

*Modelo computacional sensorio-motor basado en el
biosonar del Murciélago Tadarida Brasiliensis*

NÉSTOR MAURICIO RUEDA PALACIOS
INGENIERO DE SISTEMAS
CÓDIGO: 2702358



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE INGENIERÍA
DEPARTAMENTO DE INGENIERÍA DE SISTEMAS E INDUSTRIAL
BOGOTÁ, D.C.
JUNIO DE 2017

*Modelo computacional sensorio-motor basado en el
biosonar del Murciélago Tadarida Brasiliensis*

NÉSTOR MAURICIO RUEDA PALACIOS
INGENIERO DE SISTEMAS
CÓDIGO: 2702358

DISERTACIÓN PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE
MAGISTER EN INGENIERÍA DE SISTEMAS Y COMPUTACIÓN

DIRECTOR
JONATAN GÓMEZ PERDOMO, PH.D.
DOCTOR EN CIENCIAS DE LA COMPUTACIÓN

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN
VIDA ARTIFICIAL

GRUPO DE INVESTIGACIÓN
GRUPO DE INVESTIGACIÓN EN VIDA ARTIFICIAL ALIFE



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE INGENIERÍA
DEPARTAMENTO DE INGENIERÍA DE SISTEMAS E INDUSTRIAL
BOGOTÁ, D.C.
JUNIO DE 2017

Título en español

Modelo computacional sensorio-motor basado en el biosonar del murciélago *Tadarida brasiliensis*

Title in English

Computational sensorio-motor model based on bat *Tadarida brasiliensis*

Resumen: Resumen español.

Abstract: Abstract

Palabras clave: Ecolocación artificial, sistemas sensoriales artificiales, neurorobótica, redes neuronales de pulsos, cognición espacial, vida artificial

Keywords: Artificial echolocation, artificial sensory systems, neurobotic, spiking neural networks, spatial cognition, artificial life

Nota de aceptación

Trabajo de tesis

Aprobado

“Mención ”

Jurado

Jurado

Jurado

Director
Jonatan Gómez

Bogotá, D.C., Junio 2 de 2017

Dedicado a

Mi esposa, por creer en este sueño desde el comienzo, por tener más confianza y fe en mí que cualquier otra persona, por darme su apoyo y amor en los momentos difíciles y por hacer tantos sacrificios para hacerlo posible. A mis padres, por brindarme día tras día su ejemplo, cariño y comprensión.

Agradecimientos

Agradezco al profesor Jonatan por dedicar su tiempo, sabiduría y esfuerzo en esta tesis y a los compañeros del grupo de investigación ALIFE por sus oportunas correcciones y sugerencias.

Índice general

Índice general	I
Índice de tablas	IV
Índice de figuras	V
Resumen	VII
1. Introducción	1
1.1. Antecedentes y Justificación	1
1.1.1. Antecedentes	1
1.1.2. Justificación	3
1.1.3. Definición del problema	3
1.1.4. Objetivo general	4
1.1.5. Objetivos específicos	4
1.2. Organización del trabajo de tesis	4
2. Preliminares	6
2.1. Ecolocación en murciélagos	6
2.1.1. Tipos de llamados de ecolocación	7
2.1.2. El murciélago brasileño de cola libre (<i>Tadarida brasiliensis</i>)	8
2.1.3. Cambios en el pulso de ecolocación durante la persecución de la presa	9
2.1.4. Localización de objetivos en el espacio tridimensional a través del biosonar	10
2.2. Anatomía y mecanismos neurales del sistema auditivo del murciélago	11
2.2.1. Anatomía funcional del sistema auditivo del murciélago	11

2.2.2.	Mecanismos neurales de procesamiento espacial en el sistema auditivo del murciélago	12
2.2.2.1.	Romboencéfalo	13
2.2.2.2.	Mesoencéfalo	13
2.3.	Redes neuronales de pulsos	14
2.3.1.	La neurona biológica	14
2.3.2.	Características fundamentales de las redes neuronales de pulsos	15
2.3.3.	Tipos de redes neuronales de pulsos	16
2.3.4.	Codificación de la información en las redes neuronales de pulsos . . .	19
2.3.5.	Plasticidad sináptica dependiente del tiempo (Synaptic Time Dependent Plasticity)	20
2.3.6.	Clasificación a través de STDP competitivo	21
2.4.	Trabajos previos	22
3.	Modelo sensorial	27
3.1.	Modelo del sistema auditivo periférico	27
3.1.1.	Modelo del oído externo, medio y a las células ciliadas	27
3.1.2.	Nervio auditivo	29
3.2.	Romboencéfalo	31
3.2.1.	Oliva Lateral Superior	31
3.2.2.	Núcleo Coclear Dorsal	32
3.2.3.	Mesoencéfalo	34
3.2.4.	Modelo del Colículo Inferior	35
4.	Modelo de propiocepción y sensoriomotor	37
4.1.	Modelo de propiocepción	37
4.1.1.	Organización toroidal Azimuth x Elevación	37
4.1.2.	Modelo computacional de la propiocepción	39
4.2.	Modelo sensoriomotor	39
4.2.1.	Modelo computacional sensoriomotor	40
5.	Implementacion	42
5.1.	Simulación del llamado de ecolocación	42
5.2.	Desarrollo del entorno virtual	43

5.2.1. Emisión, reflexión y atenuación del pulso de ecolocación	44
5.2.1.1. Generación de rayos (emisión)	45
5.2.1.2. Ecuación del sonar	46
5.2.1.3. Reflexión y atenuación	47
5.3. Implementación de los modelos de redes neuronales	48
6. Experimentacion y resultados	50
6.1. Planteamiento del experimento	50
A. Acústica en entornos virtuales	56
A.1. Acústica en entornos virtuales	56
A.1.1. Fundamentos de acústica	56
A.1.1.1. Amplitud en decibeles	57
A.1.2. Ondas sonoras en computación	58
B. Tablas de resultados experimentales	59
Glosario	61
Bibliografía	63

Índice de tablas

3.1. Tabla de conectividad para las neuronas del nervio auditivo.	31
3.2. Tabla de conectividad para las neuronas de la oliva lateral superior.	32
3.3. Tabla de conectividad para las neuronas WBI.	33
3.4. Tabla de conectividad para las neuronas Tipo II.	33
3.5. Tabla de conectividad para las neuronas IC.	36
4.1. Tabla de conectividad para las neuronas del modelo sensoriomotor.	40
5.1. Valores de fuerza del objetivo (TS).	47
B.1. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 1 a la 20.	59
B.2. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 20 a la 40.	60
B.3. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 40 a la 49.	60

Índice de figuras

2.1. Esquema básico del proceso de ecolocacion	7
2.2. Relación de la longitud de onda y el tamaño del objetivo en el biosonar.	7
2.3. Tipos de pulsos de ecolocación en murciélagos.	8
2.4. Fotografía y pulso de ecolocación del <i>Tadarida brasiliensis</i>	9
2.5. Análisis del llamado de ecolocación del murciélago <i>Tadarida brasiliensis</i>	10
2.6. Esquema de localización de objetivos en el murciélago.	11
2.7. Anatomía funcional del sistema auditivo del murciélago.	12
2.8. Mecanismos neurales de procesamiento espacial del sistema auditivo del murciélago.	14
2.9. Diagrama simplificado de la neurona biológica.	15
2.10. Conceptos básicos de las redes neuronales de pulsos.	15
2.11. Dinámica del cortex motor de la rata vs modelo de izhikevich.	16
2.12. Ejemplos de codificación neural.	20
2.13. Definición de plasticidad sináptica dependiente del tiempo.	21
2.14. Aprendizaje de patrones espacio temporales a través de STDP.	22
2.15. Investigación de Horiuchi en 2009.	23
2.16. Investigación de Chen et al. en 2013	24
2.17. Investigación de Vanderelst et al. en 2015.	25
2.18. Investigación de Vanderelst et al en 2016.	26
3.1. Modelo de filtros de señal para el tránsito entre la oreja y las células ciliadas.	28
3.2. Diagrama de bloques del modelo del Nevio Auditivo.	30
3.3. Esquema del romboencéfalo para esta tesis.	31
3.4. Diagrama de bloques del modelo del LSO.	32

