

Códigos neurales para la percepción

R. Romo, E. Salinas, A. Hernández, A. Zainos, L. Lemus, V. de Lafuente, R. Luna

NEURAL CODES FOR PERCEPTION

Summary. Objective. This article describes experiments designed to show the neural codes associated with the perception and processing of tactile information. Development. The results of these experiments have shown the neural activity correlated with tactile perception. The neurones of the primary somatosensory cortex (S1) represent the physical attributes of tactile perception. We found that these representations correlated with tactile perception. By means of intracortical microstimulation we demonstrated the causal relationship between S1 activity and tactile perception. In the motor areas of the frontal lobe is to be found the connection between sensorial and motor representation whilst decisions are being taken. Conclusions. S1 generates neural representations of the somatosensory stimuli which seem to be sufficient for tactile perception. These neural representations are subsequently processed by central areas to S1 and seem useful in perception, memory and decision-making. [REV NEUROL 2002; 34: 363-70]

Key words. Cerebral cortex. Microstimulation. Monkeys. Perception. Representation.

INTRODUCCIÓN

Una pregunta fundamental en la neurobiología es: ¿cómo los estímulos sensoriales guían la conducta motora? Parte importante de esta problemática tiene que ver con la comprensión de cómo el cerebro representa los estímulos sensoriales; es decir, ¿qué atributos de las respuestas neurales provocadas por un estímulo son significativos para la sensación, la percepción, la memoria y la toma de decisiones? Para dar respuesta a estas cuestiones, los métodos experimentales deben cumplir dos condiciones esenciales: 1. El estímulo sensorial debe estar sujeto a un control preciso y cuantitativo, y 2. Las respuestas conductuales del sujeto deben estar bien controladas y medidas cuantitativamente. Asimismo, la tarea conductual debe ser lo suficientemente compleja (si bien no más de lo necesario) para poder estudiar la función cognitiva investigada, sea ésta de discriminación, de memoria o de la toma de decisiones. Éstas son normas muy estrictas. La mayor parte de los paradigmas experimentales que satisfacen estas normas han involucrado al sistema visual [1,2]. Comparativamente, la cantidad de investigaciones es escasa en el sistema somatosensorial. Sin embargo, en este último, podemos plantearnos el mismo tipo de preguntas y alcanzar, además, las mismas normas. A través del uso de la modalidad somática, en este artículo evaluamos los resultados relevantes para el entendimiento del vínculo entre las representaciones neurales de los eventos sensoriales y la conducta psicofísica.

DESDE EL ESTÍMULO HASTA LA SENSACIÓN MEDIANTE EL CÓDIGO NEURAL

Hace más de tres décadas, Mountcastle et al empezaron a estudiar las respuestas neurales de las fibras aferentes cutáneas, provocadas por estímulos mecánicos controlados que se aplicaron a la piel de la mano [3,4]. El avance conceptual más importante de estos estudios fue la coordinación precisa de dos tipos de disciplinas experimentales: la psicofísica y la neurofisiología. En primer lugar,

Mountcastle et al cuantificaron la relación entre el valor real de un estímulo y su valor subjetivo tal y como fuera percibido y comunicado por los sujetos humanos. Esto ejemplifica a la psicofísica clásica [5]. En segundo lugar, Mountcastle et al registraron en monos anestesiados las descargas neurales de las fibras aferentes cutáneas, provocadas por el mismo estímulo utilizado en los experimentos de psicofísica. Esto significó una neurofisiología de vanguardia en esa época. El objetivo de estos estudios fue identificar la dependencia funcional entre el estímulo y la descarga neural provocada, es decir, encontrar el código neural para el estímulo, buscando una explicación de la relación entre el estímulo y la sensación. De hecho, Mountcastle et al hallaron una correspondencia directa entre la actividad causada por los estímulos y las sensaciones provocadas por éstos. Este novedoso marco conceptual dio lugar a muchos de los temas de los programas de investigación que se llevan a cabo hoy en día en el campo de la neurociencia de sistemas [3,4,6,7].

ORGANIZACIÓN DE LAS FIBRAS AFERENTES CUTÁNEAS Y DE LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL

En la mano del hombre hay cuatro tipos de fibras aferentes cutáneas que transmiten la información acerca de los objetos externos [8-10]. Dos de ellas son de adaptación rápida: las que se relacionan con los órganos receptores de Pacini (PC) y Meissner (AR). Las otras dos son de adaptación lenta y están relacionadas con los órganos receptores de Merkel (AL-I) y de Ruffini (AL-II). El proceso de la codificación de los estímulos por la aferente primaria es exquisitamente sensible, como lo demuestra la reconstrucción de los patrones de estímulos espaciotemporales complejos a partir de las respuestas neurales [11,12]. Incluso los potenciales de acción emitidos por una sola unidad aferente AR pueden desencadenar una percepción sensorial capaz de ser captada con fiabilidad por el sujeto [9,10].

La información conducida por la actividad de las fibras aferentes se transmite hasta la corteza cerebral. En los primates, la corteza somatosensorial primaria (S1) se divide en cuatro áreas: 3a, 3b, 1 y 2, cada una de las cuales contiene una representación del cuerpo [13,14]. La información táctil se procesa principalmente en las áreas 3b, 1 y 2, que están interconectadas [15]. Hasta cierto punto, las neuronas de estas áreas sensoriales replican las propiedades funcionales de las fibras aferentes AR, AL-I y PC [7,16], por lo que se denominan también neuronas AR, AL-I y PC. Estos subtipos están agrupados en columnas de neuronas [16-18]. Según los estudios anatómicos, la corteza S1 se conecta con la corteza somatosensorial secundaria (S2) [19-22], y con las áreas 7b y 5 de la corteza parietal

Recibido: 22.02.02. Aceptado tras revisión externa sin modificaciones: 08.03.02. Instituto de Fisiología Celular. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México.

Correspondencia: Dr. Ranulfo Romo. Instituto de Fisiología Celular. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-235. 04510 México DF, México. Fax: 52-55-56225607. E-mail: rromo@ifsiol.unam.mx

Agradecimientos. El trabajo de R. Romo ha sido apoyado parcialmente por donativos de la DGAPA-UNAM, CONACyT, Millennium Science Initiative y del Instituto Médico Howard Hughes.

© 2002, REVISTA DE NEUROLOGÍA

posterior [15,23,24]. Estas áreas corticales del lóbulo parietal, junto con la corteza S1, se conectan con las cortezas motora primaria y premotora del lóbulo frontal [23,25-27], y también con la corteza prefrontal [28,29]. Conforme fluye la información desde la corteza S1 hasta regiones más centrales, la distinción basada en los subtipos de aferentes primarias se hace menos clara y los campos receptores se vuelven progresivamente más grandes y complejos [30,31].

EL CÓDIGO NEURAL PERIFÉRICO SUBYACENTE A LA PERCEPCIÓN DE ESTÍMULOS VIBROTÁCTILES

La vibración mecánica aplicada a la piel produce dos sensaciones en el hombre: la sensación del *flutter* (aleteo) cuando son frecuencias bajas (entre 5 y 50 Hz, aproximadamente) y la sensación de vibración, con frecuencias altas (de 60 a 300 Hz, aproximadamente). Mountcastle et al estudiaron el sustrato neural para esta discontinuidad sensorial [4]. Primero, estos investigadores midieron los umbrales de detección de amplitud en el hombre, y después mostraron que la sensibilidad de las aferentes primarias AR y PC explicaban el desempeño en los regímenes de baja y alta frecuencia. Esta correspondencia entre las submodalidades y la percepción fue confirmada y ampliada por medio de la microestimulación directa de las fibras aferentes primarias en sujetos humanos [9,10,32,33].

