



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

MAESTRÍA EN CIENCIAS (NEUROBIOLOGÍA)

INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA

REGIONES CORTICALES INVOLUCRADAS EN EL RECONOCIMIENTO DE OBJETOS  
POR MEDIO DEL TACTO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

EDUARDO ROJAS HORTELANO

TUTOR PRINCIPAL

**DR. VICTOR HUGO DE LAFUENTE FLORES**

INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR

**DR. LUIS CONCHA LOYOLA**

INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA, UNAM

**DR. HUGO MERCHANT NANCY**

INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, OCTUBRE 2013



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

Universidad Nacional Autónoma de México  
Instituto de Neurobiología

Los miembros del Comité Tutorial certificamos que la tesis elaborada por: Eduardo Rojas Hortelano, cuyo título es: “Regiones Corticales Involucradas en el Reconocimiento de Objetos Por Medio del Tacto” se presenta como uno de los requisitos para obtener el grado de Maestría en Ciencias (Neurobiología) y cumple con los criterios de originalidad y calidad requeridos por la División de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Firma

Presidente

Dr. \_\_\_\_\_

Secretario (Tutor)

Dr. \_\_\_\_\_

Vocal

Dr. \_\_\_\_\_

Suplente

Dr. \_\_\_\_\_

Suplente

Dr. \_\_\_\_\_

Aprobado por el Comité Académico

---

Coordinador del Programa

## Resumen

Con el objetivo de identificar las regiones corticales que subyacen al reconocimiento táctil de objetos tridimensionales, le pedimos a 15 participantes que realizaran una tarea de discriminación táctil mientras se les tomaban imágenes funcionales de resonancia magnética. En la tarea, los sujetos sólo utilizaron el tacto para decir si la forma entre dos objetos separados por un periodo de memoria era la misma o no. Para poder ver las áreas cerebrales que procesan la forma de un objeto, contrastamos ésta tarea con una tarea control con las mismas fases, sólo que los sujetos discriminaron entre la temperatura de dos objetos. Los contrastes muestran que la codificación del primer objeto activa regiones parietales, premotoras y la corteza visual primaria. Durante el periodo de memoria que separa a los dos objetos, sólo las regiones parietales mantienen su actividad. Cuando los sujetos comparan la información del primer objeto con el segundo hay actividad de regiones parietales y prefrontales mediales y ventrolaterales. En conjunto, se propone que éstas áreas son una red distribuida que se encarga de extraer la información acerca de la forma de los objetos, la mantiene disponible, y es capaz de comparar la traza de memoria de un objeto previo con otro actual para decidir si es el mismo o no.

## Summary

To identify the cortical regions which are involved in tactile recognition of tri-dimensional objects, we design a discrimination task which can be performed during a functional magnetic resonance (fMRI) session. We asked 15 subjects to participate in our experiment. The subjects explored two unknown objects only by touch. There was a memory delay between both objects. After the second object the participants had to answer whether the objects were different or not. This task was compared with a control task with exactly the same conditions, but they had to compare the temperature of two spheric objects. The results for shape encoding show significant bilateral activity in parietal regions, premotor cortex, and primary visual cortex. During the memory delay the parietal cortex maintains active. When the second object is presented there is bilateral activity of parietal and medial and ventrolateral prefrontal regions. We propose that this cortical regions form a distributed network which draws the information about the shape of an object, keeps it on-line, and is able to compare the memory trace of one object with another to decide if both are the same or not.

## **Agradecimientos**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Becario No: 406637

A la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM

Becario No. (número de cuenta): 302510058

A Erick Pasaye Alcaraz y Juan José Ortiz Retana de la Unidad de Resonancia Magnética por el apoyo técnico.

A la Mtra. Leonor Casanova de la Unidad de Enseñanza por todo el apoyo recibido.

A la Lic. Lourdes Lara Ayala de la Unidad de Videoconferencia.

Al Dr. Francisco Javier Valles Valenzuela de la Biblioteca.

## INDICE

Resumen.....	3
Summary.....	4
1. Introducción.....	7
2. Antecedentes.....	10
2.1 Sistema somatosensorial y la identificación de objetos.....	10
2.1.1 Áreas corticales para la representación de estímulos táctiles.....	12
2.2 Las representaciones somatosensoriales y memoria de trabajo.....	15
2.2.1 Tridimensionalidad.....	17
2.3 Trabajos con humanos.....	19
3. Justificación.....	23
4. Hipótesis.....	23
5. Objetivo general.....	23
5.1 Objetivos particulares.....	23
6. Métodos.....	25
6.1 Sujetos.....	25
6.1.1 Tareas de validación.....	25
6.1.2 Tarea con resonancia funcional.....	25
6.2 Tarea conductual.....	25
6.2.1 Objetos.....	29
6.4 Análisis de datos.....	30
6.4.1 Ejecución conductual.....	30
6.4.2 Adquisición de imágenes.....	31
6.4.3 Procesamiento de imágenes.....	31
7. Resultados.....	33

7.1 Datos conductuales.....	33
7.2 Actividad cerebral.....	35
8. Discusión.....	39
9. Conclusiones.....	47
10. Referencias.....	47
11. Anexo.....	55



## 1. Introducción

Reconocer objetos es fundamental para la supervivencia de los animales. Tenemos que ser capaces de identificar estímulos para manipularlos o distinguir entre aquellos que nos hacen daño de los que no. El sistema visual logra reconocer objetos en tan solo 200 milisegundos. El área que el cerebro destina al procesamiento visual es enorme. Se han identificado entre 30 y 40 regiones cerebrales dedicadas a la visión (Cadieu et al., 2007), lo que explica la sorprendente eficiencia del sistema visual para reconocer objetos (DiCarlo y Cox, 2007; DiCarlo et al., 2012). Sin embargo, la exploración del medio no se da únicamente con la visión. Con el sentido del tacto interactuamos de manera activa con el entorno. Los primates usamos las manos para poder manipular objetos. Somos capaces de mover los dedos para incrementar el área de contacto, recolectar información en el espacio y el tiempo e integrarlos en un percepto. No obstante, el reconocimiento de objetos con exploración activa se ha estudiado poco en el sistema somatosensorial.

En la literatura se pueden revisar investigaciones de la primera mitad del siglo XX que comparan la eficiencia entre la visión y el tacto en tareas de reconocimiento (Lederman, 1979; Lederman y Campbell, 1982). En estas investigaciones el tacto siempre califica bajo tanto en tiempo de reacción como en responder correctamente. Poco después un grupo de investigadores postuló que el problema estaba en la metodología (Klatzky et al., 1985). En los primeros experimentos a los que hago referencia se utilizaron estímulos poco cotidianos o incoherentes y el sentido de la vista siempre resultó ser más eficaz en el reconocimiento de patrones diferentes entre este tipo de estímulos, pero si al tacto se le otorga la oportunidad de explorar objetos conocidos su certeza en discriminar diferencias es tan buena como la de la vista (Klatzky et al., 1985). En estos trabajos se muestra que sin la ayuda de otro sistema sensorial, los humanos somos capaces de reconocer con el tacto 100 objetos comunes con una eficiencia del 96% y una media de tiempo de respuesta de menos de 3 segundos. También muestra que los

sujetos utilizan una variedad de dimensiones perceptuales (en promedio 2) como la textura, el tamaño y la forma para identificar los objetos.

El reconocimiento de objetos por medio del tacto se vuelve más importante para la sobrevivencia cuando se presentan patologías como la ceguera y la sordera. Con entrenamiento, las personas con ausencia de ambos sentidos pueden ser capaces de reconocer patrones espacio-temporales de manera casi tan fidedigna como el sistema auditivo (Tan et al., 1989).

Estudios de anatomía funcional del sistema nervioso también demostraron similitudes entre el tacto y la visión. Para la última década del siglo XX ya estaba descrito que el sistema somatosensorial está estructurado de manera similar al sistema visual. Los dos tienen cortezas primarias en donde existen mapas topográficos específicos de su modalidad perceptual (Blankenburg et al., 2003; Mishkin, 1979; Romani et al., 1982; Tusa et al., 1978). En estas cortezas primarias se localizan neuronas con campos receptivos delimitados espacialmente (Hubel y Wiesel, 1968; DiCarlo y Johnson, 1999; Sripathi et al., 2006; Kaas, 2012; ). Algunas de estas neuronas presentan sintonización ante ciertas características básicas de los estímulos como orientación, dirección de movimiento, frecuencia, etc (Ringach et al., 1973; Hsiao et al., 2002; Bensmaia et al., 2008). En los dos sistemas sensoriales existen cortezas jerárquicamente superiores en las que se va construyendo el percepto (Pasternak y Greenlee, 2005). Estas cortezas superiores se conectan con cortezas frontales y motoras para generar conductas (Romo y De Lafuente, 2012).

En el sistema visual se ha demostrado que en las cortezas de mayor jerarquía hay neuronas que responden ante estímulos específicos tan complejos como caras (Connor et al., 2007). El estudio del reconocimiento de objetos en el sistema somatosensorial ha sido limitado. La mayoría de los estímulos que se han estudiado han sido en condiciones de laboratorio muy controladas, con la mano fija y sin movimiento. Este tipo de estimulación deja a un lado el dinamismo de la

mano necesario para tomar objetos y manipularlos (Seitz et al., 1991; Haller y Hannaford, 2011).

Durante la exploración de un objeto, el tacto está expuesto a múltiples dimensiones perceptuales como temperatura, textura, tamaño, forma, incluso la posición de los dedos, la rotación de la muñeca, etc. De estas dimensiones, me interesa destacar la forma. Dependiendo de la forma de un objeto y su posición en el espacio, cambiamos la postura de la mano y los dedos para poder tomarlo. Es decir, somos capaces de distinguir un objeto tridimensional cuyo arreglo espacial es único e identificarlo con el tacto a pesar de que en cada exposición no se encuentre en la misma orientación. Esto sugiere que en algún lugar, el cerebro guarda una representación del objeto y después utiliza esa representación para reconocerlo o distinguirlo de otros. El objetivo de este trabajo es saber dónde se crea y se guarda la representación de la forma de un objeto tridimensional cuando se explora solamente con el tacto.

## **2. Antecedentes**

Para poder entender la percepción en el sentido del tacto es necesario hacer una revisión breve de la vía somatosensorial (Figura 1) y cómo procesa la información desde los mecanorreceptores en la piel hasta los centros integradores en la corteza cerebral.

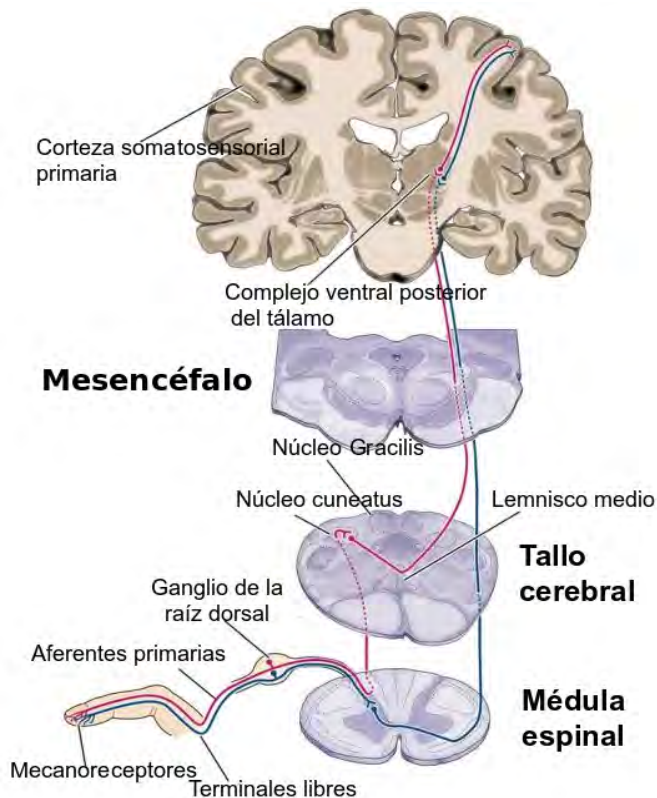
### ***2.1 Sistema somatosensorial y la identificación de objetos***

A la par que los estudios conductuales demostraban la fineza del tacto para reconocer patrones, la neurofisiología comenzó a describir lo complejo de las aferencias cutáneas, sus vías y los posibles centros integradores. Se demostró que existen cuatro tipos de aferentes periféricas que son selectivamente sensibles a diferentes aspectos de estimulación cutánea y que cada tipo de aferencia tiene un papel funcional diferente en la percepción táctil. A manera de resumen, las aferencias de adaptación lenta de tipo 1 (SA1) son las responsables de la percepción de la forma y textura en 2D, las fibras aferentes de adaptación rápida

(RA) de las vibraciones de baja frecuencia y movimiento a lo largo de la piel, las aferencias de Paccini (PC) de las vibraciones rápidas y las fibras de adaptación lenta de tipo 2 (SA2) del estiramiento de la piel (Johnson, 2001). Esta segregación de funciones aparentemente se pierde mientras la información viaja hacia la corteza cerebral y es reemplazada por una representación central que es integrativa (Peltier et al., 2007).

Aunque aún no se conoce bien como se reconocen objetos por medio del tacto, se ha propuesto que se da por medio de la integración de los inputs de las aferencias cutáneas con inputs de las aferencias propioceptivas de los músculos y las articulaciones (Berryman et al., 2006). Estos sistemas de aferencias trabajan conjuntamente para producir la representación central de los objetos que contiene la información de las características locales de los objetos y las propiedades globales como su forma o tamaño (Romo et al., 1999; Hsiao et al., 2002; Berryman et al., 2006; Fitzgerald et al., 2006a; Haller y Hannaford, 2011).

