ajustado de acuerdo a la actividad local en la vecindad de la espiga.

Para cada neurona, se calcularon las funciones de densidad de espigas de las respuestas a cada estímulo, utilizando el kernel de la ecuación 4.7, con $\sigma_p = 10$ ms (LPF, 14 Hz @ -3 dB). Debido a que cada estímulo se repitió varias veces durante la secuencia, se estimó para cada punto del tiempo, la media y el error estándar de cada función. El número de muestras de cada función de densidad varió de acuerdo a la velocidad del estímulo (ya que el recorrido de distancia permaneció constante, 6 mm, en todos los casos). Los tamaños de las muestras fueron 15000, 2600, 1200 y 600 para 4, 23, 50 y 100 mm/s respectivamente (la resolución en la colección de eventos fue de 100 μ s).

4.5 Cuantificación de la respuesta neuronal.

Para cuantificar la correlación entre los eventos neuronales y los parámetros físicos del estímulo se consideró el número de espigas contenidas en un intervalo de tiempo, como una medida univariable de la actividad neuronal. Como medida multivariable, se utilizaron los coeficientes de la transformada de Karhunen-Loève (Loève, 1963), calculados a partir de la matriz de covarianza de las respuestas a los diferentes estímulos, representados en términos de la densidad de probabilidad de espigas de la ecuación 4.7.

4.5.1 Cuantificación univariable de la respuesta neuronal.

Para establecer si una neurona respondía o no a los estímulos táctiles de una secuencia, se procedió a calcular para cada ensayo, el número de espigas contenidas en dos intervalos de tiempo, de igual duración. El primero correspondió al tiempo que toma al probósculo barrer el campo receptivo y el segundo (intervalo de control), a los

instantes previos al barrido. Con base en la prueba estadística no paramétrica de Wilcoxon (Siegel y Castellan, 1988), se determinó si existían diferencias entre el número de espigas contenidas en cada uno de los intervalos. Se consideraron apropiadas para el análisis subsecuente, todas aquellas neuronas que mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$), en al menos una de las direcciones de movimiento de la secuencia de estímulos.

La prueba de rangos signados de Wilcoxon es una prueba estadística no paramétrica para establecer si dos grupos (tratamientos) son diferentes o no. Esta prueba considera la magnitud relativa, así como la dirección de las diferencias entre parejas de datos correspondientes a los dos grupos.

4.5.2 Cuantificación multivariable de la respuesta neuronal.

La transformada de Karhunen-Loève (KL) (Morrison, 1967; Ahmed y Rao, 1975; Mardia, et al., 1979) es una operación lineal que permite cuantificar la modulación temporal de la actividad neuronal e identificar la respuesta característica intrínseca, que potencialmente puede correlacionarse con las propiedades físicas del estímulo somestésico. La transformada KL se define en términos de formas de onda llamados componentes principales y su característica fundamental es que los datos obtenidos de la transformación, están descorrelacionados entre sí; es decir, su matriz de covarianza es diagonal y por lo tanto, pueden ser analizados en forma independiente. Las formas de onda de los componentes principales no están restringidas a funciones analíticas como los senos y cosenos de la transformada de Fourier (Bracewell, 1965). En lugar de ello, la forma está determinada por la estadística de segundo orden (varianzas y covarianzas) de la actividad neuronal.

La transformada KL se aplicó a las respuestas individuales representadas en forma de densidades de espigas. Las densidades individuales fueron previamente decimadas en tiempo (Rabiner y Gold, 1975), mediante un filtro recursivo, con el objeto de calcular las componentes principales en un espacio vectorial de menor dimensión que el original. La dimensión de cada vector de respuestas varió de acuerdo a la velocidad de barrido. Las dimensiones 150, 131, 120 y 118 corresponden respectivamente a las velocidades de 4, 23, 50 y 100 mm/s.

4.5.3 Cálculo de los componentes principales.

Los componentes principales de las respuestas se calculan utilizando las varianzas y covarianzas del conjunto de datos. Para extraerlos, el promedio de todas las respuestas se sustrajo de cada respuesta individual. El efecto neto de la sustracción es la traslación a un nuevo origen en el espacio de respuestas. Es decir que los coeficientes de la transformada indicarán desviaciones con respecto a la respuesta promedio a los diferentes estímulos (Ahmed y Rao, 1975). La matriz de covarianza se formó como el promedio de las varianzas y covarianzas de los vectores de respuestas, es decir,

$$\Sigma = E[(x_i - \bar{x})(x_i - \bar{x})^T] \quad (4.8)$$

en donde Σ es la matriz de covarianza, $E[\dots]$ es el operador de esperanza, x_i es un vector columna que corresponde a la i -ésima respuesta, \bar{x} es el vector de media para todas las respuestas y T denota transposición. Si el vector de respuestas tiene dimensión V , entonces la matriz Σ , es de dimensión $V \times V$. Los elementos en la diagonal principal de Σ son las varianzas, σ_i^2 , de las densidades de espigas en

cada punto en el tiempo y los elementos σ_{ij} , fuera de la diagonal, corresponden a las covarianzas entre puntos de la densidad de espigas en tiempos diferentes. Los componentes principales son los vectores característicos de la matriz de covarianza. Los vectores característicos tienen la propiedad de cambiar de tamaño (por un factor denominado valor característico) pero no en dirección, cuando son multiplicados por la matriz de la que fueron extraídos (Strang, 1980).

Los valores y vectores característicos de cada matriz de covarianza fueron calculados utilizando algoritmos estándar (Press, et al., 1988). En términos generales el método consistió en convertir la matriz de covarianza (que es simétrica y definida positiva) en una matriz tridiagonal de la que se deriva, por medio de un algoritmo QL de corrimientos implícitos, el sistema de valores y vectores característicos. Con los vectores característicos se forma la matriz de transformación KL,

$$\Psi = [\phi_0 | \phi_1 | \dots | \phi_{V-1}] \quad (4.9)$$

en donde $|\phi_i| = 1$. La matriz Σ está relacionada con la matriz de transformación

$$\Psi = \Sigma^T \Delta \Sigma \quad (4.10)$$

en donde Δ es una matriz diagonal cuyos elementos son los valores característicos correspondientes a la matriz de la ecuación 4.9.

La transformada de KL se define como la proyección de la desviación de la respuesta, del promedio, $(x_i - \bar{x})$, sobre el conjunto de componentes principales, es decir, que el vector de respuesta transformado se obtiene como

$$y_i = \Psi^T(x_i - \bar{x}). \quad (4.11)$$

Los componentes del vector y_i son los coeficientes de la transformación KL para la i -ésima respuesta. En la ecuación 4.10 se observa que la matriz diagonal Δ , es la matriz de covarianza de los coeficientes de la transformada.

Para cada neurona se obtuvo el conjunto de coeficientes de KL (correspondientes a los diferentes estímulos). Se calculó la media y el error estándar para los primeros quince coeficientes y se graficaron los porcentajes de varianza para cada componente. La importancia de la transformada KL en la generación de coeficientes descorrelacionados puede apreciarse a partir de la descripción matricial de los datos. En general, las covarianzas en la matriz de covarianza de los vectores de respuesta, no son cero, es decir, que las respuestas en diferentes instantes de tiempo están correlacionadas. Después de transformar los datos a cualquier otro dominio, como el de la frecuencia, a través de la transformada de Fourier, la matriz de covarianza transformada no será diagonal en general, es decir, los coeficientes de la transformada estarán, en general, correlacionados. La única transformada lineal que produce una matriz de covarianza diagonal en el dominio de la transformación es la de KL.

4.6 Actividad neuronal unitaria relacionada con la dirección del estímulo táctil.

La caracterización de las respuestas de una población de neuronas en áreas primarias de la corteza cerebral, es relevante en la medida en que es posible hacer inferencias cuantitativas de la representación de las propiedades

físicas del estímulo que originó a dichas respuestas. Con esta idea en mente, se estableció un modelo matemático capaz de predecir el valor del primer coeficiente de la transformada KL, dado el vector de movimiento del estímulo táctil. La atención se centró en el primer coeficiente debido a que refleja la mayor parte de la varianza relacionada con las propiedades de modulación temporal, potencialmente asociadas a la dirección de barrido. Sobre la base del modelo se construyó la representación distribuida de un vector poblacional que, bajo ciertas premisas, apunta en la misma dirección que el vector de movimiento.

El modelo indica que para la i -ésima neurona de la población, el primer coeficiente de la transformada KL, w_i , es una función (de sintonización) periódica de la dirección del movimiento, $\theta \in [0, 2\pi]$. La función se define en términos de su representación en series de Fourier como:

$$w_i(\theta) = \frac{A_{0i}}{2} + K_{1i} \cos(\theta - \theta_{ci}) + \sum_{k=2}^{\infty} \{A_k \cos k\theta + B_k \sin k\theta\}, \quad (4.12)$$

en donde θ_{ci} es el ángulo de movimiento preferente asociado a w_i , A_k , son constantes arbitrarias para $k = 0, 2, \dots$ y K_{1i} es una constante positiva.

4.7 Codificación de la dirección del estímulo táctil.

La transición entre la modulación temporal (relacionada con la dirección del estímulo) de las respuestas unitarias y la representación distribuida de la dirección del estímulo, son los vectores de dirección preferentes, asociados a las funciones de sintonización de las células de la población:

$$C_i = (\cos \theta_{c_i}, \sin \theta_{c_i}). \quad (4.13)$$

Dada la dirección del movimiento θ_m , el vector poblacional se forma sumando los vectores de dirección preferente moderados en su magnitud por el valor absoluto de la función de sintonización, evaluada en $\theta = \theta_m$. Es decir que la contribución de la i -ésima neurona de la población equivale al vector $w_i C_i$. Simbólicamente,

$$P(M) = \sum_{i=1}^N w_i(\theta_m) C_i, \quad (4.14)$$

en donde N , es el tamaño de la población. En otras palabras, la representación distribuida de la dirección del estímulo táctil se revela como la contribución vectorial de cada célula de la población en su dirección preferente. Nótese que la función de sintonización puede tomar valores negativos por lo que la contribución de cada neurona puede ser $-|w_i| C_i$. En el apéndice A, se muestra que, si los ángulos de dirección preferente se encuentran distribuidos uniformemente y si son independientes de los demás parámetros de la ecuación 4.14, entonces, el vector poblacional apuntará en la misma dirección que el vector de dirección de movimiento.

La ecuación 4.14 puede escribirse como

$$w_i = \frac{A_{0i}}{2} + \sum_{k=1}^M \{A_k C_k + B_k D_k\} \quad (4.15)$$

en donde,

$$A_i = \cos \theta_{c_i}, \quad B_i = \sin \theta_{c_i},$$

$$K_i = \sqrt{(A_i)^2 + (B_i)^2},$$

$$\theta_{c_i}' = \tan^{-1} \frac{B_{k_i}}{A_{k_i}}$$

$$\theta_{c_i} = \theta_{c_i}', \text{ si } B_{k_i} > 0, A_{k_i} > 0,$$

$$\theta_{c_i} = \theta_{c_i}' + 180^\circ, \text{ si } B_{k_i} < 0,$$

$$\theta_{c_i} = \theta_{c_i}' + 360^\circ, \text{ si } B_{k_i} < 0, A_{k_i} > 0,$$

$$C_k = \cos k\theta \text{ y } D_k = \sin k\theta .$$

Debe notarse que en la ecuación 4.15 los coeficientes de la sumatoria se igualaron a cero para $k > M$, con el objeto de hacer posible la utilización de los métodos de regresión lineal múltiple ($R^2 > 0.7$ y $p < 0.001$) para el ajuste de las respuestas neuronales al modelo (Cochran y Cox, 1957; Snedecor y Cochran, 1980).

Para estimar la variabilidad del vector de población se utilizó un método no paramétrico de cálculo intensivo denominado "bootstrap" (Efron, 1982; Efron y Tibshirani, 1986). La estimación se obtiene calculando el parámetro de interés un buen número de veces, tomadas a partir de muestras aleatorias de la muestra original. El procedimiento general seguido fue el siguiente. Considérese una dirección particular de movimiento. Primero, se generaron 900 poblaciones de neuronas de tamaño N , a partir de la población experimentalmente observada. Estas poblaciones diferían en composición (es decir, qué células estaban incluidas) debido a que se obtuvieron por medio de muestreo aleatorio con remplazo. Segundo, se utilizó la ecuación 4.14 para calcular 900 vectores de población normalizados. Tercero, se calculó la dirección promedio para los 900 vectores de población y se obtuvieron las diferencias del ángulo entre el vector promedio y los 900 vectores. Cuarto, las diferencias de ángulo se ordenaron en rangos y se

determinó el percentil al 95% que se utilizó como la mitad del intervalo de confianza para el vector de la población resultante, correspondiente a la dirección de movimiento especificada. Este procedimiento se siguió para ocho direcciones de movimiento. Los percentiles al 95% obtenidos para cada dirección de movimiento se promediaron para dar un valor estimado de la variabilidad del vector de la población. El mismo procedimiento se utilizó para las diferentes rapideces probadas.