Mountcastle et al investigaron asimismo la naturaleza de los códigos neurales implicados en la sensación del *flutter* y de la vibración [4]. Notificaron al respecto dos importantes observaciones: 1. La actividad neural provocada en las fibras aferentes AR y PC mostraban una estructura periódica; los potenciales de acción están estrechamente relacionados con la fase de las oscilaciones mecánicas; 2. La frecuencia de disparo de las fibras aferentes PC aumentó con el incremento de la frecuencia entre 60 y 300 Hz, mientras que la frecuencia de disparo de las fibras aferentes AR no cambió y se mantuvo entre 10 y 50 Hz. Así, los estímulos mecánicos en el intervalo de la vibración se codificaban por el número total de los potenciales de acción en las fibras aferentes PC—un código de frecuencia [34,35]—, mientras que los estímulos mecánicos en el intervalo del *flutter* eran codificados en la secuencia temporal de los potenciales de acción de las fibras aferentes AR, en fase con las oscilaciones; además, el número de potenciales de acción en las fibras aferentes AR se mantuvo constante. Esto llevó a la propuesta de que las vibraciones en el *flutter* son codificadas por el período dominante de los intervalos entre los potenciales de acción de las fibras aferentes AR, es decir, mediante un código temporal [34,35]. Lo anterior supone que las neuronas del sistema nervioso central cuentan con la capacidad de ‘leer’ los intervalos entre los potenciales de acción [36].

Sin embargo, los estudios acerca de las sensaciones provocadas por la microestimulación directa de las fibras aferentes AR mostraron que la frecuencia del *flutter* podría depender también de la frecuencia de disparo de las neuronas [33]. Cuando la frecuencia de la corriente de microestimulación aumentaba entre 5 y 100 Hz—la cual, presumiblemente, produjo un aumento proporcional en la frecuencia de descarga de las fibras aferentes AR—, los sujetos humanos manifestaron un incremento paulatino en la frecuencia, percibiéndose la microestimulación como una vibración.

LA CODIFICACIÓN NEURAL PERIFÉRICA SUBYACENTE A LA PERCEPCIÓN DE LA TEXTURA

Recientemente, Johnson et al han estudiado las bases neurales de la percepción de la textura [37-41]. Estos investigadores elaboraron una variedad de estímulos táctiles con diferentes texturas, utilizando

distintos patrones de puntos pequeños realzados sobre una superficie. El grado de la textura varió desde liso hasta muy áspero según el diámetro de los puntitos, su elevación y el espacio entre ellos. Los estimados subjetivos de la textura se obtuvieron en sujetos humanos y también se registraron las fibras aferentes AL-I, PC y AR en monos anestesiados. La cuestión era, ¿qué medidas de actividad neural proporcionan un código para la textura? La piedra angular de este trabajo fue un criterio sencillo pero poderoso: se consideraba que una medida de la actividad neural era ‘consistente’ si, salvo la variación entre una prueba y otra, cualquier valorado de la medida correspondiese aun solo valor del estimado de la magnitud subjetiva; de otra manera, si la relación funcional no fuera de uno a uno, la medida sería descartada como un código neural. En una serie de tres relevantes estudios [37-39], se eliminó sistemáticamente una amplia variedad de posibles códigos neurales. La conclusión fue que el código de textura dependía de la variación espacial de la actividad de las fibras aferentes AL-I, es decir, de la diferencia en la actividad entre las fibras AL-I con campos receptores en distintas ubicaciones. Una de las medidas probadas fue la elaboración de un filtro Gabor que integró la actividad de una población de fibras aferentes AL-I espacialmente distribuidas. Se encontró una relación directa entre este modelo y los resultados psicofísicos [40]. Estos hallazgos hicieron posible una atrevida predicción: las neuronas de la corteza S1 debían actuar como diferenciadores espaciales y sus campos receptores debían contar con subregiones de excitación e inhibición. En una caracterización concienzuda de las células de la corteza S1 se mostró que esta predicción era correcta [42,43].

¿ESTÁ LA INTENSIDAD SUBJETIVA RELACIONADA LINEALMENTE CON LA ACTIVIDAD NEURONAL?

En los estudios de textura mencionados, las relaciones funcionales entre la actividad neural y la textura percibida fueron, en una buena aproximación, lineales [40]. Esto llevó a Johnson et al a reexaminar otra conjetura propuesta por Mountcastle [6]: la ley básica entre la representación neural de un continuo en la variable intensidad del estímulo y su magnitud subjetiva es la linealidad. La propuesta original permitía las no linealidades sólo en el proceso de la transducción, aquel que convierte una señal física en una representación neural. Todas las transformaciones subsecuentes en el código neural debían ser, por ende, lineales.

Los estudios posteriores utilizando la técnica de microneurografía contradijeron esta propuesta [9]. Sin embargo, como Johnson et al señalaron [40], la relación entre la psicofísica y la actividad neural central aún podría ser lineal. Una ley semejante quizá sea válida si las no linealidades ocurren antes del nivel cortical o en este nivel, pero al final se forma una representación neural proporcional a la intensidad subjetiva. Algunos estudios neurofisiológicos han señalado relaciones lineales entre la frecuencia de descarga de las neuronas de la corteza S1 y la velocidad del movimiento táctil [44,45], con la textura del estímulo [30,46] y con la frecuencia del *flutter* [47,48]. Estos resultados son sugestivos, pero es necesario seguir investigando para probar si esta propuesta es válida. Sería extremadamente interesante si estas leyes empíricas fueran verdaderas para otros parámetros de estímulos y modalidades sensoriales.

ACTIVACIÓN NEURONAL DEPENDIENTE DE TAREAS

Las tareas psicofísicas clásicas están clasificadas de acuerdo con la manera en que los estímulos son procesados [49]. Numerosos estudios neurofisiológicos involucran tareas conductuales muy simples

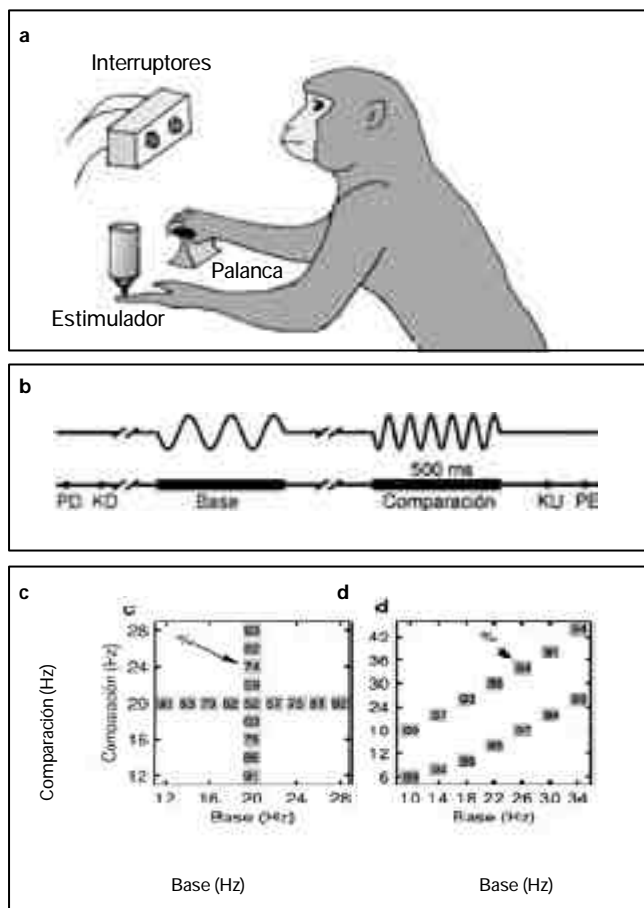


Figura 1. Tarea de discriminación. a) Elementos de la tarea de discriminación. El estimulador es un motor lineal controlado por algoritmos computacionales, los estímulos (desplazamientos verticales) se aplican sobre el dedo de la mano inmóvil. El sujeto mantiene la mano libre sobre la palanca desde el inicio del ensayo hasta el final de la aplicación del segundo estímulo, en ese momento el sujeto proyecta su mano hacia uno de los dos interruptores que se encuentran frente a él. El sujeto presiona el botón lateral cuando considera que el segundo estímulo de mayor frecuencia que el primero, en caso contrario oprime el botón medial; b) Secuencia de eventos durante los ensayos de discriminación. La punta de un estimulador mecánico desciende, haciendo contacto con la yema de alguno de los dedos de la mano (PD); el mono coloca su mano libre sobre una palanca inmóvil (KD); la punta oscila verticalmente, a la frecuencia del estímulo base; después de un retardo, se aplica la vibración mecánica correspondiente a la frecuencia de comparación; el mono suelta la palanca y presiona uno de dos botones (PB) para indicar si la frecuencia del estímulo de comparación fue de mayor o menor frecuencia que la del estímulo base; c y d) Pares de estímulos utilizados durante los registros. Cada caja gris indica un par de frecuencias base/comparación usado. El número dentro de la caja indica el porcentaje total de ensayos discriminados correctamente para ese par de estímulos [47]. Los pares de la figura c permiten generar curvas psicométricas para cuantificar la sensibilidad del sujeto y de las neuronas.