Los dos relevos sinápticos principales (Figura 1) que llevan la información táctil desde los receptores cutáneos hasta la corteza son los núcleos de las columnas dorsales y el núcleo ventro-postero-lateral del tálamo (VPL). Aunque existe poca evidencia de cómo éstas áreas codifican la información espacial de la forma, se sugiere que la convergencia sensorial a este nivel es mínimo. En los núcleos de las columnas dorsales existe una correspondencia estrecha entre los disparos neuronales y sus análogos cutáneos (Vickery et al., 1994). Esto sugiere que la información táctil es fielmente reproducida en las neuronas de los núcleos de las columnas dorsales. Tampoco se sabe cómo se representa la información en el núcleo VPL; sin embargo, aparentemente hay poca convergencia de información en las neuronas talámicas y en las neuronas de los núcleos de las columnas dorsales que tienen campos receptivos pequeños (Wang et al., 1995). Esto no quiere decir que éstas regiones no contribuyen al procesamiento somatosensorial, pero es posible que no tengan un papel significativo en la integración de la información recibida por los sistemas de aferencias cutáneas.

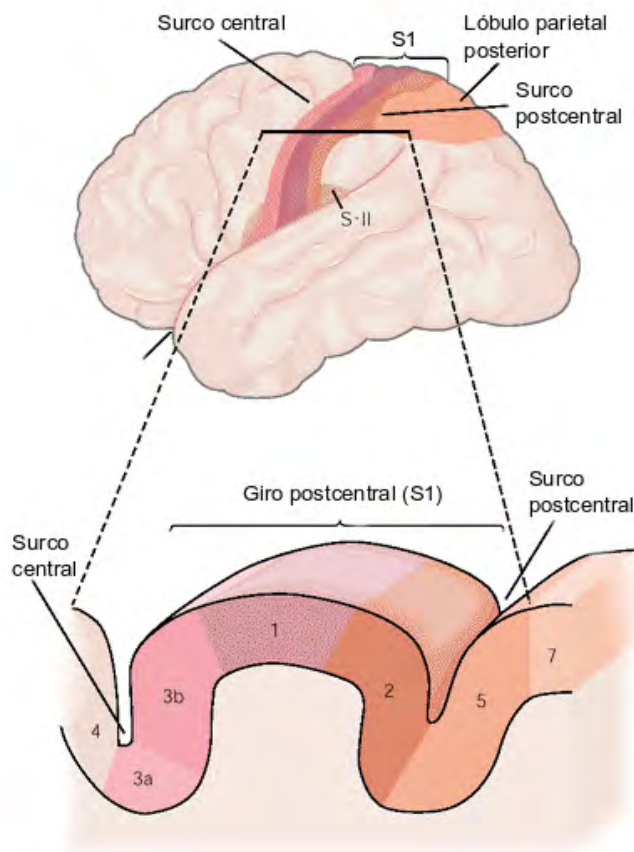


**Figura 1. Vía somatosensorial.** La sensación táctil y propioceptiva se transmite al tálamo por la vía de las columnas dorsales (línea roja). Las fibras que se originan en las aferentes primarias ascienden de manera ipsilateral por las columnas dorsales de la médula espinal hacia el tallo cerebral donde hacen un relevo en el núcleo cuneatus. Las neuronas de segundo orden del núcleo cuneatus mandan proyecciones que cruzan la línea media del tallo cerebral formando el lemnisco medio. Esta vía asciende hacia el núcleo ventro-posterolateral del tálamo (VPL). Los axones del VPL proyectan hacia la corteza somatosensorial primaria en el giro postcentral. La línea azul representa la vía de que se origina desde las terminales libres, que son los receptores que sensan dolor y temperatura. A pesar de que ascienden por una vía diferente (funículo anterolateral), también llegan a la corteza somatosensorial primaria.

### 2.1.1 Áreas corticales para la representación de estímulos táctiles

La corteza somatosensorial primaria (S1) está comprendida por las áreas de Brodmann (AB) 3a, 3b, 1 y 2 (Geyer et al., 1999; Dykes et al., 2013; Figura 2). Estas áreas han sido identificadas basándose en estudios citoarquitectónicos, mapas somatotópicos, diferencias entre las vías de propiocepción (AB 3a y 2) y de percepción cutánea (AB 3b y 1), estudios que muestran diferentes cambios conductuales después de lesionar estas áreas, y por numerosos estudios anatómicos en los que se describen diferentes patrones de aferencia y eferencias entre la corteza y estructuras subcorticales.

Los estudios con estimulación espacial de la forma de un objeto en la mano demuestran que existen diferencias entre las respuestas de las aferentes periféricas y las neuronas corticales. Las neuronas periféricas tienen campos receptivos excitatorios pequeños con diámetros de 2 – 4 mm (Woolf y Fitzgerald,



**Figura 2. Regiones de la corteza somatosensorial.** Arriba. Perspectiva lateral de de las tres divisiones de la corteza sensorial. La corteza somatosensorial primaria (S1) forma la parte más rostral del lóbulo parietal. Esta comprendida por el giro postcentral, comienza en el fondo del surco central y se extiende posteriormente a los surcos postcentral e intraparietal. El giro postcentral también se extiende dentro de la pared medial de los hemisferios hacia el giro del cíngulo. El lóbulo parietal posterior (áreas 5 y 7 de Brodmann) se encuentran inmediatamente posteriores a S1. La corteza somatosensorial primaria (S2) se localiza en el operculum parietal del surco lateral.]

Abajo. S1 se subdivide en cuatro regiones. En esta sección sagital se ilustran las relaciones espaciales entre éstas cuatro áreas con el área 5 del lóbulo parietal posterior. Los inputs sensoriales talámicos proyectan hacia S1, principalmente a las áreas 3a, y 3b, pero también a las áreas 1 y 2. Las áreas 3 a, y 3b se conectan con las áreas 1 y 2, todas proyectan hacia S2 y al lóbulo parietal posterior. Modificado de Kandel. 2001

1986) y proveen una representación neural isomórfica de la forma en 2D (Phillips et al., 1988). En contraste, el área 3b tiene campos receptivos más grandes y complejos. De manera clásica se dice que los campos receptivos del área 3b están confinados a un solo dedo, sin embargo, se ha demostrado que la respuesta está modulada por la entrada de información de dedos adyacentes (Thakur et al., 2006; Pei et al., 2009). Estos resultados sugieren que la integración de la información inicia muy temprano en el procesamiento cortical. La estructura de los campos receptivos de 3b es similar a las neuronas de la corteza visual primaria con muchas neuronas que responden selectivamente a características espaciales del estímulo como la orientación de una barra (Bensmaia et al., 2008). La orientación es una característica de los objetos que permite saber su posición y en el caso del sistema somatosensorial la información es de gran relevancia para determinar los movimientos de la mano necesarios para la manipulación (Bensmaia et al., 2008).

Los campos receptivos en el área 1 son más complejos y no se comprenden muy bien (Iwamura et al., 2010). Un campo receptivo clásico del área 1 abarca más de un dedo sugiriendo que su participación en la integración es mayor y que está jerárquicamente arriba del área 3b en el procesamiento de información. Muchas de las neuronas del área 1 son altamente sensibles al movimiento de los estímulos, lo que sugiere que ésta área está involucrada de manera importante en el procesamiento de la percepción del movimiento (Pei et al., 2008).

El área dos aparentemente se encuentra en el siguiente paso de procesamiento cortical debido a que sus campos receptivos son más grandes que los del área 1, algunos abarcando toda la mano (Iwamura y Tanaka, 1978; Carlson, 1981; Bodegård et al., 2001; Seelke et al., 2012). Las neuronas del área 2 están involucradas en la combinación de la información proveniente de los receptores cutáneos y propioceptivos relacionados con la forma tridimensional de los objetos (Iwamura y Tanaka, 1978). La idea de que el área 2 está relacionada con la percepción de la forma en tres dimensiones (3D) proviene de estudios con lesiones (Randolph, y Semmes, 1974), estudios anatómicos, estudios de neuroimagen en humanos (Stoeckel et al., 2003; Stoeckel y Weder, 2004; Peltier et al., 2007), y por estudios neurofisiológicos en primates no humanos. Los estudios anatómicos muestran que el área 2 recibe entradas cutáneas del área 3b y 1, y entradas propioceptivas a través del VPL y el área 3a. Las investigaciones con resonancia magnética funcional (fMRI) muestran que el área 2 se activa al estimular receptores cutáneos y propioceptivos (Catherine et al., 2004). Con estudios neurofisiológicos se mostró que ésta región responde selectivamente cuando los primates toman objetos que varían en forma (Iwamura y Tanaka, 1978; Bodegård et al., 2001).

La información anatómica sugiere que la percepción táctil va más allá de S1 a lo largo de dos vías; una vía dorsal que va a las áreas 5 y 7, y una vía ventral que proyecta de S1 a la corteza somatosensorial secundaria (S2). Las neuronas en la vía dorsal aparentemente tienen un papel en la integración multisensorial y en la

atención dirigida pero no en la información de la forma del objeto (Murray y Mishkin, 1984; Goodale et al., 2004). En particular, las áreas 5 y 7 interactúan con las áreas motoras y son parte del sistema del “como” que determina las modificaciones necesarias de la postura de la mano para tomar diferentes objetos. Estudios con neuroimagen en humanos sugieren que un área en el surco parietal posteromedial es de gran relevancia para la fineza espacial del tacto y la percepción de los objetos (Kitada et al., 2006).

En primates no humanos la vía ventral viaja desde las cuatro áreas de S1 (Figura 2) hacia S2. Las neuronas en S2 tienen campos receptivos tanto grandes como pequeños y responden a estímulos más complejos que las neuronas en S1 con muchas neuronas que responden a estímulos de receptores cutáneos y propioceptivos (Fitzgerald et al., 2006a). Los campos receptivos varían mucho en tamaño con neuronas que tienen campos receptivos que abarcan una amplia porción de la mano contralateral y la mayoría de las neuronas de S2 (aproximadamente 90%) presentan una respuesta bilateral (Fitzgerald et al., 2004). También se ha mostrado la existencia de campos receptivos que exhiben actividad preferencial hacia alguna orientación (Fitzgerald et al., 2006b). Se ha propuesto que la estructura de los campos receptivos en S2 son la base para el reconocimiento de objetos por medio del tacto pero no se ha demostrado todavía (Romo et al., 2002; Fitzgerald et al., 2004; Berryman et al., 2006; Pei, et al., 2011).

## ***2.2 Las representaciones somatosensoriales y memoria de trabajo***

La información que entra por los mecanorreceptores se transforma en actividad neuronal y el cerebro la interpreta para formar percepciones y tomar decisiones sobre el ambiente (Romo et al., 2002). Si la actividad neuronal provocada por la estimulación se mantiene en la memoria puede ser interpretada como una representación del estímulo (Pasternak y Greenlee, 2005). Si se presenta otro objeto y la actividad neuronal provocada por este empata con la representación del primero, este segundo objeto se reconoce con la misma identidad que el



anterior. Por el contrario, si ambas informaciones son diferentes entonces se interpretan como dos objetos distintos (Hernández et al., 2010) . Se ha explorado la formación de la representación, la memoria y la comparación con una tarea de discriminación táctil (Mountcastle y Romo, 1990; Romo et al., 2002; Romo y Salinas, 2003). Esta tarea se puede definir experimentalmente como una tarea de decisión forzada entre dos opciones. Básicamente se presentan dos estímulos separados por un periodo de memoria y después de la presentación del segundo estímulo se requiere que los sujetos decidan si los estímulos fueron iguales o diferentes. Se han registrado neuronas de áreas de procesamiento somatosensorial en monos entrenados para discriminar entre dos frecuencias vibratorias aplicadas en la punta de los dedos. Los monos respondían presionando un botón si la segunda frecuencia de estimulación que recibieron fue de mayor o menor frecuencia. En estos registros se observó que la única estructura que mantienen la información de la estimulación durante la memoria de trabajo fue la corteza prefrontal (PFC) y por lo tanto se sugiere que mantiene una representación de la vibración. Hernández et al. (2002), demuestra que S2, así como otras regiones frontales comúnmente relacionadas con la planeación motora son capaces de recuperar la información de la vibración de la primer y segunda frecuencia. Por otro lado, sólo hay actividad neuronal en S1 durante la estimulación.

Estos trabajos demuestran que en las tareas de discriminación de estímulos vibrotáctiles, las regiones primarias extraen la información relevante de los estímulos para formar representaciones. Estas representaciones se mantienen en regiones prefrontales y la representación del primer objeto se compara con la del segundo a lo largo de la vía somatosensorial, incluidas áreas premotoras (De Lafuente y Romo, 2006; Hernández et al., 2010). Es a través de las representaciones que el cerebro compara la información de la memoria con la que se encuentra en ese momento para decidir si lo que los sistemas están sensando es igual o diferente.

### **2.2.1 Tridimensionalidad**

La mayoría de las tareas de reconocimiento de estímulos táctiles sólo utilizan una modalidad perceptual como frecuencia de vibración, rugosidad, presión, etc. La ventaja de estos experimentos es que son muy controlados. En las tareas diseñadas por Romo (por ejemplo Romo et al., 2002) la mano del mono se fija para evitar movimiento voluntario y estar seguro de que la actividad neuronal que se registra sea por la estimulación o el procesamiento cognitivo. El problema que tienen estos experimentos unidimensionales es que son poco naturalistas. En la vida libre podemos interactuar con objetos multidimensionales. Para lograrlo tenemos que cambiar la postura de la mano para tomar un objeto dependiendo de la posición en la que se encuentre (Seitz et al., 1991). Al explorar estímulos con la mano podemos rotarlos cambiando los puntos de contacto que el objeto ejerce sobre la piel. Es decir, la interacción entre los objetos y el sistema táctil es extremadamente variable y ruidosa, pero aún así somos capaces de extraer información relevante para reconocer objetos.