4.8 Efecto del tamaño de la población en la variabilidad de la dirección del vector de población.

Por medio de una simulación Montecarlo, se estimó el efecto del tamaño de la población en la variabilidad del vector de población. El procedimiento general fue el siguiente. Primero, se generaron 900 poblaciones de tamaño M (el valor de M varió de 10 a 20,000 unidades). A cada célula de la población le correspondió una función similar a la de la ecuación 4.12. Los parámetros asociados a la función de sintonización fueron diferentes para cada célula y se obtuvieron por medio de un generador aleatorio de números. El generador está basado en tres generadores congruenciales lineales, de período prácticamente infinito y sin correlaciones secuenciales apreciables (Press, et al., 1988; Bratley, et al., 1983). Se observó con gran cuidado que la distribución de los ángulos de dirección preferente, fuera uniforme e independiente de los demás parámetros de la ecuación. Segundo, se seleccionó una dirección de movimiento y por medio de la ecuación 4.14 se calcularon los 900 vectores de población correspondientes. Tercero, se calculó la dirección promedio para los 900 vectores de población y se obtuvieron las diferencias del ángulo entre el vector promedio y los 900 vectores. Cuarto, las diferencias de ángulo se ordenaron en rangos y se determinó el percentil al

95%, el cual, se utilizó como la mitad del intervalo de confianza, para el vector de la población resultante correspondiente a la dirección de movimiento especificada. El procedimiento se siguió para ocho direcciones de movimiento. Los percentiles al 95% obtenidos para cada dirección de movimiento se promediaron para dar un valor estimado de la variabilidad del vector de la población dado el número, M , de elementos constitutivos de la población. Con los datos anteriores se construyó una curva de intervalos de confianza contra el número de elementos de la población.

5. Resultados.

5.1 Base de datos.

Ciento tres neuronas con campos receptivos cutáneos localizados en las puntas de los dedos de la mano izquierda fueron registradas en la corteza somatosensorial primaria del hemisferio derecho de tres animales. Estas neuronas fueron utilizadas para el estudio del proceso de codificación de la dirección y la rapidez de un estímulo mecánico (punta esférica de 2 mm de diámetro) que se mueve sobre el área del campo receptivo cutáneo. Las 103 neuronas consideradas para el análisis cuantitativo, fueron seleccionadas de un total de 178, registradas en las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial primaria (Tabla I), debido a que: a) la estabilidad del registro de cada una permitió identificar los bordes del campo receptivo, así como su respuesta a la estimulación suave y sostenida de una punta de prueba, b) los campos receptivos de estas neuronas fueron barridos en cuatro direcciones, 0, 90, 180 y 270 grados, con rapidezces de 4, 23, 50 y 100 mm/s, en un recorrido de 6 mm y a una fuerza constante de 20 gf, aplicada perpendicularmente a la superficie de la piel y c) se realizaron 10 repeticiones del estímulo para cada dirección con los parámetros ya señalados, con lo que se colectaron suficientes datos para el análisis cuantitativo. Todas las neuronas mostraron diferencias significativas en su actividad promedio (prueba de Wilcoxon, $p < 0.05$) durante el período de estimulación con respecto al período de control, en alguna de las cuatro direcciones de movimiento con las rapidezces probadas.

Las neuronas consideradas para el estudio cuantitativo se clasificaron de acuerdo a sus propiedades de adaptación al estímulo puntual, aplicado manualmente en la parte más sensible de su campo receptivo. Se encontraron 46

Tabla I. Neuronas registradas					
Area	Neuronas	Submodalidad			
		AL	AR	PC	AL-AR
3b	82	42	27	0	13
1	96	19	61	3	13
Total	178	61	88	3	26

adaptadores lentos (AL), 31 en el área 3b y 15 en el área 1; 43 adaptadores rápidos (AR), 17 en el área 3b y 26 en el área 1 y 14 neuronas que respondieron al estímulo puntual y aunque fue difícil determinar su capacidad adaptadora (AL-AR), éstas respondieron vigorosamente al movimiento del estímulo, 11 en el área 3b y 3 en el área 1 (Tabla II).

Tabla II. Neuronas estudiadas					
Area	Neuronas	Submodalidad			
		AL	AR	PC	AL-AR
3b	59	31	17	0	11
1	44	15	26	0	3
Total	103	46	43	0	14

5.2 Modulación temporal de la actividad neuronal inducida por la dirección y la rapidez del estímulo táctil.

El barrido en diferentes direcciones del campo receptivo de las neuronas de las áreas 3b y 1 con

propiedades ALs y ARs, provocó respuestas consistentes, como se puede observar en la actividad neural representada en forma de diagramas de barrido y en las densidades de espigas (Figs. 3 y 4). Se puede apreciar que estas respuestas crecen en función de la rapidez del estímulo (Fig. 5). Este primer análisis cualitativo sugiere que la modulación temporal impresa en la actividad neuronal varía en función de la dirección y la rapidez del estímulo.

Con el objeto de determinar la modulación temporal de la actividad neuronal inducida por la dirección del estímulo, se calcularon los coeficientes de la transformada KL asociados a las respuestas neuronales. En la figura 6 se muestra la respuesta promedio a las cuatro direcciones de movimiento, el porcentaje de varianza normalizado para cada componente principal y la forma de las ondas de los componentes principales de una neurona típica del área 3b. Más del 85% de la varianza total asociada a la modulación temporal de la respuesta (cuadro superior derecho) está contenida en los primeros seis componentes principales.

En la figura 7, se muestra la curva de los porcentajes de varianza normalizada, promediados para todos los elementos de la población. La curva indica que, en promedio, más del 75% de la varianza total de la actividad neuronal está contenida en los primeros diez coeficientes de la transformación. Los porcentajes de varianza promedio para los primeros tres componentes principales de la descomposición son los siguientes: $16.32 \pm 0.62\%$, $10.77 \pm 0.28\%$ y $8.02 \pm 0.15\%$ para 4 mm/s; $29.64 \pm 0.55\%$, $18.11 \pm 0.25\%$ y $11.98 \pm 0.15\%$ para 23 mm/s; $42.25 \pm 0.64\%$, $23.40 \pm 0.35\%$ y $13.41 \pm 0.23\%$ para 50 mm/s; $62.13 \pm 0.98\%$, $25.0 \pm 0.66\%$ y $7.92 \pm 0.33\%$ para 100 mm/s.

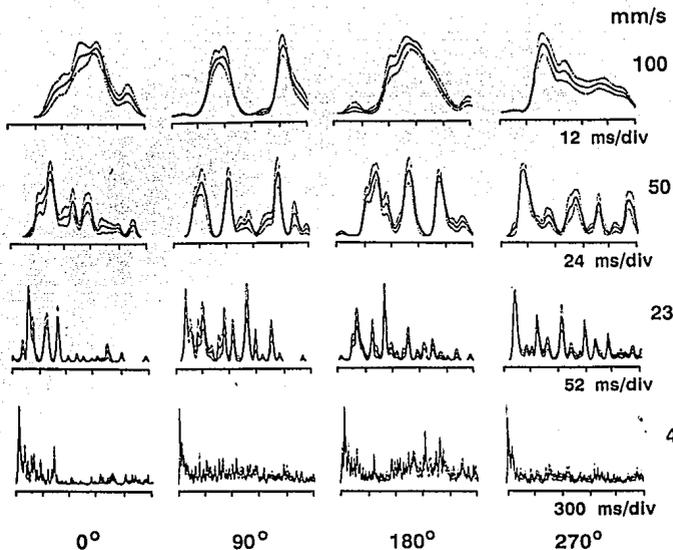


Figura 5. Respuestas de una neurona al barrido de su campo receptivo en cuatro direcciones y con velocidades de 4, 23, 50 y 100 mm/s. Esta neurona fue registrada en el área 1 de la corteza somatosensorial primaria y fue clasificada como adaptador lento (AL). Esta neurona fue registrada a 1379 micras por debajo de la superficie cortical. El campo receptivo estuvo localizado en la superficie del segmento medial del dedo 3 (D3). La actividad neuronal está representada en forma de densidades de espigas promedio (líneas continuas). Las líneas suaves, superimpuestas al promedio, indican el error estándar de la media (\pm ESM). Las densidades de espigas, calculadas durante el periodo correspondiente a la presentación del estímulo (1500, 260, 120, y 60 ms, para 4, 23, 50 y 100 mm/s, respectivamente), ilustran que la modulación temporal de la actividad neural varía en función de la dirección y rapidez del movimiento. La distancia de recorrido del movimiento de la punta de prueba fue de 6 mm y la fuerza se mantuvo constante (20 gf).

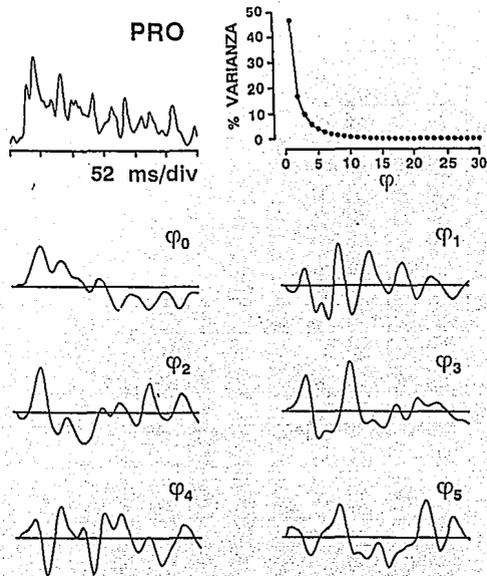


Figura 6. Respuesta promedio de una neurona al barrido de su campo receptivo en las cuatro direcciones. En la parte superior de la figura está graficada la densidad de espigas promedio y en la parte superior derecha, el porcentaje de varianza normalizado promedio para cada componente principal de la descomposición de la señal neural. En el resto de la figura están graficadas la forma de las ondas de los primeros seis componentes principales, los cuales contienen más del 85% de la varianza total asociada a la modulación temporal provocada por el estímulo. La neurona fue registrada en el área 3b de la corteza somatosensorial primaria a 3606 micras por debajo de la superficie de la neocorteza y fue difícil de determinar si era un adaptador lento o rápido. El campo receptivo estuvo localizado en la superficie del segmento distal del dedo 4 (D4). La rapidez fue de 23 mm/s, en un recorrido de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

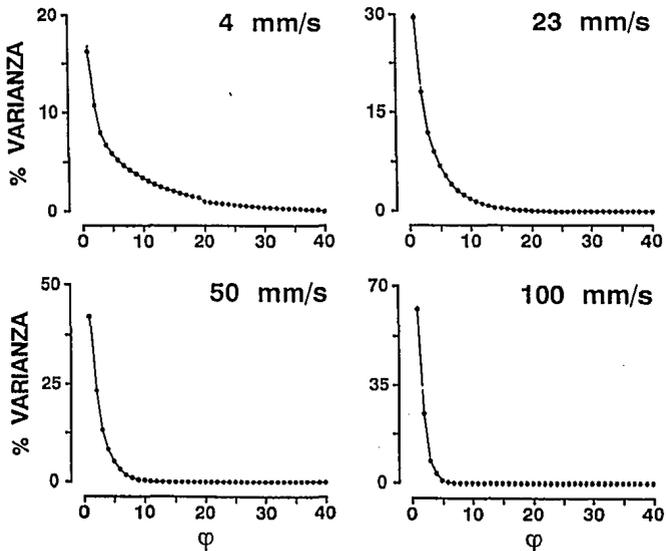


Figura 7. Porcentajes de varianza promedio normalizada para la población de neuronas probadas en las cuatro direcciones con rapidezces variables (4, 23, 50 y 100 mm/s). Los círculos en negrillas sobre las líneas continuas indican el porcentaje de varianza promedio asociado a cada componente principal (φ).

5.3 Respuestas neuronales unitarias a la dirección del estímulo táctil.

El modelo de regresión lineal múltiple propuesto hizo evidente que en un buen número de neuronas, el primer coeficiente de la transformada KL varía en forma ordenada con respecto a la dirección del movimiento (Figs. 8 y 9). Algunas de las células estudiadas no muestran tal variación, si bien el diagrama espectral de líneas indica la presencia de diferencias en el patrón de modulación temporal para las diferentes direcciones (Fig. 10). Los porcentajes de neuronas que se ajustaron al primer coeficiente de la transformada KL del modelo propuesto ($R^2 > 0.7$, $p < 0.001$) son los siguientes: 18% para 4 mm/s, 31% para 23 mm/s, 34% para 50 mm/s y 23% para 100 mm/s. Las células con propiedades direccionales se encontraron ampliamente distribuidas en las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial, sin observar alguna diferencia con respecto a la submodalidad (Fig. 11). En la figura 12 se muestran los resultados de regresión (distribución del valor R^2) para las poblaciones probadas con las diferentes rapideces. La mayoría de las neuronas mostraron valores de R^2 cercanos a 0.8. En todos los casos, menos del 2% de las neuronas mostraron una relación entre el segundo coeficiente de la transformada y la dirección del movimiento. Menos del 10% de las neuronas lo hicieron con respecto al primero y segundo coeficientes (9.48, 5.26, 5 y 1.79% para 4, 23, 50 y 100 mm/s, respectivamente). En ningún caso se pudo establecer una relación entre el tercer coeficiente de la transformada y la dirección del movimiento. En cuanto a la actividad promedio, un porcentaje muy bajo de células (menos de 10%) ajustaron la actividad promedio durante el estímulo al modelo de regresión (5.8% para 4 mm/s, 9% para 23 mm/s, 6% para 50 mm/s y 10.1% para 100 mm/s).