—la detección— donde el sujeto comunica simplemente si apareció o no algún componente del estímulo sensorial. Sin embargo, los circuitos neuronales participan de diferente manera, no sólo en relación con los parámetros del estímulo, sino también con respecto a los requerimientos de la tarea. Por ejemplo, Romo et al adiestraron monos para que fueran capaces de categorizar (es decir, clasificar) la velocidad de una punta de prueba que se movía sobre la piel de la mano [50]. Después de lesionar la corteza S1, el desempeño de los animales en esta tarea de categorización cayó prácticamente al nivel aleatorio. Sin embargo, de modo notable los monos aún eran capaces de detectar el estímulo normalmente, de acuerdo con la medición de sus tiempos de reacción y movimientos. Otros experimentos psicofísicos

indican que los monos evitan la discriminación—aquí se refiere a la comparación entre los dos estímulos presentados en diferentes momentos (Fig. 1)—cuando la tarea también puede resolverse mediante una estrategia alternativa, como sucede en la categorización [51]. La diferencia crucial entre las estrategias fue que la discriminación precisaba de un mecanismo de memoria de trabajo, de corto plazo, mientras que la categorización no [47]. La actividad neuronal más allá de la corteza S1 puede ser radicalmente diferente en estas dos situaciones (categorización frente a discriminación), aunque la conducta del mono quizá parezca idéntica. Finalmente, se evidencia una modulación de la actividad neuronal en las cortezas somatosensoriales primaria, especialmente en la corteza S2, por cambios en los niveles de atención [30,52-56]. La lección es que incluso una estructura central tan próxima a la corteza S1, como la corteza S2, precisa ser abordada adecuadamente [57], antes de revelar plenamente su capacidad de procesamiento y su papel funcional [30,46,53].

LA CODIFICACIÓN NEURAL DE LA SENSACIÓN DEL FLUTTER EN LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL

Poco después de su trabajo con las aferentes cutáneas, Mountcastle et al estudiaron las respuestas de las neuronas de la corteza S1 [7]. Veinte años más tarde, se registraron nuevamente las neuronas de la corteza S1, esta vez con monos entrenados, para detectar y discriminar las frecuencias de los estímulos vibrotáctiles [58]. Los resultados obtenidos en este estudio apoyaron los hallazgos anteriores [7]: 1. Las neuronas AR de la corteza S1, al igual que sus aferentes, respondieron con actividad periódica, en fase con las oscilaciones mecánicas; 2. La frecuencia de descarga parecía cambiar poco dentro del intervalo de *flutter*, si bien esta conclusión se basó en datos de sólo 17 neuronas [58]; 3. El desempeño psicofísico correspondió al inferido con base en la discriminabilidad de los intervalos periódicos entre los potenciales de acción [7]. Entonces, como se propuso anteriormente [4], la frecuencia del estímulo no puede ser codificada en la frecuencia de descarga de las neuronas de la corteza S1, sino que debe ser codificada en la secuencia temporal, en el orden serial de los potenciales de acción provocados por los estímulos periódicos. De la misma manera, Merzenich et al compararon los datos psicofísicos de monos con los registros de las neuronas de la corteza S1 de los mismos animales [59]. La comparación resultó ser consecuente con un mecanismo de codificación temporal; los índices de la frecuencia de descarga no mostraron variación en función de la frecuencia del estímulo (sin embargo, el intervalo de frecuencias probadas fue bastante estrecho y los animales estaban anestesiados).

Este dilema entre el código temporal y el código de frecuencia se está reexaminando en este momento, y los resultados más recientes contradicen las interpretaciones anteriores [48,56]. Un gran número de las neuronas de la corteza S1—con base en el estudio de 250 células de corteza S1—mostraron que sí modulan significativamente su frecuencia de descarga (la aumentan monotónicamente) conforme se aumenta la frecuencia del estímulo en el intervalo del *flutter*. Así, un código para la frecuencia del *flutter* afinado en el índice de la variación de la frecuencia de disparo de las neuronas de la corteza S1 es perfectamente posible.

Por lo tanto, existen dos posibles códigos para representar la frecuencia en S1. A fin de determinar cuál de los dos se utiliza para discriminar las frecuencias, Romo et al han abordado el problema con diferentes herramientas analíticas [48,56]. En uno de sus trabajos [56], compararon la capacidad del sujeto para distinguir entre un par de frecuencias (medida con técnicas psicofísicas), contra la probabilidad de que un observador ideal (herramienta de la teoría

de detección de señales), encontrara diferencias entre las respuestas de una neurona al mismo par de frecuencias (neurometría). Esto se hizo, en primer lugar, considerando como respuesta neuronal a la periodicidad (Fig. 2a) y posteriormente a la frecuencia de disparo (Figs. 2b y c). Los resultados mostraron que las neuronas replican con tanta nitidez la periodicidad del estímulo que si esa información se usara para resolver la tarea, el sujeto debería ser aproximadamente seis veces más sensible. Por el contrario, al considerar que la frecuencia está representada en la tasa de disparo, se obtiene que la sensibilidad neuronal es similar a la sensibilidad del sujeto.

Las neuronas en la corteza S2 también están activas durante la discriminación del *flutter*, pero sólo un número muy reducido de estas neuronas reproducen en su actividad la periodicidad de los estímulos del *flutter* (menor en un orden de magnitud al número en S1) [48]. A diferencia de la corteza S1, en la corteza S2 se registraron dos tipos de respuestas neuronales: neuronas que aumentan o que disminuyen su frecuencia de disparo en función de un incremento de la frecuencia del estímulo mecánico—relaciones que son aproximadamente lineales—[30,46]. Otros experimentos han revelado una correlación directa entre la frecuencia del estímulo que el mono debe memorizar en una tarea de discriminación y la frecuencia de disparo durante el período de memorización [47]. Las neuronas de la corteza prefrontal modulan su frecuencia de disparo durante un período en que debe recordarse la frecuencia del estímulo (Fig. 3). Las curvas del índice de la frecuencia de disparo observado contra frecuencia son indistinguibles de las de las neuronas S2; por lo tanto, aparentemente, se utiliza el mismo código de frecuencia del *flutter* para la presentación del estímulo y el almacenamiento a corto plazo de la información vibrotáctil.