En un laboratorio los estímulos que tienen más de una dimensión son más difíciles de estudiar que los estímulos unidimensionales. El explorar un objeto tridimensional con el tacto implica que por lo menos los dedos tengan libertad de movimiento para poder adoptar la postura adecuada a la forma del objeto. Esto quiere decir que para que podamos tomar un objeto tridimensional con las manos e identificarlo es necesario integrar la información proveniente de receptores cutáneos y propioceptores de toda la mano (Seitz et al., 1991; Zhou y Fuster, 1996; Bodegård et al., 2001; Bohlhalter et al., 2002; Stoeckel et al., 2003; Kitada et al., 2006)

Se han grabado a sujetos humanos y a primates no humanos en tareas de exploración táctil con objetos tridimensionales con el objetivo de ver cuáles son los movimientos de la mano más comunes para manipular objetos. Estos estudios muestran que los primates utilizamos preferentemente los dedos pulgar e índice para explorar un objeto (Seitz et al., 1991). También describieron que previo al

contacto con el objeto, la mano adopta la postura necesaria para tomarlo (Wingens et al., 2003).

Con técnicas de neuroimagen como la tomografía por emisión de positrones se observó que el metabolismo de S2 aumenta cuando los sujetos exploran de manera activa un objeto tridimensional (Seitz et al., 1991). Las propiedades de las neuronas de S2 no se han sido tan estudiadas como las de S1, pero se ha demostrado que sus campos receptivos abarcan más de un dedo y que pueden estar sintonizadas a barras de orientación (Fitzgerald et al., 2004, 2006a, 2006b). Estas características de S2 pueden estar contribuyendo a que tenga una mejor representación de la información de los objetos cuando su superficie hace contacto con la piel en diferentes puntos (Hsiao, 2008). El problema es que no se ha estudiado su participación en el mantenimiento de la información en la memoria de la forma tridimensional de un objeto.

La mano tiene más de 20 grados de libertad de movimiento (Hashimoto et al., 2011), por lo que su dinámica al explorar objetos es mucho mayor que la de los ojos que sólo tienen 3 (Seung, 1996). Todas estas posibles posiciones de la mano, junto con la enorme cantidad de mecanorreceptores en diferentes puntos de contacto con los objetos en determinado tiempo y espacio, es información que se tiene que integrar. Se piensa que en las regiones corticales que se encuentran arriba en la jerarquía del procesamiento somatosensorial, como las áreas 5 y 7 de Brodmann, localizadas en el lóbulo parietal se producen representaciones más abstractas de los objetos que no sean sólo barras de bordes (Binkofski et al., 1999; Stoeckel et al., 2003; Pasternak y Greenlee, 2005). Se ha observado que en éstas áreas hay neuronas que responden de manera específica ante la presencia de un objeto determinado (un cubo o una esfera) antes siquiera de hacer contacto con el objeto (Gardner et al., 2002). La especificidad de las neuronas que los autores encontraron hace sentido si se enmarca en la descripción de que las regiones parietales 5 y 7 tienen una estrecha comunicación con regiones motoras para adoptar la configuración necesaria de la mano para tomar un objeto (Hsiao,

2008). Hasta el momento no se ha demostrado que estas áreas participen en la representación táctil o en la memoria de trabajo.

La idea de que la percepción de un objeto se vaya construyendo en una vía cortical, viene de las investigaciones en el sistema visual (DiCarlo et al., 2012). La información desde la cual se va construyendo una imagen es en la corteza visual primaria (V1) ubicada en los labios de la cisura calcarina del lóbulo occipital. A partir de aquí la información visual que inicia con elementos muy básicos (como barras de orientación) se va transformando en elementos más abstractos en los siguientes nodos de procesamiento. En los últimos nodos, como en la corteza inferotemporal las neuronas responden preferentemente a estímulos tan complejos como caras (Connor et al., 2007). En el sistema somatosensorial se ha comenzado a describir el orden de la jerarquía, pero no se han estudiado percepciones tan abstractas (De Lafuente y Romo, 2006). A pesar de las similitudes entre las cortezas somatosensoriales y visuales, es posible que el procesamiento sea diferente. Por ejemplo, no se sabe si un objeto se representa de manera difusa o en regiones específicas.

### ***2.3 Trabajos con humanos***

El estudio de sujetos que han perdido la capacidad de reconocer objetos por medio del tacto a causa de lesiones, ha sido de gran relevancia en el avance de la neuroanatomía asociada a este proceso. Hay pacientes que son incapaces de reconocer con el tacto objetos cotidianos a pesar de que la vía sensorial permanece intacta. Imágenes de resonancia magnética han revelado que estos pacientes tienen daño en regiones parietales (Reed et al., 1996; Bohlhalter et al., 2002; Hömke et al., 2009). Sin embargo, una crítica muy común hacia los trabajos que sacan conclusiones a partir de lesiones, es que generalmente la lesión abarca más de una región cerebral. Lo que no solamente se traduce en una pérdida de funciones difusa, sino que también imposibilita relacionar de manera detallada áreas cerebrales con alguna función. Por lo tanto, hacer investigación con sujetos sanos es de gran relevancia.

Para lograrlo, se han utilizado técnicas de neuroimagen como resonancia magnética funcional. Esta técnica es muy útil para estudiar cognición en humanos porque se puede medir la actividad cerebral mientras se realiza una tarea. Además, se pueden analizar por separado la actividad asociada a cada una de las fases de la tarea de discriminación (muestra, memoria y comparación. Otras técnicas de neuroimagen como PET no permiten éste análisis).

La resonancia magnética funcional mide la señal dependiente del nivel de oxígeno en la sangre (señal BOLD por sus siglas en inglés). La idea atrás de la señal BOLD es muy sencilla. Al realizar una tarea, por ejemplo mover un dedo, las neuronas de la corteza motora aumentan su tasa de disparo. Esto implica un aumento en su metabolismo. Para satisfacer las demandas metabólicas se incrementa el flujo sanguíneo de manera local. Esto provoca un aumento de sangre oxigenada en las áreas relacionadas con la tarea que se esté llevando a cabo. El aumento de oxígeno favorece un aumento de la señal de manera local que recibe el escaner de resonancia por sus propiedades paramagnéticas, por lo que se puede localizar anatómicamente la actividad cerebral asociada a la tarea.

Stoeckel et al. (2003), utilizó fMRI para estudiar una tarea de discriminación táctil en sujetos sanos. La tarea consistió en decir si dos paralelepípedos eran diferentes o no en su eje mayor explorandolos únicamente con la mano derecha. Sus resultados muestran que cuando los sujetos exploran un objeto hay actividad en el surco intraparietal, cortezas premotoras, cortezas prefrontales y la corteza visual primaria. Cuando el objeto se retira y los sujetos tienen que mantener la información del objeto en la memoria de trabajo, las zonas que permanecen activas son cortezas prefrontales, S2 y el lóbulo parietal posterior derecho. Al momento de comparar la traza de memoria del primer objeto con la información del segundo, se activan cortezas prefrontales, el giro fusiforme y el surco intraparietal izquierdo.

Estos resultados son coherentes con la idea de que existe un flujo de información entre cortezas somatosensoriales y otras áreas corticales para formar y comparar representaciones. La activación de regiones involucradas en el procesamiento visual como la corteza visual primaria y el giro fusiforme resalta. Los sujetos tuvieron los ojos vendados en todo momento por lo que es posible que la activación de éstas áreas sea porque los sujetos estén utilizando como estrategia la imaginación visual.

Algo parecido a lo descrito anteriormente se ha observado en un estudio con fMRI en el que a los sujetos se les pidió leer palabras que involucran movimiento somático (como correr). Este trabajo sugiere que con este tipo de palabras no sólo se activan áreas de lenguaje sino que también se activan regiones motoras (Hauk, et al, 2004). De esta manera, es posible que durante el reconocimiento de objetos conocidos se activen áreas de lenguaje y que la memoria de trabajo en una tarea de comparación se vea facilitada por estrategias alternativas. Por lo tanto es necesaria una tarea en la que se utilicen objetos sin significado o asociación conceptual para tratar de observar lo más astringente posible la percepción activa de los objetos, así como los procesos de memoria de trabajo que utiliza.

Cuando se exploran objetos con el tacto la información que recibe y procesa el sistema nervioso es sorprendentemente variada y dinámica. De un sólo objeto se puede saber la temperatura, el tamaño, la orientación, la textura, la forma, dureza, etc. Toda esa información llega al cerebro por vías diferentes. El cerebro la integra y puede tomar decisiones sobre el objeto. De las dimensiones perceptuales, la forma ha adquirido particular interés. Podemos identificar a un objeto por su forma independientemente de la posición en la que se encuentre. Esto quiere decir que en algún lado del cerebro, hay una representación estable de los objetos. Se ha discutido mucho acerca de qué áreas del cerebro son capaces de codificar y almacenar esa representación estable. Por ejemplo, los registros neuronales en primates no humanos indican que las neuronas de la corteza somatosensorial secundaria podrían estar involucradas en la codificación de la forma ya que sus

neuronas tienen campos receptivos que abarcan más de un dedo, lo que significa que son capaces de integrar la información. También, los trabajos con monos sugieren que la corteza prefrontal es indispensable para mantener la información en la memoria de trabajo de un estímulo táctil. Sin embargo, esto se ha observado en estímulo vibrotáctiles, no en la forma de los objetos.

Por otro lado, el trabajo con humanos destaca regiones parietales para el procesamiento táctil de la forma. Los pacientes con lesión en regiones parietales tienen asociada un síndrome conocido como agnosia táctil, que es la incapacidad de reconocer objetos con el tacto. Además, investigaciones con sujetos sanos en los que se tiene que discriminar el tamaño de dos estímulos, apoyan lo observado con los pacientes con agnosia táctil, y a su vez son consistentes con los resultados con experimentos con otros primates al mostrar que hay actividad prefrontal en la memoria de trabajo.

En esta tesis, se utilizó la resonancia magnética funcional para ampliar el conocimiento sobre los sustratos cerebrales involucrados en procesos perceptuales y cognoscitivos de la representación de la forma de un objeto. Se diseñó una tarea de discriminación con objetos no conocidos por los participantes. Estos objetos tienen los mismos elementos básicos, pero varían en su arreglo espacial, es decir tienen diferente forma. Además, se diseñó una segunda tarea de discriminación que sirvió como tarea control. Esta tarea consistió en discriminar dos objetos esféricos con diferente temperatura. Esta segunda tarea, es de gran relevancia porque no sólo permite aislar los componentes perceptuales de los sensoriales y los motores, sino también los cognoscitivos de memoria trabajo y comparación y decisión. En la literatura revisada sólo utilizan tareas control para los componentes sensoriales y motores. Con este diseño experimental esperamos aislar aquellas áreas del cerebro que participan en formar y mantener la representación de la forma de un objeto cuando se explora con el tacto.

### **3. Justificación**

El reconocimiento de objetos es un problema fundamental en las neurociencias. No se ha podido resolver en el sistema visual y en el sistema somatosensorial apenas se empieza a estudiar. Este trabajo aporta información valiosa acerca de las regiones cerebrales que participan en el reconocimiento de un objeto cuando se explora libremente con las manos. Las tareas de libre exploración aportan información de gran relevancia por ser más cercanas a lo que ocurre en la naturaleza. Para lograrlo utilizamos resonancia magnética funcional, una técnica que permite medir la actividad cerebral a lo largo del tiempo y localizarla en imágenes del cerebro. Si se logran comprender los procesos con los que opera el sistema nervioso para reconocer objetos se pueden mejorar desde los programas de rehabilitación para síndromes como la agnosia táctil, pasando por hacer prótesis más funcionales, hasta mejorar la inteligencia artificial.

### **4. Hipótesis**

Hay estructuras que se especializan en la discriminación táctil de la forma de un objeto tridimensional.

### **5. Objetivo general**

Identificar las áreas cerebrales involucradas en la codificación, mantenimiento y comparación de objetos tridimensionales cuando se exploran con el tacto.

#### **5.1 Objetivos particulares**

1. *Diseñar una tarea de discriminación táctil con objetos no cotidianos.* Para poder lograr el objetivo se necesita una tarea táctil en la que los sujetos necesiten procesar información sobre la forma de objetos tridimensionales. Las tareas de discriminación consisten en tres fases: exploración de un estímulo, mantenimiento de la información del estímulo en un periodo de demora, y la presentación de un segundo estímulo igual o diferente al



primero. Este diseño es ideal para estudiar cuáles son las áreas que el cerebro utiliza para procesar la forma de un objeto al explorarlo con el tacto.

2. *Diseñar una tarea control.* El diseño de la tarea control es crucial para cumplir el objetivo porque gracias a la comparación entre la tarea experimental y la tarea control se puede aislar la actividad cerebral correspondiente a cada una de las fases de la tarea de discriminación: codificación, mantenimiento y comparación.
3. *Realizar pruebas de validación de las tareas de discriminación.* Con las pruebas de validación se asegura que los sujetos pueden realizar bien las tareas de discriminación (mínimo 75 % de respuestas correctas). Si no logran un buen desempeño es posible que los sujetos no estén realizando un buen procesamiento de información y los resultados no serían concluyentes para los objetivos planteados.
4. *Realizar las tareas de discriminación en una sesión de resonancia magnética funcional.* Para lograr el objetivo general se requiere localizar anatómicamente los procesos cognitivos requeridos para la discriminación de un objeto. La resonancia funcional es idónea para cumplirlo ya que permite medir la actividad cerebral asociada a un evento, se pueden obtener imágenes del cerebro que indican dónde se está llevando a cabo esa actividad, y además es posible comparar estadísticamente la actividad de dos tareas. Con estos análisis se puede aislar la actividad asociada al procesamiento de la forma en cada una de las fases de la tarea de discriminación.

## **6. Métodos**

### **6.1 Sujetos**

#### **6.1.1 Tareas de validación**

En las tareas de validación participaron 8 sujetos con un rango de edad de 24 – 28 años.