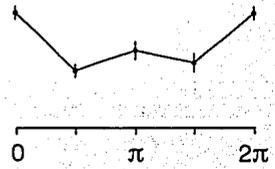
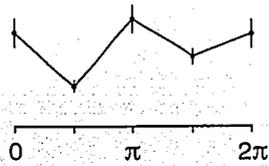
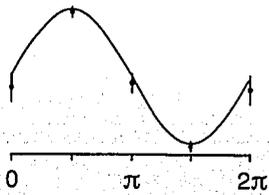
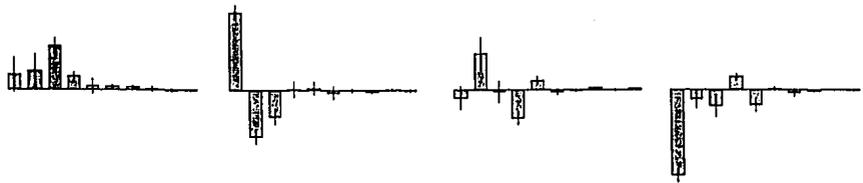
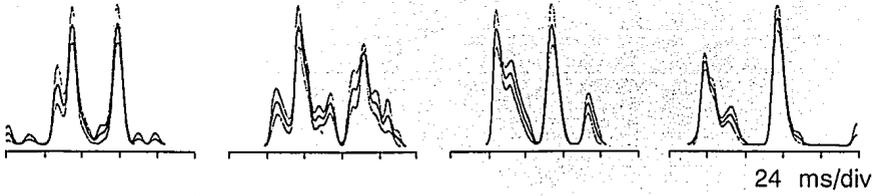


Figura 8. Variación ordenada de la actividad de una neurona en función de la dirección del estímulo sobre el campo receptivo. Esta neurona fue registrada en el área 3b de la corteza somatosensorial primaria, a 2670 micras por debajo de la superficie de la neocorteza. EL campo receptivo estuvo localizado en el segmento distal del dedo 4 (D4). Esta neurona se clasificó como un adaptador rápido (AR). En la parte superior de la figura están graficadas las densidades de espigas (promedio \pm ESM) para las cuatro direcciones del estímulo. En la parte central de la figura están graficados los primeros 10 coeficientes de los componentes principales obtenidos por medio de la transformada KL. La línea vertical sobre cada barra indica el error estándar de la media de cada coeficiente (diez ensayos para cada dirección). La línea horizontal indica el valor 0. En la parte inferior de la figura se ilustra la variación del primero, segundo y tercer coeficientes de la transformada KL, en función de la dirección del estímulo táctil. Sólo el primer coeficiente de la transformación mostró una variación ordenada con respecto a la dirección del movimiento ($R^2=0.72$, $p < 0.001$, $y_1 = 38.7175 \sin\theta$). El porcentaje de varianza asociado a este coeficiente es del 48.96%. La rapidez de barrido del campo receptivo fue de 50 mm/s, con un recorrido fijo de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

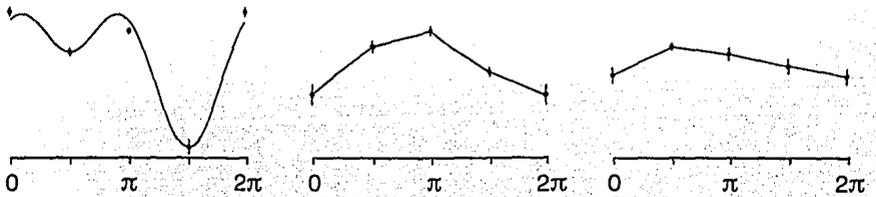
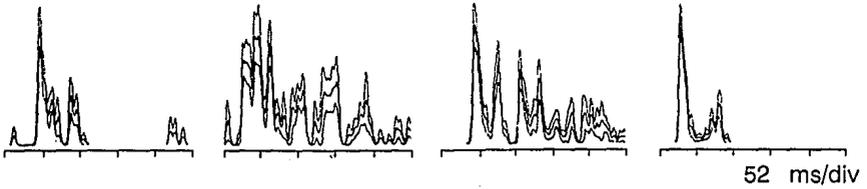


Figura 9. Variación de la actividad de una neurona en función de la dirección del estímulo sobre el campo receptivo. Esta neurona fue registrada en el área 3b de la corteza somatosensorial primaria, a 2255 micras por debajo de la superficie de la neocorteza. El campo receptivo estuvo localizado en el segmento medial del dedo 4 (D4). Esta neurona se clasificó como un adaptador lento (AL). En la parte superior de la figura están graficadas las densidades de espigas (promedio \pm ESM) para las cuatro direcciones del estímulo. En la parte central de la figura están graficados los primeros 10 coeficientes de los componentes principales obtenidos por medio de la transformada KL. La línea vertical sobre cada barra indica el error estándar de la media de cada coeficiente (diez ensayos para cada dirección). La línea horizontal indica el valor 0. En la parte inferior de la figura se ilustra la variación del primero, segundo y tercer coeficientes de la transformada KL, en función de la dirección del estímulo táctil. Sólo el primer coeficiente de la transformación mostró una variación con respecto a la dirección del movimiento ($R^2 = 0.92$, $p < 0.001$, $y_1 = 24.7464 \sin\theta + 20.4133 \cos 2\theta$). El porcentaje de varianza asociado a este coeficiente es del 48.91%. La rapidez de barrido del campo receptivo fue de 23 mm/s, con un recorrido de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

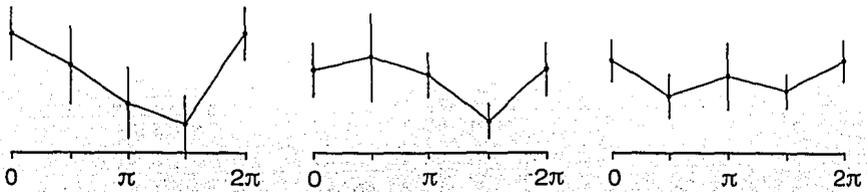
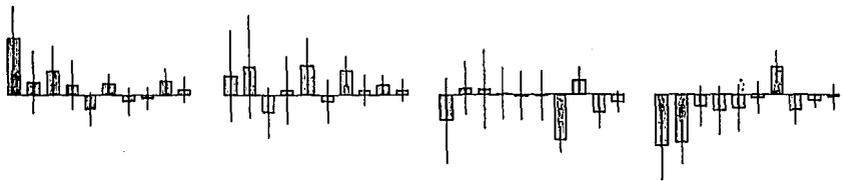
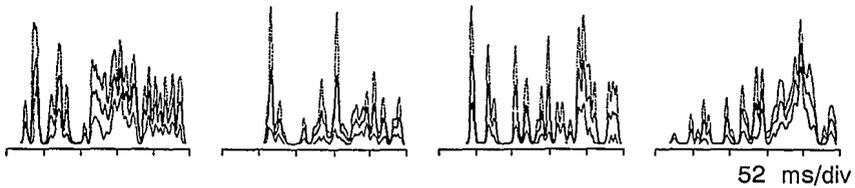


Figura 10. Actividad neuronal inducida por el estímulo pero sin ninguna variación que indique preferencia por la dirección del estímulo. Esta neurona fue registrada en el área 1 de la corteza somatosensorial primaria, a 353 micras por debajo de la superficie de la neocorteza. El campo receptivo estuvo localizado en el segmento distal del dedo 2 (D2). Esta neurona se clasificó como un adaptador rápido (AR). En la parte superior de la figura están graficadas las densidades de espigas (promedio \pm ESM) para las cuatro direcciones del estímulo. En la parte central de la figura están graficados los primeros 10 coeficientes de los componentes principales obtenidos por medio de la transformada KL. La línea vertical sobre cada barra indica el error estándar de la media de cada coeficiente (diez ensayos para cada dirección). La línea horizontal indica el valor 0. Las tres curvas de la parte inferior de la figura indican que no existe una variación ordenada de los coeficientes de la transformación con respecto a la dirección del movimiento, si bien el diagrama espectral de líneas ilustra la existencia de diferencias en el patrón de modulación temporal para las diferentes direcciones (compárense los primeros tres coeficientes de los diagramas 1 y 4 de la parte central de la figura). El porcentaje de varianza asociado a este coeficiente es del 24.8%. La rapidez de barrido del campo receptivo fue de 23 mm/s, con un recorrido fijo de 6 mm y con una fuerza constante de 20 gf.

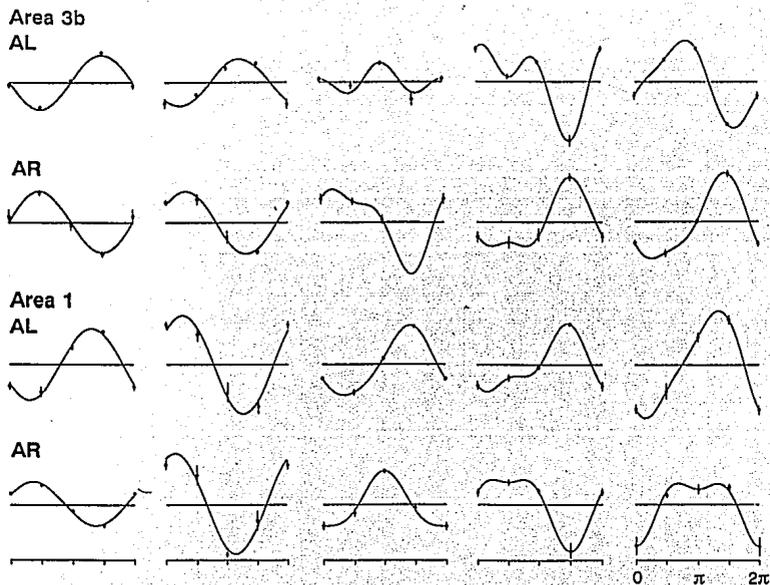


Figura 11. Relación entre el primer coeficiente de la transformada KL y la dirección del movimiento del estímulo táctil (funciones de sintonización) de 25 neuronas con propiedades direccionales. Estas funciones de sintonización fueron encontradas en neuronas AL y AR de las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial primaria. Todas las regresiones presentadas en la figura son significativas ($R^2 > 0.7$, $p < 0.001$). La línea horizontal representa 0 y las barras sobre los puntos de las funciones de sintonización indican el error estándar de la media (\pm ESM).

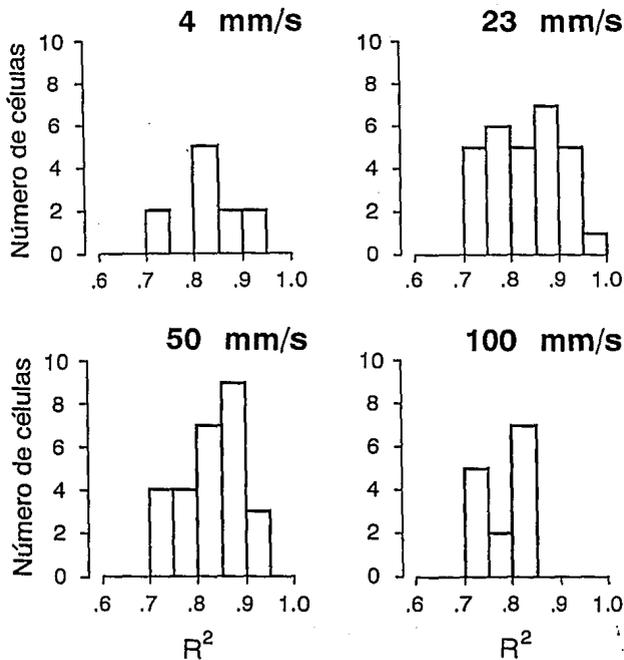


Figura 12. Distribución del parámetro R^2 para todas aquellas neuronas que mostraron funciones de sintonización en las diferentes rapideces probadas.