LA INDUCCIÓN ARTIFICIAL DE LA ACTIVIDAD CORTICAL SUBYACENTE A LA DISCRIMINACIÓN DEL FLUTTER

A menudo, los estudios neurofisiológicos revelan correlaciones entre la actividad neuronal y los eventos sensoriales, pero ¿tiene tal actividad un impacto en la percepción y la conducta subsiguiente? Típicamente supo nemos que sí, pero es difícil verificarlo. Recientemente, Romo et al utilizaron la microestimulación intracortical en la corteza S1 para manipular el código neural del *flutter* [60,61]. En cada ensayo de la tarea, los monos discriminaron la frecuencia de dos vibraciones senoidales presentadas sucesivamente: el estímulo base y el estímulo de comparación (Fig. 4a). Después de que los animales dominaron esta discriminación de estímulos mecánicos (Fig. 1), se sustituyó el estímulo de comparación por la microestimulación de la corteza S1 en la mitad de los ensayos. Los estímulos artificiales consistieron en descargas periódicas de co-

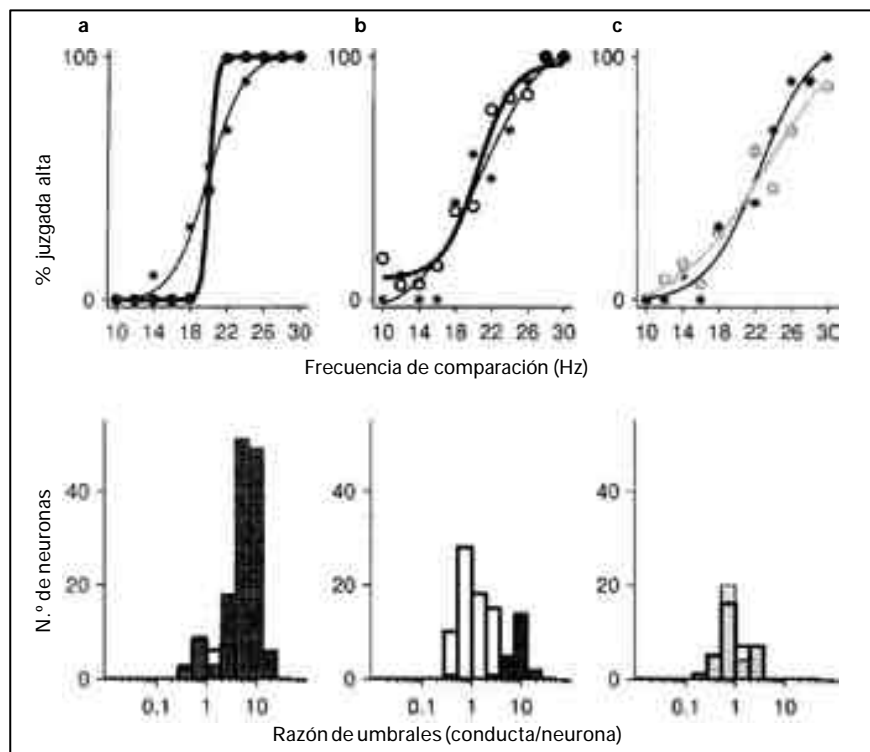


Figura 2. Comparación entre dos tipos de codificación en neuronas de S1, para la frecuencia del estímulo. En los paneles superiores se muestran las curvas psicométricas (líneas delgadas y círculos pequeños) obtenidas del porcentaje de veces que el sujeto consideró cada frecuencia de comparación (margen de 10 a 30 Hz), como mayor que la frecuencia base (20 Hz). a) La curva neurométrica (línea gruesa y círculos grandes) se obtiene a partir de la probabilidad de que un observador ideal considere que la respuesta del segundo estímulo (codificada en la periodicidad de la actividad de la neurona) fue mayor que la del primero; b) Similar al panel a, pero considerando que la frecuencia del estímulo fue codificada en la tasa de disparo de la neurona; c) Con estímulos aperiódicos la respuesta neuronal también carece de periodicidad, por lo tanto la tasa de disparo se consideró como respuesta. Los umbrales neuronales de discriminación fueron 0,2, 2,4 y 4,4 Hz, respectivamente, en tanto que los umbrales del sujeto en esas condiciones fueron 2,0, 3,2 y 2,8 Hz. En los paneles inferiores (a) las barras oscuras representan la razón de umbrales (psicométrico/neurométrico), medidos en neuronas de S1 que reflejaron la periodicidad del estímulo. Las barras abiertas corresponden a un subgrupo que además codificó la frecuencia en su tasa de disparo. Un valor mayor a la unidad indica que las neuronas son más sensibles que el sujeto. En b, se muestran las razones de umbral de una población de neuronas de S1 que codificaron la frecuencia del estímulo en la tasa de disparo (barras abiertas). De ellas, un subgrupo (barras oscuras) también reflejó la periodicidad del estímulo. En c, se muestran las razones de umbrales de una población de neuronas tanto para la condición aperiódica (barras grises), como en la condición periódica (barras abiertas), usando como respuesta la tasa de disparo en ambos casos [56].

rriente, aplicadas a las mismas frecuencias que el estímulo mecánico de comparación. Los sitios de la microestimulación en S1 fueron seleccionados de tal manera que tuvieran neuronas AR con campos receptores en la yema del dedo, en el sitio donde se aplicó la estimulación mecánica. Sorprendentemente, los monos pudieron discriminar entre la señal mecánica (de base) y la señal eléctrica (de comparación) con perfiles de desempeño indistinguibles de los que se obtuvieron usando únicamente los estímulos naturales. Es probable que la sensación artificialmente inducida se parezca mucho a la provocada por los estímulos naturales [60,62].

Para investigar el papel de la periodicidad de los intervalos de los potenciales de acción de las neuronas de la corteza S1 en la discriminación del *flutter* se aplicaron patrones de microestimulación aperiódicos [60]. Se utilizaron las mismas frecuencias promedio en esta condición—20 Hz todavía correspondía a 10 descargas de corriente aplicadas en 500 ms—, pero las descargas de corriente fueron separadas por intervalos de tiempo aleatorios (Fig. 4b). Los monos tuvieron que discriminar entre la frecuencia base y de comparación exactamente como lo hicieron con los estímulos periódicos; los ensayos de microestimulación y de es-

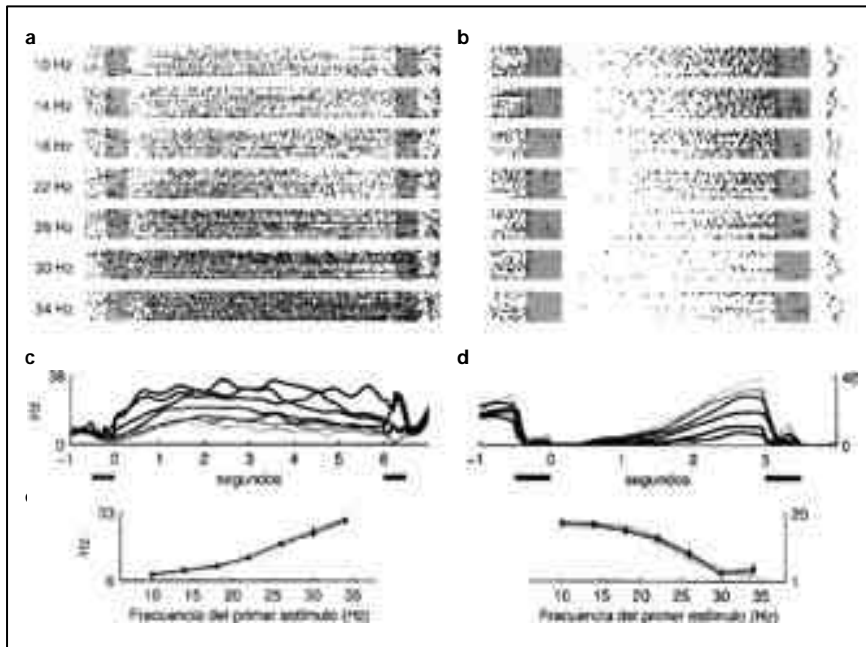


Figura 3. Respuestas monotónicas de dos neuronas de la corteza prefrontal del mono durante el periodo de memorización de estímulos vibrotáctiles. a, c y e) Positivas; b, d y f) Negativas; a y b) Actividad neuronal. Cada renglón de barras representa un ensayo y cada barra representa un potencial de acción. Los ensayos fueron presentados en orden aleatorio, pero aquí se han ordenado en bloques de igual frecuencia con respecto a la frecuencia del estímulo base (que se indica a la izquierda). Las cajas grises (y las pequeñas líneas horizontales en c y d) indican los periodos de estimulación base y de comparación; las barras grises gruesas delante del estímulo de comparación indican el inicio de la respuesta motora. Los ejes de tiempo para a y b se muestran en c y d, respectivamente; c y d) Densidades de espigas en función del tiempo para cada frecuencia del estímulo base. El nivel de gris indica la frecuencia base: la línea gris más clara corresponde a 10 Hz, la línea gris más oscura corresponde a 34 Hz; e y f) Tasas medias de disparo, promediadas a través de todo el periodo de memorización. Las pequeñas líneas verticales son \pm error estándar medio. Las líneas gruesas grises son ajustes sigmoidales a los datos [47].