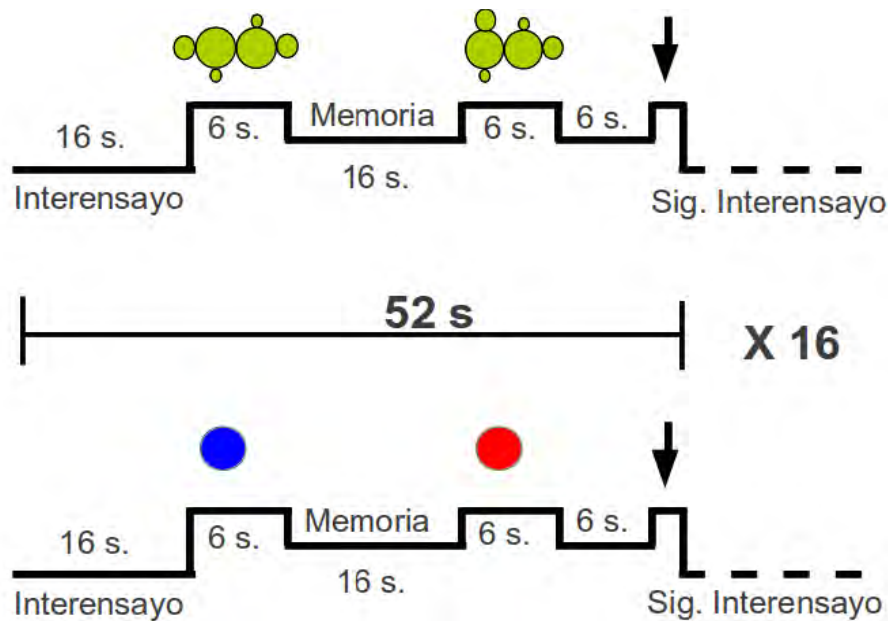
#### **6.1.2 Tarea con resonancia funcional**

En las sesiones de resonancia funcional participaron 19 sujetos con un rango de edad de 22 – 29 años. Previo al experimento los sujetos firmaron un consentimiento informado en el que se les explica brevemente en qué consiste la resonancia magnética, los objetivos de la investigación y las restricciones para entrar al cuarto del magneto. Del análisis de datos se eliminaron cuatro por obtener menos del 75% de respuestas correctas y por exceso de movimiento de la cabeza durante la sesión de resonancia. Al final quedaron 15 sujetos (7 mujeres, 8 hombres).

### **6.2 Tarea conductual**

El objetivo genreal del proyecto fue identificar las áreas que procesan información táctil sobre la forma de objetos tridimensionales. Para lograrlo se utilizó la resonancia magnética funcional para medir y localizar la actividad cerebral.

Se diseñaron dos tareas de discriminación (Figura 3). La primera con el objetivo de tener una tarea con la que se pueda estudiar la actividad cortical mientras los sujetos exploran la forma de un objeto. La segunda fue una tarea control necesaria para contrastar los procesos motores y cognoscitivos inespecíficos. Las activaciones inespecíficas son provocadas por la entrada sensorial en los receptores cutáneos que responden a cualquier tipo de estimulación en la piel, así como los propioceptores que responden durante el movimiento de la mano para manipular los objetos. Esta información viaja hacia las áreas de procesamiento primario de información, en donde no se ha visto que haya integración de la



**Figura 3. Diseño de las tareas conductuales.** Arriba se esquematiza la tarea de discriminación de forma. La tarea consistió en la presentación de un objeto (6 s), seguido de un periodo de memoria (16 s). Después se presentó un segundo objeto (6 s), al terminal la exploración del segundo objeto hubo un periodo de demora (6 s) antes de que los sujetos emitieran su respuesta (flecha negra). Los sujetos tenían que responder si el primero objeto fue igual o diferente al segundo. A cada ensayo fue seguido de un interensayo (16 s).

En medio se muestra una línea que marca el tiempo total que dura un ensayo. En las sesiones de resonancia se realizaron 16 ensayos. Para las tareas de validación se realizaron 60 ensayos.

Abajo se esquematiza la tarea de discriminación de temperatura. Esta tarea consistió en las mismas fases que la tarea de forma, pero los sujetos tenían que discriminar entre dos temperaturas. Esta tarea sirvió como tarea control para contrastarla contra la tarea de forma y eliminar la actividad no específica a la forma de los objetos.

información (por ejemplo, S1 y M1). Con este tipo de análisis se espera aislar la actividad cortical que procesa información relevante para la tarea de forma de la actividad de las áreas de procesamiento primario.

En las tareas de discriminación se presentaron dos objetos separados por un periodo de memoria y los sujetos respondieron si los objetos fueron iguales o diferentes (Figura 3). En la primera tarea se les pidió a los sujetos discriminar la forma de un objeto. En la segunda, los sujetos diferenciaron entre la temperatura

de dos esferas. Las dos tareas tienen las mismas fases y se validaron previo a las sesiones de resonancia funcional. La validación consistió en probar que los sujetos son capaces de realizarlas tareas por arriba del azar (75% de respuestas correctas).

En la tarea de reconocimiento de forma, los sujetos exploraron de manera secuencial dos objetos con variantes en su configuración tridimensional (ver p. 30). Cada objeto se presentó durante 6 s y el intervalo de memoria fue de 16 segundos. Después de la exploración del segundo objeto, hubo un periodo de demora a la respuesta de 6 s. Se les indicó a los sujetos cuando responder mediante un tono. Después del tono los sujetos tuvieron 2 s para emitir su respuesta. Si los sujetos tardaban más de dos segundos en responder la respuesta se contaba como error. Se incluyó un tiempo de interensayo de 16 s. Los tiempos de exploración, demora y comparación se eligieron porque son suficientes para que los participantes obtengan mínimo 75% de respuestas correctas. El periodo de demora a la respuesta (6 s) sirvió para separar el procesamiento de información requerido para las tareas y el componente motor de apretar un botón para responder. El tiempo de 2 s que se les dio a los sujetos para responder, se eligió por ser suficiente para que los sujetos emitieran su respuesta. El interensayo se determinó en 16 s para que la señal BOLD, que es la señal que recibe el escaner de resonancia, pudiera regresar a niveles basales y la actividad de un ensayo no se traslapara con el siguiente.

La tarea control fue una tarea de discriminación de temperatura que tuvo exactamente los mismos elementos que la tarea de forma, sólo que los sujetos tenían que distinguir entre la temperatura de dos objetos esféricos. Fueron hechos con el mismo material y con el mismo peso que los objetos utilizados para la discriminación de la forma. Por lo tanto, en este caso la única variable fue la temperatura. Las temperaturas que se utilizaron fueron 22 °C y 24 °C. Con estas temperaturas los sujetos obtienen 75% de respuestas correctas mínimo.

Los sujetos tuvieron los ojos vendados mientras realizaban las tareas. Exploraron los objetos con la mano derecha y emitieron su respuesta con la mano izquierda presionando uno de dos botones. Los pares de objetos fueron ordenados de manera pseudo-aleatoria de manera que hubiera el mismo número de ensayos con objetos iguales que con objetos diferentes.

El movimiento de las manos de los sujetos no fue restringida, por lo que tenían la libertad de manipular el objeto cómo ellos desearan. La única condición fue que mantuvieran los dedos moviéndose durante los 6 segundos de la exploración de los objetos.

Las sesiones de validación se realizaron en un cuarto con luz y temperatura controlada. Se les pidió a los sujetos sentarse en una silla con una mesa en frente sobre la que apoyaron su mano derecha con la palma hacia arriba y la izquierda sobre un teclado de computadora con el que emitieron su respuesta. Se les vendaron los ojos y se les colocaron audífonos para que recibieran la clave auditiva que indicaba el momento de la respuesta. El experimentador entró al cuarto con el sujeto para presentar y retirar los objetos. Los objetos se presentaron en posiciones aleatorias. El experimentador recibió claves visuales de cuando presentar o retirar los objetos en un monitor de computadora. Las respuestas de los sujetos fueron registradas y analizadas con MATLAB (MATLAB 2011b, The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts). Se realizaron 60 ensayos de cada tarea por sujeto. Cada tarea se realizó en dos días diferentes. A los sujetos se les permitió descansar 5 minutos después de cada 20 ensayos. La mitad de lo sujetos inició con la tarea de discriminación de forma y la mitad con discriminación de temperatura. Estas tareas de validación se realizaron previo a las sesiones de resonancia con el objetivo de saber que los sujetos son capaces de resolver la tarea bajo el diseño descrito.

Para las sesiones de resonancia funcional, a otro grupo de sujetos se les pidió que leyeran y firmaran una carta de consentimiento informado y una hoja de seguridad

con todas las restricciones para entrar al cuarto de escaneo. En el escáner los sujetos se recostaron en posición supina con la cabeza inmovilizada, con los ojos vendados y con audífonos. El experimentador entró al cuarto de escaneo para presentar o retirar los objetos. El experimentador recibió instrucciones de cuando presentar o retirar los objetos mediante claves visuales proyectadas en un monitor ubicado fuera del cuarto de escaneo, pero visible a través de una ventanilla. Las claves visuales fueron sincronizadas con el escáner. Las respuestas de los sujetos fueron registradas con una botonera nordicneuronal y analizadas en MATLAB.

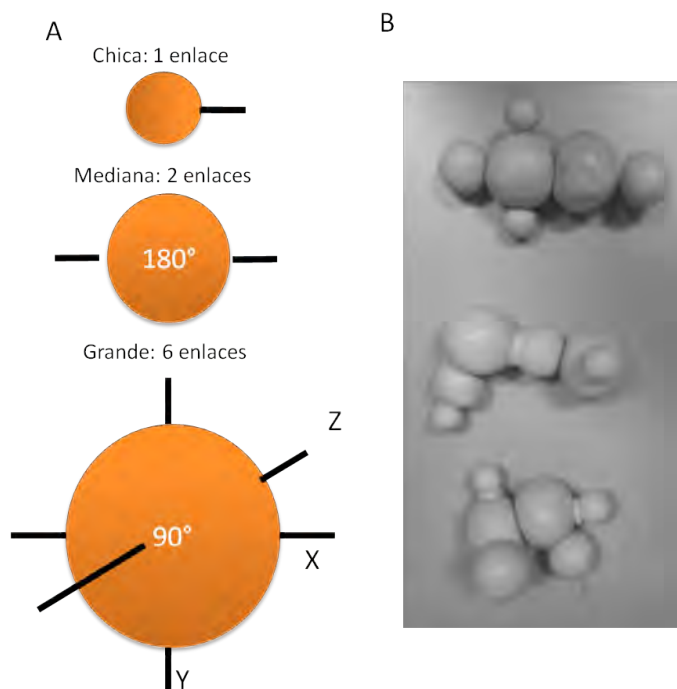
Se realizaron dos corridas de resonancia funcional, una para el reconocimiento de forma y otra para el de temperatura. Entre cada corrida se permitió descansar a los sujetos durante 5 min dentro del escáner. En cada corrida se presentaron 32 objetos de manera que se realizaron 16 discriminaciones. Los sujetos permanecieron en el escáner entre las corridas. La mitad de los sujetos inició con la discriminación de forma, y la mitad con discriminación de temperatura.

### **6.2.1 Objetos**

Se crearon 12 objetos con plastilina epóxica Klipton – Plast® (Figura 4). Cada objeto está constituido por seis esferas de tres tamaños diferentes: dos chicas ( $r = 0.75$  cm;  $m = 4$  g), dos medianas ( $r = 1.25$  cm;  $m = 18$  g) y dos grandes ( $r = 1.75$  cm;  $m = 50$  g). El ensamblaje de cada objeto siguió tres reglas:

1. Las esferas chicas sólo pueden tener un enlace.
2. Las esferas medianas pueden tener dos enlaces con  $180^\circ$  de distancia entre ellos.
3. Las esferas grandes pueden tener seis enlaces con ángulos de  $90^\circ$ .

Tomando en cuenta las reglas anteriores, cada objeto se creó al azar con un algoritmo escrito en MATLAB. De esta manera todos los objetos están constituidos por el mismo material, el mismo número de elementos (6 esferas), el mismo peso (144 g), pero con distinto arreglo tridimensional.



**figura 4. Objetos diseñados para la tarea de discriminación de forma.**

A) Para la elaboración de los objetos se modelaron con plastilina epóxica 6 esferas de 3 diferentes tamaños (chica, mediana y grande). Se ensamblaron al azar. Como restricción cada tipo de esfera tiene diferente número de enlaces con las demás. Las chicas sólo tienen un enlace, las medianas pueden tener 2 enlaces con  $180^\circ$  de distancia entre ellos y las grandes pueden formar 6 enlaces en ángulos de  $90^\circ$ . De esta manera todos los objetos tienen los mismos elementos, pero con diferente arreglo espacial.

(B) Fotografía de 3 objetos de 12 en total, elaborados al azar siguiendo las reglas de enlaces descritos en A.

Para la tarea de discriminación de temperatura se modelaron dos esferas con la misma plastilina epóxica que los objetos para la tarea de forma, con un peso de 144 g (mismo que los objetos anteriores). Se calentaron a dos temperaturas mediante contenedores térmicos de unicel con botellas llenas de agua calentada a dos diferentes temperaturas ( $22$  y  $24^\circ\text{C}$ ). Previo a los experimentos, se dejaron los objetos dentro de los contenedores durante una hora. Se eligió este método por la compatibilidad con el escáner de resonancia.

## 6.4 Análisis de datos

### 6.4.1 Ejecución conductual

Se grabaron las respuestas de los sujetos con un programa hecho en MATLAB. En el caso de las sesiones de resonancia funcional, el programa fue sincronizado con el escáner y la botonera que los sujetos utilizaron para responder. Se sacó el porcentaje de respuestas correctas para cada sujeto en cada una de las tareas. En caso de que tuvieran menos del 75% de respuestas correctas en cualquiera de las tareas se eliminaban del análisis. Se utilizó la prueba Z de dos vías para

proporciones de dos poblaciones para saber si hay diferencias significativas entre los ensayos con pares de estímulos iguales y diferentes. Con la misma prueba se comparó el número de veces que los sujetos contestaron igual o diferente. Estas comparaciones se hicieron para saber si hay algún sesgo conductual.

#### **6.4.2 Adquisición de imágenes**

El registro funcional se realizó en un instrumento Philips Achieva TX (Best The Netherlands) de 3.0 T en la Unidad de Resonancia Magnética del Instituto de Neurobiología, UNAM. Se utilizó una antena para cráneo de 32 canales. Las imágenes funcionales se obtuvieron siguiendo una secuencia EPI-GRE, con un tiempo de repetición (TR) = 2 s, tiempo de eco (TE) = 27 ms, cortes en Z (axiales) de 3.5 mm de espesor, lo que resultó en volúmenes con una resolución espacial de voxel de 2 mm x 2 mm x 3.5 mm.