5.4 Representación distribuida de la dirección y la rapidez del estímulo táctil.

En la figura 13 se muestra la distribución de las direcciones preferentes correspondientes a las funciones de sintonización asociadas al primer coeficiente de la transformada KL. Basados en ellas se calcularon los vectores unitarios de dirección preferente de cada función de sintonización. Dada la dirección del estímulo táctil, se estableció que la contribución de una célula en la codificación de la dirección del movimiento, es su vector de dirección preferente modulado en magnitud por el valor de la función de sintonización evaluada para la dirección de movimiento especificada. El vector poblacional se calculó sumando vectorialmente las contribuciones de cada unidad. La reconstrucción neural de la dirección del movimiento generada por la población de células probadas con 23 mm/s se ilustra en la figura 14. El análisis de variabilidad indicó que la dirección del vector poblacional está altamente correlacionada con la dirección del estímulo (los coeficientes de Pearson fueron: .9744, .9935, .9888 y .9891 para 4, 23, 50 y 100 mm/s respectivamente, Fig. 15). Por ejemplo, en la figura 16 se muestran las contribuciones vectoriales de cada una de las neuronas cuando la dirección del movimiento del estímulo es generada a 90 grados, con una rapidez de 23 mm/s. El ángulo entre el vector poblacional y el vector de movimiento es de 10.59 grados. El intervalo de confianza al 95% calculado para esta dirección de movimiento es de 10.175 grados. El intervalo de confianza promediado para las ocho direcciones de movimiento es de $\delta = 16.04$ grados. En la tabla III se muestran los intervalos de confianza para todas las velocidades en ocho direcciones de movimiento. La magnitud del vector poblacional es una función de la rapidez con la que se barre la superficie de la piel (Fig. 17). El vector es más robusto para 23 y 50 mm/s.

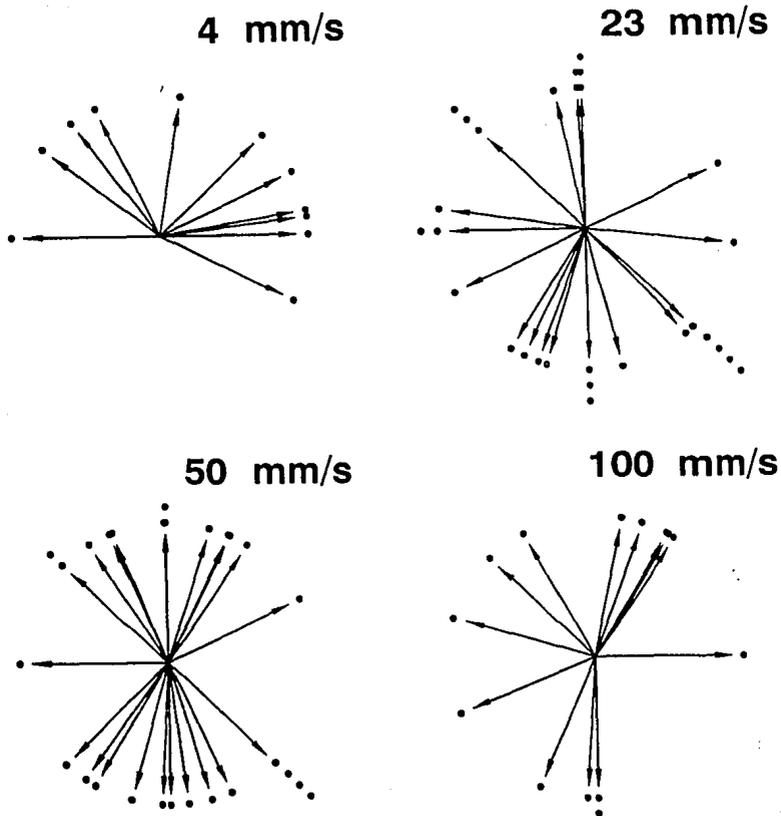


Figura 13. Distribución de las direcciones preferentes obtenidas de las funciones de sintonización utilizando el primer coeficiente de la transformada de KL para la población de neuronas que mostraron esta propiedad, en las diferentes rapidezces probadas (4, 23, 50 y 100 mm/s), con un recorrido (6 mm) y fuerza (20 gf) constantes.

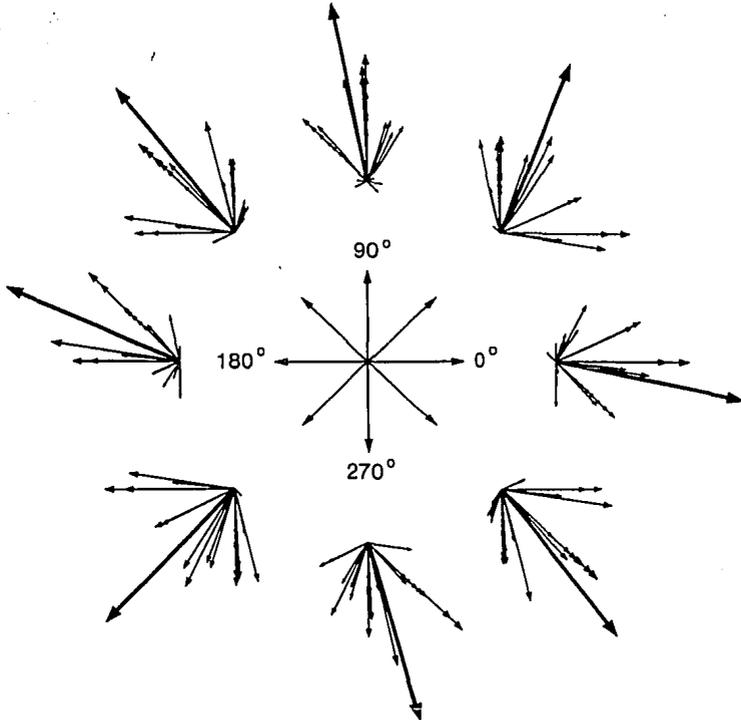


Figura 14. Reconstrucción neural de la dirección del movimiento generada por la población de las neuronas probadas con una rapidez de 23 mm/s. Las líneas continuas representan las contribuciones vectoriales de cada una de las neuronas cuando la dirección del movimiento fue de 0, 45, 90, 135, 180, 225, 270 y 315 grados en los campos receptivos. La línea gruesa representa la dirección del vector poblacional.

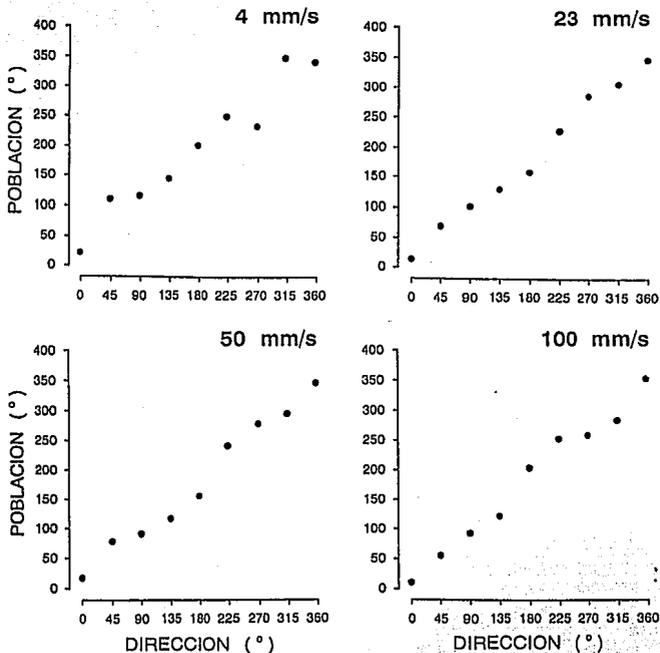


Figura 15. Dirección del vector de población en función de la dirección de movimiento del estímulo para la diferentes rapidezces. Como se observa en la figura, la dirección del vector de población sigue a la dirección de movimiento del estímulo.

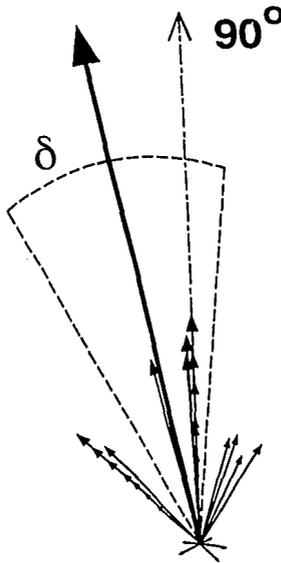


Figura 16. Respuesta poblacional a la dirección del estímulo. Las líneas continuas representan las contribuciones vectoriales de cada una de las neuronas cuando la dirección del movimiento fue de 90 grados (línea punteada), para la rapidez de 23 mm/s. El ángulo entre los vectores de población y el de movimiento es de 10.59 grados. El intervalo de confianza al 95% calculado para esta dirección de movimiento es de 10.175 grados. El intervalo de confianza promediado para las 8 direcciones de movimiento es de 16.04 grados (δ , la mitad del área punteada).

Tabla III. Intervalos de Confianza al 95%

mm/s	N	Direcciones (grados)								
		0	45	90	135	180	225	270	360	PRO
4	10	22.8	34.8	35.5	18.9	48.0	45.1	92.2	66.9	45.5
23	29	18.5	22.0	10.2	14.5	14.2	24.9	12.2	11.7	16.0
50	27	31.9	15.7	12.1	14.9	26.0	16.7	12.2	11.5	17.6
100	14	33.4	20.2	18.4	28.9	43.4	12.9	19.9	28.8	25.8

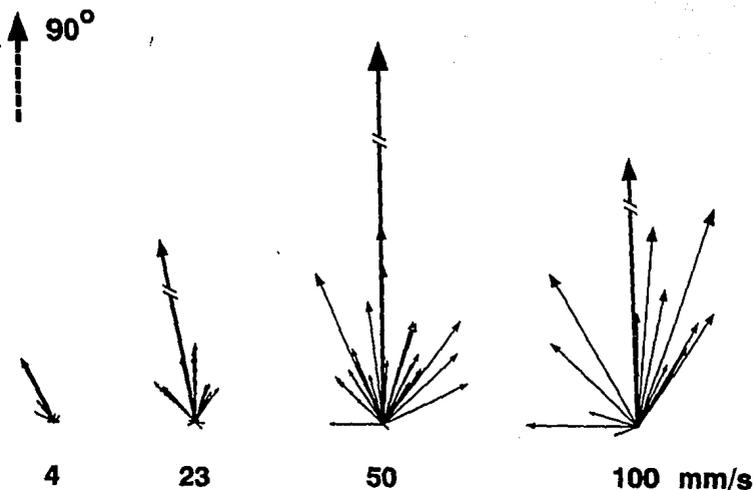


Figura 17. Magnitud del vector poblacional de acuerdo con la rapidez con que ha sido barrido el campo receptivo. Las líneas continuas representan las contribuciones vectoriales de cada neurona para cada rapidez, cuando la dirección de movimiento del estímulo fue de 90 grados. La línea gruesa representa la dirección del vector poblacional. La figura sugiere la existencia de un efecto modulador en las propiedades direccionales implícitas en los patrones de la actividad neural.

5.5 Variabilidad del vector poblacional en función del tamaño de la población.

Con la simulación Montecarlo se encontró que un número finito de neuronas es suficiente para mantener una representación fiel de la dirección del estímulo que se mueve sobre la superficie de la piel. En la figura 18 se muestra que el intervalo de confianza al 95% cae asintóticamente conforme el número de neuronas de la población aumenta. Con 1500 neuronas, el máximo error posible en la reproducción de la dirección es de 3.75 grados, aproximadamente.

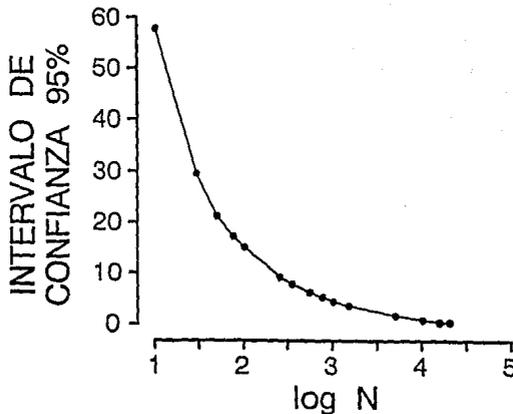


Figura 18. Intervalos de confianza al 95% para una simulación Montecarlo de poblaciones de neuronas con funciones de sintonización acordes al modelo de regresión. Se puede observar que se requieren aproximadamente 1500 neuronas para alcanzar un intervalo de confianza al 95% de 3.75 grados.

6. Discusión.

En este trabajo se ha hecho evidente la presencia de agregados de neuronas, de las áreas somáticas primarias, capaces de generar una réplica de las propiedades de un estímulo táctil. La representación se cuantifica en la forma de un vector poblacional, construido con base en las propiedades intrínsecas de los patrones de descarga, asociados a las respuestas neuronales. En otras palabras, emerge de la contribución individual, una representación distribuida de la información, que posee las mismas propiedades de la señal táctil que le dió origen. Antes de abordar las implicaciones conceptuales de esta representación, es pertinente hacer referencia a una serie de trabajos, relacionados con el procesamiento neural de la rapidez y la dirección de un patrón mecánico que se mueve sobre la superficie de la piel.