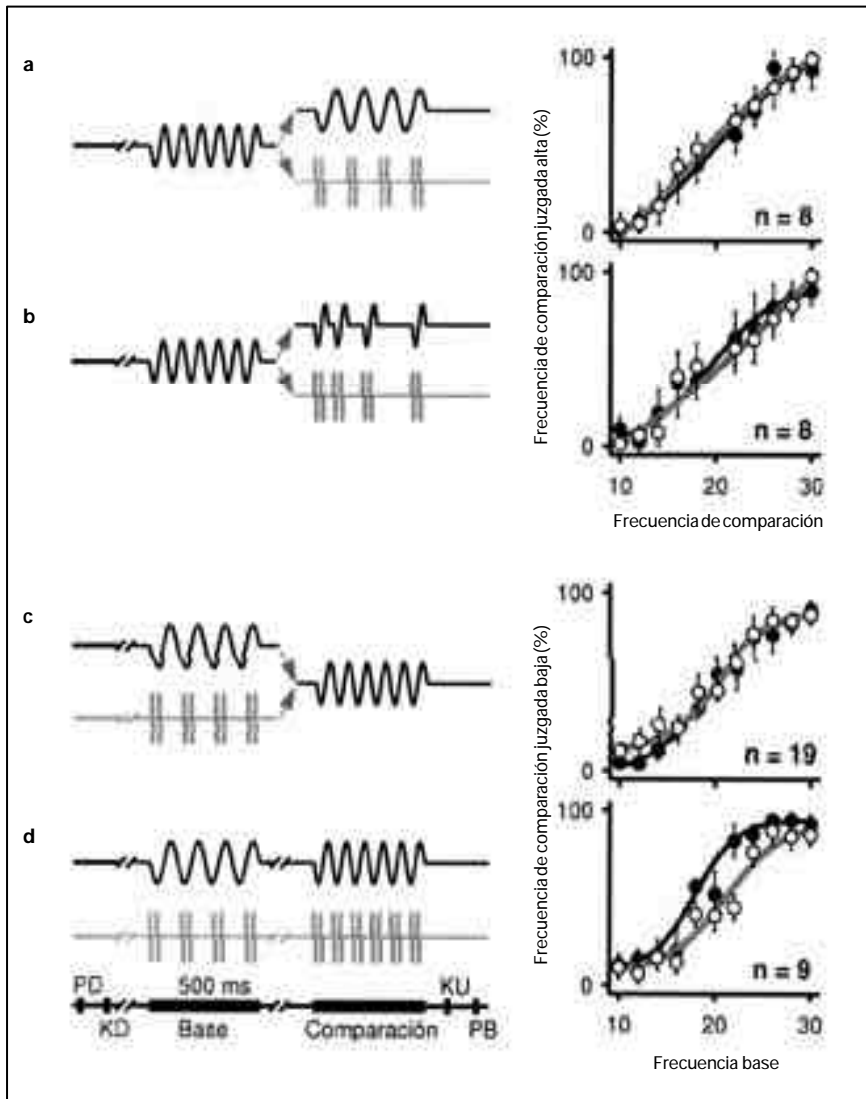


Figura 4. El desempeño psicofísico en la discriminación de frecuencia con estímulos naturales (mecánicos, aplicados en la piel) y con estímulos artificiales (eléctricos, microinyectados en la corteza somatosensorial). Dos monos fueron entrenados para comparar dos estímulos vibratorios presentados secuencialmente sobre la piel de uno de los dedos de la mano. Para recibir su recompensa (una gota de jugo) tuvieron que indicar correctamente si la frecuencia del segundo estímulo era más alta o más baja que la del primero. Ambas frecuencias cambiaron de un ensayo a otro. a) El diagrama del lado izquierdo muestra dos tipos de ensayos que fueron intercalados durante el primer experimento [60]. En la mitad de los ensayos (flecha hacia arriba) los monos compararon dos vibraciones mecánicas aplicadas a su piel. En la otra mitad (flecha hacia abajo) el primer estímulo era mecánico, pero el segundo consistió en una corriente eléctrica microinyectada en la corteza somatosensorial primaria. Las curvas al lado derecho muestran el desempeño de los animales en ambas situaciones (sólo se muestran los puntos de datos para los cuales el estímulo de comparación se hizo contra la frecuencia base de 20 Hz). Los círculos rellenos y los abiertos indican los estímulos mecánicos y eléctricos, respectivamente. El eje 'Y' corresponde al porcentaje de veces en que los monos juzgaron que la segunda frecuencia (eje 'X') era más alta que la primera; b) En el segundo experimento, el segundo estímulo era aperiódico. Los estímulos mecánicos aperiódicos (flecha hacia arriba) consistieron en pulsos senoidales aislados. La cantidad de los pulsos fue igual al de los estímulos periódicos, pero los intervalos entre ellos fueron aleatorios. En las pruebas de microestimulación (flecha hacia abajo) los pulsos mecánicos fueron reemplazados por pulsos eléctricos. El desempeño de los monos con la microestimulación fue prácticamente idéntica que con los estímulos naturales [72, 60]; c) Posteriormente, se investigó si la información que el sujeto obtiene de los estímulos eléctricos podría guardarse en la memoria de corto plazo tras la sustitución del primer estímulo [61]. Los sujetos fueron capaces de resolver la tarea bajo estas condiciones, como se aprecia en el panel de la derecha; d) Finalmente, se sustituyeron ambos estímulos en la mitad de los ensayos. A pesar de existir ligeras diferencias en el desempeño, se comprobó que se puede discriminar la frecuencia en estas condiciones.