3.5. Diagrama de bloques del modelo del DCN.	34
3.6. Esquema del mesoencéfalo para esta tesis.	34
3.7. Esquema de formación de las entradas excitatorias en el IC.	35
3.8. Diagrama de bloques del modelo del DCN.	35
4.1. Células de dirección en el hipocampo del murciélago.	38
4.2. Diagrama de bloques del modelo del modelo de la propiocepción.	39
4.3. Diagrama de bloques del modelo sensoriomotor.	40
5.1. Versión computacional del llamado de ecolocación del <i>Tadarida brasiliensis</i>	43
5.2. Proceso de trazado de rayos.	44
5.3. Línea de tiempo de emisión y reflexión del pulso de ecolocación.	46
5.4. Diagrama de emisión, reflexión y envío de eco al neurosimulador.	48
5.5. Esquema con la arquitectura de software.	49
6.1. Ruta de entrenamiento para el experimento sensoriomotor.	51
6.2. Secuencia de tres (3) ecos tomada del experimento sensoriomotor.	52
A.1. Proceso de compresión - rarefacción en el aire visto como una onda.	56
A.2. Amplitud y longitud de onda.	57
A.3. Conversión análoga a digital de la ecuación de onda.	58

Resumen

Los murciélagos emiten chillidos ultrasónicos que rebotan en los objetos y posteriormente son interpretados por su sistema auditivo. Este proceso, llamado ecolocación (o biosonar), les permite determinar con precisión la posición, el tamaño y otras características de sus objetivos.

Una gran cantidad de modelos computacionales han sido planteados para dar explicación a los procesos involucrados en la ecolocación, sin embargo, o no son biológicamente plausibles[69], o no integran el proceso sensoriomotor[68] o no tienen en cuenta la complejidad de un entorno tridimensional [14, 65].

Esta tesis hace frente a estos desafíos mediante la creación de un conjunto de modelos computacionales, biológicamente realistas para la percepción, la propiocepción y la integración sensoriomotora de un murciélago virtual, que interactúan en un entorno tridimensional.

En primera instancia, se desarrolla un modelo computacional para la percepción que simula los principios activos del biosonar (emisión-eco) y está compuesto por:

- Un modelo computacional del sistema auditivo periférico¹ adaptado de Goodman et al[26], para el murciélago *Tadarida Brasiliensis*.
- Un modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano horizontal (azimut) basado la investigación de Liu et al[38].
- Un modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano vertical (elevación) basado en la hipótesis neurobiológica de Hancock[29].

Luego, se desarrolla un modelo computacional para la propiocepción basado en la investigación de Finkelstein et al. [7], la cual plantea la hipótesis de una brújula neural 3D en el cerebro del murciélago.

¹El sistema auditivo periférico comprende las estructuras que permiten captar las ondas sonoras y convertirlas en impulsos eléctricos que son enviados al cerebro. El sistema auditivo periférico incluye el oído externo (que canaliza la energía acústica), el oído medio (que transforma la energía acústica en energía mecánica) y el oído interno (donde se transforma la energía mecánica en impulsos eléctricos).

Posteriormente, se crea un modelo computacional para la coordinación sensoriomotora, donde una red neuronal de pulsos² aprende a relacionar los estímulos de entrada con comandos de dirección y aceleración, del vuelo de un murciélago simulado.

Y finalmente, se desarrolla un entorno virtual tridimensional donde un agente puede emitir sonidos ultrasónicos, recibir los ecos que retornan y “volar” en medio de objetos simulados. En dicho entorno, los modelos sensorial, propioceptivo y sensoriomotor, se integran e interactúan para poner a prueba la coordinación sensoriomotora.

²Red neuronal de pulsos (spiking neural network) son un tipo de redes neuronales artificiales que incluyen el componente temporal de los disparos y otros elementos inspirados en las neuronas biológicas.

CAPÍTULO 1

Introducción

Los murciélagos buscan comida y evitan obstáculos en complejos entornos tridimensionales en total ausencia de luz[48]. Para ello, emiten chillidos ultrasónicos que rebotan en los objetos y posteriormente son interpretados por su sistema auditivo. A este proceso se le denomina ecolocación (o biosonar) [36].

La ecolocación fue descubierta por Donald Griffin en 1935 [5] y desde ese entonces ha sido fuente de inspiración para la construcción de todo tipo de dispositivos electrónicos, entre los que se encuentran los equipos de ecografía médica [34], los sensores para sistemas autónomos [49] y los dispositivos de navegación submarina como el SONAR [4]. Entre las tareas que la ecolocación le permite a un murciélago realizar se pueden mencionar la de encontrar objetivos en movimiento en medio de la densa vegetación, la de realizar complejas maniobras de vuelo y la de encontrar puntos de referencia distantes varios kilómetros.

Los murciélagos detectan el origen y las características de los estímulos rápidamente y con precisión usando solamente los ecos, sin embargo, no existe un modelo computacional que imite este comportamiento ni que permita explicar los mecanismos neurales involucrados en el mismo.

1.1. Antecedentes y Justificación

1.1.1. Antecedentes

Las investigaciones en el campo de la computación relacionadas con la ecolocación se pueden clasificar de la siguiente manera:

- Investigaciones para determinar la localización de fuentes sonoras.
- Investigaciones para el análisis auditivo de escenas tridimensionales.

- Investigaciones para simular el comportamiento de evitación de obstáculos.

De acuerdo a esta clasificación a continuación se describen las principales investigaciones realizadas.

Existen diversos mecanismos neurales identificados en el cerebro que permiten identificar el origen de las fuentes sonoras, en el plano horizontal (azimut), en el plano vertical (elevación). Múltiples investigaciones se han enfocado en desarrollar modelos para identificar estímulos auditivos, sin embargo, no integran la detección horizontal y vertical en un modelo tridimensional. Además, la mayoría se basan en modelos que no son biológicamente plausibles. A continuación describimos tres investigaciones:

- Shi y Horiuchi [63], proponen un modelo bioinspirado pero limitado a dos dimensiones y a la detección de estímulos en el azimut.
- Yano y Matsuo [76], proponen un modelo para localizar múltiples objetivos que usa análisis espectral y no es biológicamente plausible.
- Liu et al. [38], proponen un modelo bioinspirado para localizar objetivos en el azimut basado en el sistema auditivo de los mamíferos, pero dicha investigación se basa en estímulos externos y no tienen en cuenta la naturaleza activa de la ecolocación.

Los murciélagos pueden reconocer lugares e identificar elementos característicos de su entorno natural a través de la información auditiva que reciben de los ecos, esto se conoce como análisis auditivo de escenas tridimensionales. De acuerdo a Lewicki [36], las investigaciones en este campo se limitan a un único modelo computacional propuesto por Vanderelst et al [68], quienes proponen un modelo de “plantillas auditivas” para el reconocimiento de lugares a través del biosonar. En dicha investigación se emiten sonidos pregrabados de chillidos de murciélagos y se almacenan los ecos producidos sobre diversos escenarios naturales, posteriormente, se utilizan métodos probabilísticos para relacionar cada sonido con una única firma sonora. Sin embargo, el modelo propuesto por Vanderelst et al. no es biológicamente plausible, ni explica la detección que realizan los murciélagos de elementos significativos en la escena como potenciales rivales, comida o depredadores.

Los murciélagos navegan a través de entornos complejos evitando obstáculos, mientras persiguen objetivos en movimiento usando únicamente el biosonar. Tres modelos computacionales han sido propuestos para simular esta característica y se describen a continuación:

- Tandon y Rajendran [65], proponen un modelo en dos dimensiones que utiliza neuronas artificiales biológicamente realistas, pero la navegación se realiza a través de la detección de estímulos auditivos externos, lo cual no corresponde a la realidad activa (emisión-eco) de la ecolocación.