6.1 La dirección del estímulo táctil y la actividad neuronal promedio.

Trabajos previos han mencionado la existencia de neuronas de la corteza somatosensorial que responden a la dirección de movimiento, con patrones de descarga diferentes (Whitsel, et al., 1972; Costanzo y Gardner, 1980; Gardner y Costanzo, 1980). Sin embargo, en la mayoría de los estudios, la cuantificación de las propiedades direccionales de las neuronas se expresa en términos de índices de direccionalidad o discriminación, calculados con base en la actividad promedio o en la actividad pico, evaluada durante el período de estimulación (Whitsel, et al., 1972; Essick y Whitsel, 1985; Warren, et al., 1986b). Sobre la base de esta cuantificación, se ha establecido que la mayoría de las neuronas con propiedades direccionales se encuentran localizadas en las áreas 1 y 2. Se hace mención en estos

trabajos que la velocidad de barrido es una variable que altera, en mayor o menor proporción, las propiedades direccionales de las neuronas (Whitsel, et al., 1978). En resumen, la hipótesis general de estos autores es que existe un orden jerárquico en el procesamiento de la información táctil, que comienza en el área 3b y continua secuencialmente en las áreas 1 y 2. En la hipótesis está implícito que las propiedades direccionales se hacen más evidentes conforme la información viaja hacia áreas somáticas más centrales.

En los párrafos siguientes se hará evidente que con un modelo apropiado de la actividad neural, es posible cuantificar una representación interna de la dirección, distribuida en ciertos agregados neurales de las áreas somatosensoriales primarias y que dicha representación, provee los elementos necesarios para que un sujeto pueda percibir y operar las señales somestésicas.

6.2 La dirección del estímulo táctil y la modulación temporal en la actividad neural.

El movimiento de un patrón mecánico sobre la superficie de la piel está caracterizado por una serie de propiedades cinemáticas y dinámicas. Es poco probable, por lo tanto, que todas las variables físicas implicadas se representen sin ambigüedad en la actividad promedio o pico asociada a las respuestas neuronales. Más aún, el barrido en diferentes direcciones compromete mecanorreceptores localizados en diferentes sitios sobre la superficie de la piel. Debido a las propiedades de convergencia y divergencia del sistema nervioso, es más plausible que los patrones de descarga de las respuestas neuronales, estén directamente relacionados con la dirección del barrido. Es decir, que las propiedades de modulación temporal impresas en la actividad neuronal,

dependan unívocamente de la dirección en que se recorrió el campo receptivo.

Con el objeto de probar la existencia de propiedades direccionales en las neuronas de la corteza somatosensorial primaria, se adaptó el método de la transformada KL, utilizada por Richmond y sus colaboradores (Richmond, et al., 1987), para estudiar la codificación de imágenes en la corteza visual infratemporal. La transformada KL tiene la virtud de que sus coeficientes no están correlacionados entre sí y por lo tanto, los aspectos de la modulación temporal asociados a cada uno de ellos, pueden ser analizados de manera independiente. Como se describió en la sección de resultados, la mayoría de las células estudiadas presentaron diagramas espectrales de líneas diferentes para las distintas direcciones de movimiento, con lo que quedó demostrada la relación directa entre el patrón de descarga y la dirección del barrido.

6.3 Representación neural de la rapidez y la dirección del estímulo táctil.

La caracterización de las respuestas neuronales unitarias a una o más variables de un estímulo es de utilidad, siempre que sea posible construir una representación cuantitativa de dichas variables. En otras palabras, el hecho de que en una neurona existan respuestas diferenciales a una cierta variable de un estímulo, no significa que ésta participe en el proceso de su codificación. Con esta idea en mente, el primer coeficiente de la transformada KL se ajustó a un modelo matemático que guarda una relación estrecha con el concepto de codificación poblacional de la información. El modelo es una generalización (en el plano) de las funciones de sintonización radialmente simétricas propuestas por

Georgopoulos y sus colaboradores (Georgopoulos, et al., 1988), para modelar la actividad de las neuronas de la corteza motora, durante la generación de movimientos voluntarios. La idea general de este trabajo es que el vector de dirección, asociado al movimiento, es generado internamente en la población de neuronas antes de que éste se ejecute. Esta predicción del vector de movimiento se forma sumando, vectorialmente, la contribución de cada neurona de la población (la contribución, es un vector de dirección preferente, modulado en magnitud por el valor de la función de sintonización, evaluada para la dirección particular de movimiento). El mismo esquema de codificación fue probado exitosamente por Steinmetz y sus colaboradores (Steinmetz, et al., 1987), en el estudio de las propiedades visuales de las células parietales. En el estudio que nos ocupa se encontró que un buen número de neuronas ajustan, apropiadamente, el primer coeficiente de la transformada KL al modelo propuesto y por lo tanto, se estableció la existencia de una representación neural interna de la dirección del barrido. Tal representación, expresada en forma de un vector poblacional, mostró ser más robusta para ciertas rapideces. De este hecho se desprende que a nivel de las áreas primarias, se puede encontrar una réplica de la dirección y de la rapidez del estímulo táctil, enmascarada en las propiedades de modulación temporal del agregado neuronal que la sustenta.

Es prudente señalar que algunas de las neuronas de la población estudiada, poseen funciones de sintonización radialmente simétricas, como en el caso de las neuronas de la corteza motora. Esto significa que sus respuestas a la dirección dependen exclusivamente del ángulo que existe entre el vector de dirección preferente de la neurona y el vector de movimiento. En este caso, la dirección preferente corresponde a la abcisa del máximo valor de la función de sintonización. Sin embargo, el modelo que aquí se propone

indica que no es indispensable que las células posean funciones radialmente simétricas. Basta que la función de sintonización sea periódica y que uno de los términos de su expansión en series de Fourier, posea propiedades de simetría radial (ver ecuación 4.12 y apéndice A). En este tipo de funciones la abscisa del máximo valor no necesariamente coincide con la dirección preferente de la neurona. Un buen número de las neuronas estudiadas se ajustó apropiadamente a este modelo matemático. Es conveniente señalar que en un porcentaje muy bajo de neuronas, la actividad promedio, calculada durante el período de estimulación, se ajustó al modelo, por lo que el vector poblacional no emerge de esta cuantificación de la respuesta neuronal.

Un resultado significativo, es que las neuronas con propiedades direccionales se encuentran ampliamente distribuidas en las dos áreas corticales estudiadas (ambas regiones reciben proyecciones talámicas) y por lo tanto, es probable que el vector poblacional pueda ser cuantificado, simultáneamente, en diferentes agregados neuronales en las dos áreas. Este dato podría indicar que a nivel de las cortezas somáticas primarias se requiere de una réplica muy robusta de la información, como un factor de seguridad, que permita el procesamiento de esta información en las áreas somestésicas de asociación tanto del lóbulo parietal como del lóbulo frontal.

6.4 Vector poblacional y organización columnar en la corteza somatosensorial primaria.

Si bien es cierto que el número de neuronas consideradas en la construcción de los vectores poblacionales es pequeño, los intervalos de confianza al 95% obtenidos, son razonables. La única limitante en la

cuantificación de esta representación interna es el número de neuronas con propiedades direccionales que puedan ser registradas. Por otro lado, se pudo mostrar con la simulación Montecarlo, que se requiere un número finito de neuronas (aproximadamente 1500), para mantener una representación neural fiel del estímulo táctil. En el contexto de la organización columnar de la corteza cerebral (Mountcastle, 1978) este resultado sugiere que los microcircuitos de una columna pueden ser la estructura física en la que se genera dinámicamente la representación distribuida de la dirección del estímulo táctil. En teoría, la única restricción es que las direcciones preferentes de las neuronas se encuentren distribuidas uniformemente sobre alguna dimensión (X o Y) de la columna (Fig. 19).

6.5 Codificación de estímulos táctiles complejos en la actividad de las neuronas en la corteza somatosensorial primaria.

La existencia de un vector poblacional de dirección está íntimamente relacionada con el procesamiento de estímulos táctiles complejos, como lo son las letras tipo Braille. En la sección de antecedentes se mencionó que Phillips y sus colaboradores (Phillips, et al., 1988; Johnson y Hsiao, 1992) encontraron, estudiando la actividad neural de las áreas 3b y 1, las representaciones de estos patrones, que van desde imágenes isomórficas, hasta imágenes completamente anisomórficas de las letras. Su interpretación es que en los niveles primarios del sistema nervioso central es posible encontrar réplicas del estímulo, pero que en esas mismas áreas, es posible encontrar evidencia de transformaciones, que eventualmente, producen representaciones anisomórficas más eficientes de la información (Bankman, et al., 1990). El problema con este estudio es que, las letras se barren en una sola dirección

sobre la superficie de la piel y probablemente, las imágenes anisomórficas encontradas se obtienen al barrer el campo receptivo de la neurona en una dirección que no corresponde a la dirección preferente de la célula.

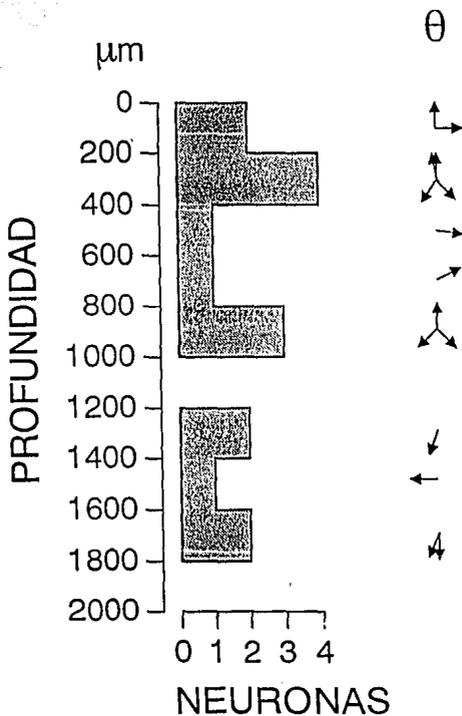


Figura 19. Distribución del número de neuronas con direcciones preferentes de acuerdo a su localización en el área 1 de la corteza somatosensorial primaria. Las flechas indican la dirección del vector de cada neurona.

6.6 Señales táctiles en las áreas motoras de la corteza cerebral.

El estudio de la representación de estímulos somestésicos en la corteza somatosensorial primaria es sólo una parte del proceso de percepción de estos estímulos. Es importante recordar que las áreas somestésicas primarias están directamente conectadas con áreas somatosensoriales mucho más centrales, como lo son las áreas somatosensoriales secundarias, 5 y 7b del lóbulo parietal (Mountcastle, et al., 1992). Se debe recordar que los estímulos somestésicos que percibe un sujeto, son cuantificados en términos de las respuestas motoras que éste emite. Por lo que el grado de percepción que el sujeto tiene del estímulo se refleja en el componente motor de su conducta. De hecho, los estudios anatómicos han revelado que las áreas somatosensoriales de la corteza parietal están directamente conectadas con las áreas motoras y premotoras de la corteza frontal (Jones, 1984; Mountcastle, et al., 1990b). Recientemente Romo y sus colaboradores (Romo, et al., 1993c) han demostrado que es posible encontrar en el área suplementaria motora del primate, agregados neuronales que responden en una tarea de categorización de señales somestésicas. En esta tarea el sujeto debe de indicar, por medio de movimientos, los aspectos cualitativos de un estímulo táctil. Por ejemplo, si el estímulo se mueve sobre la piel de la mano a una velocidad, mayor o menor, que 20 mm/s. La decisión se manifiesta por medio de la activación de uno de dos interruptores. El estudio de la actividad neuronal demostró que un buen número de células respondió al estímulo. Más aún, se encontró que algunas de ellas responden selectivamente durante el proceso de categorización, prediciendo en su actividad, la respuesta del sujeto. Estos datos indican que si bien el área motora suplementaria está implicada en la preparación para la iniciación y ejecución de movimientos (Roland, et al., 1980; Dum y Strick, 1991),

también participa en el procesamiento de información de estímulos sensoriales. Los resultados también indican que esta región premotora puede estar involucrada en el proceso de decisión. En este contexto, el vector poblacional encontrado en las áreas somáticas primarias sirve como una traza que permite evaluar la serie de procesos que ocurren en niveles más centrales. Por ejemplo, podría ser que las respuestas diferenciales encontradas en el área motora suplementaria, se deriven de la diferencia en magnitud de los vectores poblacionales de las áreas primarias, que se generan durante la tarea de categorización.

6.7 Discriminación sensorial y el vector poblacional.

Uno de los puntos más relevantes concernientes a la representación poblacional de la dirección y la velocidad del movimiento es la relación que puede guardar con los procesos neurales de decisión de un individuo, en la interacción cotidiana con señales somestésicas. Los procesos de decisión involucrados con estímulos sensoriales han sido tratados, en términos teóricos, con gran profundidad, (Green y Sweets, 1966; Johnson, 1980a, 1980b; Helstrom, 1968). Uno de los ejemplos prácticos más importantes es el estudio del mecanismo de decisión involucrado en la discriminación de dos estímulos de la misma modalidad sensorial. En teoría, se asume que este mecanismo opera sobre dos representaciones neurales univariantes o multivariantes de los estímulos. En este sentido, el vector poblacional provee una representación vectorial de la información a estructuras centrales, que ciertamente, refieren su actividad al proceso de decisión (v. gr., el área motora suplementaria). Podría ser, por ejemplo, que el ángulo mínimo discriminable por un sujeto, esté determinado por el ángulo mínimo que pueda ser generado en las áreas somatosensoriales primarias. Está implícito que uno de los vectores debe permanecer en la

memoria del sujeto para que pueda ser comparado con el vector asociado al segundo estímulo.