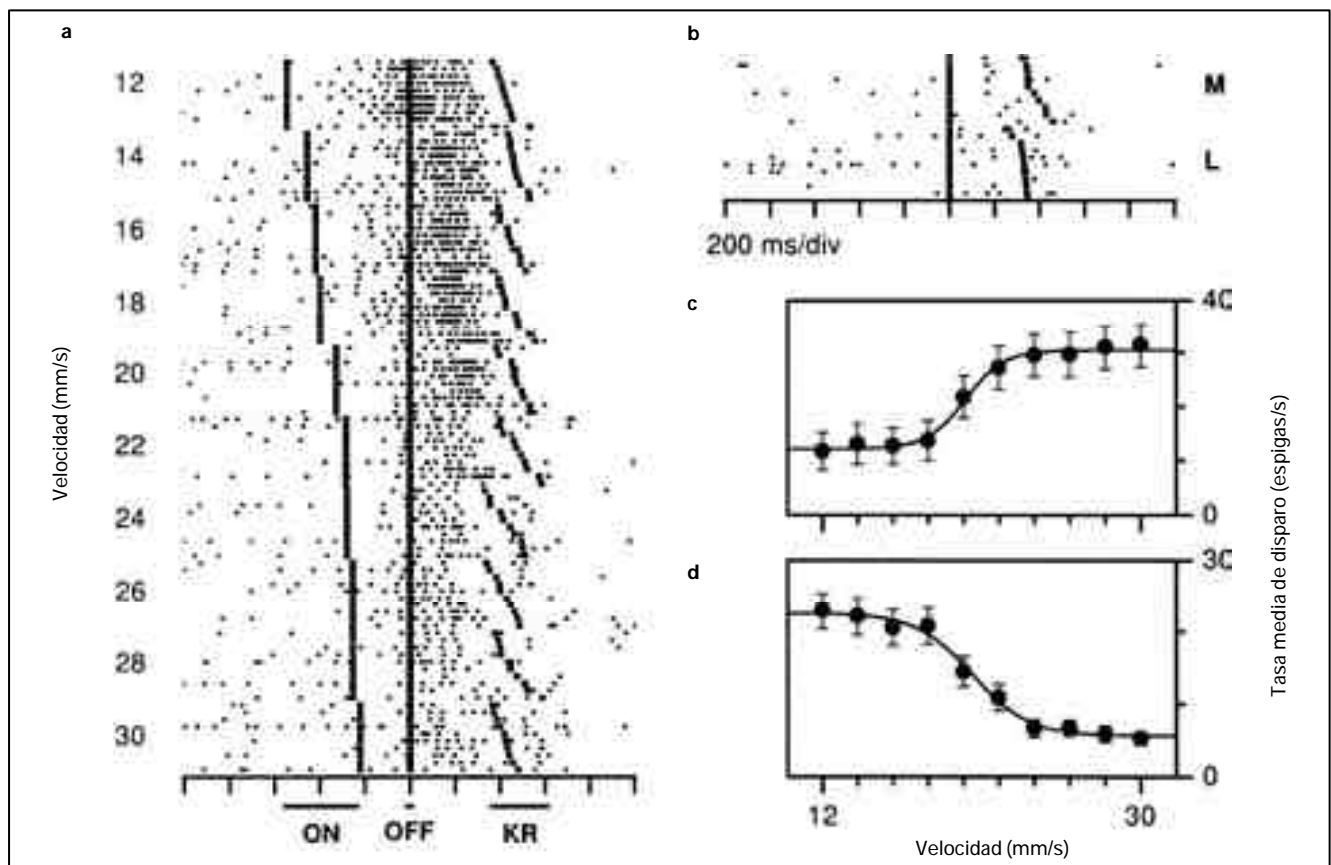


Figura 5. Actividad neural de la corteza motora primaria y que refleja la toma de decisión en una de las categorías del estímulo táctil. Los monos clasificaron la velocidad de una punta de prueba que se movía a través de la piel de la yema de un dedo de la mano, como baja (<20 mm/s) o alta (>20 mm/s). a) Actividad de una neurona que se activó más intensamente para las velocidades bajas. Cada línea corresponde a un ensayo, y cada pequeña marca representa un potencial de acción. Los cuadros representan los eventos de la conducta: el inicio del movimiento de la punta de prueba (ON; inicio del estímulo), la terminación del movimiento de la punta de prueba (OFF; fin del estímulo), o la liberación de la palanca (KR, detección del estímulo), que marcó el inicio de un movimiento de la mano para indicar la decisión. El tiempo de estimulación variaba porque se mantuvo constante la distancia del recorrido del movimiento de la punta. Las velocidades del estímulo están indicadas en la parte izquierda; b) Las respuestas de la misma neurona cuando se guiaron los movimientos de la mano hacia el interruptor medial (M), o lateral (L), por indicaciones visuales y en la ausencia del estímulo táctil. No se observó actividad diferencial en esta condición; c) Índice promedio de la frecuencia de descarga en función de la velocidad del estímulo, de una población de 20 neuronas que fueron selectivas para las velocidades altas. Las barras de error indican ± 1 error estándar medio; d) Al igual que en c, pero para una población de 20 neuronas selectivas para las velocidades bajas [72,63].

timulación mecánica fueron intercalados otra vez. Desde los primeros ensayos, los animales fueron capaces de discriminar las señales aperiódicas, prácticamente con el mismo nivel de exactitud que alcanzaron con las vibraciones periódicas naturales y artificiales. Los estímulos periódicos y aperiódicos, desde luego son distintos, pero los códigos neurales para la frecuencia del *flutter* subyacentes a las discriminaciones logradas por nuestros monos podrían ser iguales para ambas condiciones experimentales. De ser así, el resultado implicaría que la periodicidad de los intervalos entre los potenciales de acción de las neuronas de la corteza S1 no ejerce un papel funcional en el desempeño de nuestros animales en la tarea de la discriminación de frecuencia. Esta conclusión sería compatible con la observación de que las neuronas de las corteza S1 y S2 muestran modulaciones similares de la frecuencia de disparo tanto con los estímulos periódicos como con los estímulos aperiódicos [48]. También los sujetos lograron resolver la tarea cuando el estímulo eléctrico se aplicó en sustitución del primer estímulo (Fig. 4c), así como en una condición en la cual ambos estímulos fueron eléctricos [61] (Fig. 4d). Estos experimentos demostraron que los procesos iniciados por la señal eléctrica en S1 pueden activar mecanismos tan complejos como la memoria en las estructuras más centrales a las que S1 proyecta.

LOS PROCESOS DE DECISIÓN Y LA INTERFASE SENSITIVOMOTORA

¿Cómo se utiliza la información sensorial para generar un comando motor? Romo et al estudiaron esta cuestión en un paradigma de categorización táctil en la que los monos clasificaron la velocidad de una punta de prueba que se movía sobre la superficie de la piel de uno de los dedos de la mano [63,64]. Se designaron cinco velocidades como bajas (12, 14, 16, 18 y 20 mm/s) y cinco como altas (22, 24, 26, 28 y 30 mm/s). La mano contralateral al estímulo se usó para oprimir un interruptor medial para las velocidades bajas, y uno lateral para las velocidades altas. Se obtuvieron registros extracelulares de las neuronas de la corteza motora primaria durante la ejecución de la tarea. Como se esperaba, la mayoría de las neuronas descargaron con el movimiento del brazo. Otras incrementaron su actividad de manera no específica; estas células señalaron la existencia del estímulo, pero ignoraron sus dimensiones. Sin embargo, algunas neuronas aumentaron significativamente sus índices de frecuencia de descarga cuando se presentaron las velocidades bajas, aunque sólo respondieron débilmente—o no respondieron— a las velocidades altas (Figs. 5a y d). Otra población hizo lo contrario (Fig. 5c). En total, casi el 15% de todas las neuronas registradas fueron selectivas para alguna categoría de velocidad (neuronas ‘diferenciales’).

Según estas observaciones, las neuronas diferenciales de la corteza motora primaria parecen reflejar el proceso de decisión llevado a cabo por el mono [1,63-65], por las siguientes razones: 1. Estas respuestas neuronales de la corteza motora primaria no son el reflejo del estímulo. Ninguna de estas neuronas diferenciales respondió durante la estimulación pasiva cuando se impidió el movimiento del brazo, y cuando los mismos estímulos táctiles utilizados en la tarea de categorización se aplicaron sobre la misma superficie de la mano. Las neuronas motoras no replicaron simplemente la actividad de las neuronas S1, cuyos índices de frecuencia de descarga aumentaron de forma lineal en función de la velocidad [44,63]; 2. La actividad diferencial no se relacionó con el desempeño motor. Las diferencias entre las categorías de la velocidad preferida y de la no preferida fueron mucho mayores de lo esperado con base en los vectores neurales que codifican la dirección del movimiento del brazo [66]. Además, cuando los mismos movimientos del brazo se ejecutaron en respuesta a estímulos visuales, pero en ausencia del estímulo táctil, la mayoría de las células dejaron de responder o perdió su selectividad (Fig. 5b). Asimismo, el análisis de las respuestas correctas contra las respuestas incorrectas, que puede distinguir entre la participación sensorial y motora, indicó una representación mixta en esta actividad diferencial. Estos controles son cruciales para la interpretación de tal actividad diferencial [67]. Dichos resultados, más la observación de que el desempeño psicofísico de los monos correspondía con exactitud a la predicción del desempeño a partir de la actividad diferencial de las neuronas de la corteza motora primaria, sugieren que esas neuronas codifican la producción del proceso de la categorización sensorial; en otras palabras, la toma de decisión. Es muy probable que estas

neuronas se comuniquen con los circuitos neuronales responsables de la generación de los movimientos del brazo. Se encontraron respuestas parecidas en otras áreas motoras [68-70], lo que parece indicar que el proceso neural de la toma de decisiones está ampliamente distribuido en el cerebro del mono.

CONCLUSIÓN

Una crítica que surge a menudo acerca de los paradigmas conductuales que hemos discutido es que los estímulos están sobresimplificados, y presentados en un contexto de conducta totalmente artificial. Esto es cierto. Sin embargo, para entender cómo un mono toma una decisión, primero debemos simplificar todos los detalles que no afectan el proceso de la toma de decisiones *per se* [72]. Entonces, lo que define al experimento no es la modalidad o la complejidad del estímulo, sino la computación que el sujeto mismo debe realizar. Desde este punto de vista, el sistema somatosensorial es un modelo ideal para estudiar los mecanismos neurales que determinan la percepción y su impacto en la conducta. Naturalmente, el sistema somatosensorial se subdivide en submodalidades claramente segregadas, su anatomía es bien conocida, el número de etapas de procesamiento que abarca parece ser relativamente menor que en el sistema visual [71], y sus estructuras se vinculan íntimamente con el aparato motor.

