

X. PSICOFISIOLOGÍA DE LA PERCEPCIÓN

RANULFO ROMO, SALVADOR RUIZ, PATRICIA CRESPO,
ANTONIO ZAINOS Y HUGO MERCHANT

INTRODUCCIÓN

DESDE HACE aproximadamente tres décadas, la feliz coincidencia de la psicofísica y de la neurofisiología ha facilitado el estudio de la percepción. Mientras la psicofísica permite cuantificar las respuestas perceptuales del individuo en términos de las unidades físicas de los estímulos presentados, la neurofisiología permite el estudio directo de las vías y centros nerviosos supuestamente implicados en la percepción. El resultado de esta asociación es la correlación directa entre los eventos neuronales y las respuestas conductuales en el mismo sujeto. Sin embargo, sólo unos cuantos trabajos han podido investigar directamente los eventos neurales mientras el sujeto realiza una tarea de percepción. Esto se debe básicamente a las dificultades técnicas que el investigador debe resolver antes de poder realizar estas observaciones.

En este ensayo presentamos una serie de resultados que ilustran cómo se estudia la percepción; es decir, la correlación directa entre los eventos psicofísicos y neurofisiológicos. Se describen los procesos de detección, discriminación y categorización de estímulos táctiles en términos de eventos neurales que ocurren en las aferentes cutáneas y en las áreas somestésicas y motoras de la corteza cerebral. Mostraremos que es posible determinar los eventos neurales asociados a la percepción de los estímulos táctiles, desde la periferia hasta los centros cerebrales. Estos procesos deben ocurrir de la misma manera (guardando toda proporción) en los otros canales para la percepción.

REPRESENTACIÓN SENSORIAL

Uno de los problemas más difíciles por resolver en la neurobiología es determinar cómo los estímulos sensoriales son representados en la actividad de los canales periféricos (aferentes primarias) y en los agregados de neuronas del sistema nervioso central (núcleos y áreas cerebrales). Este planteamiento es fundamental para entender no solamente la neu-

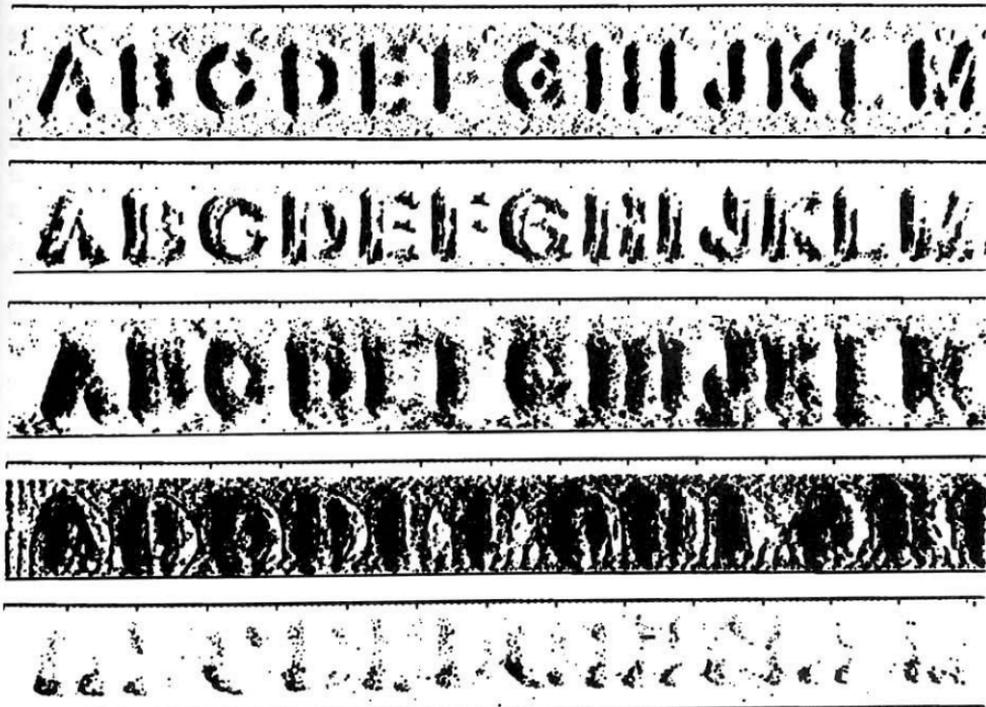


FIGURA X.3. Reconstrucción de las letras en la actividad de cinco neuronas ALS del área 3b de la corteza somatosensorial primaria del mono. Estas reconstrucciones se conocen como eventos espacio-temporales. Las letras tipo Braille son barridas por medio de un estimulador que simula el movimiento de las puntas de los dedos sobre las letras. El tamaño de la letra es de 8.5 mm y la velocidad de barrido es de 50 mm/s con una fuerza constante de 60 gf. (Adaptado de Phillips *et al.*) (18)

CODIFICACIÓN DE LA DIRECCIÓN DE ESTÍMULOS TÁCTILES EN LA CORTEZA CEREBRAL

Los resultados obtenidos en los dos estudios referidos previamente nos han motivado a investigar las bases neurales de la representación de estímulos táctiles que se mueven sobre la piel. Para este propósito hemos diseñado y construido un robot cartesiano, el cual permite la presentación de estímulos mecánicos sobre la piel de la mano de primates despiertos, con parámetros cinemáticos y dinámicos controlados: distancia de recorrido, velocidad, dirección y fuerza (23). Con este aparato hemos investigado en un buen número de neuronas ALS y ARS de la corteza somatosensorial, la representación de la dirección de los estímulos. Los campos receptivos de neuronas ALS y ARS fueron barridos en diferentes direcciones, velocidades y con diferentes niveles de fuerza ejercida por el estímulo sobre la piel. El primer objetivo de este análisis fue tratar de reconstruir la representación del estímulo en las áreas 3b y 1 e identificar las posibles transformaciones

que ocurren en la corteza somatosensorial primaria. Encontramos que tanto las neuronas ALS como ARS de las áreas 3b y 1 poseen funciones de sintonización a la velocidad y dirección del estímulo mecánico. Un buen número de estas células se sintoniza de una manera muy amplia a la dirección del estímulo y el análisis poblacional indica que la cooperación de esta población genera un vector de dirección, que a su vez codifica la dirección real del estímulo que se mueve sobre la piel (figura x.4). Los resultados sugieren, además, que este vector es prácticamente idéntico para las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial, por lo que en este nivel de procesamiento no ha habido transformaciones sustanciales de la representación de estas señales. Estos datos podrían explicar la presencia de imágenes anisomórficas de las letras a nivel de la corteza somatosensorial primaria, puesto que en el estudio de Phillips y colaboradores el barrido de las letras se llevó a cabo en una sola dirección (18).