7. Conclusiones.

En este trabajo se ha estudiado el proceso de codificación de la rapidez y la dirección de un estímulo táctil en las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial primaria de tres monos despiertos. Por medio de un modelo de regresión lineal múltiple, ajustado al primer coeficiente de la transformada de Karhunen-Loève de las respuestas neuronales, se encontró que un cierto número de células poseen propiedades de sintonización a la dirección, que se refleja en la modulación temporal impresa en la actividad neural. Se pudo establecer que estas neuronas mantienen una representación distribuida de los parámetros del estímulo en forma de un vector poblacional, que apunta aproximadamente, en la misma dirección que el vector de movimiento y cuya magnitud varía en función de la rapidez del barrido.

8. Referencias.

- Abeles, M. (1982) Local cortical circuits: an electrophysiological study. Berlin: Springer Verlag.
- Adrian, E. D. (1928) The basis of sensation. The action of the sense organs. London: Christophers.
- Ahmed, N. and Rao, K. R. (1975) Orthogonal transforms for digital signal processing. Berlin: Springer Verlag.
- Bankman, I. N., Hsiao, S. S., and Johnson, K. O. (1990). Neural image transformation in the somatosensory system of the monkey: Comparison of neurophysiological observations with responses in a neural network model. Cold Sp. Harb. Symp. Quant. Biol. 55: 611-620.
- Bracewell, R. (1965) The Fourier transform and its applications. New York: Mc Graw-Hill.
- Bratley, P., Fox, B. L., and Schrage, L. E. (1983). A guide to simulation. New York: Springer-Verlag.
- Cochran, W. G., and C. M. Cox. (1957). Experimental designs. 2nd ed. New York: Wiley.
- Connor, C. E., Hsiao, S. S., Phillips, J. R., and Johnson, K. O. (1990) Tactile roughness: neural codes that account for psychophysical magnitude estimates. J. Neurosci. 10: 3823-3836.
- Costanzo, R. M. and Gardner, E. P. (1980) A quantitative analysis of responses of direction-sensitive neurons in somatosensory cortex of awake monkeys. J. Neurophysiol. 43: 1319-1341.

Cox, D. R., and Lewis, P. A. W. (1966) The statistical analysis of series of events. New York: Wiley.

Crespo, P., Ruiz, S., Berea, C. y Romo, R. Adquisición de eventos en tiempo real: algoritmos y arquitectura. XXXIV Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Colima, 1991.

Darian-Smith, I. (1984) The sense of touch: performance and peripheral neural processes. In Handbook of Physiology. The Nervous System III. American Physiological Society, Bethesda, Maryland. pp. 739-788.

Darian-Smith, I., and Kenins, P. (1980) Innervation density of mechanoreceptive fibers supplying glabrous skin of the monkey's (index) finger. J. Physiol. (Lond) 309:147-155.

Darian-Smith, I., Goodwin, A., Sugitani, M., and Heywood, J. (1984) The tangible features of textured surfaces: Their representation in the monkey's somatosensory cortex. In Dynamic Aspects of Neocortical Function (ed. G.M. Edelman et al.), pp. 475-500. Wiley, New York.

Dreyer, D. A., Hollins, M., and Whitsel B. L. (1978) Factors influencing cutaneous directional sensitivity. Academic Press, Sensory Processes 2, 71-79

Dum, R.P., and Strick, P.L. (1991) The origin of corticospinal projections from the premotor areas in the frontal lobe. J. Neurosci. 11: 667-689

Efron, B. (1982) The jackknife, the bootstrap and other resampling plans. Philadelphia, PA: Society for Industrial and Applied Mathematics.

Efron, B., and Tibshirani, R. (1986) Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals, and other measures of statistical accuracy. *Statistical Science*. Vol. 1, No. 1, 54-77.

Essick, G. K., and Whitsel, B. L. (1985). Assessment of the capacity of Humans subjects and S-I neurons to distinguish opposing directions of stimulus motion across the skin. *Brain Res. Rev.* 10: 187-212.

Fukunaga, K. (1972) Introduction to statistical pattern recognition. New York: Academic.

Gardner, E. P., and Costanzo, R. M. (1980) Neuronal mechanisms underlying direction sensitivity of somatosensory cortical neurons in awake monkeys. *J. Neurophysiol.* 43: 1342-1354.

Georgopoulos, A. P., Kettner, R. E., and Schwartz, A. B. (1988) Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. *J. of Neurosci.*, 8(8): 2928-2937.

Glaser, E. M., and Ruchkin, D. S. (1976) Principles of neurobiological signal analysis. New York: Academic.

Green, D. M., and Sweets, J. A. (1966) Signal detection theory and psychophysics. New York: Wiley.

Helstrom, Carl W. (1968) Statistical theory of signal detection. New York. Pergamon.

Hyvärinen, J., and Poranen, A. (1978) Movement-sensitive and direction- and orientation-selective cutaneous receptive fields in the hand area of the post-central gyrus in monkeys. *J. Physiol. (Lond.)* 283:523-537.

Iwamura, Y., Tanaka M., and Hikosaka, O. (1980) Overlapping representation of fingers in the somatosensory cortex (area 2) of conscious monkey. *Brain Res.* 197: 516-520.

Johansson, R. S., and Vallbo, A. (1979). Tactile sensitivity in the human hand: relative and absolute densities of four types of mechanoreceptive units in glabrous skin. *J. Physiol. (Lond.)* 286: 283-300.

Johnson, K. O. (1980a) Sensory discrimination: Decision process. *J. of Neurophysiol.* Vol. 43, No. 6. pp. 1771-92.

Johnson, K. O. (1980b) Sensory discrimination: Neural process preceding discrimination decision. *J. of Neurophysiol.* Vol. 43, No. 6. pp. 1793-1815.

Johnson, K. O., and Hsiao, S. S. (1992) Neural mechanism of tactual form and texture perception. *Ann. Rev. Neurosci.*

Johnson, K. O., and Phillips, J. R. (1981) Tactile spatial resolution. I. Two-point discrimination, gap detection, grating resolution, and letter recognition. *J. Neurophysiol.* 46: 1177-1191.

Jones, E.G. (1984) Connectivity of the primate sensory-motor cortex. In: *Sensory-motor areas and aspects of cortical connectivity*, edited by E.D. Jones and A. Peters. *Cerebral Cortex*, Vol. 5, New York: Plenum, pp. 113-175.

Kaas, J. H., Nelson, R. J., Sur, M., Lin, C. S., and Merzenich, M. M. (1979) Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates. *Science* 204: 521-523.

Kaas, J. H. (1993) Parallel and serial processing in the somatosensory System. In: *Neuroscience: From Neural Networks to Artificial Intelligence* (eds. Rudomín, P., Arbib, M. A., Cervantes-Pérez, F. and Romo, R.) Springer Verlag, 1993a.

LaMotte, R. H., and Mountcastle, V. B. (1975) The 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.

Loève, M. M. (1963) *Probability theory*. Prince.

Mardia, K. V., Kent, J. T., and Bibby, J. M. (1979) *Multivariate analysis*. London: Academic.

Morrison, D. F. (1967) *Multivariate statistical methods*. New York: Mc Graw-Hill.

Mountcastle, V. B., and Henneman, E. (1952) The representation of tactile sensibility in the thalamus of the monkey. *J. Comp. Neurol.* 97: 409-440.

Mountcastle, V. B. (1957) Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *J. Neurophysiol.* 20: 408-434.

Mountcastle, V. B., and Powell, T. P. S. (1959) Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination. Bull. Johns Hopkins Hosp. 105: 201-232.

Mountcastle, V. B., Poggio, G.F., and Werner, G. (1963) The relation of thalamic cell responses to peripheral stimuli varied over an intensive continuum. J. Neurophysiol. 26: 807-834.

Mountcastle, V. B., Talbot, W. H., Sakata, H., and Hyvärinen, J. (1969) Cortical neuronal mechanisms in flutter-vibration studied in unanesthetized monkeys. J. Neurophysiol. 32: 453-484.

Mountcastle, V. B., LaMotte R. H., and Carli, G. (1972) Detection thresholds for stimuli in humans and monkeys: Comparison with threshold events in mechanoreceptive afferent nerve fibers innervating the monkey hand. J. Neurophysiol. 35: 122-136.

Mountcastle, V. B. (1978) An organizing principle for cerebral function: The unit module and the distributed system. In *The Mindful Brain* (ed. G. M. Edelman and V. B. Mountcastle), pp. 7-50. MIT Press, Cambridge.

Mountcastle, V. B. (1984) Central nervous mechanisms in mechanoreceptive sensibility. In *Handbook of Physiology. The Nervous System III* (ed. I. Darian-Smith), p. 789-878. American Physiological Society, Bethesda, Maryland.

Mountcastle, V. B., Steinmetz, M. A., and Romo, R. (1990a) Frequency discrimination in the sense of flutter: Psychophysical measurements correlated with postcentral events in behaving monkeys. J. Neurosci. 10: 3032-3044.

Mountcastle, V. B., Steinmetz, M. A., and Romo, R. (1990b) Cortical neuronal periodicities and frequency discrimination in the sense of flutter. *Cold Sp. Harb. Quant. Biol.* 55: 861-872.

Mountcastle, V. B., Atluri, P. P., and Romo, R. (1992) Selective output-discriminative signals in the motor cortex of waking monkeys. *Cerebr. Cortex.* Vol. 2, No. 4, p. 277-294.

Nelson, R. J., Sur, M., Felleman, D. J., and Kass, J. H. (1980) Representations of the body surface in the postcentral parietal cortex of *Macaca fascicularis*. *J. Comp. Neurol.* 192: 611-643.

Ochoa, J., and Torebjork, E. (1983) Sensations evoked by intraneuronal microstimulation of single mechanoreceptive units innervating the human hand. *J. Physiol. (Lond.)* 342: 633-654.

Parzen, E. (1962) On estimation of probability density function and mode. *Ann. Math. Statist.* 33:1065-1076.

Phillips, J. R., and Johnson, K. O. (1981) Tactile spatial resolution. II. Neural representation of bars, edges, and gratings in monkey afferents. *J. Neurophysiol.* 46: 1192-1203.

Phillips, J. R., Johnson, K. O., and Hsiao, S. S. (1988) Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85:1317-1321.

Pons, T. P., Garraghty, P. E., Friedman, D. P., and Miskin, K. (1987) Physiological evidence for serial processing in somatosensory cortex. *Science* 237: 417-420.

Powell, T. P. S., and Mountcastle, V. B. (1959) 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. Bull. Johns Hopkins Hosp. 105: 133-162.

Press, W. H., Flannery, B. P., Teukolsky, S. A., and Vetterling, W.T. (1988) Numerical recipes in C. Cambridge University Press.

Rabiner, L. R., and Gold, B. (1975) Theory and application of digital signal processing. Englewood Cliffs, NJ; Prentice Hall.

Richmond, B. J., Optican, L. M., Podell, M., and Spitzer, H. (1987). Temporal encoding of two-dimensional patterns by single units in primate inferior temporal cortex. I. Response characteristics. J. Neurophysiol. 57: 132-146.

Roland, P.E, Larsen, B., Lassen, N.A., and Skinhoj, E. (1980) Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. J. Neurophysiol. 43: 118-136.

Romo, R., Ruiz, S., and Crespo, P. (1993a) Cortical representation of touch. In: Neuroscience: From Neural Networks to Artificial Intelligence (eds. Rudomín, P., Arbib, M. A., Cervantes-Pérez, F. and Romo, R.), Springer-Verlag pp. 154-170.

Romo, R., Ruiz, S., Crespo, P., and Hsiao, S. S. (1993b) A tactile stimulator for studying motion processing in the somatic sensory system of primates. J. Neurosci. Methods 46:139-146.

Romo, R., Ruiz, R., Crespo, P., Zainos, A., and Merchant, H. (1993c) Representation of tactile signals in primate supplementary motor area. *J. Neurophysiol.* En prensa.

Sanderson, A. C., and Kobler, B. (1976) Sequential interval histogram analysis of non stationary neural spike trains. *Biol. Cybern.* 22:61-71.

Siegel, S., and Castellan, N. J. Jr. (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2nd ed. New York: Mc Graw-Hill.

Silverman, B. W. (1986) Density estimation for statistics and data analysis. London: Chapman & Hall.

Snedecor, G. W., and Cochran, W. G., (1980) Statistical methods (7th Ed.). Ames: Iowa State Univ. Press.

Steinmetz, M. A., Motter, B. C., Duffy, C. J., and Mountcastle, V. B. (1987) Functional properties of parietal visual neurons: radial organization of directionalities within the visual field. *J. Neurosci.* 7:177-191.

Steinmetz, M. A., Romo, R., and Mountcastle, V. B. (1990) The cortical neuronal mechanisms for frequency discrimination in the somesthetic sense of flutter. In *Information Processing in the Somatosensory System* (ed. O. Frazen and J. Westman) p. 289-302. MacMillan Press, London.

Strang, G. (1980) Linear algebra and its applications. New York: Academic.