- Vanderlest [69], utiliza un entorno virtual tridimensional para predecir el comportamiento de evitación de obstáculos en murciélagos. Sin embargo el proceso de detección y análisis se reduce a un algoritmo reactivo que no es biológicamente plausible, ni ofrece explicación acerca de los procesos neurales involucrados.
- Horiuchi [31] propone un modelo computacional en dos dimensiones biológicamente factible, para explicar el comportamiento de evitación de obstáculos pero no tiene en cuenta la elevación ni la complejidad de la navegación tridimensional.

1.1.2. Justificación

Actualmente se desconoce cómo los murciélagos procesan la información contenida en los ecos tanto para orientarse como para buscar comida en complejos entornos tridimensionales.

La ecolocación es de gran relevancia científica, puesto que permite establecer los mecanismos comunes de análisis espacial entre el sistema auditivo y visual. Por otra parte, los principios utilizados por los murciélagos para desempeñar tareas en el entorno natural, ofrecen respuestas a múltiples problemas de ingeniería como:

- El problema del análisis de escenas auditivas que implica clasificar en grupos congruentes las entradas de sonido procedentes de orígenes diversos, este problema es conocido como “cocktail party effect” [67].
- El problema de determinar la existencia de una ruta libre de colisiones [18].
- El problema de clasificar grupos de objetos tridimensionales en diferentes posiciones [8].

Cabe anotar que los problemas anteriormente mencionados son de complejidad NP-Hard.

1.1.3. Definición del problema

Aunque los modelos propuestos en la literatura han mostrado ser eficaces en determinar la localización de estímulos auditivos en el plano horizontal (azimut) o en el plano vertical (elevación), tales modelos no se han integrado en un entorno tridimensional. Por otra parte, la mayoría se basan en fuentes auditivas externas y no tienen en cuenta la naturaleza activa de la ecolocación (emisión-eco) [37, 72, 74]. Además, no explican la rápida formación de escenas espaciales ni la extracción de elementos característicos que permite a los murciélagos seguir las presas y planificar complejas trayectorias de vuelo.

Uno de los retos adicionales que impone la investigación de la ecolocación es la obtención de información sensorial realista que permita la experimentación. Muchos investigadores han optado por la construcción de dispositivos neuromórficos para robots que

simulen el aparato auditivo, lo cual implica construir complejos mecanismos de hardware y robots que lidien con la complejidad del mundo real. Otros eligen la utilización de bases de datos de grabaciones de llamados de ecolocación, lo cual limita la naturaleza activa del biosonar.

En esta tesis, se construye un entorno virtual que permite simular la reflexión de las ondas de sonido sobre diversos objetos. Este entorno virtual permite realizar múltiples experimentos de manera controlada y establecer un balance entre flexibilidad y fidelidad.

A diferencia de las investigaciones previas se propone un modelo basado en la ecolocación que tiene en cuenta la complejidad de la navegación tridimensional, que ofrece una explicación biológicamente plausible de los procesos neurales involucrados y que tiene en cuenta el ciclo percepción-acción a través del tiempo.

Por otra parte, esta tesis propone integrar las investigaciones realizadas por Finkelstein [7, 20] en las que se sugiere una posible interacción sensorial y propioceptiva, que permite disminuir el error en las predicción de futuras acciones motoras.

1.1.4. Objetivo general

Crear un modelo computacional (biológicamente plausible) basado en el biosonar de un murciélago (en este trabajo el *Tadarida brasiliensis*) que le permita interactuar con un entorno virtual simulado.

1.1.5. Objetivos específicos

- Construir un entorno virtual que permita simular la emisión y la recepción de ecos.
- Proponer un modelo sensorial (biológicamente plausible) que permita a un agente procesar la información auditiva procedente del entorno virtual.
- Proponer un modelo computacional (biológicamente plausible) para un sistema de efectores que interactúen con el modelo sensorial y permitan el movimiento del agente.
- Desarrollar un experimento que permita demostrar coordinación sensorio-motora.

1.2. Organización del trabajo de tesis

A continuación se describe la organización de esta tesis.

En el capítulo 2 se presenta información preliminar para establecer los conceptos básicos de los modelos propuestos. Se hace una breve introducción a la ecolocación desde el punto de vista de la biología, se caracteriza la neuroanatomía del sistema auditivo de los

mamíferos, se establece el concepto de redes neuronales de pulsos y se hace una revisión de los trabajos previos realizados en el área.

En el capítulo 3 se propone un modelo computacional del sistema auditivo periférico¹ adaptado de Goodman et al [26], para el murciélago *Tadarida brasiliensis*, un modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano horizontal (azimut) basado la investigación de Liu et al. [38] y un modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano vertical (elevación) basado en la hipótesis neurobiológica de Hancock[29].

En el capítulo 4 se propone un modelo computacional para la propiocepción basado en los descubrimientos de Finkelstein et al. [7] sobre una brújula neural 3D en el cerebro del murciélago. Adicionalmente se propone un modelo computacional de interacción sensorio-motora, para relacionar los estímulos provenientes de los modelos sensorial y propioceptivo con comandos de dirección y aceleración.

En el capítulo 5 se detalla el proceso de construcción del entorno virtual y la implementación de los modelos anteriores usando neurosimuladores.

El capítulo 6 contiene los resultados del experimento de coordinación sensoriomotora tridimensional.

El capítulo 6.1 contiene las conclusiones del trabajo realizado y las recomendaciones para futuras investigaciones.

¹El sistema auditivo periférico comprende las estructuras que permiten captar las ondas sonoras y convertirlas en impulsos eléctricos que son enviados al cerebro. El sistema auditivo periférico incluye el oído externo (que canaliza la energía acústica), el oído medio (que transforma la energía acústica en energía mecánica) y el oído interno (donde se transforma la energía mecánica en impulsos eléctricos).

Preliminares

Los murciélagos realizan complejas tareas espaciales analizando únicamente los ecos que reciben. A pesar de que su sistema auditivo es en esencia similar al de los demás mamíferos [48], todavía se desconoce cómo pueden decodificar la complejidad del espacio tridimensional usando sonidos y cómo se realiza este proceso a nivel neural.

Múltiples investigaciones, desarrolladas en los campos de la neurociencia y la neurobiología ([7, 20, 61, 67]), sugieren hipótesis que pueden ser probadas a través de modelos computacionales. Sin embargo, simular el entorno natural de los murciélagos y sus sistemas neurales es todo un desafío.

Esta investigación propone el uso de entornos virtuales para poner a prueba modelos de neurociencia a través del vuelo libre en entornos simulados. En este capítulo se resumen los conceptos fundamentales de la ecolocación desde el punto de vista de la biología, los elementos esenciales de la neurociencia computacional que serán usados en este estudio y por último se hace una breve revisión de los trabajos previos realizados en el área.

2.1. Ecolocación en murciélagos

La ecolocación es una habilidad de algunos animales que les permite emitir una señal acústica y obtener información de su entorno a partir del eco que retorna [61]. La ecolocación, también llamada biosonar, es usada por los murciélagos para evitar chocar con los obstáculos, comunicarse y caracterizar sus presas en total oscuridad (ver figura 2.1). La ecolocación fue descubierta por Donald Griffin en 1935 [5] y desde ese entonces ha sido fuente de inspiración para la construcción de todo tipo de dispositivos electrónicos.

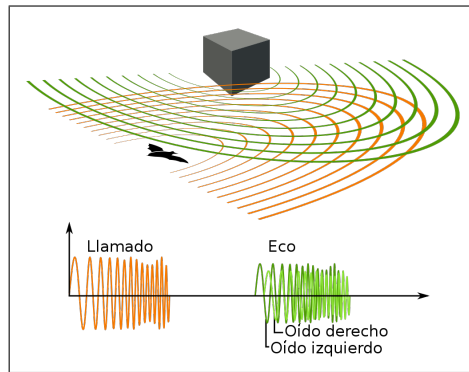


FIGURA 2.1. Esquema básico del proceso de ecolocación. El murciélago emite una señal acústica que choca contra un objetivo, parte de la señal se refleja como un eco y es percibida de manera diferente por los dos oídos (Imagen modificada bajo licencia wikimedia commons).