LA CORTEZA MOTORA Y PREMOTORA EN LA PERCEPCIÓN TÁCTIL

El estudio de la representación de estímulos somestésicos en la corteza somatosensorial primaria es sólo una parte del proceso de percepción de estos estímulos. Es importante recordar que las áreas somestésicas primarias están directamente conectadas con las áreas somatosensoriales mucho más centrales, como son las áreas somatosensorial secundaria, 5 y 7b del lóbulo parietal (7, 17). Por lo tanto, es importante explorar en estas regiones el procesamiento de estos estímulos en las mismas tareas de detección y discriminación.

También es importante recordar que los estímulos somestésicos que son detectados y discriminados se miden por medio de las respuestas motoras que emite el sujeto. Esto sugiere que el componente motor que refleja el grado de percepción de los estímulos sensoriales es parte del proceso perceptivo (22). Los estudios anatómicos han revelado que las áreas somatosensoriales de la corteza parietal están conectadas directamente con las áreas motoras y premotoras de la corteza frontal (7, 17).

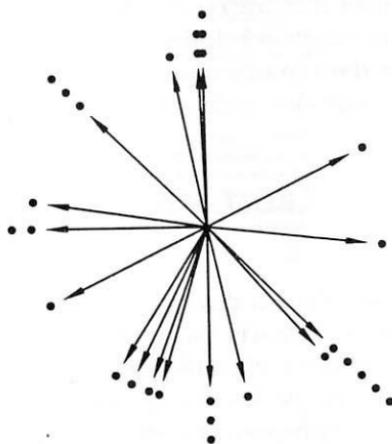
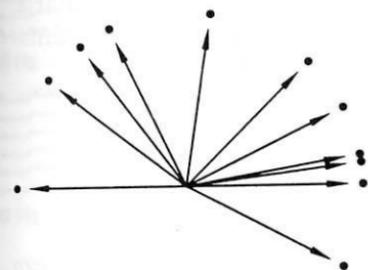
REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS VIBROTÁCTILES EN LA CORTEZA MOTORA PRIMARIA

En trabajos recientes hemos explorado en el área 4 (corteza motora primaria) la representación de estímulos somestésicos que son detectados y discriminados por el sujeto (13). La tarea es idéntica a la utilizada para estudiar la representación de la discriminación de los estímulos vibro-

táctiles en la corteza somatosensorial primaria. El resultado más sorprendente es el hecho de que alrededor de 25% de las neuronas estudiadas en la corteza motora primaria (en la representación del brazo con el cual el animal realiza las respuestas discriminatorias) descargan selectivamente durante el estímulo comparado (segundo estímulo). Grupos de neuronas reflejan la discriminación realizada por el animal: un grupo

4 mm/s

23 mm/s



50 mm/s

100 mm/s

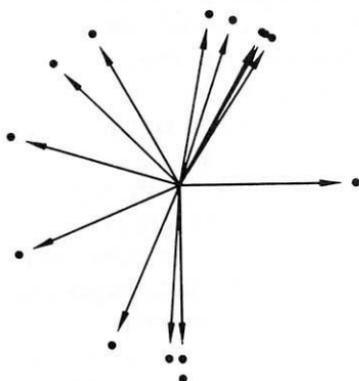
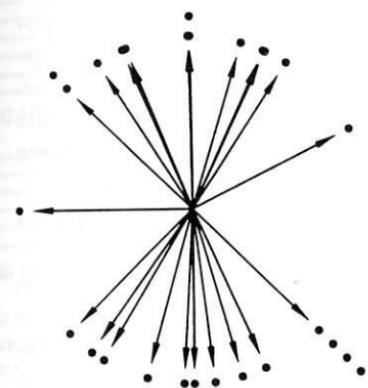


FIGURA X.4. Vectores que representan la codificación de la dirección de un estímulo táctil que se mueve sobre los dedos de la mano a velocidades variables y en diferentes direcciones sobre los campos receptivos de neuronas ARS y ALS de las áreas 3b y 1 de la corteza somatosensorial del mono. Distancia de recorrido constante (seis mm); velocidad variable (4-100 mm/s) y fuerza constante (10 gf).

indica si el estímulo fue de mayor frecuencia, y otro si el estímulo discriminado fue de menor frecuencia (figura X.5). Estas respuestas ocurren exclusivamente durante el desarrollo de las discriminaciones, puesto que si los mismos estímulos son presentados, pero los movimientos son restringidos, las respuestas selectivas desaparecen. Otro dato interesante de este estudio es el hecho de que los errores cometidos por el animal se ven igualmente reflejados en la actividad de las neuronas. Otra observación es el hecho de que en las descargas selectivas de las neuronas de la corteza motora no se observa la periodicidad del estímulo, como ocurre en la actividad de las neuronas de la corteza somatosensorial primaria. Este dato indica que ha ocurrido una transformación: de una representación isomórfica del estímulo, a una anisomórfica.

REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS TÁCTILES EN LA CORTEZA MOTORA SUPLEMENTARIA

Los resultados descritos en el apartado anterior sugieren que la corteza motora primaria participa en la salida del proceso de discriminación de los estímulos vibrotáctiles (13). Este hallazgo es de fundamental interés en el estudio de los sistemas cerebrales implicados en la percepción de estímulos sensoriales. Otras áreas de la corteza frontal motora podrían estar no solamente comprendidas en este proceso, sino también en procesos de decisión. De acuerdo con los resultados obtenidos en la corteza motora primaria, parecería que esta estructura simplemente recibe las señales que indican la discriminación del estímulo, y que ésta debe ejecutarlas por medio de un movimiento. Sin embargo, entre la entrada (corteza somatosensorial primaria) y la salida de información (corteza motora primaria), otras estructuras deben estar haciendo comparaciones y tomando decisiones que se reflejan en la actividad de las neuronas de la corteza motora primaria.

De acuerdo con este planteamiento hemos seleccionado una estructura de la neocorteza que por sus conexiones anatómicas con las áreas somatosensoriales y motoras podría jugar un papel importante en el proceso perceptivo (24). Esta región neocortical se conoce como el área motora suplementaria. Además, estudios recientes de neurofisiología han mostrado que esta región cortical está implicada en la planeación de movimientos voluntarios (2, 10, 11, 21, 25, 26, 29-32).