Sur, M., Wall, J. T., and Kass, J. H. (1984) Modular distribution of neurons with slowly adapting and rapidly adapting responses in area 3b of somatosensory cortex in monkeys. *J. Neurophysiol.* 51: 724-744.

Talbot, W. H., Darian-Smith, I., Kornhuber, H. H., and Mountcastle, V. B. (1968) The sense of flutter-vibration: Comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey's hand. *J. Neurophysiol.* 31: 301-334.

Torebjork, H. E., Vallbo, A. B., and Ochoa, J. L. (1987) Intraneuronal microstimulation in man. Its relation to specificity of tactile sensations. *Brain* 110: 1509-1529.

Vallbo, A. B., Olsson, K. A., Westberg, K. G., and Clark, F. J. (1984) Microstimulation of single tactile afferents from the human hand. Sensory attributes related to unit type and properties of receptive fields. *Brain* 107: 727-749.

Walker, J. S. (1988) Fourier analysis. New York: Oxford University Press.

Warren, S., Hamalainen, H. A., and Gardner, E. P. (1986a) Objective classification of motion- and direction- sensitive neurons in primary somatosensory cortex of awake monkeys. *J. Neurophysiol.* 56(3):598-622.

Warren, S., Hamalainen, H. A., and Gardner, E. P. (1986b) Coding of the spatial period of gratings rolled across the receptive fields of somatosensory cortical neurons in awake monkeys. *J. Neurophysiol.* 56(3): 623-639.

Werner, G., and Whitsel, B. L. (1970) Stimulus feature detection by neurons in somatosensory areas I and II of primates. *IEEE Trans. Man-Machine Syst.*, vol. MMS-11, No. 1, p. 36-38.

Whitsel, B. L., Roppolo, J. R., and Werner, G. (1972) Cortical information processing of stimulus motion on primate skin. *J. Neurophysiol.* 35: 691-717.

Whitsel, B. L., Dreyer, D. A., and Hollins, M. (1978)
Representation of moving stimuli by somatosensory neurons.
Federation Proceedings Vol. 37, No. 9, p. 2223-2227.

Wosley, C. N., Marshall, W. H., and Bard, P. (1942)
Representation of cutaneous tactile sensibility in the
cerebral cortex of monkey as indicated by evoked potentials.
Bull. Johns Hopkins Hosp. 70: 399-441.

APÉNDICE A.

Predicción de la dirección del movimiento: formalización.

A continuación se ofrece una prueba en la que se establece que la representación interna que mantiene una población de neuronas del vector de movimiento, M , de un estímulo táctil, es un vector $P(M)$, tal que

$$P(M) = kM, \quad k > 0. \quad (A.0)$$

La ecuación A.0 será válida si se cumplen las premisas que se anotan a continuación.

1. La i -ésima neurona de la población posee una función de sintonización a la dirección del estímulo, definida como:

$$w_i(\theta) = \frac{A_{0i}}{2} + K_{1i} \cos(\theta - \theta_{ci}) + \sum_{k=2}^{\infty} \{A_{ki} \cos k\theta + B_{ki} \sin k\theta\}, \quad (A.1)$$

en donde $\theta \in [0, 2\pi]$, es la dirección del movimiento, θ_{ci} es el ángulo de movimiento preferente asociado a w_i , A_{ki} son constantes arbitrarias para $k = 0, 2, \dots$ y K_{1i} es una constante positiva. w_i es la variable con la que se cuantifica la actividad neural relacionada con la dirección del movimiento (v. gr., el primer coeficiente de la transformada de Karhunen-Loève asociado a las respuestas).

El vector de dirección de movimiento del estímulo y el vector de dirección preferente para la i -ésima célula se definen respectivamente como:

$$M = (\cos \theta_m, \sin \theta_m), \quad (A.2)$$

$$C_i = (\cos \theta_{c_i}, \sin \theta_{c_i}) = \frac{1}{K_i \pi} \left(\int_0^{2\pi} w_i(\theta) \cos \theta d\theta, \int_0^{2\pi} w_i(\theta) \sin \theta d\theta \right), \quad (A.3)$$

en donde se han aprovechado las propiedades de ortogonalidad de las funciones sin y cos (Walker, 1988) para obtener la segunda igualdad de la ecuación A.3.

2. Las direcciones preferentes de la población tienen una distribución continua uniforme, definida en el intervalo $[0, 2\pi]$, los parámetros de la ecuación varían de célula a célula y tiene una distribución independiente de las direcciones preferentes. Es decir,

$$P_{\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_1, A_2, B_2, \dots}(x) = P_{\theta_c}(x) = \begin{cases} \alpha & \text{si } x \in [0, 2\pi] \\ 0 & \text{de otro modo} \end{cases}, \quad (A.4)$$

en donde $\alpha > 0$. De A.4 se tiene que

$$E[\theta_m, \theta_{c_i}, A_0, K_1, A_2, B_2, \dots] = E[E[\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_1, A_2, B_2, \dots]] \quad (A.5)$$

3. Dada la dirección del movimiento, θ_m , se asume que el vector de la población puede expresarse como una esperanza matemática:

$$P(M) = E[C_i w_i(\theta_m, \theta_{c_i}, A_0, K_1, A_2, B_2, \dots)]. \quad (A.6)$$

PRUEBA

De acuerdo a las ecuaciones A.5 y A.6 el vector de población se puede escribir como:

$$\begin{aligned}
P(M) &= E\left[C_i w_i(\theta_m, \theta_{c_i}, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots)\right] \\
&= E\left[E\left[C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots)\right]\right], \quad (A.7)
\end{aligned}$$

en donde se puede observar que,

$$\begin{aligned}
&E\left[C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots)\right] \\
&= \int_0^{2\pi} C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots) p_{\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots}(\theta_{c_i}) d\theta_{c_i} \\
&= \int_0^{2\pi} C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots) p_{\theta_{c_i}}(\theta_{c_i}) d\theta_{c_i} \\
&= \alpha \int_0^{2\pi} C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots) d\theta_{c_i} \quad (A.8)
\end{aligned}$$

Utilizando nuevamente las propiedades de ortogonalidad de las funciones sin y cos para evaluar la integral de A.8 se concluye que:

$$E\left[C_i w_i(\theta_{c_i} | \theta_m, A_0, K_{1_i}, A_{2_i}, B_{2_i}, \dots)\right] = \alpha \beta(K_{1_i}) M. \quad (A.9)$$

Sustituyendo A.9 en A.7,

$$\begin{aligned}
P(M) &= E\left[\alpha \beta(K_{1_i}) M\right] \\
&= \alpha E\left[\beta(K_{1_i})\right] M. \quad (A.10)
\end{aligned}$$

Obsérvese que en esta ecuación $\beta(K_{1_i})$ es una función positiva, por lo que el resultado de la esperanza matemática es mayor que cero. Haciendo

$$k = \alpha E[\beta(K_{1_i})] > 0 \quad (\text{A.11})$$

y sustituyendo A.11 en A.10 obtenemos A.0. ♦

APÉNDICE B.

Sistema de colección de eventos.

B.1 Descripción.

El sistema de colección de eventos está implementado en un microprocesador 80386 de 25 MHz (Dell Computer Co., modelo 325D). En una de las ranuras de la computadora se encuentra conectada una interfaz de propósito general (Data Translation Inc., modelo DT2806) que conecta dos tarjetas de expansión de puertos de E/S (Data Translation Inc., modelos DT350) de 24 bits cada una (48 bits en total). Por medio de los puertos se controla una interfaz de colección de eventos diseñada y construida en el laboratorio. La interfaz de colección es un circuito electrónico digital capaz de detectar transiciones positivas de voltaje (pulsos TTL), que generan una señal de interrupción a la computadora. Cada transición indica la ocurrencia de un evento. Una base de tiempo de 10 KHz permite activar una señal de sobreflujo que interrumpe cada 25 ms si no se ha presentado alguna transición en cualquiera de los canales. Esto permite tener una referencia de tiempo para ordenar la ocurrencia de los eventos. El sistema cuenta con 15 canales y posee una resolución máxima de 100 μ s para capturar un evento o eventos simultáneos. En otras palabras, el sistema es capaz de detectar eventos que han aparecido consecutivamente, en cualquiera de los 15 canales activos, con una diferencia de tiempo de hasta 100 μ s. El ancho de banda del sistema asegura la colección de información neuronal cuantificada con un bit. El sistema de colección de datos utiliza además, una interfaz IEEE 488.2 GPIB (National Instruments: GPIB-PCII/IIA), para transferir los datos colectados al controlador maestro utilizando los protocolos del estándar IEEE 488.2

B.2 Operación.

El sistema de colección de eventos es programado a través del canal de instrumentación IEEE 488 por el controlador maestro para ejecutar cualquier comando de colección o transmisión de información. En una secuencia típica de operación, el controlador reconoce al sistema de colección de eventos en el canal y lo inicializa para que empiece la colección. Cuando un cierto número de eventos (un paquete) ha sido colectado, la interfaz cambiará su registro de estado ("status byte register") para indicar que un paquete está listo para la transmisión o que ha ocurrido un error en la colección. El controlador maestro monitorea el estado de la interfaz mediante una encuesta serial. Si un paquete está listo, se requerirá a la interfaz la transmisión de los datos. La interfaz modificará su registro de estado en el caso de que haya ocurrido un error en la transmisión o que el paquete haya sido exitosamente transmitido. El controlador puede esperar para recibir datos hasta que un ensayo haya terminado o solicitarlos, si éste es demasiado largo.

B.3 Formato de los datos.

El formato de los datos que proporciona el sistema de colección es el siguiente. Las señales colectadas se almacenan como secuencias de bytes. Cada evento es representado por medio de dos bytes. El primero, es un número binario cuyo valor está en el rango de 1 a 15 e indica en qué canal se detectó la transición positiva. El segundo, indica el número de intervalos de 100 μ s que se sucedieron desde que apareció el evento previo. Un valor de 0 en el primer byte indica que ha ocurrido un evento generado internamente denominado sobreflujo de tiempo ("time overflow"). En este caso, el segundo byte contiene el número

de sobreflujos (intervalos de 25 ms) que ocurrieron desde el último evento previo. De esta forma, hasta 250 intervalos de 25 ms (6.25 s) serán almacenados en dos bytes, si no se generó ningún evento en cualquiera de los 15 canales.

Un ejemplo de los datos almacenados por el sistema de colección se muestra a continuación.

Byte	Valor	Tiempo absoluto transcurrido (ms)	Explicación
			Se inicia la colección de datos
1	3		Ocurrió el evento 3, 17
2	17	1.7	intervalos después de comenzar la colección
3	12		Evento 12, 20 ms después de que
4	200	21.7	apareció el evento 3
5	0		Ocurrieron 23 sobreflujos desde
6	23	596.7	que apareció el evento 12
7	1		El canal 1 disparó 1 ms después
8	10	597.7	de que se dió el 23avo sobreflujo
9	15		Disparó el canal 15, 200 μ s
10	2	597.9	después del canal 1
11	0		Se sucedieron 250 sobreflujos,
12	250	6847.9	6.25 s (los canales 1 al 15 permanecieron inactivos)
13	0		6.25 s más, (canales aún
14	250	13097.9	inactivos)
15	1		El canal 1 dispara 10 ms
16	100	13107.9	más tarde
17	4		El canal 4 dispara
18	0	13107.9	simultáneamente con el canal 1
			Termina la colección de eventos.

B.4 Programación.

La programación de la circuitería y la interfaz para el sistema de colección de eventos se realizó utilizando el lenguaje C++ (Microsoft C/C++).

B.5 Referencias.

IEEE Standard Codes, Formats, Protocols, and Common Commands For Use with ANSI/IEEE Std 488.1-1987 IEEE Standard Digital Interface for Programmable Instrumentation. IEEE Press, 1987.

National Instruments NI-488.2 Software Reference Manual for MS-DOS. 1992 March Ed.

APÉNDICE C.

Estimulador táctil.

C.1 Descripción.

El estimulador táctil (Fig. C.1) está formado por tres deslizadores lineales (New England Affiliated Tech., modelos XY-4040-SM y LM200-SM), 3 motores lineales de corriente directa (Aerotech Inc., modelo 1050DC/E1000LD), un motor de torque (Vernitron Corp., modelo VBTMH38-B1) y una flecha de aluminio (60 mm x 10 mm) que sirve como soporte de un cople al que se puede adaptar cualquier patrón mecánico de estimulación que entra en contacto con la piel. Estos elementos están sujetos firmemente a un marco de aluminio que proporciona rigidez mecánica y flexibilidad en el posicionamiento del conjunto. La flecha está atornillada al motor de torque formando un pivote perfectamente balanceado mediante un contrapeso ajustable. El desplazamiento perpendicular a la superficie de la piel del patrón mecánico es anulado gracias a un amortiguador rotacional ajustable (Kinetro Ltd., modelo KD-A1DD) unido axialmente a la flecha del motor de torque. La acción conjunta de estos dos elementos tiene como consecuencia la aplicación de una fuerza constante (0-60 gf) sobre la superficie de la piel mientras es recorrida por el patrón a una velocidad específica.