2.1.1. Tipos de llamados de ecolocación

Los murciélagos emiten cortos llamados de ecolocación o pulsos, que oscilan entre 0.04 y 250 ms [67]. Estos pulsos se emiten a altas frecuencias (a partir de 11KHz) debido a que la longitud de onda debe ser menor que el doble de la longitud del objetivo. La figura 2.2 ilustra dicha circunstancia. En la situación A no hay retorno puesto que la longitud de onda es mayor al doble del tamaño del insecto, en cambio en la situación B sí se presenta retorno en forma de eco a los dos oídos.

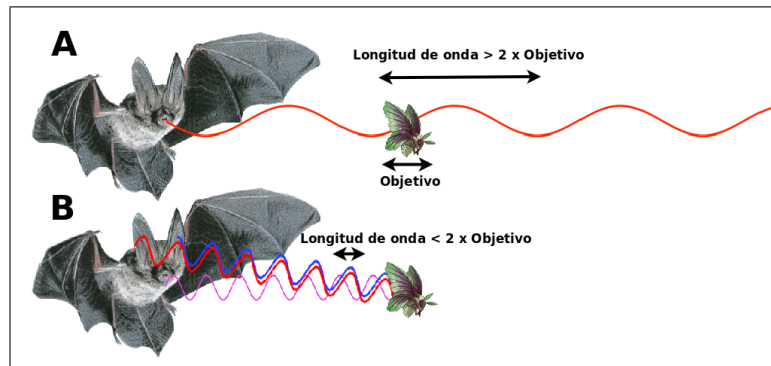


FIGURA 2.2. Relación de la longitud de onda y el tamaño del objetivo en el biosonar del murciélago. En la situación A no hay retorno. En la situación B sí se presenta retorno en forma de eco a los dos oídos. (Imagen tomada y modificada de <http://batmanagement.com/>)

De acuerdo a la variación de la frecuencia en el tiempo, los llamados de ecolocación se clasifican en dos tipos principales: pulsos de frecuencia modulada y pulsos de frecuencia constante (ver figura 2.3).

- Los pulsos de frecuencia modulada (*FM - Frequency Modulated*) se caracterizan por presentar aumentos o disminuciones en la frecuencia con respecto al tiempo. Los

llamados de ecolocación FM permiten obtener información acerca de la posición y las características externas de objetivos pequeños, debido a que se encuentran repartidos en un rango amplio de frecuencias y éstos ofreciendo así una mayor resolución [5]. No obstante, la energía del pulso se reparte en cada frecuencia haciendo que disminuya su alcance.

- Los pulsos de frecuencia constante (*CF - Constant Frequency*) son adecuados para detectar objetivos que se encuentran a largas distancias, debido a que la energía del sonido emitido está altamente concentrada en una frecuencia específica [5].

Algunos murciélagos emiten pulsos compuestos por frecuencia constante y por frecuencia modulada (ver figura 2.3), lo que les permite obtener información sobre las características de los objetos pequeños mientras exploran a la distancia.

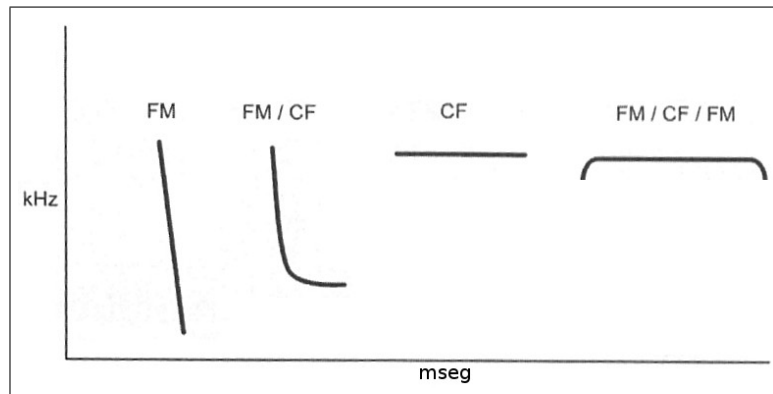


FIGURA 2.3. Gráfico de frecuencia vs tiempo que muestra los tipos de pulsos de ecolocación, FM = pulsos de frecuencia modulada (frequency modulation), CF = pulsos de frecuencia constante (constant frequency) (Imagen tomada y modificada de <http://www.hamfist.co.uk/>)

En ésta tesis se utiliza el llamado de ecolocación de la especie *Tadarida brasiliensis*.

2.1.2. El murciélago brasileño de cola libre (*Tadarida brasiliensis*)

Comúnmente conocido como el murciélago brasileño de cola libre o murciélago mexicano de cola libre, es una de las especies de murciélagos más abundantes en el hemisferio occidental y se encuentra en toda la mitad sur de América del Norte, la mayor parte de América Central y algunas porciones de América del Sur [6]. Esta especie se alimenta de insectos como: polillas, escarabajos, libélulas y moscas. Mide de aproximadamente 9.1cm de largo y pesa 15g [6].

El llamado de ecolocación del murciélago brasileño de cola libre es del tipo FM - CF - FM. La figura 2.4 muestra el pulso de ecolocación que emite y una fotografía de éste.

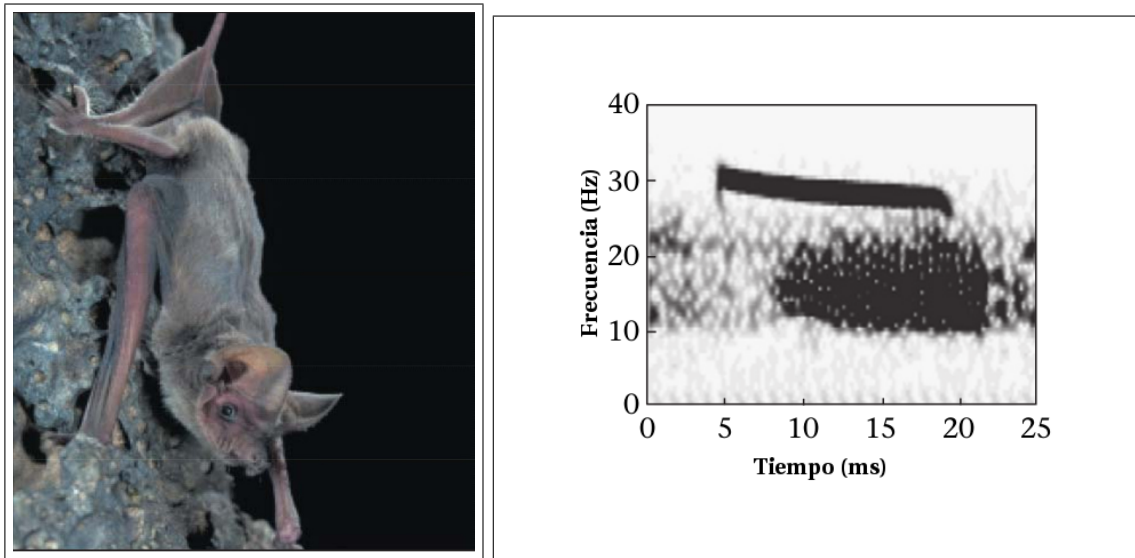


FIGURA 2.4. Fotografía del murciélago Brasileño de cola libre, lado izquierdo (Imagen tomada de [6]). Pulso de ecolocación FM-CF-FM del murciélago *Tadarida brasiliensis*, lado derecho (Tomada y adaptada de [24]).