Recientemente hemos estudiado la participación del área motora suplementaria en una tarea de categorización de estímulos táctiles. En esta tarea el sujeto debe indicar por medio de movimientos los aspectos cualitativos del estímulo táctil. Por ejemplo, si el estímulo táctil se movía sobre la

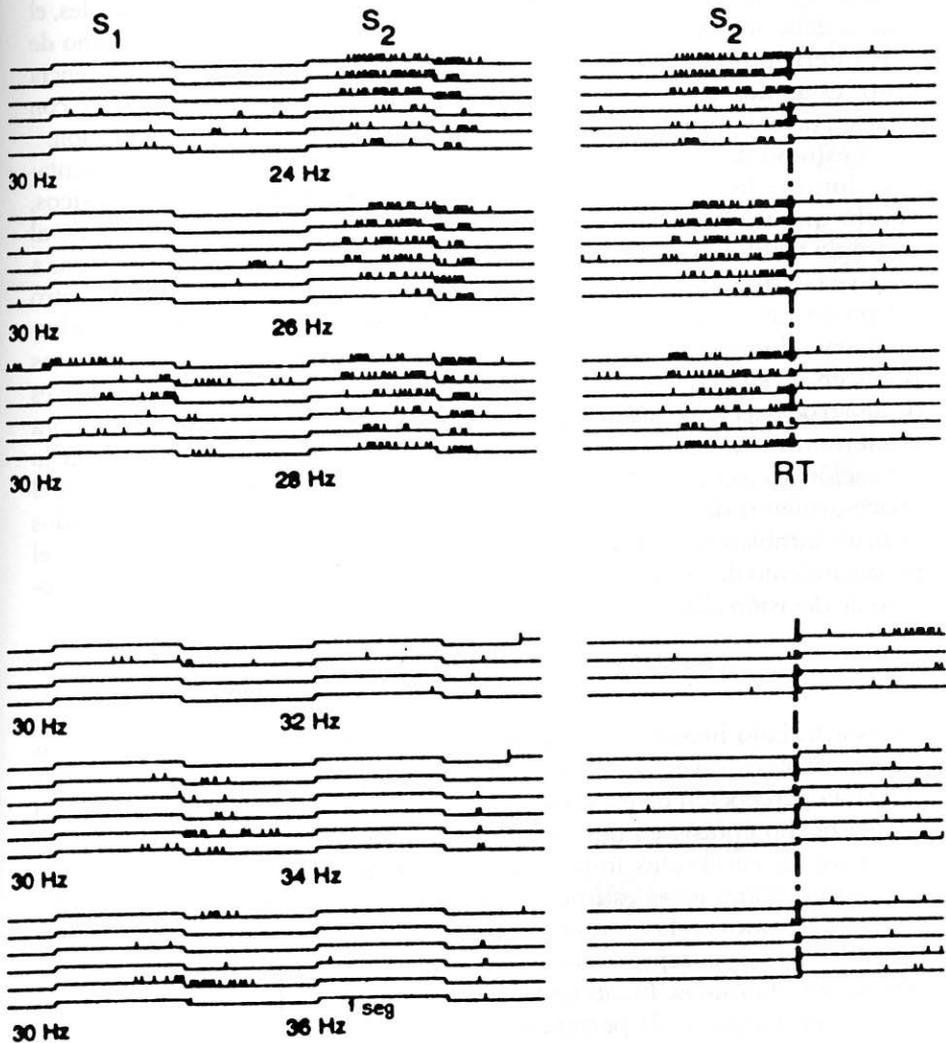


FIGURA X.5. Respuestas selectivas de una neurona de la corteza motora primaria cuando el mono discrimina las diferencias entre dos estímulos vibrotáctiles. Cada línea indica un ensayo, y sobre las líneas están superpuestas barras verticales que indican el instante real de una descarga de la neurona. Puede apreciarse que esta neurona descarga selectivamente cuando el animal ha discriminado que el segundo estímulo es de menor frecuencia que el primero (base). A la derecha de la figura los ensayos han sido alineados con respecto al tiempo de reacción (RT). (Adaptado de Mountcastle *et al.*) (13)

piel de la mano a una velocidad menor de 22 mm/s o mayor de 20 mm/s. Al igual que en la tarea de discriminación de los estímulos vibrotáctiles, el sujeto debe indicar su decisión por medio de la interrupción de uno de dos interruptores colocados al alcance del animal. La única diferencia entre estas dos tareas es que la categorización del estímulo se hace con base en un solo estímulo y no en dos como en la tarea de discriminación.

El estudio de la actividad de las neuronas del área motora suplementaria, durante la tarea de categorización de los estímulos somestésicos, reveló que un buen número de las neuronas registradas responde al estímulo táctil. Las respuestas somestésicas casi siempre están asociadas a respuestas motoras. Más importante aún fue el descubrimiento de otro grupo de neuronas del área motora suplementaria que descarga selectivamente durante el proceso de categorización (figura x.6). Estas neuronas predicen en su actividad si el animal va a indicar que el estímulo táctil es de alta o de baja velocidad (figura x.6). Estos datos indican que el área motora suplementaria, aparte de estar implicada en la preparación para la iniciación y ejecución de movimientos voluntarios, también lo está en el procesamiento de información de estímulos sensoriales. Los resultados indican también que esta región premotora podría estar implicada en el procesamiento de alto orden de la información sensorial, como sería el proceso de decisión (24).

RESUMEN Y CONCLUSIÓN

En este trabajo hemos presentado resultados derivados de experimentos diseñados para investigar directamente los eventos neurales que determinan la percepción de estímulos somestésicos. A lo largo de este artículo hemos hecho énfasis en que un aspecto crítico para el entendimiento de los procesos cerebrales implicados en la percepción, es primeramente determinar cómo estos estímulos son representados en las aferentes primarias y después en la corteza somatosensorial primaria. También hemos indicado que estas representaciones deben ser relevantes para la percepción de los estímulos. Finalmente, hemos indicado que las áreas motoras también participan en la percepción táctil.