Además del protocolo funcional se adquirieron imágenes de alta resolución con contraste T1 utilizando una secuencia 3D-SPGR con una resolución por voxel de 1 mm x 1 mm x 1 mm.

#### **6.4.3 Procesamiento de imágenes**

Para analizar los datos funcionales se utilizó FEAT (FMRI Expert Analysis Tool) Versión 5.98, parte de FSL (FMRIB's Software Library, [www.fmrib.ox.ac.uk/fsl](http://www.fmrib.ox.ac.uk/fsl)). Para corregir movimientos de la cabeza los volúmenes funcionales se realinearon espacialmente con el primer volumen de cada sesión. Esto da como resultado un volumen funcional promedio por sujeto. Para el análisis inter-sujetos, los volúmenes funcionales promedio y los volúmenes estructurales de cada sujeto se normalizaron y registraron en el atlas MNI152. El atlas MNI152 es un cerebro estándar disponible en FSL. Finalmente, los datos funcionales se suavizaron con un filtro gaussiano isotrópico (5 mm de anchura total a la mitad del máximo, FWHM por sus siglas en inglés). El filtro sirve para compensar por la variabilidad residual después de la normalización espacial (registro al cerebro estándar). El suavizado también favorece el uso de la teoría de campos aleatorios para los



subsecuentes análisis estadísticos. Esta teoría dice que los falsos positivos están distribuidos en las imágenes al azar, por lo que si hay activaciones que se presentan en racimos o clusters hay más probabilidad de que no sean falsos positivos. Las imágenes fueron umbralizadas usando clusters determinados para una  $Z > 2.3$  y un umbral de significancia de clusters (corregidos) de  $p = 0.05$  (Worsley, 2001). Las coordenadas que se reportan son coordenadas en voxeles del atlas MNI152.

Los datos funcionales se analizaron con un modelo de efectos mixtos. Este modelo da cuenta de la variabilidad intra e inter sujetos que permite inferencias sobre la población. Cada una de las fases de las tareas de discriminación (presentación del primer objeto, memoria y comparación) se analizaron por separado. Primero se sacó la diferencia de activación de cada fase con respecto a la línea base (interensayo). Esto da un panorama general de qué áreas del cerebro se activan durante la tarea. Para obtener las áreas involucradas en el procesamiento de la forma de un objeto, se contrastó cada fase de la tarea de forma contra cada fase de la tarea de temperatura. El contraste entre el primer objeto de forma contra el primer objeto de temperatura ( $ob1 > t1$ ) permite descartar componentes sensoriomotores y cognoscitivos presentes en la exploración de los objetos de ambas condiciones, y por lo tanto aislar aquellos involucrados en la codificación de la forma de los objetos.

El contraste memoria de forma  $>$  memoria de temperatura, indica qué áreas relacionadas con la tarea de forma mantienen su actividad durante el periodo de memoria. Además se dividió y analizó el periodo de memoria (16 s) en dos bloques de 8 s cada uno, para saber si hay diferencias en el tiempo de las áreas involucradas en la memoria de los estímulos.

La fase en la que los sujetos tienen que comparar el segundo estímulo tiene componentes sensoriomotores parecidos a la fase de exploración del primer objeto (por ejemplo: manipulación del objeto). La diferencia es que en la

presentación del segundo estímulo, lo sujetos tienen que comparar y decidir si los objetos fueron iguales o diferentes. Por lo tanto, se contrastaron éstas dos fases  $ob1 > ob2$  y  $ob2 > ob1$ . Estos contrastes dan como resultado las diferencias entre la codificación de la forma y los procesos de comparación y decisión.

Los contrastes que se mencionan son principalmente forma > temperatura. Esto contesta la pregunta ¿qué se activa más para la tarea de forma que para la tarea de temperatura? Se analizaron los contrastes en sentido inverso (temperatura > forma), pero no hubo resultados significativos. Para el caso de los contrastes en la fase de comparación, se contrastó el primer objeto contra el segundo ( $ob1 > ob2$  y  $ob2 > ob1$ ), el mismo tipo de contraste se realizó para la tarea de temperatura ( $t1 > t2$  y  $t2 > t1$ ), pero tampoco se encontraron diferencias significativas.

Los análisis estadísticos consistieron en dos pasos. En el primero, se modeló la respuesta hemodinámica esperada para cada fase (primer objeto, memoria y comparación) de cada tarea con la función de respuesta hemodinámica canónica incluida en FEAT. Para cada sujeto se calcularon los mapas de activación de cada fase. En el segundo paso, se realizó el análisis grupal, calculando la media de activación para cada fase. Después, para los contrastes forma > temperatura se compararon las tareas con una prueba t de Student no pareada. Los resultados muestran los voxeles de activación en un gradiente de color que va del rojo al amarillo. Este gradiente representa las unidades Z (número de desviaciones estándar) obtenidas de los análisis estadísticos. Los voxeles que tienden al rojo tienen menos significancia estadística que los que tienden al amarillo.

## **7. Resultados**

### **7.1 Datos conductuales**

En la tabla 1 se resumen los resultados del desempeño de los sujetos en las tareas de discriminación tanto en la validación como en las sesiones de resonancia funcional. Los resultados muestran que los sujetos obtienen más del 75% de respuestas correctas en todas las tareas. Además muestran que en la

Desempeño	Forma		Temperatura	
	Validación	fMRI	Validación	fMRI
General	76.9 ±1.4	86.3 ±6.3	82.3 ±4.8	87.5 ±6.5
Pares iguales	70.8 ±6.1*	80.8 ±14.1&	81.7 ±5.3	86.7 ±8.2
Pares diferentes	83.3 ±7.2*	91.7 ±7.7&	83.3 ±9	85.8 ±13.4
Respuestas iguales	43.5 ±6.5\$	44.2 ±9.3@	49.4 ±5.6	49.2% ±7.3
Respuestas diferentes	56.3 ±6.3\$	54.2 ±8.7@	51.5 ±5.6	49.5% 8.7

**Tabla 1.** Desempeño conductual. En la tabla se muestra en porcentaje la media y la desviación estándar del desempeño de los sujetos para las tareas de discriminación de forma y temperatura para las pruebas de validación y resonancia funcional. También se muestra el desempeño para los ensayos con pares de estímulo iguales y diferentes. Así como las veces que los sujetos respondieron “igual” o “diferente”. Los valores con el mismo superíndice (\*, \$, &, o @) indica que hay diferencias estadísticamente significativas entre ellos ( $p < 0.05$ ).

tarea de discriminación de forma responden más veces diferente que igual, y que tienen un sesgo conductual al tener un mayor número de aciertos para los ensayos con pares iguales que diferentes.

En las pruebas de validación, la media del porcentaje de aciertos en la tarea de discriminación de forma fue de 76.9% ±1.4. En los ensayos en los que los pares de objetos fueron iguales el porcentaje de aciertos fue de 70.8% ±6.1. Este resultado es significativamente menor al porcentaje de aciertos de los ensayos con pares de objetos diferentes (83.3% ±7.2)(prueba Z para proporciones de dos poblaciones, SE = 0.038,  $z = -3.25$ ,  $p = 1.15 \times 10^{-3}$ ). También se encontró que los sujetos responden más veces “diferente” que “igual” (56.3% ±6.3 y 43.5% ±6.5 respectivamente)(prueba Z, SE = 0.32,  $z = 3.97$ ,  $p = 8 \times 10^{-5}$ ).

En las pruebas de validación para la tarea de temperatura, la media del porcentaje de aciertos fue de 82.3% ±4.8. No se encontraron diferencias entre el desempeño de los ensayos con pares iguales (81.7% ±5.3) y los ensayos con pares diferentes (83.3% ±9)(prueba Z, SE = 0.035,  $z = 0.46$ ,  $p = 0.65$ ). Tampoco se encontraron diferencias entre el porcentaje de respuestas “diferente”(51.5% ±5.6 ) y respuestas “igual” (49.4% ±5.6)(prueba Z, SE = 0.032,  $z = 0.65$ ,  $p = 0.52$ ). En las sesiones de resonancia funcional, la media del porcentaje de aciertos en la tarea de discriminación de forma fue de 86.3% ±6.3. En los ensayos en los que los pares

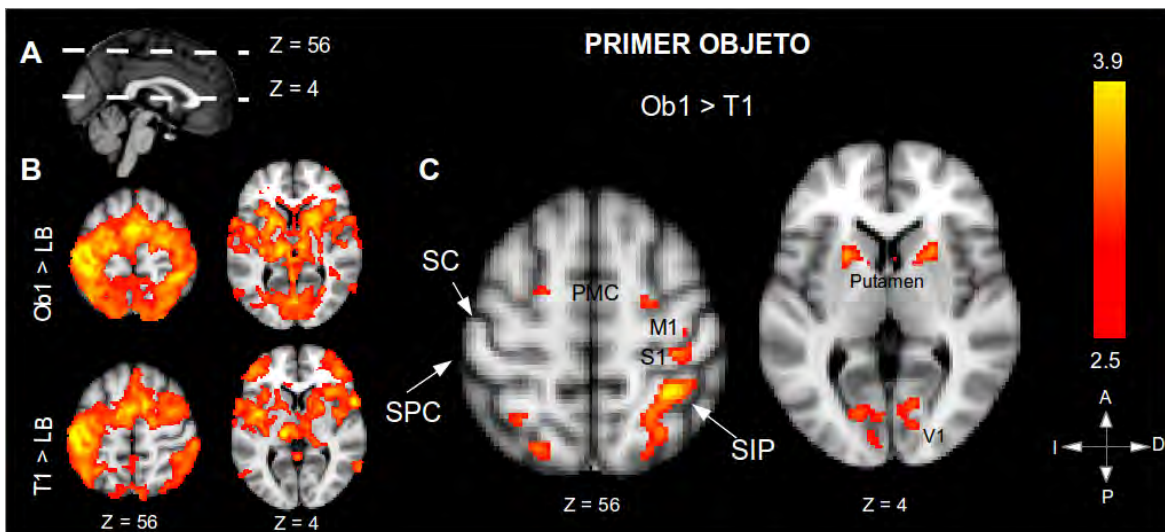
de objetos fueron iguales, el porcentaje de aciertos fue de 80.83%  $\pm$ 14.1. Este resultado es significativamente menor al porcentaje de aciertos de los ensayos con pares de objetos diferentes (91.7%  $\pm$ 7.7)(prueba Z, SE = 0.045, z = -2.45, p = 0.014). También se encontró que los sujetos responden más veces “diferente” que “igual” (54.2%  $\pm$ 8.7 y 44.2%  $\pm$ 9.3 respectivamente)(prueba Z, SE = 0.046, z = 2.19, p = 0.029).

En las sesiones de resonancia funcional para la tarea de temperatura, la media del porcentaje de aciertos fue de 87.5%  $\pm$ 6.5. No se encontraron diferencias entre el desempeño de los ensayos con pares iguales (86.7%  $\pm$ 8.2) y los ensayos con pares diferentes (85.8%  $\pm$ 13.4)(prueba Z, SE = 0.045, z = 0.20 p = 0.84). Tampoco se encontraron diferencias entre el porcentaje de respuestas “diferente”(49.5%  $\pm$ 8.7 ) y respuestas “igual” (49.2%  $\pm$ 5.6)(prueba Z, SE = 0.046, z = 0.66, p = 0.94).

## **7.2 Actividad cerebral**

Cuando los sujetos exploran el primer objeto de forma y temperatura se activan áreas que forman una red sensoriomotora. En ambas tareas hay actividad de regiones motoras (AB 4) y premotoras (AB 6), corteza somatosensorial primaria (AB 3b), regiones parietales (AB 5, 7, 39, 40) y ganglios basales (Figura 5B). Para eliminar la actividad presente en ambas tareas y aislar las áreas relacionadas con la codificación de la forma de los objetos se contrastó la presentación del primer objeto de la tarea de forma contra la misma fase de la tarea de temperatura (ob1 > t1, Figura 5C). Este contraste indica qué regiones cerebrales se activan más para la codificación de la forma que para la codificación de la temperatura. Los resultados muestran actividad bilateral en el surco intraparietal, corteza premotora dorsal y corteza visual primaria.

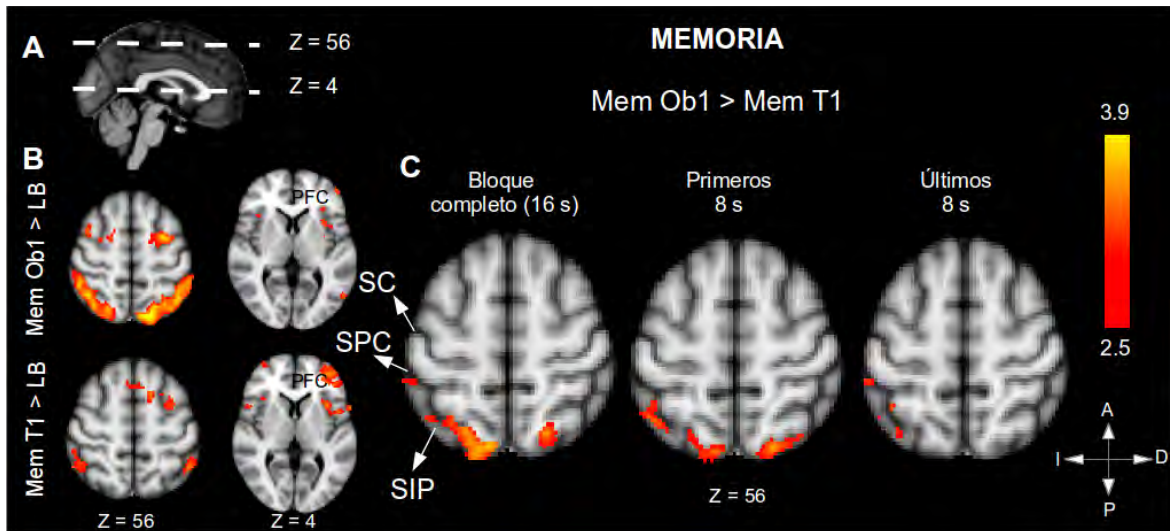
Después, a los sujetos se les retira el objeto y comienza el periodo de memoria de trabajo. Durante este periodo no hay estímulo físico, pero se tiene que mantener disponible la información del primer objeto. La activación con respecto a la línea base de la memoria del primer objeto de forma (mem ob1 > LB) muestra actividad



**Figura 5.** Actividad relacionada con la codificación del primer objeto. A) Las líneas punteadas indican el nivel de los cortes en el plano axial. La Z muestra la coordenada de acuerdo al espacio MNI152. B) Se muestran dos cortes axiales por cada tarea con las diferencias con respecto a la línea base (Ob1 > LB y T1 > LB). Se observa que en ambas tareas hay actividad de una red sensoriomotora que comprende principalmente regiones premotoras, M1, S1, regiones parietales y ganglios basales. C) El contraste Ob1 > a T1 indica qué regiones se activan más cuando se explora un objeto de forma de un objeto que uno de temperatura. Se observa actividad bilateral de la PMC, putamen y V1. Además de actividad derecha de M1 y S1. No hay diferencias significativas con el contraste inverso (T1 > Ob1).