2.1.3. Cambios en el pulso de ecolocación durante la persecución de la presa

Los murciélagos modifican los llamados de ecolocación según el contexto ambiental en el que se encuentran y la tarea que desempeñan [67]. Los investigadores han catalogado tres fases principales en los llamados de ecolocación de los murciélagos insectívoros durante el proceso de persecución de presas: búsqueda, aproximación y ataque. Cada fase tiene un ancho de la señal, un período de silencio entre pulsos (intervalo interpulso - IPI), una frecuencia característica y una duración, que cambian según la especie. En esta tesis se utiliza el llamado de ecolocación correspondiente a la fase de búsqueda del murciélago *Tadarida brasiliensis*.

La figura 2.5 muestra la duración del llamado, el tiempo de silencio (intervalo interpulso - IPI) y la frecuencia de cien (100) chillidos diferentes tomados de un estudio realizado por Schwartz et al. en el 2007 [62]. De la gráfica se infiere que la duración está en un rango de 10-18ms, el intervalo de silencio interpulso (IPI) está en un rango de 120-460ms y la frecuencia entre 21 a 33 KHz.

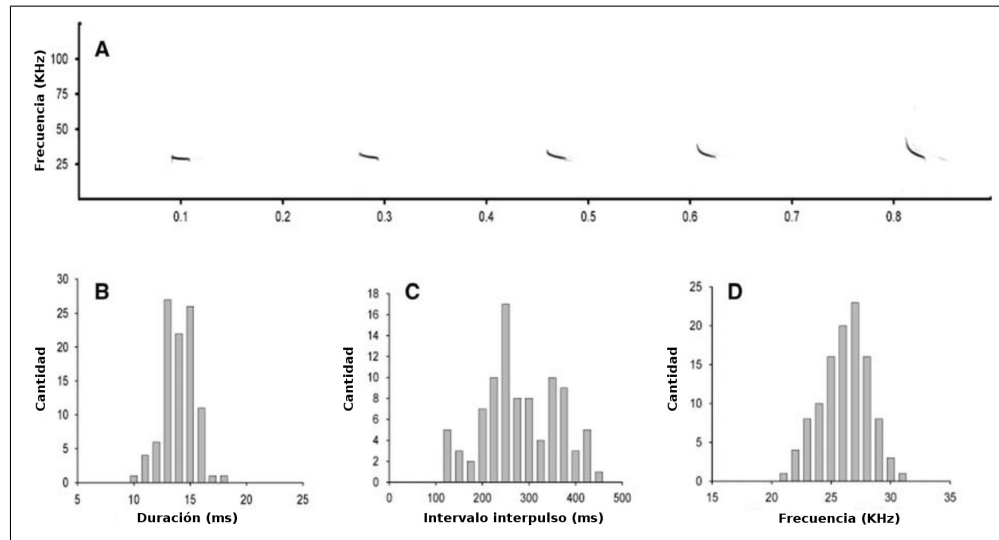


FIGURA 2.5. A. Llamado de ecolocación en fase de búsqueda sobre 900ms. B, C y D Duración, Intervalo de silencio y Frecuencia para 100 chillidos. (Gráfica tomada y adaptada de [62]).

2.1.4. Localización de objetivos en el espacio tridimensional a través del biosonar

Los murciélagos pueden determinar el ángulo sobre el plano horizontal (azimut ϕ), el ángulo de elevación (elevación θ) y la distancia entre él y su objetivo (r), lo que les permite localizar presas en el espacio tridimensional (ver figura 2.6-A).

A continuación se describen los mecanismos utilizados para realizar dichos cálculos:

- **El ángulo de azimut.** El ángulo de azimut es calculado mediante la estimación de las diferencias entre las intensidades y/o tiempos de llegada de los ecos a los dos oídos [28]. No obstante, el cálculo de la diferencia de tiempos interaural es determinante sólo a frecuencias inferiores a 1KHz, para frecuencias superiores a 1KHz los murciélagos evolucionaron la capacidad de establecer la diferencia de intensidades interaural [27]. La cabeza del murciélago actúa como un obstáculo para las ondas sonoras reflejadas y produce algo similar a una sombra acústica, generando diferencias entre los niveles auditivos, la figura 2.6-B ilustra tal situación. En esta tesis se utilizara la diferencia de intensidades interaural (interaural intensity difference - IID) para el cálculo del azimut.
- **El ángulo de elevación.** Las reflexiones de las ondas sonoras sobre la oreja crean patrones de interferencia que cambian de acuerdo a la dirección vertical del sonido. Esto permite a los murciélagos determinar cambios en el ángulo de elevación, éste proceso se realiza de manera independiente en cada oído (es un proceso monoaural) [28] (ver figura 2.6-C).

- **Cálculo de la distancia al objetivo.** Las neuronas que detectan el tiempo entre la emisión del chillido y el eco se encuentran localizadas en el colículo inferior, el colículo superior y el núcleo geniculado medial. Estas neuronas tienden a responder más rápidamente a un intervalo específico de retardo entre el chillido y el eco permitiéndolo al murciélago calcular de la distancia al objetivo [75] (ver figura 2.6-D).

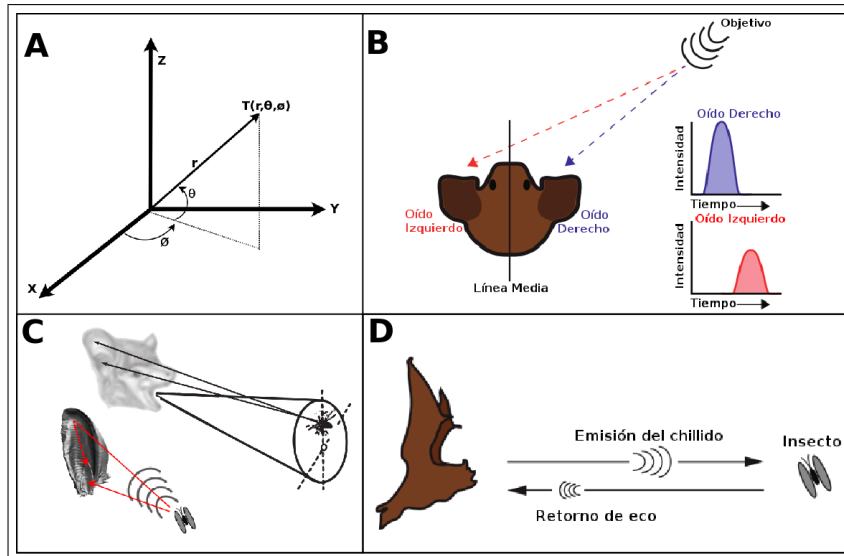


FIGURA 2.6. Esquema de localización de objetivos en el murciélago. A) Coordenadas de un objetivo $T(r, \theta, \phi)$ donde r es la distancia al objetivo, θ es el ángulo de elevación y ϕ es el ángulo de azimut. B) Diferencia de intensidad interaural C) Reflexiones causadas por la oreja que determinan el cálculo del ángulo de elevación D) Esquema de la estimación de la distancia al objetivo (Imagen tomada y modificada de [28, 75]).

2.2. Anatomía y mecanismos neurales del sistema auditivo del murciélago

En esta sección se describen brevemente, la anatomía y las estructuras neurales para el procesamiento auditivo del murciélago que serán simuladas en ésta tesis.

2.2.1. Anatomía funcional del sistema auditivo del murciélago

El sistema auditivo del murciélago al igual que otros mamíferos se compone de un sistema auditivo periférico y un sistema auditivo central. El sistema auditivo periférico es el encargado de captar las ondas sonoras y convertirlas en impulsos eléctricos que posteriormente son enviados al sistema auditivo central que se divide en romboencéfalo (ver sección 2.2.2.1), mesoencéfalo (ver sección 2.2.2.2), diencéfalo y prosencéfalo. El sistema auditivo periférico se subdivide en oído externo, oído medio y oído interno (ver figura 2.7).