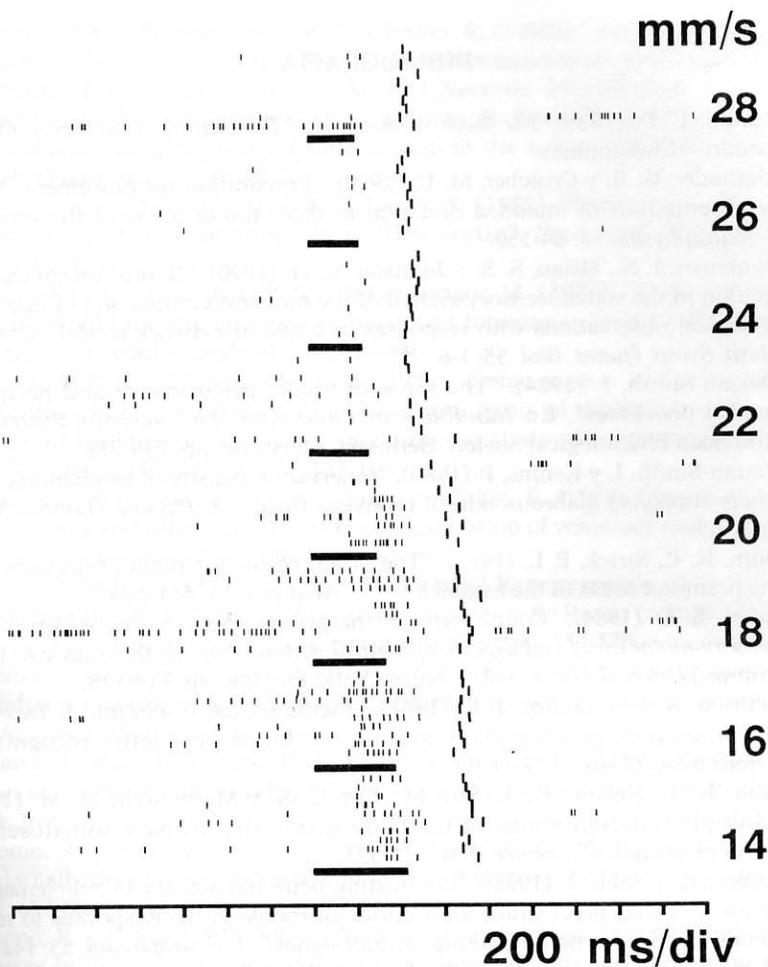


FIGURA X.6. Respuestas selectivas de una neurona del área motora suplementaria cuando el mono indica si la velocidad del estímulo táctil era de alta o de baja velocidad. Cada línea indica un ensayo y las barras verticales corresponden al instante real en que ocurre un potencial de acción. Las líneas horizontales indican la duración del estímulo, y las barras verticales, de mayor tamaño que las de las descargas neuronales, indican el instante real cuando el animal detecta el estímulo (tiempo de reacción). Distancia de recorrido 6 mm; fuerza constante de 20 gf y dirección distal proximal en el dedo medio de la mano izquierda del mono. El animal indica la categorización proyectando su mano libre (derecha) sobre uno de dos interruptores colocados a nivel de los ojos y al alcance de su mano. (Adaptado de Romo *et al.*) (24)

BIBLIOGRAFÍA

1. Adrian, E. D. (1929). *The Basis of Sensation. The Action of the Sense Organs*. Londres: Christophers.
2. Alexander, G. E. y Crutcher, M. D. (1990). "Preparation for movement: Neural representations of intended direction in three motor areas of the monkey". *J. Neurophysiol.* 64: 64-150.
3. Bankman, I. N., Hsiao, S. S. y Johnson, K. O. (1990). "Neural image transformation in the somatosensory system of the monkey: comparison of neurophysiological observations with responses in a neural network model". *Cold. Sp. Harb. Symp. Quant. Biol.* 55: 1-6.
4. Darian-Smith, I. (1984). "The sense of touch: performance and peripheral neural processes". En *Handbook of Physiology. The Nervous System III*. American Physiological Society. Bethesda, Maryland. pp. 739-788.
5. Darian-Smith, I. y Kenins, P. (1980). "Innervation density of mechanoreceptive fibers supplying glabrous skin of monkey's finger". *J. Physiol.* (Londres). 309: 147-155.
6. Dum, R. P., Strick, P. L. (1991). "The origin of corticospinal projections from the premotor areas in the frontal lobe". *J. Neurosci.* 11: 667-689.
7. Jones, E. G. (1984). "Connectivity of the primate sensory-motor cortex". En: *Sensory-motor areas and aspects of cortical connectivity*. E. D. Jones y A. Peters (comps.) *Cerebral Cortex*, vol. 5, Nueva York: Plenum, pp. 113-175.
8. Johnson, K. O. y Philips, J. R. (1981). "Tactile spatial resolution. I. Two point discrimination, gap detection, grating resolution, and letter recognition". *J. Neurophysiol.* 46: 1177-1191.
9. Kass, J. H., Nelson, R. J., Sur, M., Lin, C. S. y Merzenich, M. M. (1979). "Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates". *Science*. 204: 521-523.
10. Kurata, K. y Tanji, J. (1985). "Contrasting neuronal activity in supplementary motor area and precentral motor cortex of monkeys. II. Responses to movement triggering vs. non-triggering sensory signals". *J. Neurophysiol.* 53: 142-152.
11. Matsuzaka, Y., Aizawa, H. y Tanji, J. (1992). "A motor area rostral to the supplementary motor area (presupplementary motor area) in the monkey: Neuronal activity during a learned motor task". *J. Neurophysiol.* 68: 653-662.
12. McGuire, P. K., Bates, J. F. y Goldman-Rakic, P. S. (1991). "Interhemispheric integration. I. Symmetry and convergence of the corticocortical connections of the left and the right principal sulcus (ps) and the left and the right supplementary motor area (SMA) in the rhesus monkey". *Cereb. Cortex*. 1: 390-407.
13. Mountcastle, V. B., Atluri, P. D. y Romo, R. (1992). "Selective output-discriminative signals in the motor cortex of waking monkeys". *Cereb. Cortex*. 2: 277-294.
14. Mountcastle, V. B. y Henneman, E. (1952). "The representation of tactile sensibility in the thalamus of the monkey". *J. Comp. Neurol.* 97: 409-440.
15. Mountcastle, V. B., Poggio, G. F. y Werner, G. (1963). "The relation of thalamic cell responses to peripheral stimuli varied over an intensive continuum". *J. Neurophysiol.* 26: 807-834.