En el borde derecho se muestra la barra de calibración de las unidades Z de los voxeles y un mapa de orientación de los cortes. Ob1, primer objeto de forma; T1, primer objeto de temperatura; LB, línea base; SC, surco central; SPC, surco post-centra; SIP, surco intraparietal; PMC; corteza premotora; M1, corteza motora primaria; S1, corteza somatosensorial primaria, V1, corteza visual primaria; A, anterior; P, posterior; D, derecha; I, izquierda.

de cortezas premotoras (AB 6) y actividad parietal (AB 5 y 7) que se extiende del surco postcentral hacia el surco intraparietal (Figura 6B). También hay actividad prefrontal bilateral. La memoria del primer objeto de temperatura (mem t1 > LB) muestra actividad por arriba de la línea base en la corteza premotora derecha (AB6) y el surco intraparietal (AB 5 y 7) de manera bilateral (Figura 6B). Para saber si hay diferencias entre las áreas que mantienen la información del primer objeto de las dos tareas se contrastó el periodo de memoria de ambas (mem ob1 > mem t1). Este contraste muestra actividad bilateral que se extiende desde el surco postcentral hasta el surco intraparietal (Figura 6C). Además, se dividió y analizó el periodo de memoria completo (16 s), en dos bloques de 8 s cada uno.

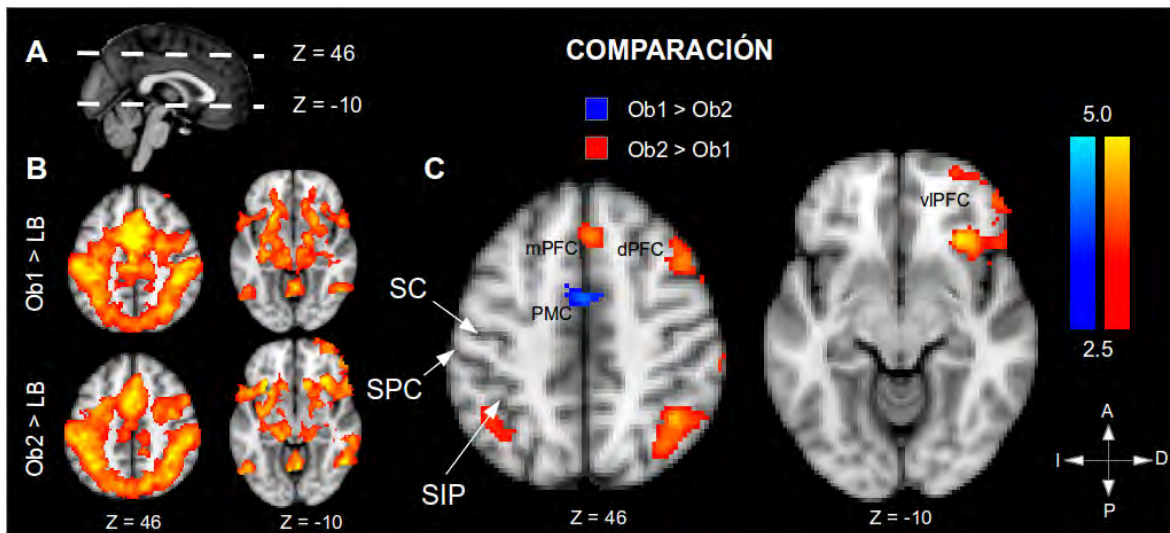


**Figura 6.** Actividad relacionada con la memoria del primer objeto. A) Las líneas punteadas indican el nivel de los cortes en el plano axial. La Z muestra la coordenada de acuerdo al espacio MNI152. B) Se muestran dos cortes axiales por cada tarea con las diferencias con respecto a la línea base (Mem Ob1 > LB y Mem T1 > LB). Se observa que en ambas tareas hay actividad de regiones premotoras, regiones prefrontales y parietales. Para ésta última, la activación en la memoria de la forma es más extensa abarcando desde el SC hasta el SIP. C) El contraste Mem Ob1 > a Mem T1 indica qué regiones se activan más cuando los sujetos tienen que acordarse de la forma de un objeto que de la temperatura. La primer imagen de izquierda a derecha, muestra la actividad cuando se analiza el periodo de memoria completo (16 s). Se observa actividad bilateral del SIP. Las siguientes dos imágenes son el resultado del analizar el periodo de memoria en dos bloques de 8 s cada uno. Estos bloques muestran la actividad en los primeros y últimos 8 s del periodo de memoria. Se observa que en los primeros 8s hay una actividad bilateral del SIP, pero en los últimos 8 s sólo se mantiene la actividad izquierda del SIP. No hay diferencias significativas con el contraste inverso (Mem T1 > Mem Ob1).

En el borde derecho de la figura se muestra la barra de calibración de las unidades Z de los voxels y un mapa de orientación de los cortes. Mem Ob1, memoria primer objeto de forma; Mem T1, memoria del primer objeto de temperatura; LB, línea base; SC, surco central; SPC, surco post-centra; SIP, surco intraparietal; PFC; corteza prefrontal; A, anterior; P, posterior; D, derecha; I, izquierda.

En los primeros 8 s se observa que la activación bilateral del surco intraparietal se mantiene. En el segundo bloque sólo hay actividad del surco intraparietal (AB 7) en el hemisferio izquierdo (Figura 6C).

Por último, los sujetos exploraron un segundo objeto y decidieron si era igual o diferente al primero. Si se observa la actividad contra línea base de la exploración del segundo objeto, no hay mucha diferencia con el mismo análisis del primer



**Figura 7.** Actividad relacionada con la comparación del primer objeto contra el segundo. A) Las líneas punteadas indican el nivel de los cortes en el plano axial. La Z muestra la coordenada de acuerdo al espacio MNI152. B) Se muestran dos cortes axiales por cada tarea con las diferencias con respecto a la línea base (Ob1 > LB y Ob2 > LB). Se observa que en ambas tareas hay actividad de una red sensoriomotora que comprende principalmente regiones premotoras, M1, S1, regiones parietales y ganglios basales. C) En azul se muestra el contraste Ob1 > Ob2, que indica qué regiones se activaron más durante la codificación del primer objeto que en la presentación del segundo. Con este contraste se observa únicamente actividad premotora. En rojo se muestra el contraste Ob2 > Ob1, que indica qué se activa más durante la comparación de los estímulos que en la codificación. Este contraste muestra actividad bilateral del surco intraparietal y actividad derecha de la corteza prefrontal medial, dorsal y ventrolateral. No hay diferencias significativas con el contraste T1 > T2.

En el borde derecho de la figura se muestra la barra de calibración de las unidades Z de los voxeles y un mapa de orientación de los cortes. Mem Ob1, memoria primer objeto de forma; Mem T1, memoria del primer objeto de temperatura; SC, surco central; SPC, surco post-centra; SIP, surco intraparietal; mPMC; corteza premotora medial; mPFC; corteza prefrontal medial; dPFC, corteza prefrontal dorsal; vIPFC; corteza prefrontal ventrolateral; A, anterior; P, posterior; D, derecha; I, izquierda.

objeto (Figura 7B). Sin embargo cuando a los sujetos se les presenta el segundo estímulo tienen que decidir si es igual o diferente al primero. Esto implica que hay diferencias en los procesos cognoscitivos de ambas tareas. Para observar estas diferencias se contrastó la exploración del primer objeto contra el segundo (ob1 > ob2 y ob2 > ob1, Figura 7C). Los resultados del primer contraste (ob1 > ob2) indican qué áreas cerebrales se activaron más en la codificación que en la comparación y decisión. Se observan diferencias en la corteza premotora. El

segundo contraste (ob2 > ob1) muestra las áreas relacionadas con la comparación y decisión. Se observa actividad bilateral en el surco intraparietal (AB 7), el surco postcentral (AB 1 y 2), la corteza prefrontal medial (AB 9), y corteza prefrontal ventrolateral derecha (AB 45 y 47).

## **8. Discusión**

El primer reto de este proyecto fue diseñar los objetos para poder estudiar como se reconocen por medio del tacto. Los objetos no podían ser cotidianos, tenían que ser objetos que los sujetos nunca hubieran visto antes. Los objetos cotidianos ya tienen asociada por lo menos una representación verbal y visual (Connor et al., 2007). Esto impide observar dónde se mantiene la información cuando se explora únicamente con el tacto. Es posible que cuando tratamos de identificar objetos cotidianos tengamos acceso a múltiples representaciones (táctil, visual, auditiva, motora) aún cuando sólo los estemos explorando con una sola modalidad perceptual (Hauk, et al, 2004). Esta convergencia facilitaría el reconocimiento de objetos (Amedi et al., 2005), pero sería ruido para el propósito de este proyecto, porque los sujetos podrían utilizar las representaciones alternas (verbales o visuales) para realizar al tarea.

Otro reto para el diseño de los objetos fue hacer que la forma del objeto fuera la información más relevante para realizar la tarea. No queríamos que la información local de los objetos, como porosidad en un lugar en específico, o un borde que sólo estuviera en un objeto y no en otros, fuera determinante para el desempeño de la tarea. El objetivo del diseño de los objetos era que los sujetos tuvieran que explorarlos y sólo identificarlos por el arreglo espacial de sus elementos, no de otra cosa.

Al final, todos los objetos fueron hechos del mismo material y con los mismos elementos ensamblados al azar. De esta manera se eliminaba la información local, todos tuvieron la misma textura, el mismo peso, y las únicas variables fueron los ángulos de orientación entre sus partes (Figura 4).



Con estos objetos, los sujetos tuvieron un desempeño por arriba del azar (76.9%  $\pm$ 1.4) en las tareas de validación. Sin embargo, presentaron un sesgo conductual al tener un porcentaje mayor de respuestas “diferente” (56.3%  $\pm$ 6.3) que “igual” (43.5%  $\pm$ 6.5). Esto mismo se observó en el desempeño de las sesiones de resonancia funcional, en las que los sujetos tuvieron un 86.3%  $\pm$ 6.3 de aciertos y un porcentaje de respuestas de “diferente” de 54.2%  $\pm$ 8.7 contra un 44.2%  $\pm$ 9.3 de respuestas de “igual”. En la literatura revisada no se ha encontrado ninguna observación similar. Se puede deber a que es la primera vez que se utilizan estímulos con estas características.

Observando el desempeño de los sujetos en los ensayos en los que los pares de objetos fueron iguales, el porcentaje de aciertos es menor que en los ensayos en los que los pares de objetos fueron diferentes. Sin embargo, el desempeño está por arriba del azar, por lo que sólo es indicativo que el reconocer objetos iguales aumenta la dificultad de la tarea.

En conjunto, estos resultados se pueden interpretar como un aumento de la dificultad para reconocer un mismo objeto con información variable (en este caso la posición del objeto al momento del inicio de la exploración). Los sistemas sensoriales son capaces de reconocer estímulos a pesar de que nunca se presentan de la misma manera (DiCarlo y Cox, 2007; DiCarlo et al., 2012). Por ejemplo, en la escritura a mano, es posible leer una carta a pesar de la enorme variabilidad en la caligrafía de las personas. Cada quien escribe la letra “A” de manera diferente, pero somos capaces de leerla a pesar de las deformaciones que cada quién le imprime al escribirla. El problema es que, la variabilidad aumenta el tiempo que los sujetos tienen que explorar o ser expuestos al estímulo para reconocerlo (Hannagan et al., 2012). En la tarea conductual, los objetos se le presentaron a los sujetos en diferentes posiciones, quiere decir que si en un ensayo en el que los pares de objetos eran iguales, en la segunda presentación se le entregaba el objeto en una posición diferente que en la primera. El sujeto tenía que volver a explorar el objeto desde una “perspectiva” diferente. Esto es

importante porque los resultados para los ensayos en el que los pares de objetos fueron iguales el porcentaje de aciertos fue de 70.8%  $\pm$ 6.1 para las tarea piloto y 80.8%  $\pm$ 14.1 para las tareas realizadas durante las sesiones de fMRI. Lo que quiere decir que a pesar de la variabilidad, el sistema táctil es capaz de formar representaciones estables. Si este no fuera el caso, el desempeño de los sujetos para este tipo de ensayo hubiera estado cerca del azar.