Mediante rigurosos protocolos psicofísicos y neurofisiológicos, los procesos mencionados tal vez lleguen algún día a entenderse en su totalidad, desde la codificación del estímulo hasta la conducta motora requerida en una sola tarea: la percepción, la memoria y la toma de decisiones. El deseo es ambicioso y, aunque esté restringido a los limitados paradigmas del laboratorio, vale la pena investigarse.

BIBLIOGRAFÍA

- Newsome WT, Britten KH, Movshon JA. Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature* 1989; 341: 52-4.
- Salzman D, Britten K, Newsome WT. Cortical microstimulation influences perceptual judgments of motion direction. *Nature* 1990; 346: 174-7.
- Werner G, Mountcastle VB. Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents: stimulus-response relations, Weber functions, and information transmission. *J Neurophysiol* 1965; 28: 459-97.
- Talbot WH, Darian-Smith I, Kornhuber HH, Mountcastle VB. The sense of flutter-vibration: comparison of the human capacity response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey hand. *J Neurophysiol* 1968; 31: 301-34.
- Werner G, Mountcastle VB. The variability of central neural sensory system, and its implications for the central reflection of sensory events. *J Neurophysiol* 1963; 26: 958-77.
- Mountcastle VB, Poggio GF, Werner G. The relation of thalamic cell response to peripheral stimuli varied over an intensive continuum. *J Neurophysiol* 1963; 26: 807-34.
- Mountcastle VB, Talbot WH, Sakata H, Hyvarinen J. Cortical neuronal mechanisms in flutter-vibration studied in unanesthetized monkeys. Neuronal periodicity and frequency discrimination. *J Neurophysiol* 1969; 32: 452-84.
- Darian-Smith I. The sense of touch: performance and peripheral neural processes. In Brookhart JM, Mountcastle VB, eds. *The Nervous System*. Vol. III. Sensory processes. Part 2. Bethesda, MD: Ed. The American Physiological Society; 1984. p. 739-88.
- Vallbo AB, Johansson RS. Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensations. *Human Neurobiol* 1984; 3: 3-14.
- Vallbo AB. Single-afferent neurons and somatic sensation in humans. In Gazzaniga M, ed. *The cognitive neurosciences*. Cambridge: MIT Press; 1995.
- Phillips JR, Johnson KO, Hsiao SS. Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1988; 85: 1317-21.
- Phillips JR, Johansson RS, Johnson KO. Responses of human mechanoreceptive afferents to embossed dot arrays scanned across fingerpad skin. *J Neurosci* 1992; 12: 827-39.
- Kaas JH, Nelson RJ, Sur M, Lin CS, Merzenich MM. Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates. *Science* 1979; 204: 521-3.
- Nelson RJ, Sur M, Felleman DJ, Kaas JH. Representations of the body surface in the postcentral parietal cortex of *Macaca fascicularis*. *J Comp Neurol* 1980; 192: 611-43.
- Shanks MF, Person RC, Powell TPS. The ipsilateral cortico-cortical connections between the cytoarchitectonic subdivisions of the primary somatic sensory cortex in the monkey. *Brain Res* 1985; 356: 67-8.
- Powell TPS, Mountcastle VB. Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: a correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture. *Bull Johns Hopkins Hosp* 1959; 105: 133-62.
- Mountcastle VB. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *J Neurophysiol* 1957; 20: 408-34.
- Sur M, Wall JT, Kaas JH. Modular distribution of neurons with slowly adapting and rapidly adapting responses in area 3b of somatosensory cortex in monkeys. *J Neurophysiol* 1984; 51: 724-44.
- Burton H, Fabri M, Alloway K. Cortical areas within the lateral sulcus connected to cutaneous representations in areas 3b and 1: a revisited interpretation of the second somatosensory area in macaque monkeys. *J Comp Neurol* 1995; 355: 539-62.
- Krubitzer L, Clarey J, Tweendale R, et al. A redefinition of somatosensory areas in the lateral sulcus of macaque monkeys. *J Neurosci* 1995; 15: 3821-39.
- Pons TP, Garraghty PE, Friedman DP, Mishkin M. Physiological evidence for serial processing in somatosensory cortex. *Science* 1987; 237: 417-20.
- Pons TP, Garraghty PE, Mishkin M. Serial and parallel processing of tactual information in somatosensory cortex of rhesus monkeys. *J Neurophysiol* 1992; 68: 518-27.
- Cavada C, Goldman-Rakic PS. The posterior parietal cortex in rhesus monkeys: I. Parcellation of areas based on distinctive limbic and sensory corticocortical connections. *J Comp Neurol* 1989; 287: 393-421.
- Pearson RC, Powell TP. The projection of primary somatic sensory cortex upon area 5 in the monkey. *Brain Res* 1985; 356: 89-107.
- Leichnetz GR. Afferent and efferent connections of the dorsolateral precentral gyrus (area 4, hand/arm region) in the macaque monkey, with comparisons to area 8. *J Comp Neurol* 1986; 254: 460-92.
- Tokuno H, Tanji J. Input organization of distal and proximal forelimb areas in the monkey primary motor cortex: retrograde double labeling study. *J Comp Neurol* 1993; 33: 199-209.
- Godshalk M, et al. Cortical afferents and efferents of monkey postarcuate area: an anatomical and electrophysiological study. *Exp Brain Res* 1984; 56: 410-24.
- Preuss TM, Goldman-Rakic PS. Connections, of the ventral granular frontal cortex of macaques with perisylvian premotor and somatosensory areas: anatomical evidence for somatic representation in primate frontal association cortex. *J Comp Neurol* 1989; 282: 293-316.