16. Mountcastle, V. B., Steinmetz, M. A. y Romo, R. (1990a). "Frequency discrimination in the sense of flutter: Psychophysical measurements correlated with postcentral events in behaving monkeys". *J. Neurosci.* 10: 3032-3044.
17. Mountcastle, V. B., Steinmetz, M. A. y Romo, R. (1990b). "Cortical neuronal periodicities and frequency discrimination in the sense of flutter". *Cold Sp. Harb. Quant. Biol.* 55: 861-872.
18. Phillips, J. R., Johnson, K. O. y Hsiao, S. S. (1988). "Spatial pattern representation and transformation in monkey cortex". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85: 1317-1321.
19. Phillips, C. G., Powell, T. P. S. y Wisendanger, M. (1971). "Projection from lowthreshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex". *J. Physiol.* (Londres). 217: 419-446.
20. Powell, T. P. S. y Mountcastle, V. B. (1959). "Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: A correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture". *Bull. Johns Hopkins Hosp.* 105: 133-162.
21. Roland, P. E., Larsen, B., Lassen, N. A. y Skinhoj, E. (1980). "Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man". *J. Neurophysiol.* 43: 118-136.
22. Romo, R., Ruiz, S. y Crespo, P. (1993). "Cortical Representation of touch". En: P. Rudomín, M. A. Arbib, F. Cervantes-Pérez, F. y R. Romo (comps.) *Neural Networks to Artificial Intelligence*. Springer-Verlag, pp. 154-170.
23. Romo, R., Ruiz, S., Crespo, P. y Hsiao, S. S. (1993). "A tactile stimulator for studying motion processing in the somatic sensory system of primates". *J. Neurosci. Meth.* 46: 139-146.
24. Romo, R., Ruiz, S., Crespo, P., Zainos, A. y Merchant, H. (1993). "Representation of tactile signals in primate supplementary motor area". *J. Neurophysiol.* 70: 2690-2694.
25. Romo, R. y Schultz W. (1987). "Neuronal activity preceding self-initiated or externally timed arm movements in area 6 of monkey cortex". *Exp. Brain Res.* 67: 656-662.
26. Romo, R. y Schultz, W. (1987). "The role of primate basal ganglia and frontal cortex in the internal generation of movements. III. Neuronal activity in the supplementary motor area". *Exp. Brain Res.* 91: 396-407.
27. Sur, M., Wall, J. T. y Kass, J. H. (1984). "Modular distribution of neurons with slowly adapting and rapidly adapting responses in area 3b of somatosensory cortex in monkeys". *J. Neurophysiol.* 51: 724-744.
28. Talbot, W. H., Darian-Smith, I., Kornhuber, H. H. y Mountcastle, V. B. (1968). "The sense of flutter-vibration: Comparison of the human capacity with response patterns of mechanoreceptive afferents from the monkey's hand". *J. Neurophysiol.* 31: 301-334.
29. Tanji, J. y Kurata, K. (1982). "Comparison of movement-related activity in two cortical motor areas of primates". *J. Neurophysiol.* 48: 633-653.
30. Tanji, J. y Kurata, K. (1985). "Contrasting neuronal activity in supplementary and precentral motor cortex of monkeys. I. Responses to instructions deter-

- mining motor responses to forthcoming signals of different modalities". *J. Neurophysiol.* 53: 129-141.
31. Tanji, J., Taniguchi, K. y Saga, T. (1980). "Supplementary motor area: Neuronal responses to motor instructions". *J. Neurophysiol.* 43: 60-68.
 32. Wiesendanger, M., Hummelshein, H., Bianchetti, M., Chen, D. F., Hyland, B., Maier, V. y Wiesendanger, R. (1987). "Input organization of the supplementary motor area". En: *Motor areas of the Cerebral Cortex*. Ciba Foundation Symposium No. 132. Porter, R. (comp.) Chichester: Wiley, pp. 40-62.
 33. Wosley, C. N., Marshall, W. H. y Bard, P. (1942). "Representation of cutaneous tactile sensibility in the cerebral cortex of monkey as indicated by evoked potentials". *Bull. Johns Hopkins Hosp.* 70: 399-441.

robiología de la percepción (22) sino también de la memoria, el aprendizaje y la conducta motora voluntaria (figura x.1). En este sentido se ha logrado un progreso considerable desde que Adrian registró los potenciales de acción de los nervios cutáneos de la rana y observó descargas asociadas a la estimulación de la piel (1). Estaba implícito en esa observación que los impulsos provocados por los estímulos somestésicos transmiten información al sistema nervioso central acerca de las propiedades físicas del estímulo, y que esta actividad podría ser considerada como el material primario para la sensación. Los trabajos pioneros de Bard, Marshall, Rose, Mountcastle y Woosley con el método de los potenciales provocados, revelaron que en la corteza cerebral y en el tálamo existe una representación de la lámina receptiva del cuerpo (14, 33). Estos estudios permitieron a Mountcastle iniciar el estudio de la representación de los estímulos sensoriales en el sistema nervioso periférico y central (15). En el siguiente apartado presentaremos los resultados y conclusiones de un estudio iniciado por Mountcastle y colaboradores (13, 16, 17, 28) en el que se abordó el problema de la representación de un estímulo somestésico vibrotáctil a nivel de las aferentes cutáneas y en la neocorteza de primates que realizaban tareas de detección y discriminación sobre la base de las propiedades físicas del estímulo (amplitud y frecuencia). El segundo grupo de resultados que discutiremos concierne a la representación de estímulos complejos a nivel de las aferentes cutáneas y en la corteza somatosensorial primaria (18). Finalmente, presentaremos los resultados de un trabajo donde se estudia directamente la representación de estímulos que se mueven sobre la mano del sujeto, no solamente a nivel de las áreas somatosensoriales (22), sino también en la corteza premotora del primate (24).

RECEPTORES Y VÍAS PERIFÉRICAS IMPLICADAS EN LA TRANSDUCCIÓN Y TRANSMISIÓN DE ESTÍMULOS TÁCTILES

Un aspecto importante en la fisiología sensorial ha sido la demostración de que cada uno de los tres tipos de mecanorreceptores cutáneos identificados está inervado selectivamente por una aferente cutánea (4). Existen tres tipos de aferentes cutáneas que han sido clasificadas de acuerdo con su respuesta a una estimulación mecánica, suave y sostenida, sobre el campo receptor localizado en la piel. Estos tres tipos de aferentes cutáneas se conocen como adaptadoras rápidas (ARS; conectadas a los corpúsculos de Meissner), adaptadoras lentas (ALS; conectadas a los discos de Merkel), y una tercera conocida también como adaptadora rápida, pero conectada a los corpúsculos de Pacini (CP).