Algo notable es que este sesgo no se observó en la tarea de discriminación de temperatura. En esta tarea sólo hubieron dos estímulos. Es posible que los sujetos sólo hayan categorizado la temperatura de los objetos en “fría” o “caliente”, en lugar de formarse una representación perceptual más abstracta. El objetivo de diseñar esta tarea control, fue tener una tarea con la cual contrastar la tarea de discriminación de forma para poder eliminar estadísticamente la actividad cerebral inespecífica tanto sensorial como cognoscitiva. Durante la exploración de un objeto, el movimiento de las manos y el contacto del objeto con la piel, provoca activación de S1, M1, regiones parietales posteriores, regiones premotoras, ganglios basales, cerebelo, entre muchas otras cosas (Figura 5B). Esto quiere decir, que algunas de estas áreas se van activar cuando exploramos lo que sea con las manos. Por lo tanto no son relevantes para contestar nuestra pregunta.

Dentro de los métodos de análisis de las imágenes de resonancia funcional, es posible contrastar una tarea control con características similares a la tarea experimental. Este contraste resta la actividad de la tarea control a la actividad de la tarea experimental, el resultado es la actividad relevante de la tarea experimental. En el caso de las dos tareas que se realizaron en este proyecto la tarea de temperatura permitió restar la actividad motora, perceptual y cognoscitiva que estuviera presente en ambas tareas.

La tarea de discriminación de temperatura se eligió porque permite utilizar el mismo material que los objetos utilizados en la tarea de forma, manteniendo el peso y la textura.

En las pruebas de validación, la diferencia de temperatura entre los dos objetos muestra que el desempeño está por arriba del azar. Para propósitos de este proyecto es suficiente para poder emplearla como tarea control.

Gracias al contraste con la tarea control, el análisis de las imágenes funcionales se presenta la actividad relevante para la tarea de forma. Al analizar las fases de la tarea de discriminación por separado se puede observar qué áreas corticales son relevantes para cada una.

La primer fase es la presentación del primer objeto (Figura 5). En esta fase los sujetos tienen que extraer la información relevante para resolver la tarea, es decir la forma del objeto. El contraste con la tarea control muestra que en la exploración del primer objeto hay una activación bilateral del surco intraparietal. En primates no humanos el surco intraparietal es equivalente al surco intraparietal anterior y consiste en varias áreas funcionales que se han caracterizado por sus propiedades electrofisiológicas y anatómicas (Grefkes y Fink, 2005; Borra et al., 2008). Estas áreas se relacionan con la manipulación de objetos guiada por la visión (Sakata y Taira, 1994 y Guipponi et al., 2013). Es un área polimodal que se ha estudiado ampliamente en tareas de prensión (Sakata y Taira, 1994; Gardner et al., 2002; Grefkes y Fink, 2005; Hannagan et al., 2012; Guipponi et al., 2013). Estudios con registros electrofisiológicos describen que las neuronas de esta área se activan durante la fijación y la manipulación de objetos (Sakata et al., 1995), además de ser altamente responsivas a su tamaño y forma (Murata et al., 2000). Anatómicamente se conecta con la corteza premotora, cuyas neuronas también disparan ante movimientos de la mano específicos a cada objeto (Matelli et al., 1986). Se ha propuesto que la actividad conjunta del surco intraparietal anterior con la corteza premotora transforma las propiedades tridimensionales de los objetos en la configuración y orientación correcta de la mano y los dedos en las tareas de prensión (Murata et al., 2000). En las tareas de prensión, los sujetos están viendo el objeto, por lo tanto tienen conocimiento de la forma y orientación del objeto previo al contacto. Esto resalta en los resultados que se presentan

porque no se había descrito la participación de éstas regiones para procesar información proveniente del tacto solamente.

Además del surco intraparietal, en la exploración del primer objeto también hay actividad del área visual primaria. No es la primera vez que se reporta la activación de esta área al explorar objetos únicamente con el tacto (Stoeckel et al., 2003). Sin embargo, no se ha estudiado la participación de V1 en la exploración de objetos con visión restringida. No obstante, este resultado apoya la hipótesis de que el cerebro genera una imagen visual de los objetos cuando se tocan, y da evidencia de que en el contexto de reconocimiento de objetos, los sistemas somático y visual están relacionados funcionalmente (Reed et al., 2004).

Después de que los sujetos exploran el primer objeto, tienen que mantener la información de la forma en la memoria de trabajo. El periodo de memoria es muy importante en este proyecto porque refleja el mantenimiento de la representación de un objeto para compararlo con otro. Los resultados del contraste de la tarea de forma contra la temperatura (Figura 6C) muestran que el surco intraparietal mantiene su actividad bilateral durante el periodo de memoria de trabajo (16 s). Algo similar se ha observado con registros electrofisiológicos de las tareas de prensión visualmente dirigidas. Con esta tarea, el surco intraparietal anterior también muestra actividad sostenida (Murata et al., 2000).

Tanto el surco intraparietal en humanos como el surco intraparietal anterior en monos participan en las tareas de prensión. Son tareas visuomotoras en las que se propone que las conexiones fronto-parietales son de gran relevancia para el control motor de la mano guiada por la visión. Los resultados de este proyecto muestran que el surco intraparietal procesa información somática independientemente de la visión y que no solamente es para control motor porque se activa en el periodo de memoria en el que no hay manipulación física del objeto.

Para observar si hay actividad del surco intraparietal durante los 16 segundos que dura el periodo de memoria, se dividió en dos bloques de 8 segundos (Figura 6C).

En el primer bloque la actividad bilateral se mantiene, pero en los últimos 8 segundos sólo hay actividad significativa en el hemisferio izquierdo. Se han descrito asimetrías funcionales hemisféricas en el surco intraparietal, por ejemplo en atención. Se ha propuesto que las áreas parietales derechas están relacionadas con la atención al objeto mientras se explora, mientras que las áreas parietales izquierdas mantienen su actividad en el periodo de memoria (Stoeckel y Weder, 2004). Con nuestros resultados no podemos apoyar ni rechazar esta hipótesis. Los sujetos exploraron los objetos con la mano derecha, igual que la tarea de Stoeckel y Weder (2004), por lo tanto es probable que el surco intraparietal contralateral a la mano que se usó para explorar sea la causa de la asimetría. Esto se comprobaría con una tarea similar pidiéndole a los sujetos que exploren los objetos con la mano izquierda. Por otro lado, aquí presentamos que durante los primeros 8 segundos de memoria hay actividad bilateral. En esta fase ya no están haciendo ninguna manipulación física del objeto, por lo tanto es poco probable que las áreas parietales derechas se limiten a la atención de la exploración.

De manera clásica, se describe la participación de la corteza prefrontal en las tareas que requieren de memoria de trabajo (Fuster, 1993, 1997). Los contrastes contra línea base de ambas tareas muestran actividad en esta región cerebral. Sin embargo el contraste entre memoria de forma y temperatura la actividad en la corteza prefrontal no es significativa entre las tareas. Esto sugiere que la información que se procesa en las cortezas prefrontales, por lo menos para nuestro diseño, es inespecífica. En otras tareas somatosensoriales se han descrito neuronas de la corteza prefrontal que mantienen su actividad durante todo el periodo de memoria (Romo et al., 1999; Romo y Salinas, 2003; De Lafuente y Romo, 2005; Romo y De Lafuente, 2012). Las primeras demostraciones de la participación de la PFC en la memoria de trabajo fueron en el sistema visual (Fuster y Alexander, 1971). Las neuronas de la corteza prefrontal en monos muestran actividad sostenida cuando tienen que recordar la localización de un estímulo visual. En el sistema somático puede ser que mantengan la información

de un estímulo vibrotáctil (Romo y Salinas, 2003). También se ha propuesto que la participación de la corteza prefrontal se enfoca más hacia procesos de atención (Fan et al., 2005).

La última fase requiere de la exploración de un segundo objeto, durante la cual se tiene que comparar la información del primero con la del segundo para tomar la decisión de si son iguales o diferentes. El principal objetivo de analizar esta fase de la tarea es saber si hay estructuras relacionadas con la comparación entre dos informaciones que sea diferente a la pura exploración del objeto. Para esto, un contraste con la tarea control no contestaría la pregunta. Por lo tanto, se contrastó la fase de exploración del primer objeto, contra la exploración del segundo ( $ob1 > ob2$ , Figura 7C, activación azul). De esta manera se puede observar qué áreas tienen mayor actividad en la codificación de la forma de un objeto que en los procesos de comparación y decisión. Este contraste muestra que hay activación significativamente diferente en la corteza premotora medial cuando se explora el primer objeto. Lo cual sugiere que durante la exploración del primer objeto la manipulación del objeto es más relevante que en la comparación, pero esto no se ha probado experimentalmente.

Por otro lado, en el contraste en sentido inverso ( $ob2 > ob1$ , Figura 7C, activación roja) se observa actividad bilateral del surco intraparietal y prefrontal medial, además de actividad prefrontal ventrolateral derecha. Ya se mencionó con anterioridad la participación del surco intraparietal en la exploración de los objetos. No obstante, no podemos saber si en el surco intraparietal hay procesos de comparación y/o de decisión. Para estudiar estas posibilidades es necesario hacer registros electrofisiológicos y analizar los patrones de disparo neuronal de ésta área.

En la literatura revisada no hay reportes en los que se relacione la corteza prefrontal medial con tareas de discriminación. Sin embargo, en tareas en las que hay una demora a la respuesta la actividad neuronal de ésta área correlaciona con la inhibición de la respuesta. Un aumento de disparos es predictor de respuestas

prematuras (Narayanan y Laubach, 2006). Este antecedente sugiere que durante los 6 segundos que los sujetos exploraron el segundo objeto no sólo exploraron y compararon, sino que también decidieron y sólo estaban esperando el momento de responder.

La visión general que se tiene de la corteza prefrontal ventrolateral es que participa en tareas de memoria. Aunque ya se mencionó que la participación de la corteza prefrontal en la memoria es controversial, un estudio con resonancia magnética funcional muestra que la memoria procedimental o automática no activa esta área, pero elementos ambiguos que necesitan de una evocación activa de la memoria aumentan selectivamente la actividad de la corteza prefrontal ventrolateral (Kostopoulos y Petrides, 2003).

La tarea diseñada permite observar las áreas cerebrales involucradas en la formación y mantenimiento de la forma de un objeto tridimensional cuando se explora únicamente con el tacto. El surco intraparietal es de gran relevancia para la tarea. El surco intraparietal se activa en la exploración y mantiene su actividad en el periodo de memoria. Esto se puede interpretar como el mantenimiento de la representación del objeto. Al momento de comparar la información de ambos objetos hay actividad del surco intraparietal y de regiones prefrontales mediales y ventrolaterales. La literatura sugiere que éstas áreas prefrontales no participan directamente en el reconocimiento de objetos.

La resonancia magnética es benévola para el estudio con humanos porque es inocua. Su resolución temporal y espacial son suficientes para cumplir los objetivos planteados en esta tesis. Sin embargo, el problema que implica comprender cómo se reconocen objetos requiere saber la manera en que las neuronas están codificando la información. Uno de los ejemplos más claros se ha dado en el sistema visual, en el que neuronas específicas en el giro infero-temporal responden de manera preferencial a rostros y no sólo eso, algunas responden a rostros específicos (Connor et al., 2007). Algo parecido se ha observado en el sistema somatosensorial, pero con tareas de presión guiadas

visualmente. Una continuación de este trabajo sería entrenar monos en la misma tarea mientras se hacen registros electrofisiológicos en el surco intraparietal anterior. El análisis de la actividad neuronal de esta área podría demostrar que en el reconocimiento táctil también hay procesamiento abstracto en áreas específicas del cerebro como en el sistema visual.

## 9. Conclusiones

Hay diferencia entre la actividad cortical del procesamiento táctil de formas tridimensionales y otras modalidades perceptuales del tacto como la temperatura.

Existen una red que permite codificar la forma de un objeto tridimensional. Esta red está comprendida por regiones parietales, principalmente el surco intraparietal, cortezas premotoras, ganglios basales, y corteza visual primaria.

El surco intraparietal mantiene su actividad durante la memoria de la forma de un objeto.

Cuando se tienen que comparar dos objetos y decidir si son iguales o diferentes, se activan regiones parietales y prefrontales.

El procesamiento de la información de la forma de un objeto no se lleva a cabo en una sola región cerebral. Se requiere de una red distribuida para codificar, almacenar y comparar la información.

## 10. Referencias

Amedi A, Von Kriegstein K, Van Atteveldt NM, Beauchamp MS, y Naumer MJ. 2005. Functional imaging of human crossmodal identification and object recognition. *Exp. Brain Res.* 166, 559-571.

Bensmaia SJ, Denchev PV, Dammann JF, Craig JC, y Hsiao SS. 2008. The representation of stimulus orientation in the early stages of somatosensory processing. *J. Neurosci.* 28, 776-786.

Berryman LJ, Yau JM, y Hsiao SS. 2006. Representation of object size in the somatosensory system. *J. Neurophys.* 96, 27-39.



- Binkofski F, Buccino G, Posse S, Seitz RJ, Rizzolatti G, y Freund H. 1999. A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *The European J. Neurosci.* 11, 3276-3286.
- Blankenburg F, Ruben J, Meyer, R., Schwiemann J, y Villringer A. 2003. Evidence for a rostral-to-caudal somatotopic organization in human primary somatosensory cortex with mirror-reversal in areas 3b and 1. *Cereb. Cortex* 13, 987-993.
- Bodegård A, Geyer S, Grefkes C, Zilles K, y Roland PE. 2001. Hierarchical processing of tactile shape in the human brain. *Neuron* 31, 317-328.
- Bohlhalter S, Fretz C, y Weder B. 2002. Hierarchical versus parallel processing in tactile object recognition: a behavioural-neuroanatomical study of aperceptive tactile agnosia. *Brain* 125, 2537-2548.
- Borra E, Belmalih A, Calzavara R, Gerbella M, Murata A, Rozzi S, y Luppino G. 2008. Cortical connections of the macaque anterior intraparietal (AIP) area. *Cereb. Cortex* 18, 1094-1111.
- Cadiou C, Kouh M, Pasupathy A, Connor CE, Riesenhuber M, y Poggio T. 2007. A model of V4 shape selectivity and invariance. *J. Neurophys.* 98, 1733-1750.
- Carlson M. 1981. 1 and 2 in the postcentral gyrus of *Macaca mulatta*. *Brain Res.* 204, 424-430.
- Connor CE, Brincat SL, y Pasupathy A. 2007. Transformation of shape information in the ventral pathway. *Curr. Opin. Neurobiol.* 17, 140-147.
- De Lafuente V, y Romo R. 2005. Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nat. Neurosci.* 8, 1698-1703.
- De Lafuente V, y Romo R. 2006. Neural correlate of subjective sensory experience gradually builds up across cortical areas. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 14266-14271.
- DiCarlo JJ, y Johnson KO. 1999. Velocity invariance of receptive field structure in somatosensory cortical area 3b of the alert monkey. *J. Neurosci.* 19, 401-419.
- DiCarlo JJ, y Cox DD. 2007. Untangling invariant object recognition. *Trends Cogn. Sci.* 11, 333-41.
- DiCarlo JJ, Zoccolan D, y Rust NC. 2012. How does the brain solve visual object recognition? *Neuron* 73, 415-434.
- Dykes RW, Rasmusson DD, y Hoeltzell PB. 2013. Organization of primary somatosensory cortex in the cat. *J. Neurophys.* 12, 1527-1546.