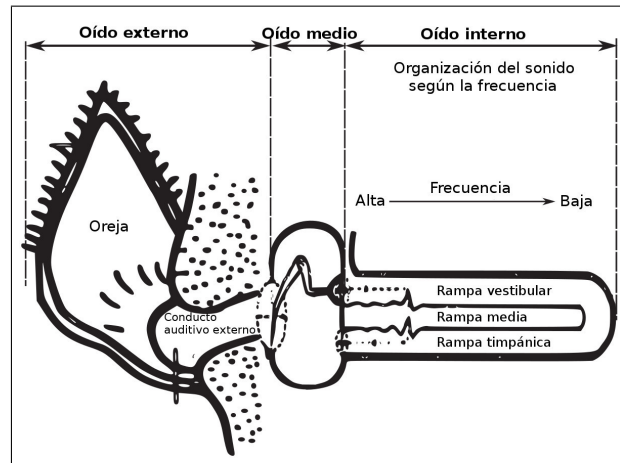


FIGURA 2.7. Anatomía funcional del sistema auditivo del murciélago (Gráfico tomado y modificado de [28]).

- **El oído externo.** El oído externo se encarga de canalizar las ondas sonoras. Está compuesto por la oreja y el conducto auditivo externo[28]. La oreja funciona como una antena direccional que se encarga de integrar las ondas sonoras en un único punto y conducir las al conducto auditivo externo. Por otra parte la forma particular de la oreja se encarga de amplificar las diferencias espectrales que son fundamentales para la localización del ángulo de elevación de los estímulos auditivos.
- **El oído medio.** El oído medio convierte las ondas sonoras en energía mecánica. Las ondas sonoras causan la vibración de la membrana timpánica que a su vez mueve los oscículos auditivos¹. Posteriormente, dichas vibraciones son transferidas al oído interno[28].
- **El oído interno.** El oído interno contiene el vestíbulo (órgano de la propiocepción) y la cóclea que convierte las vibraciones provenientes del oído interno en impulsos eléctricos organizados según su frecuencia [28]. La cóclea está dividida en tres tubos enrollados en espiral. Estos tubos se denominan: la rampa timpánica, la rampa vestibular y el conducto coclear o rampa media (ver figura 2.7). Entre la rampa media y la rampa timpánica se encuentra el órgano de Corti. El órgano de Corti está compuesto por células sensoriales auditivas denominadas células ciliadas, que convierten las vibraciones en impulsos eléctricos. Dichas vibraciones provienen de la membrana basilar donde son organizadas según su frecuencia (organización tonotópica).

2.2.2. Mecanismos neurales de procesamiento espacial en el sistema auditivo del murciélago

En esta tesis, se simulan los principales mecanismos neurales relacionados con el procesamiento espacial en el cerebro del murciélago. La figura 2.8 muestra una ruta ascendente

¹Son tres pequeños huesos denominados martillo, yunque y estribo.

(de abajo hacia arriba) dividida en tres secciones: sistema auditivo periférico, romboencéfalo y mesoencéfalo.

Las señales eléctricas provenientes del sistema auditivo periférico son transmitidas al romboencéfalo a través del nervio auditivo. El nervio auditivo además de realizar una función de conexión, se encarga de realizar un cambio en la escalas de tiempo entre las células ciliadas internas y el romboencéfalo en un proceso denominado “Integración temporal”, del cual, se desconoce su funcionamiento [30].

En el caso del murciélago Brasileño de cola larga, las células ciliadas vibran a una rango de frecuencia de 20-50 KHz y las células del nervio auditivo en un rango de 1-2 KHz. La solución propuesta en esta tesis para la “Integración temporal” se trata en detalle en el capítulo 3.

2.2.2.1. Romboencéfalo

El romboencéfalo es el área encargada de recibir las señales eléctricas provenientes del nervio auditivo y encaminar dichas señales hacia áreas de procesamiento para la detección del ángulo de azimut y áreas de procesamiento para la detección del ángulo de elevación como el Núcleo Coclear Dorsal (*Dorsal Cochlear Nucleus - DCN*) y la Oliva Lateral Superior (*Lateral Superior Olive - LSO*) [27].

Las neuronas de la Oliva Lateral Superior (*LSO*) reciben pulsos excitatorios del oído izquierdo y pulsos inhibitorios del oído derecho, para estimar la diferencia de intensidades interaural. La función del Núcleo Coclear Ventral (*Ventral Cochlear Nucleus - VCN*) es proyectar los pulsos excitatorios del oído derecho al núcleo medial del cuerpo trapezoide (*Medial Nucleus of the Trapezoid Body - MNTB*) que convierte los pulsos excitatorios en pulsos inhibitorios.

Las neuronas de la Núcleo Coclear Dorsal (*Dorsal Cochlear Nucleus - DCN*) reciben pulsos excitatorios de cada uno de los oídos de manera independientemente e identifican diferencias espectrales.

2.2.2.2. Mesoencéfalo

En el mesoencéfalo se integran las señales auditivas procedentes de diversas áreas del romboencéfalo y presumiblemente se realizan algunas funciones de integración sensorio-motora. Los resultados del procesamiento neural del mesoencéfalo se conectan con áreas del cerebro de cognición de alto nivel del córtex² auditivo.

En esta tesis los modelos correspondientes al mesoencéfalo se encuentran en los capítulos 3 y 4.

²La corteza cerebral o córtex es el tejido nervioso que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales de algunos mamíferos, donde presumiblemente se realizan las labores cognitivas de alto nivel.

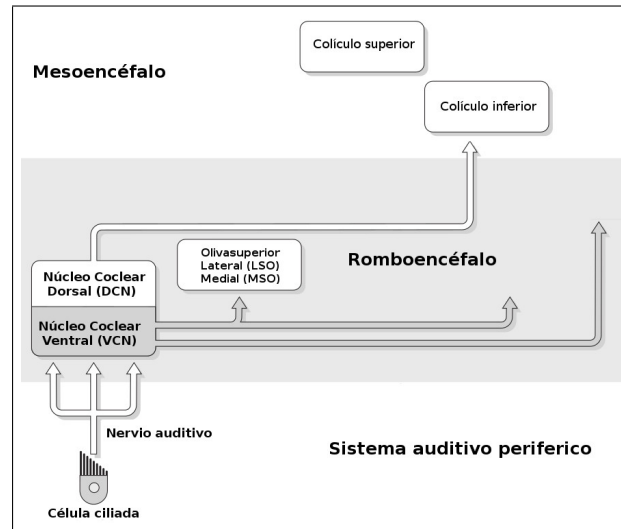


FIGURA 2.8. Mecanismos neurales de procesamiento espacial del sistema auditivo del murciélago utilizados en esta tesis (Gráfico tomado y modificado de [27]).

2.3. Redes neuronales de pulsos

Luego del recorrido por los mecanismos neurobiológicos de la ecolocación, presentado en la sección 2.2.2, se describen los fundamentos de los modelos computacionales usados en esta tesis para la representación de las redes neuronales. En esta sección se introducen las redes neuronales de pulsos, sus conceptos fundamentales y el modelo de aprendizaje sináptico dependiente del tiempo.

2.3.1. La neurona biológica

La neurona biológica puede dividirse en tres partes funcionales llamadas dendritas, soma y axón [23] (ver figura 2.9). Las dendritas funcionan como un “dispositivo de entrada” que recibe señales de otras neuronas y las trasmite al soma. El soma es la “unidad central de procesamiento” que desarrolla un importante proceso no lineal: sí el total del potencial de entrada excede un cierto umbral entonces genera una salida. La señal de salida es recibida por el dispositivo de salida llamado axón, el cuál envía la señal a otras neuronas [23].

La unión entre neuronas se llama sinapsis. Es común referirse a la neurona que envía como una neurona presináptica y a la neurona que recibe la señal como neurona postsináptica. Una sola neurona en el cortex cerebral de un mamífero puede estar conectada a 10^4 neuronas postsinápticas [23].