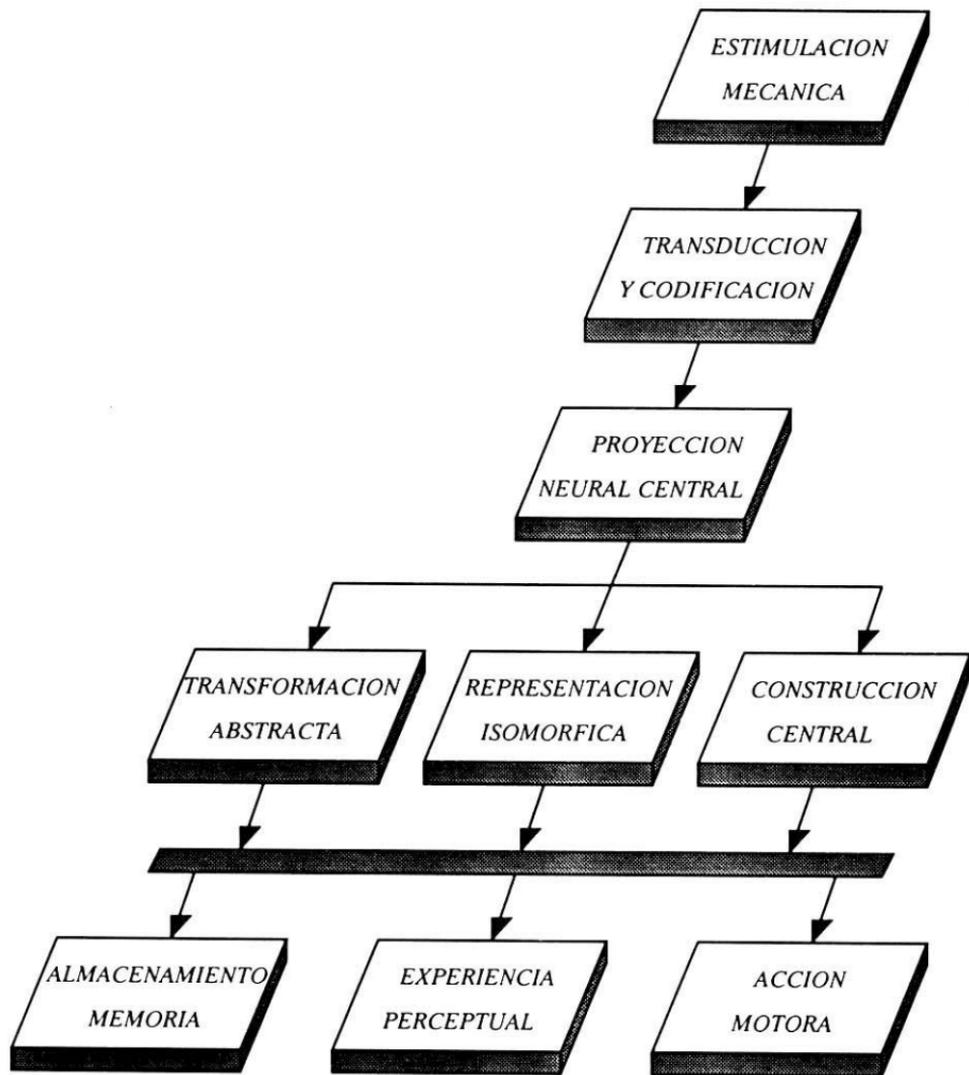


FIGURA. X.1. Diagrama que ilustra los procesos provocados por los estímulos táctiles, desde los receptores cutáneos hasta la generación de la percepción de los mismos o de conductas mucho más complejas como la memoria y la conducta motora voluntaria. (Adaptado de Romo, *et al.*) (22)

REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS VIBROTÁCTILES EN AFERENTES CUTÁNEAS

Un estímulo vibratorio aplicado sobre la piel de la mano produce dos tipos de sensaciones diferentes dependiendo de su frecuencia: una de *flutter* (aleteo, en el rango de 10-40 Hz) y otra de vibración en el rango de 60-300 Hz. Con este dato, se trata de dilucidar el o los sustratos nerviosos implicados en estos dos tipos de sensaciones. Con este propósito, Talbot y colaboradores (28) estudiaron directamente las respuestas de los tres tipos de aferentes cutáneas durante la presentación de los estímulos vibrotáctiles. La capacidad para detectar las diferentes frecuencias en función de la intensidad fue primeramente determinada en el hombre (28), y posteriormente en el mono (16). Con los datos obtenidos se construyeron funciones psicométricas y se determinaron los umbrales, los cuales fueron utilizados para estudiar las respuestas de las aferentes primarias del mono. Los estudios de psicometría revelaron, primeramente, que tanto el hombre como el mono presentaban la misma sensibilidad (umbral determinado por 50% de respuestas correctas) a los estímulos vibrotáctiles, con una mayor sensibilidad alrededor de los 250 Hz. Con esta curva de sensibilidad a la frecuencia se determinó hasta qué grado la secuencia temporal de estímulos vibrotáctiles eran codificados en la actividad de las aferentes ARS, ALS y CP. Los resultados fueron los siguientes: los estímulos que son detectados en el rango de 10 a 40 Hz provocan una secuencia periódica de impulsos en las aferentes ARS, mientras que las aferentes PCS codifican la secuencia temporal de los estímulos en el rango de 60 a 300 Hz (28). Estos resultados demostraron que a nivel del sistema nervioso periférico existe una segregación de la transmisión de los estímulos vibrotáctiles en función del rango de frecuencia. Esta hipótesis fue posteriormente confirmada, puesto que la anestesia local de la piel produjo una disociación de la detección del rango de frecuencia; la detección del rango de frecuencias por arriba de 60 Hz se mantiene mientras el sujeto no pueda detectar frecuencias en el rango de 10 a 40 Hz (28). Esto se debe a que los ARS, que sirven para la detección y codificación de los estímulos en el rango del *flutter*, están localizados en la superficie de la piel, siendo inactivados por la anestesia. En contraste, los CP, que sirven para transmitir frecuencias en el rango de 60-300 Hz, están localizados en los tejidos subcutáneos, por lo que no son afectados por la anestesia. Por lo tanto, la distribución diferencial de estos receptores en la piel permite el estudio de cada una de estas dos poblaciones de aferentes primarias en la transmisión de estímulos vibrotáctiles. Estos estudios permitieron a Mountcastle sugerir que los estímulos de frecuencias diferentes provocan pautas periódicas de actividad en los diversos grupos de aferentes primarias, las cuales transmiten

selectivamente esta actividad hasta la corteza somatosensorial primaria. Esta representación cortical permite al individuo detectar los dos rangos de frecuencias (28).

REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS COMPLEJOS TIPO BRAILLE EN LAS AFERENTES CUTÁNEAS

La identificación de los tres tipos de aferentes cutáneas ha facilitado no solamente el estudio de la representación de los estímulos vibrotáctiles, sino también de la representación de modelos de estímulos mucho más complejos, por ejemplo la forma de las letras, como ocurre cuando un sujeto lleva acabo la lectura en Braille. La percepción de la forma de un estímulo por medio del tacto consiste en la apreciación de las características espaciales de un objeto que toca la piel de la mano. El ejemplo más adecuado de este tipo de percepción es la habilidad que tiene el hombre para leer los patrones de las letras en Braille. En otras palabras, cuando un sujeto lee en Braille las aferentes primarias cutáneas transmiten al sistema nervioso central una representación detallada de la forma de las letras, y es esta información la que origina en el sistema nervioso central los procesos de reconocimiento y percepción de las letras. Esta hipótesis ha sido probada al determinar primeramente la capacidad discriminatoria que posee el hombre por medio de mediciones psicométricas y, luego, la determinación de la representación de estos modelos a nivel de las aferentes cutáneas; en otras palabras, la búsqueda de la representación de las letras en la actividad de los tres grupos de aferentes primarias.

Phillips y colaboradores (18) han estudiado cómo las aferentes ARS, ALS y CP representan en su actividad los estímulos tipo Braille. Con ayuda de un estimulador táctil se presentaron letras tipo Braille sobre los campos receptivos de los tres tipos de aferentes cutáneas. Este estimulador táctil simula la situación natural en la que un individuo mueve la punta de los dedos sobre las letras en Braille. Con este diseño, la representación espacial de estos estímulos complejos fue reconstruida en la actividad de las tres poblaciones de aferentes cutáneas. Los resultados obtenidos indican que las aferentes cutáneas ARS y ALS transmiten imágenes isomórficas de las letras presentadas sobre sus campos receptivos. Se encontró, además, que las ALS transmiten mucho mejor la forma de las letras que las ARS y CP. Este dato sugiere que a nivel del sistema nervioso periférico existe una segregación de la transmisión de la información espacial, y que una réplica del estímulo es proyectada al sistema nervioso central, al igual que sucede con la transmisión de estímulos vibrotáctiles. El hecho de que las ALS y ARS generan en su actividad imágenes neurales altamente estructuradas del estímulo, no es sorprendente, considerando la alta densidad de receptores

ALS y ARS que son inervados por las aferentes cutáneas donde las letras son presentadas (5). Está implícito en esta observación que la representación de la forma de las letras depende de la activación de cada una de las aferentes cutáneas que inervan el campo receptor (18).

Hemos revisado dos tipos de resultados concernientes a la representación de estímulos táctiles que poseen propiedades temporales o espacio-temporales (16, 18, 28). De estos estudios podemos concluir que existen tres grandes canales periféricos que son responsables de la transmisión y codificación de los estímulos táctiles, y que el procesamiento de alto orden que realiza el sistema nervioso central depende de las propiedades discriminativas de estos tres canales. Por otro lado, las imágenes isomórficas representadas en la actividad de las aferentes cutáneas son un factor que determina los umbrales psicométricos tanto para la detección y discriminación de los estímulos vibrotáctiles como para el reconocimiento de modelos complejos, como sucede en la lectura Braille. Estos trabajos han permitido sentar las bases para el estudio de la representación de los estímulos táctiles a nivel de la corteza cerebral del primate.

REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS TÁCTILES EN LA CORTEZA CEREBRAL

La corteza somatosensorial de los primates está dividida en cuatro áreas y cada una contiene una representación somatotópica de la forma del cuerpo (9). Estas subdivisiones se conocen como áreas 3a, 3b, 1 y 2. Las áreas 3b, 1 y 2 son de interés para el estudio del procesamiento de estímulos táctiles, puesto que las neuronas de estas áreas poseen prácticamente las mismas propiedades estáticas de los tres tipos de aferentes cutáneas (20). Estas tres clases de neuronas forman columnas, referidas como columnas ALS, ARS y CP (20). Se ha demostrado, además, que estas submodalidades muestran cierta distribución preferencial; por ejemplo, el área 3b contiene más columnas de neuronas con propiedades ALS, mientras que los ARS muestran una mayor preponderancia en las áreas 1 y 2 (20, 27). El área 2 contiene un mayor número de CP, aunque también se han encontrado en el área 3b y 1 (16). El área 3a está relacionada con procesamiento de información de las aferentes musculares (19).

REPRESENTACIÓN DE ESTÍMULOS VIBROTÁCTILES EN LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL PRIMARIA

El estudio de cómo los estímulos vibrotáctiles son representados en la actividad de las neuronas de la corteza somatosensorial tiene el mérito de

que esta representación puede ser correlacionada directamente con el grado de percepción provocada por el mismo estímulo. Este estudio fue realizado en monos entrenados para detectar y discriminar las diferencias que hay entre dos estímulos vibrotáctiles que difieren en unos cuantos ciclos (16). El objetivo de este estudio fue determinar el código neocortical que determina esta capacidad discriminatoria. Es importante aclarar que en este trabajo, los dos estímulos aplicados en la piel de la mano son juzgados por el individuo como si fueran de igual magnitud, por lo que la discriminación se lleva a cabo exclusivamente con base en la diferencia que hay en la frecuencia entre uno y otro. El estudio reveló que tanto el hombre como el mono poseen la misma capacidad discriminatoria en el rango de frecuencias de 10 a 50 Hz (16). Esta situación permite el estudio de los eventos neuronales que determinan la capacidad discriminatoria tanto del hombre como del primate. En estos experimentos, un estímulo con una frecuencia de 20, 30 o 40 Hz es presentado en primer término (estímulo base), seguido por un estímulo cuya frecuencia es 2, 4, 6 u 8 Hz mayor o menor que el primero (estímulo de comparación). El sujeto tiene que indicar con su mano libre, por medio del movimiento hacia uno de dos interruptores, si el segundo estímulo fue de mayor o de menor frecuencia que el primero. El registro de las neuronas de la corteza somatosensorial durante el desarrollo de la tarea de discriminación reveló que las neuronas ARS de las áreas 3b y 1 muestran actividad periódica en sus descargas provocadas por los estímulos que son discriminados, tanto para el estímulo base como para el estímulo de comparación (figura x.2). Además, los intervalos de las descargas corresponden exactamente a los ciclos de los estímulos vibrotáctiles (figura x.2). Por lo tanto, las neuronas ARS de la corteza somatosensorial primaria son capaces de representar los estímulos vibrotáctiles en sus descargas, de la misma manera como lo hacen las aferentes cutáneas ARS.