- Fan J, McCandliss BD, Fossella J, Flombaum JI, y Posner MI. 2005. The activation of attentional networks. *NeuroImage* 26, 471-479.
- Fitzgerald PJ, Lane JW, Thakur PH, y Hsiao SS. 2004. Receptive field properties of the macaque second somatosensory cortex: evidence for multiple functional representations. *J. Neurosci.* 24, 11193-11204.
- Fitzgerald PJ, Lane JW, Thakur PH, y Hsiao SS. 2006a. Receptive field (RF) properties of the macaque second somatosensory cortex: RF size, shape, and somatotopic organization. *J. Neurosci.* 26, 6485-6495.
- Fitzgerald PJ, Lane JW, Thakur PH, y Hsiao SS. 2006b. Receptive field properties of the macaque second somatosensory cortex: representation of orientation on different finger pads. *J. Neurosci.* 26, 6473-6484.
- Fuster JM. 1993. Frontal lobes. *Curr. Opin. Neurobiol.* 3, 160-165.
- Fuster JM. 1997. Network memory. *Trends Neurosci.* 20, 451-459.
- Fuster JM, y Alexander GE. 1971. Neuron activity aelated to short-term memory. *Science* 173, 652-654.
- Gardner EP, Debowy DJ, Ro JY, Ghosh S, y Babu KS. 2002. Sensory monitoring of prehension in the parietal lobe: a study using digital video. *Behav. Brain Res.* 135, 213-224.
- Gardner EP y Kandel ER 2001. Touch. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz y T. M. Jessel (Eds.), *Principles of Neural Science* (pp. 462-471). New York, McGraw Hill.
- Geyer S, Schleicher A y Zilles K. 1999. Areas 3a, 3b, and 1 of human primary somatosensory cortex. *NeuroImage* 10, 63-83.
- Goodale MA, Meenan JP, Bühlhoff HH, Nicolle, DA, Murphy KJ, y Racicot CI. 2004. Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Curr. Biology* 4, 604-610.
- Grefkes C, y Fink GR. 2005. The functional organization of the intraparietal sulcus in humans and monkeys. *J. Anat.* 207, 3-17.
- Guipponi O, Wardak C, Ibarrola D, Comte JC, Sappey-Marinier D, Pinede S, y Hamed S. 2013. Multimodal Convergence within the Intraparietal Sulcus of the Macaque Monkey. *J. Neurosci.* 33, 4128-4139.
- Haller K, y Hannaford B. 2011. Haptic exploration of spheres: Anatomical regions used for perception. 2011 IEEE World Haptics Conference 293-297.
- Hannagan T, Ktori M, Chanceaux M, y Grainger J. 2012. Deciphering CAPTCHAs: what a Turing test reveals about human cognition. *PLoS ONE* 7, e32121.

- Hashimoto H, Sasaki A, Yokota S, Ohya Y, y Ishii C. 2011. A Study on degree of freedom in hand modeling, SCIE Annual Conference 1(C), 2492-2493.
- Hernández A, Nácher V, Luna R, Zainos A, Lemus L, Alvarez M, y Vázquez Y. 2010. Decoding a perceptual decision process across cortex. *Neuron* 66, 300-314.
- Hömke L, Amunts K, Böning L, Fretz C, Binkofski F, Zilles K, y Weder B. 2009. Analysis of lesions in patients with unilateral tactile agnosia using cytoarchitectonic probabilistic maps. *Hum Brain Map* 30, 1444-1456.
- Hsiao SS. 2008. Central mechanisms of tactile shape perception. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2, 418-424.
- Hsiao SS, Lane J, y Fitzgerald P. 2002. Representation of orientation in the somatosensory system. *Behav. Brain Res.* 135, 93-103.
- Hubel DN, y Wiesel TN. 1968. Receptive fields and functional architecture. *J. Physiol.* 195, 215-243.
- Iwamura Y. 1998. Hierarchical somatosensory processing. *Curr. Opin. Neurobiol.* 8, 522-8.
- Iwamura Y, y Tanaka M. 1978. Postcentral neurons in hand region of area 2: their possible role in the form discrimination of tactile objects. *Brain Res.* 150, 662-6.
- Johnson KO. 2001. The roles and functions of cutaneous mechanoreceptors. *Curr. Opin. Neurobiol.* 11, 455-61.
- Kaas JH. 2012. Evolution of columns, modules, and domains in the neocortex of primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 10655-10660.
- Kitada R, Kito T, Saito DN, Kochiyama T, Matsumura M, Sadato N, y Lederman SJ. 2006. Multisensory activation of the intraparietal area when classifying grating orientation: a functional magnetic resonance imaging study. *J. Neurosci.* 26, 7491-7501.
- Klatzky RL, Lederman SJ, y Metzger VA. 1985. Identifying objects by touch: an "expert system". *Perception & Psychophys.* 37, 299-302.
- Kostopoulos P, y Petrides M. 2003. The mid-ventrolateral prefrontal cortex: insights into its role in memory retrieval. *European J. Neurosci.* 17, 1489-1497.
- Lederman S, y Campbell J. 1982. Tangible graphs for the blind. *Hum Factors* 24, 85-100

- Lederman S, Klatzky RL, y Barber P. 1985. Spatial and movement-based heuristics for encoding pattern information through touch. *J. Exp. Psychol.* 114, 33-49.
- Matelli M, Camarda R, Glickstein M, y Rizzolatti, G. 1986. Afferent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 251, 281-298.
- Mishkin M. 1979. Analogous neural models for tactual and visual learning. *Neuropsychologia* 17, 139-151.
- Mountcastle VB, y Romo R. 1990. Frequency discrimination measurements correlated monkeys in the sense of flutter: psychophysical with postcentral events in behaving. *J. Neurosci.* 10, 30332-30344
- Murata A, Gallese V, Kaseda M, y Sakata H. 1996. Parietal neurons related to memory-guided hand manipulation. *J. Neurophys.* 75, 2180-2186.
- Murata A, Gallese V, Luppino G, Kaseda M, y Sakata H. 2000. Selectivity for the shape , size , and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J. Neurophys.* 83, 2580-2601.
- Murray EA, y Mishkin M. 1984. Relative contributions of SII and area 5 to tactile discrimination in monkeys. *Behav. Brain Res.* 11, 67-83.
- Narayanan NS, y Laubach M. 2006. Top-down control of motor cortex ensembles by dorsomedial prefrontal cortex. *Neuron* 52, 921-931.
- Pasternak T, y Greenlee MW. 2005. Working memory in primate sensory systems. *Nat. Rev. Neurosci.* 6, 97-1107.
- Pei YC, Hsiao SS, y Bensmaia SJ. 2008. The tactile integration of local motion cues is analogous to its visual counterpart. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 8130-8135.
- Pei YC, Denchev PV, Hsiao SS, Craig JC, y Bensmaia SJ. 2009. Convergence of submodality-specific input onto neurons in primary somatosensory cortex. *J. Neurophys.* 102, 1843-18453.
- Pei YC, Hsiao SS, Craig JC, y Bensmaia SJ. 2010. Shape invariant coding of motion direction in somatosensory cortex. *PLoS Biol.* 8, e1000305.
- Pei YC, Hsiao SS, Craig JC, y Bensmaia SJ. 2011. Neural mechanisms of tactile motion integration in somatosensory cortex. *Neuron* 69, 536-547.
- Peltier S, Stilla R, Mariola E, LaConte S. Hu X, y Sathian K. 2007. Activity and effective connectivity of parietal and occipital cortical regions during haptic shape perception. *Neuropsychologia* 45, 476-483.

- Phillips JR, Johnson KO, y Hsiao SS. 1988. Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 1317-1321.
- Reed CL, Caselli RJ, y Farah MJ. 1996. Tactile agnosia. Underlying impairment and implications for normal tactile object recognition. *Brain* 119, 875-888.
- Reed CL, Shoham S, y Halgren E. 2004. Neural substrates of tactile object recognition: an fMRI study. *Hum Brain Map.* 21, 236-246.
- Ringach DL, Hawken MJ, y Shapley R. 1973. Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex. *Nature* 24, 170-170.
- Romani GL, Williamson SL, y Kaufman L. 1982. Tonotopic organization of the human auditory cortex. *Science* 216, 1339-1340.
- Romo R, Brody CD, Hernández A, y Lemus L. 1999a. Neuronal correlates of parametric working memory in the prefrontal cortex. *Nature* 399, 470-473.
- Romo R, Salinas E, Hernández A, Zainos A, Lemus L, De Lafuente V. y Luna R. 2002. Códigos neurales para la percepción, *Revista de Neurología* 34, 363-370.
- Romo R, y De Lafuente V. 2012. Conversion of sensory signals into perceptual decisions. *Prog. Neurobiol.* 103, 41-75.
- Romo R, Hernández A, Salinas E, Brody CD, Zainos A, Lemus L y De Lafuente V. 2002. From sensation to action. *Behav. Brain Res.* 135, 105-118.
- Romo R, Hernández A, Zainos A, Lemus L, y Brody CD. 2002. Neuronal correlates of decision-making in secondary somatosensory cortex. *Nat. Neurosci.* 5, 1217-1225.
- Romo R, y Salinas E. 2003. Flutter discrimination: neural codes, perception, memory and decision making. *Nat.Rev. Neurosci.* 4, 203-218.
- Sakata H, y Taira M. 1994. Parietal control of hand action. *Curr. Opin. Neurobiol.* 4, 847-856.
- Sakata H, Taira M, Murata A., Mine S. 1995. Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb. Cortex* 5, 429-438.
- Seelke AM, Padberg JJ, Disbrow E, Purnell SM, Recanzone G, y Krubitzer L. 2012. Topographic maps within Brodmann's area 5 of macaque monkeys. *Cereb. Cortex* 22, 1834-1850.

- Seitz RJ, Roland PE, Bohm C, Greitz T, y Stone-Elander S. 1991. Somatosensory discrimination of shape: tactile exploration and cerebral activation. *The European J. Neurosci.* 3, 481-492.
- Seung HS. 1996. How the brain keeps the eyes still. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 13339-13344.
- Sripati AP, Yoshioka T, Denchev P, Hsiao SS, y Johnson KO. 2006. Spatiotemporal receptive fields of peripheral afferents and cortical area 3b and 1 neurons in the primate somatosensory system. *J. Neurosci.* 26, 2101-2114.
- Stoeckel MC, Weder B, Binkofski F, Buccino G, Shah NJ, y Seitz RJ. 2003. A fronto-parietal circuit for tactile object discrimination. *NeuroImage* 19, 1103-1114.
- Stoeckel M, y Weder B. 2004. Left and right superior parietal lobule in tactile object discrimination. *Eur. J. Neurosci.* 19, 1067-1072.
- Tan HZ, Rabinowitz WM, y Durlach NI. 1989. Analysis of a synthetic Tahoma system as a multidimensional tactile display. *J. Acoust. Soc. Am.* 86, 981-988.
- Thakur PH, Fitzgerald PJ, y Hsiao SS. 2012. Second-order receptive fields reveal multidigit interactions in area 3b of the macaque monkey. *J. Neurophys.* 108, 243-262.
- Tusa RJ, Palmer LA, y Rosenquist AC. 1978. The retinotopic organization of area 17 (striate cortex) in the cat. *J. Comp. Neurol.* 177, 213-235.
- Vickery RM, Gynther BD, y Rowe MJ. 1994. Synaptic transmission between single slowly adapting type I fibres and their cuneate target neurones in cat. *J. Physiol.* 474(3), 379-392.
- Wang X, Merzenich MM, Sameshima K, y Jenkins WM. 1995. Remodelling of hand representation in adult cortex determined by timing of tactile stimulation. *Nature*, 378, 71-75.
- Winges S, Weber DJ, y Santello M. 2003. The role of vision on hand preshaping during reach to grasp. *Exp Brain Res.* 52, 489-498.
- Woolf CJ, y Fitzgerald M. 1986. Somatotopic organization of cutaneous afferent terminals and dorsal horn neuronal receptive fields in the superficial and deep laminae of the rat lumbar spinal cord. *J. Comp. Neurol.* 251, 517-531.
- Worsley KJ. 2001. Statistical analysis of activation images. En P. Jezzard, P. Matthews and S. Smith. (Eds.), *Functional MRI: An Introduction to Methods.* (pp. 245 - 268) Oxford, Oxford University Press.

Zhou YD, y Fuster JM. 1991. Mnemonic neuronal activity in somatosensory cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93, 10533-10537.

## 12. Lista de figuras

Figura 1. Vía somatosensorial. ....	12
Figura 2. Regiones de la corteza somatosensorial.....	13
Figura 3. Diseño de las tareas conductuales. ....	26
figura 4. Objetos diseñados para la tarea de discriminación de forma.....	30
Figura 5. Actividad relacionada con la codificación del primer objeto. ....	36
Figura 6. Actividad relacionada con la memoria del primer objeto. ....	37
Figura 7. Actividad relacionada con la comparación del primer objeto contra el segundo. ....	38

# ANEXOS