29. Carmichael ST, Price JL. Sensory and premotor connections of orbital and medial prefrontal cortex of macaque monkeys. *J Comp Neurol* 1995; 363: 642-64.
30. Sinclair RJ, Burton H. Neuronal activity in the second somatosensory cortex of monkeys (*Macaca mulatta*) during active touch of gratings. *J Neurophysiol* 1993; 70: 331-50.
31. Iwamura Y, Iriki A, Tanaka M. Bilateral hand representation in the post-central somatosensory cortex. *Nature* 1994; 369: 554-6.
32. Macefield G, Gandevia SC, Burke D. Perceptual responses to microstimulation of single afferents innervating joints, muscles and skin of the human hand. *J Physiol* 1990; 429: 113-29.
33. Ochoa J, Torebjörk E. Sensations evoked by intraneural microstimulation of single mechanoreceptor units innervating the human hand. *J Physiol* 1983; 42: 633-54.
34. Shadlen MN, Newsome WT. Noise, neural codes and cortical organization. *Curr Opin Neurobiol* 1994; 4: 569-79.
35. Singer W, Gray CM. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annu Rev Neurosci* 1995; 18: 555-86.
36. Ahissar E, Vaadia E. Oscillatory activity of single units in a somatosensory cortex of an awake monkey and their possible role in texture analysis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1990; 87: 8935-9.
37. Connor CE, Hsiao SS, Phillips JR, Johnson KO. Tactile roughness: neural codes that account for psychophysical magnitude estimates. *J Neurosci* 1990; 10: 3823-36.
38. Connor CE, Johnson KO. Neural coding of tactile texture: comparisons of spatial and temporal mechanisms for roughness perception. *J Neurosci* 1992; 12: 3414-26.
39. Blake DT, Hsiao SS, Johnson KO. Neural coding mechanisms in tactile pattern recognition: the relative contributions of slowly and rapidly adapting mechanoreceptors to perceived roughness. *J Neurosci* 1997; 17: 7480-9.
40. Johnson KO, Hsiao SS, Blake DT. Linearity as the basic law of psychophysics: evidence from studies of the neural mechanisms of roughness magnitude estimation. In Franzen O, ed. *Somesthesia and neurobiology of the somatosensory system*. Basel: Birkhuser Verlag; 1996. p. 213-28.
41. Johnson KO, Hsiao SS. Neural mechanisms of tactual form and texture perception. *Annu Rev Neurosci* 1992; 15: 227-50.
42. DiCarlo JJ, Johnson KO, Hsiao SS. Structure of receptive fields in area 3b of primary somatosensory cortex in the alert monkey. *J Neurosci* 1998; 18: 2626-45.
43. DiCarlo JJ, Johnson KO. Velocity invariance of receptive field structure in somatosensory cortical area 3b of the alert monkey. *J Neurosci* 1999; 19: 401-19.
44. Romo R, Merchant H, Zainos A, Hernández A. Categorization of somesthetic stimuli: sensorimotor performance and neuronal activity in primary somatic sensory cortex of awake monkeys. *NeuroReport* 1996; 7: 1273-9.
45. Salinas E, Romo R. Neuronal representations in categorization task: sensory to motor transformation. In Bower J, ed. *Computational Neuroscience: Trends in Research 98*. New York: Ed. Plenum; 1998. p. 599-604.
46. Jiang W, Tremblay F, Chapman CE. Neuronal encoding of texture changes in the primary and the secondary somatosensory cortical areas of monkeys during passive texture discrimination. *J Neurophysiol* 1997; 77: 1656-62.
47. Romo R, Brody CD, Hernández A, Lemus L. Neuronal correlates of parametric working memory in the prefrontal cortex. *Nature* 1999; 339: 470-3.
48. Salinas E, Hernández A, Zainos A, Romo R. Periodicity and firing rate as candidate neural codes for the frequency of vibrotactile stimuli. *J Neurosci* 2000; 20: 5503-15.
49. Werner G. *The study of sensation in physiology*. In Mountcastle VB, ed. *Medical physiology*, Vol. I. St. Louis: Ed. Mosby; 1980. p. 605-28.
50. Zainos A, Merchant H, Hernández A, Salinas E, Romo R. Role of primary somatic sensory cortex in the categorization of tactile stimuli: effects of lesions. *Exp Brain Res* 1997; 115: 357-60.
51. Hernández H, Salinas E, García R, Romo R. Discrimination in the sense of flutter: new psychophysical measurements in monkeys. *J Neurosci* 1997; 17: 6391-400.
52. Hsiao SS, Johnson KO, O'Shaughnessy DM. Effects of selective attention of spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex. *J Neurophysiol* 1993; 70: 444-7.
53. Burton H, et al. Tactile-spatial and cross-modal attention effects in the second somatosensory and 7b cortical areas of rhesus monkeys. *Somat Motor Res* 1997; 14: 237-67.
54. Rainville P, Duncan GH, Price DD, Carrier B, Bushnell MC. Pain affect encoded in human anterior cingulate but not somatosensory cortex. *Science* 1997; 277: 968-71.
55. Mima T, Nagamine T, Nakamura K, Shibasaki H. Attention modulates both primary and second somatosensory cortical activities in Humans: a magnetoencephalographic study. *J Neurophysiol* 1998; 80: 2215-21.
56. Hernández A, Zainos A, Romo R. Neuronal correlates of sensory discrimination in the somatosensory cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000; 97: 6191-6.
57. Craig AD, Reiman EM, Evans A, Bushnell MC. Functional imaging of an illusion of pain. *Nature* 1996; 384: 258-60.
58. Mountcastle VB, Steinmetz MA, Romo R. Frequency discrimination in the sense of flutter: psychophysical measurements correlated with post-central events in behaving monkeys. *J Neurosci* 1990; 10: 3032-44.
59. Recanzone GH, et al. Changes in the distributed temporal response properties of SI cortical neurons reflect improvements in performance on a temporally based tactile discrimination task. *J Neurophysiol* 1992; 67: 1071-91.
60. Romo R, Hernández A, Zainos A, Salinas E. Somatosensory discrimination based on cortical microstimulation. *Nature* 1998; 392: 387-90.
61. Romo R, Hernández A, et al. Sensing without touching: psychophysical performance based on cortical microstimulation. *Neuron* 2000; 26: 273-8.
62. Wickersham I, Groh JM. Electrically evoking sensory experience. *Curr Biol* 1998; 8: 412-4.
63. Salinas E, Romo R. Conversion of sensory signals into motor commands in primary motor cortex. *J Neurosci* 1998; 18: 499-511.
64. Salinas E, Romo R. Neuronal representations in categorization task: sensory to motor transformation. In Bower J, ed. *Computational Neuroscience. Trends in research 98*. New York: Ed. Plenum; 1998. p. 599-604.
65. Horwitz GD, Newsome WT. Sensing and categorizing. *Curr Biol* 1998; 8: 376-8.
66. Georgopoulos AP, Kettner RE, Schwartz AB. Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement and a neuronal population. *J Neurosci* 1988; 8: 2928-37.
67. Mountcastle VB, Atluri P, Romo R. Selective output-discriminative signals in the motor cortex of waking monkeys. *Cereb Cortex* 1992; 2: 277-94.
68. Romo R, Ruiz S, Crespo P, Zainos A, et al. Representation of tactile signals in primate supplementary motor area. *J Neurophysiol* 1993; 70: 2690-4.
69. Romo R, Merchant H, Zainos A, Hernández A. Categorical perception of somesthetic stimuli: psychophysical measurements correlated with neuronal events in primate medial premotor cortex. *Cereb Cortex* 1997; 7: 31726.
70. Merchant H, Zainos A, Hernández A, Salinas E, Romo R. Functional properties of primate putamen neurons during the categorization of tactile stimuli. *J Neurophysiol* 1997; 77: 1132-54.
71. Felleman D, van Essen DC. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1991; 1: 1-47.
72. Romo R, Salinas E. Sensing and deciding in the somatosensory system. *Curr Opin Neurobiol* 1999; 9: 487-93.

CÓDIGOS NEURALES PARA LA PERCEPCIÓN

Resumen. Objetivo. *Este artículo describe experimentos diseñados para poner en evidencia los códigos neurales asociados a la percepción y el procesamiento de información táctil.* Desarrollo. *Los resultados obtenidos en estos experimentos han revelado la actividad neural correlacionada con la percepción táctil. Las neuronas de la corteza somatosensorial primaria (SI) representan los atributos físicos de los estímulos táctiles. Se encontró que estas representaciones se correlacionan con la percepción táctil. Se comprobó por medio de la microestimulación intracortical la relación causal entre la actividad de SI y la percepción táctil. En las áreas motoras del lóbulo frontal se encontró el enlace entre las representaciones sensoriales y motoras durante la toma de decisiones. Conclusiones. SI genera representaciones neurales de los estímulos somatosensoriales que parecen ser suficientes para la percepción táctil. Estas representaciones neurales son posteriormente procesadas por áreas centrales a SI y parecen ser útiles para la percepción, memoria y la toma de decisiones.* [REV NEUROL 2002; 34: 363-70]

Palabras clave. Corteza cerebral. Microestimulación. Monos. Percepción. Representación.

CÓDIGOS NEURAIIS PARA A PERCEPÇÃO

Resumo. Objetivo. *Este estudo descreve experiências desenhadas para evidenciar os códigos neurais associados à percepção e ao processamento de informação táctil.* Desenvolvimento. *Os resultados obtidos nestas experiências revelaram a actividade neuronal correlacionada com a percepção táctil. Os neurónios do córtex somatosensorial primário (SI) representam, os atributos físicos dos estímulos tácteis. Achou-se que estas representações correlacionavam-se com a percepção táctil. Comprovou-se por micro-estimulação intra-cortical a relação causal entre a actividade de SI e a percepção táctil. Nas áreas motoras do lobo frontal, encontrou-se a união entre as representações sensoriais e motoras durante a tomada de decisões. Conclusões. SI gera representações neuronais dos estímulos somatosensoriais que parecem ser suficientes para a percepção táctil. Estas representações neuronais são posteriormente processadas por áreas centrais a SI e parecem ser úteis para a percepção, memória e a tomada de decisões.* [REV NEUROL 2002; 34: 363-70]

Palavras chave. Córtex cerebral. Micro-estimulação. Primatas. Percepção. Representação.