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

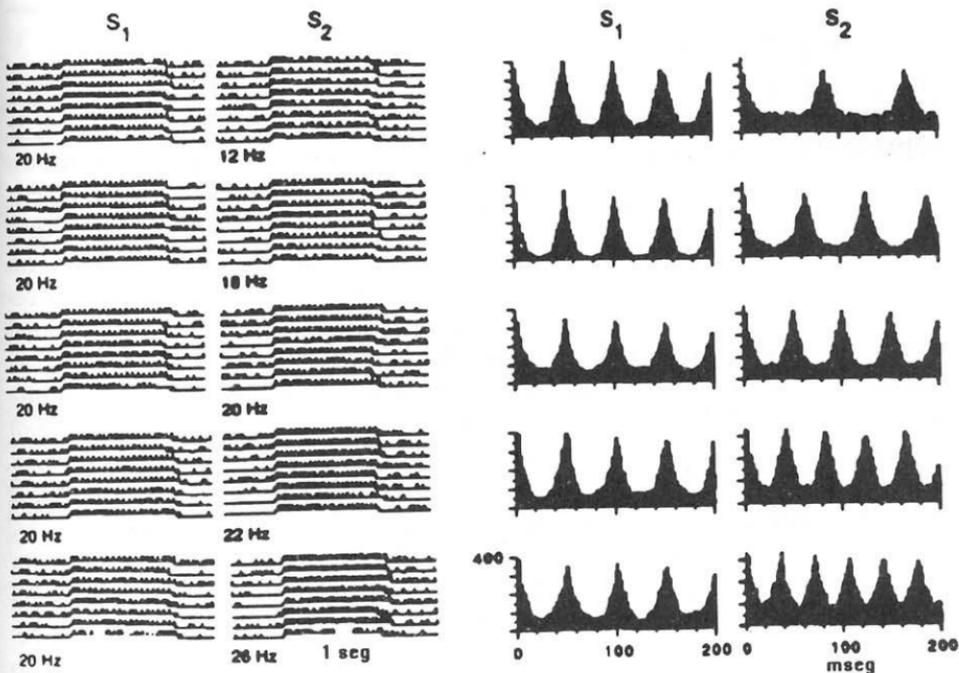


FIGURA X.2. Respuesta de una neurona AR de la corteza somatosensorial primaria cuando en su campo receptivo se presentan estímulos vibrotáctiles que son discriminados por el sujeto. A la izquierda de la figura están representadas las descargas asociadas con los mencionados estímulos vibrotáctiles. S1, estímulo base; S2, estímulo de comparación. Cada línea representa un ensayo, y superpuestas sobre las líneas, barras verticales que indican el instante real de un potencial de acción. A la derecha se puede apreciar una función de probabilidad de que las descargas estén asociadas a los estímulos vibrotáctiles. Puede apreciarse que los picos de los histogramas son constantes (50 milisegundos) cuando el primer estímulo fue de 20 Hz, mientras que los intervalos se alargan o se acortan con el estímulo comparado (estos intervalos reflejan la frecuencia de los estímulos comparados). (Adaptado de Mountcastle *et al.*) (16)

El siguiente paso en este estudio fue investigar las propiedades de las neuronas del área 2 de la corteza somatosensorial primaria mientras el animal desarrollaba la tarea discriminativa (17). Se encontró que muy pocas neuronas respondían a los dos estímulos, en comparación con el porcentaje encontrado en las áreas 3b y 1, bajo las mismas condiciones experimentales. Una conclusión podría ser que el área 2 no juega un papel relevante en el procesamiento de los estímulos vibrotáctiles. Sin embargo, podría ser que la periodicidad provocada por los estímulos discriminados fuera transformada en un código diferente, dado que el procesamiento intracortical en estas áreas es necesario para la percepción, decisión y conducta motora voluntaria (22, 24). Esta transformación podría ser un código neural para estructuras mucho más centrales.

REPRESENTACIÓN DE LA FORMA EN LA CORTEZA SOMATOSENSORIAL PRIMARIA

Hemos mostrado cómo el orden temporal de los estímulos vibrotáctiles es representado en las descargas de las neuronas de la corteza somatosensorial primaria, durante la ejecución de una tarea de detección y discriminación. Este estudio ha permitido posteriormente investigar la representación en la corteza somatosensorial primaria, de estímulos mucho más complejos, como son la forma de las letras. Para el estudio de la representación de estos estímulos, Phillips y colaboradores (18) siguieron el mismo procedimiento utilizado para investigar la representación de las letras en las aferentes cutáneas ARS, ALS y CP. Estos autores observaron que los estímulos espaciotemporales pueden ser representados en la actividad de las neuronas con diferentes niveles de resolución en las neuronas ALS, ARS y CP de las áreas 3b y 1. La imagen más nítida de las letras fue observada en las neuronas ALS y ARS del área 3b, y de éstas dos, en las neuronas ALS (figura X.3). De suficiente interés es el hecho de que la mejor imagen encontrada en las neuronas ALS podría ser comparada con la misma resolución encontrada en las aferentes cutáneas ALS. Sin embargo, el resultado más importante indica que las imágenes provocadas en el área 3b cambiaron de una representación isomórfica a una anisomórfica. La gran mayoría de las neuronas del área 1 mostraron una pobre resolución de las letras, aunque una vez más las mejores respuestas fueron desplegadas por las neuronas ALS.

Una pregunta que surge de este resultado es si la resolución de las formas desplegadas por las neuronas de la corteza somatosensorial puede ser suficiente para ser comparada con los umbrales de discriminación espacial. Los estudios de psicofísica realizados por estos autores determinaron que el umbral de resolución espacial era de 800 micras, con los mismos modelos de letras (8, 18). Un análisis mucho más cuidadoso reveló que las neuronas ALS del área 3b presentan en la actividad provocada por el estímulo suficiente resolución espacial para llevar a cabo la discriminación de la forma del estímulo (8).

Ciertamente es un enigma para el neurobiólogo seguir la representación neural de estos estímulos en las áreas somatosensoriales de la corteza cerebral. Las imágenes transformadas producen nuevas representaciones, las cuales podrían contener nueva información para la discriminación de la forma.