Los tres deslizadores están montados ortogonalmente de tal manera que el movimiento combinado de ellos permite el desplazamiento del patrón de estimulación a través de cualquier trayectoria en el espacio tridimensional (XYZ). Cada deslizador tiene un desplazamiento absoluto de 50.8 mm, por lo que el movimiento está restringido a una región cúbica de 50.8 x 50.8 x 50.8 mm³. Por medio de dos

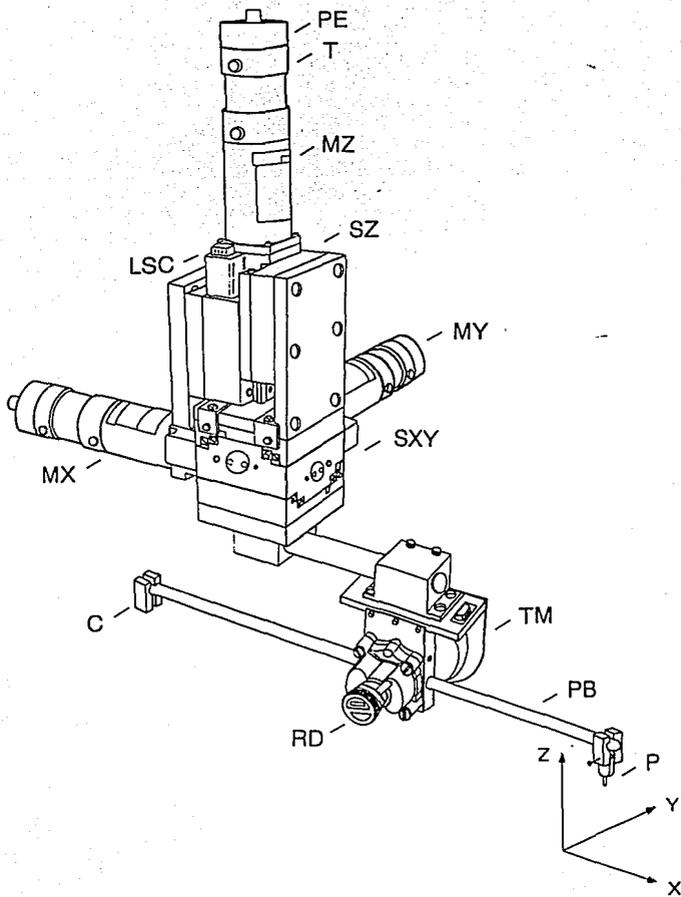


Figura C.1. Dibujo del estimulador táctil. El estimulador táctil está formado por tres deslizadores (SXY y SZ). Los movimientos combinados de SXY y SZ generan trayectorias en el espacio tridimensional XYZ. Cada deslizador posee un sensor de proximidad (LSC), que se activa cuando se alcanza un desplazamiento mayor a 25 mm. Los deslizadores son movidos por tres motores de corriente directa (MX, MY y MZ). Cada motor tiene acoplado a su flecha un tacómetro (T) y un codificador rotatorio de posición (PE), cuyas señales son utilizadas para controlar la velocidad y la posición de los deslizadores. Un motor de torque (TM) acoplado a un amortiguador rotacional ajustable (RD) está sujeto, a través de un acoplamiento, a la parte inferior de SXY. El motor de torque sostiene una flecha de aluminio formando un pivote (PB). En uno de los extremos de PB se puede adaptar cualquier patrón (P) que es utilizado para estimular mecánicamente la superficie de la piel. El pivote está perfectamente balanceado por medio de un contrapeso (C) ajustable. Durante el movimiento en el plano XY del patrón mecánico, el motor de torque y el amortiguador rotacional permiten un desplazamiento perpendicular de P con respecto a la superficie de la piel, manteniendo una fuerza constante. El contacto del patrón mecánico con la piel es controlado con SZ. Todos los elementos indicados en la figura son soportados por medio de un marco de aluminio (no mostrado) que ofrece rigidez mecánica y flexibilidad en el posicionamiento del conjunto.

detectores de proximidad de efecto Hall, colocados en los extremos opuestos de cada deslizador, se evita sobrepasar el recorrido de distancia máximo permitido (50.8/2 mm) en las dos direcciones de movimiento posibles de cada deslizador. El componente principal del deslizador es un tornillo sinfín (paso de 2 mm/rev), diseñado para minimizar los efectos de la fricción dinámica. El movimiento del deslizador se genera gracias al motor de corriente directa (C.D.) que se encuentra unido por medio de un cople.

Cada uno de los motores de C.D. posee un tacómetro (3 V/Krpm) y un codificador rotatorio de posición (RENCO modelo R-8023-D-1000-3/8-H-s-LD, 1000 pulsos/rev por canal, 75 KHz de ancho de banda). La velocidad máxima de cada motor es de 6000 rpm con un torque pico de 2.52 N-m y un torque continuo de 0.35 N-m.

C.2 Control de movimiento.

El desplazamiento de los deslizadores se genera por medio de motores de C.D. (Fig. C.2). Cada motor es energizado por medio de un circuito de potencia (Aerotech Inc., modelo DS8020). El DS8020 es un amplificador de potencia de corriente directa que opera por medio de modulación de ancho de pulso (PWM por sus siglas en inglés). Está protegido contra sobre voltajes, corto circuito y sobrecarga (producida generalmente por la energía regenerativa que transmite el motor al amplificador durante el frenado). Mediante disipadores de calor integrados y transistores de potencia tipo MOSFET se garantiza la operación confiable y duradera del dispositivo. La frecuencia de conmutación a la que operan los transistores (20 KHz) minimiza las pérdidas por transferencia de calor y elimina el ruido audible. El amplificador está configurado para operar por medio de comandos de velocidad. Es decir, se

genera una corriente hacia el motor que es proporcional al error de velocidad (definido como la diferencia entre las señales de comando de velocidad y de velocidad actual que retroalimenta el tacómetro).

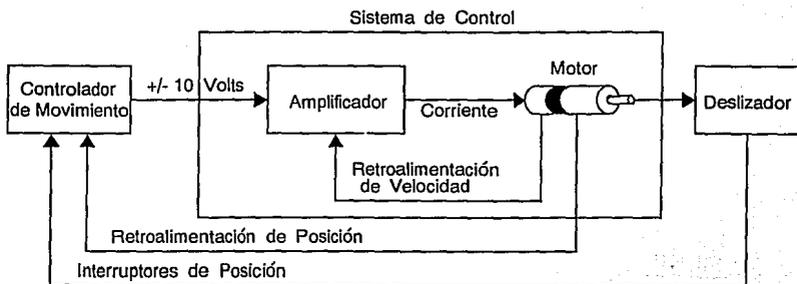


Figura C.2. Diagrama de bloques del sistema de control electrónico (se muestra solamente uno de los ejes). El desplazamiento de los deslizadores (2 mm/rev) se genera por medio de un motor lineal de C.D., energizado por medio de un amplificador de C.D. El amplificador utiliza como comando de velocidad la señal que proviene del controlador de movimiento.

Debido a que algunos controladores digitales son capaces de generar el comando de velocidad sin utilizar el tacómetro, el modo de operación del amplificador puede ser modificado para recibir un comando de corriente. Los amplificadores de potencia de los tres motores están dispuestos en un panel (Aerotech Inc., modelo DSHR) que proporciona un canal de alimentación de voltaje alterno (80 V, 50/60 Hz) generado por un transformador (1.5 KVA) y un conector (estilo D) de 37 terminales, que provee las señales de comando de velocidad, retroalimentación del tacómetro, límite de la corriente, apagado y potencial cero (común).

El comando de velocidad (± 10 V) que se envía al amplificador se obtiene por medio de un microprocesador (Hewlett Packard, HCTL1100) conectado a un convertidor D/A de 8 bits (Analog Devices, AD558). El HCTL1100 es un circuito integrado de propósito general, fabricado con tecnología CMOS que opera a una frecuencia de 2 MHz y es capaz de realizar todas las funciones intensivas de control digital de movimiento. Todos los parámetros de control del circuito pueden ser programados fácilmente.

El controlador de movimiento posee un generador de perfil y un filtro digital de primer orden que en conjunto producen un comando de velocidad de 8 bits que se envía al convertidor D/A. El voltaje que sale del convertidor (0-10 V) alimenta a un preamplificador que genera la señal (± 10 V) que sirve como comando de velocidad para el DS8020. El filtro digital, que opera con un tiempo de muestreo programable que va de 68 a 2048 microsegundos, afecta la respuesta al escalón y la estabilidad del sistema al que se encuentra conectado, en este caso, al conjunto amplificador-motor-deslizador. La señal que se utiliza como retroalimentación proviene del codificador rotatorio de posición que está acoplado a la flecha del motor. El codificador genera dos señales cuadradas (1000 pulsos/rev)

defasadas 90 grados, que son decodificadas por el controlador de movimiento, como la posición actual de la flecha. La posición actual se almacena como una palabra signada de 24 bits. El generador de perfil y el filtro pueden ser programados para operar en diferentes modos de control, que incluyen el modo de control trapezoidal de velocidad.

Los comandos de programación para los tres controladores de movimiento (uno para cada eje) se envían desde un procesador maestro (Dell Computer Co., 80386, 25 MHz) a través de dos interfaces (Computer Continuum Inc., LAB40-PC, LAB40-6). El procesador maestro programa, por medio de una tarjeta de expansión de entrada/salida de 48 bits (Data Translation Inc., DT2017), una interfaz construida en el laboratorio, que se encarga de manejar todas las señales que controlan la operación de los amplificadores de potencia, los codificadores rotatorios de posición de los motores y los sensores de proximidad de los deslizadores.

C.3 Control de fuerza.

El motor de torque y el amortiguador rotacional permiten la aplicación de una fuerza constante sobre la superficie de la piel mientras es recorrida por el patrón mecánico de estimulación. El motor es energizado por medio de un amplificador de C.D., diseñado en el laboratorio, que se alimenta de un convertidor D/A de 8 canales (Data Translation Inc., DTX328). El convertidor es programado por el procesador maestro a través de una interfaz de propósito general (Data Translation Inc., DT2806). El par que se produce en la flecha del motor es proporcional al voltaje aplicado por el convertidor al amplificador.

C.4 Programación.

Toda la información necesaria para programar los sistemas electrónicos del estimulador es generada por medio de rutinas escritas en lenguaje C++ (Microsoft C/C++ Compiler V7.0). Las rutinas utilizan una base de datos que contiene todos los parámetros de calibración, para generar movimientos en el espacio tridimensional, con control absoluto de las variables cinemáticas (distancia de recorrido, velocidad, aceleración) y dinámicas (fuerza).

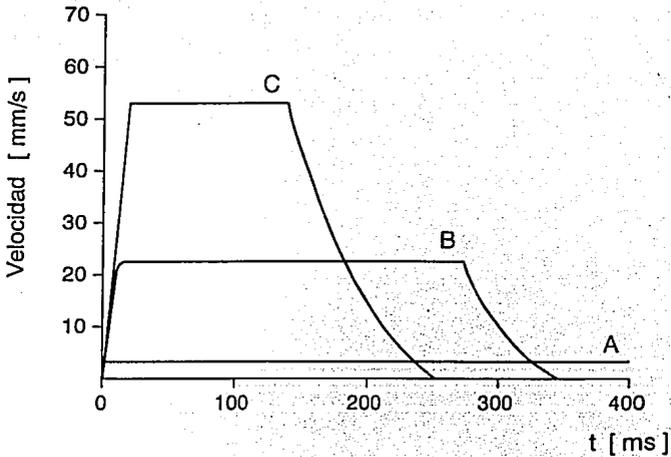
C.5 Calibración del sistema de control.

El control electrónico del movimiento fue calibrado colectando los pulsos de posición producidos en el codificador rotatorio de cada motor, durante la ejecución de un movimiento programado. Los pulsos decodificados permiten generar perfiles de velocidad que muestran el desempeño del sistema.

Utilizando el modo de control trapezoidal de velocidad se pueden generar movimientos precisos en un rango de velocidades que va de 4 a 120 mm/s con un error en la posición final de ± 4 micras. Utilizando el modo de control de posición, se pueden lograr movimientos de punto a punto con un error en la posición final de ± 2 micras. La figura C.3 muestra perfiles trapezoidales de velocidad típicos cuando uno de los deslizadores es movido por el motor de C.D. a las velocidades de 4, 22 y 53 mm/s después de un período de aceleración lineal que dura aproximadamente 2, 16 y 18 ms, respectivamente.

El control electrónico de la fuerza fue calibrado utilizando una balanza digital de precisión (Compax, CX600). La fuerza constante ejercida por el patrón mecánico sobre la

balanza fue medida como una función del voltaje aplicado al amplificador del motor. El rango de fuerza aplicable va de 0 a 60 gf.



-Figura C.3. Perfiles trapezoidales de velocidad. Los tiempos de aceleración lineal antes de alcanzar la velocidad constante son: A, 2 ms; B, 16 ms; C, 18 ms. La velocidad promedio durante el movimiento en A, B y C es 4, 22 y 53 mm/s, respectivamente. Los perfiles de velocidad fueron obtenidos en un recorrido de 6 mm.