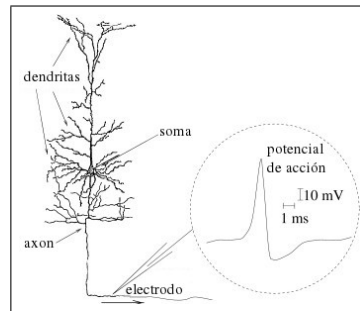


FIGURA 2.9. Diagrama simplificado de la neurona biológica (Gráfico tomado y modificado de [23]).

2.3.2. Características fundamentales de las redes neuronales de pulsos

Las redes neuronales de pulsos son un modelo de red neuronal artificial que incluye características inspiradas en los descubrimientos de la neurociencia sobre la neurona biológica.

En la neurona de pulsos el potencial de la membrana (voltaje) está representado por una ecuación (generalmente una ecuación diferencial ordinaria) que cambia en el tiempo con respecto a sus entradas (sinapsis). Dichas entradas pueden ser potenciales excitatorios (*Excitatory Post-Synaptic Potential - EPSP*) o potenciales inhibitorios (*Inhibitory Post-Synaptic Potential - IPSP*). Las entradas se suman en cada instante de tiempo y si el potencial supera un umbral V entonces la neurona emite un pulso y la función regresa a un potencial de reinicio U_{rest} (ver figura 2.10).

En la figura 2.10 las neuronas N_1 y N_2 se denominan neuronas presinápticas y la neurona N_j se llama neurona postsináptica.

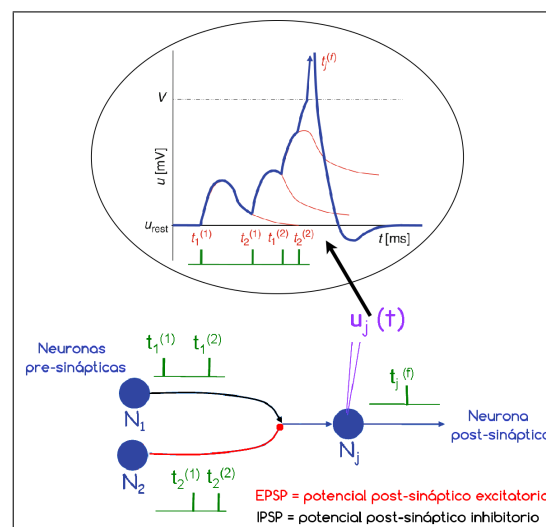


FIGURA 2.10. Conceptos básicos de las redes neuronales de pulsos (Gráfico tomado y modificado de [54]).

2.3.3. Tipos de redes neuronales de pulsos

Se han propuesto diferentes modelos de redes neuronales de pulsos que se aproximan en mayor o menor medida a algún tipo de neurona biológica [33]. Usualmente, escoger el tipo adecuado de modelo depende de la función neural que se quiere simular y del balance entre plausibilidad biológica y costo computacional [33].

En esta tesis, para simular diversas instancias de los procesos neurales del murciélago, se utilizan dos tipos principales de neuronas de pulsos, que se describen brevemente a continuación.

- Neurona de integración con fugas y disparo *Leaky Integrate and Fire (LIF)*. Es el modelo más usado de neurona de pulsos, su principal ventaja es su simplicidad y su rápida tasa de disparos. Es ideal para simular procesos relacionados con la percepción [57].
- Neurona de Izhikevich. Es un modelo mucho más complejo y prohibitivo en términos de recursos computacionales, no obstante reproduce eficazmente la dinámica de disparo de las neuronas corticales [33] (ver figura 2.11).

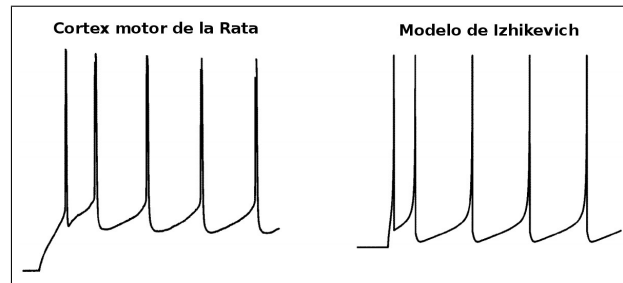


FIGURA 2.11. Dinámica del potencial de disparo de una neurona del cortex motor de una rata, comparada con la dinámica del modelo propuesto por Izhikevich (Gráfico tomado y modificado de [32]).

En esta tesis se utilizan neuronas de Izhikevich [32] en el modelo del colículo inferior (ver sección 3.2.4) y en el modelo sensoriomotor (ver capítulo 4) y tres variantes de la neurona LIF:

- LIF con ruido [26], utilizadas en el modelo del nervio auditivo (ver sección 3.1.2).
- LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa [71], utilizadas en el modelo del núcleo coclear dorsal (ver sección 3.2.4).
- LIF con umbral fijo y corriente postsináptica con decaimiento exponencial [71], utilizadas en el modelo de la oliva lateral superior (ver sección 3.2.1).

Los modelos de neurona anteriormente mencionados, se describen en detalle a continuación.

Neurona de Izhikevich

La dinámica del potencial de la neurona de Izhikevich está determinada por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias la ecuación 2.1 y la ecuación 2.2.

$$\frac{dv(t)}{dt} = I(t) - u(t) + 0.04 \cdot v(t)^2 + 5.0 \cdot v(t) + 140.0 \quad (2.1)$$

$$\frac{du(t)}{dt} = a \cdot (b \cdot v(t) - u(t)) \quad (2.2)$$

$$(2.3)$$

La neurona emite un pulso cuando el potencial es mayor a 30.0mV. La condición de reinicio está dada por la ecuación 2.4.

$$\text{Si } v(t) \geq 30.0 \text{ Entonces } \begin{cases} v \leftarrow c \\ u \leftarrow u + d \end{cases} \quad (2.4)$$

Las constantes a , b y c tienen los siguientes significados:

- a es la escala de tiempo de recuperación de la variable u .
- b es la sensibilidad de recuperación de la u .
- c es el valor de reinicio cuando se alcanza el umbral rápidamente.
- d es el valor de reinicio cuando se alcanza el umbral lentamente.

Cabe anotar que si la neurona de Izhikevich recibe pulsos inhibitorios, la interacción entre las corrientes excitatorias e inhibitorios, se describe por la ecuación 2.5.

$$I(t) = g_{exc} - g_{inh} + i_{offset} + n \cdot \mathcal{N}(0.0, 1.0) \quad (2.5)$$

Donde n es el ruido, i_{offset} la corriente de entrada, g_{exc} es el potencial excitatorio y g_{inh} es el potencial inhibitorio.

LIF con ruido

En esta tesis se utiliza el modelo de neurona LIF con ruido propuesto por Goodman et al. [26, 21] para simular el nervio auditivo humano. La dinámica del potencial de dicha neurona está determinada por la ecuación 2.6.

$$\tau_m \frac{dv(t)}{dt} = I(t) - v + K\zeta(t) \quad (2.6)$$

$$\text{Con } K = \sigma \sqrt{\frac{2}{\tau}}.$$

La neurona emite un pulso cuando el potencial es mayor a 0.2mV y la condición de reinicio es $v(t) = 0.0\text{mV}$ [21].

Las constantes de la ecuación 2.6 son las siguientes:

- τ_m es la constante de tiempo de la membrana.
- K es la constante de escala acústica en unidades de $\frac{v}{\sqrt[3]{Pa}}$.
- $\zeta(t)$ es el ruido blanco fisiológico.

En la sección 3.1.2 se describen los valores obtenidos de las constantes K , τ_m y $\zeta(t)$ y en el capítulo 6 se describe el procedimiento experimental desarrollado para aproximar dichas constantes al nervio auditivo del murciélago brasileiro de cola larga.

LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa

En esta tesis se utiliza el modelo de neurona LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa propuesto por Vitay et al. [71]. Dicho modelo recibe potenciales excitatorios e inhibitorios. La dinámica del potencial de dicha neurona está determinada por las ecuaciones 2.7 a la 2.14.

$$g_{\max_{\text{exc}}}(t) = e^{\frac{1}{\tau_{\text{syn_E}}} \cdot (-0.5 \cdot dt + \tau_{\text{syn_E}})} \quad (2.7)$$

$$g_{\max_{\text{inh}}}(t) = e^{\frac{1}{\tau_{\text{syn_I}}} \cdot (-0.5 \cdot dt + \tau_{\text{syn_I}})} \quad (2.8)$$

$$\frac{dv(t)}{dt} \cdot \text{cm} = i_{\text{offset}} + \alpha_{\text{exc}}(t) - \alpha_{\text{inh}}(t) + \frac{\text{cm}}{\tau_m} \cdot \quad (2.9)$$

$$(v_{\text{rest}} - v(t)) \quad (2.10)$$

$$\frac{dg_{\text{exc}}(t)}{dt} \cdot \tau_{\text{syn_E}} = -g_{\text{exc}}(t) \quad (2.11)$$

$$\frac{dg_{\text{inh}}(t)}{dt} \cdot \tau_{\text{syn_I}} = -g_{\text{inh}}(t) \quad (2.12)$$

$$\frac{d\alpha_{\text{exc}}(t)}{dt} \cdot \tau_{\text{syn_E}} = -\alpha_{\text{exc}}(t) + g_{\text{exc}}(t) \cdot g_{\max_{\text{exc}}}(t) \quad (2.13)$$

$$\frac{d\alpha_{\text{inh}}(t)}{dt} \cdot \tau_{\text{syn_I}} = -\alpha_{\text{inh}}(t) + g_{\text{inh}}(t) \cdot g_{\max_{\text{inh}}}(t) \quad (2.14)$$

La neurona emite un pulso cuando el potencial es mayor a -50mV y la condición de reinicio es $v(t) = -65.0\text{mV}$ [71].

Los parametros de la ecuaciones de la 2.7 a la 2.14 son los siguientes:

- cm es la capacitancia de la membrana (nF).
- τ_m es la constante de tiempo de la membrana (ms).
- τ_{syn_E} es la constante del tiempo de ascenso de la corriente excitatoria (ms).
- τ_{syn_I} es la constante del tiempo de ascenso de la corriente inhibitoria (ms).
- i_{offset} es la corriente de compensación (nA).

LIF con umbral fijo y corriente postsináptica con decaimiento exponencial

En esta tesis se utiliza el modelo de neurona LIF con umbral fijo y corriente postsináptica con decaimiento exponencial propuesto por Vitay et al. [71]. Dicho modelo recibe potenciales excitatorios e inhibitorios. La dinámica del potencial de dicha neurona está determinada por las ecuaciones 2.15 a la 2.17.

$$\frac{dv(t)}{dt} \cdot cm = i_{offset} + g_{exc}(t) - g_{inh}(t) + \frac{cm}{\tau_m} \cdot (v_{rest} - v(t)) \quad (2.15)$$

$$\frac{dg_{exc}(t)}{dt} \cdot \tau_{syn_E} = -g_{exc}(t) \quad (2.16)$$

$$\frac{dg_{inh}(t)}{dt} \cdot \tau_{syn_I} = -g_{inh}(t) \quad (2.17)$$

La neurona emite un pulso cuando el potencial es mayor a -50mV y la condición de reinicio es $v(t) = -65.0mV$ [71].

Los parametros de la ecuaciones de la 2.15 a la 2.17 son los siguientes:

- cm es la capacitancia de la membrana (nF).
- τ_m es la constante de tiempo de la membrana (ms).
- τ_{syn_E} es la constante del tiempo de ascenso de la corriente excitatoria (ms).
- τ_{syn_I} es la constante del tiempo de ascenso de la corriente inhibitoria (ms).
- i_{offset} es la corriente de compensación (nA).

2.3.4. Codificación de la información en las redes neuronales de pulsos

A continuación se describen algunos modelos de codificación de información propuestos en la literatura (ver figura 2.12) y recopilados por [55]:

- Tasa promedio de disparo: la información está codificada en el promedio del número de pulsos emitidos por una neurona en un intervalo de tiempo [17].
- Tiempo al primer pulso: la información es codificada en el tiempo entre el inicio del estímulo y el primer pico de respuesta neural (ver figura 2.12-A) [59].
- Orden (*Rank-order coding (ROC)*): la información es codificada en el orden poblacional de las respuestas neurales (ver figura 2.12-B) [70].
- Latencia (*Latency code*): la información está codificada en el tiempo entre disparos (ver figura 2.12-C) [9].
- Sincronía: la información está codificada en la coincidencia de uno o más pulsos (ver figura 2.12-D) [10].

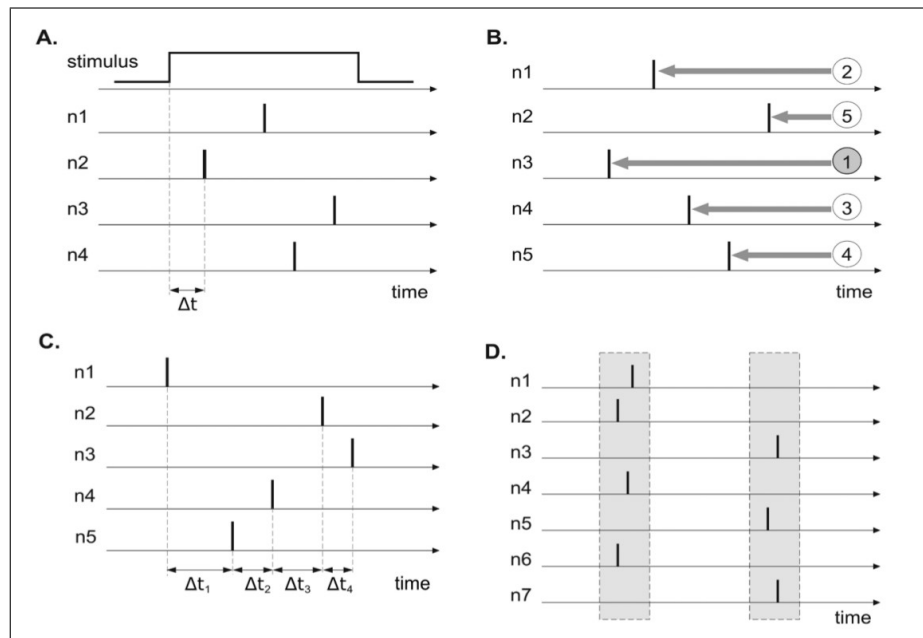


FIGURA 2.12. Ejemplos de codificación neural. A) Tiempo al primer pulso. B) Codificación por el orden. C) Codificación por la latencia. D) Codificación por sincronía (Gráfico tomado y modificado de [55]).

2.3.5. Plasticidad sináptica dependiente del tiempo (Synaptic Time Dependent Plasticity)

El aprendizaje y la memoria están ligados a la creación, eliminación y fortalecimiento de sinapsis. Dicho proceso, parece ser una forma de establecer relaciones causales y no causales entre los acontecimientos del mundo exterior [47]. Las sinapsis aumentan en fuerza sí los pulsos presinápticos ocurren repetidamente antes de pulsos postsinápticos en un corto intervalo de tiempo, mientras que el orden temporal opuesto, provoca el debilitamiento sináptico. Esto se conoce como plasticidad sináptica dependiente del tiempo (*Synaptic Time Dependent Plasticity - STDP*) [44] (ver figura 2.13).

El proceso de plasticidad sináptica dependiente del tiempo (STDP) funciona como si las sinapsis en el cerebro fueran recompensadas si su actividad predice correctamente la actividad postsináptica (potenciación a largo plazo - *long term potentiation LTP*), mientras que son castigadas si fallan en la predicción de la actividad postsináptica (depresión a largo plazo - *long term depression LTD*)[44].

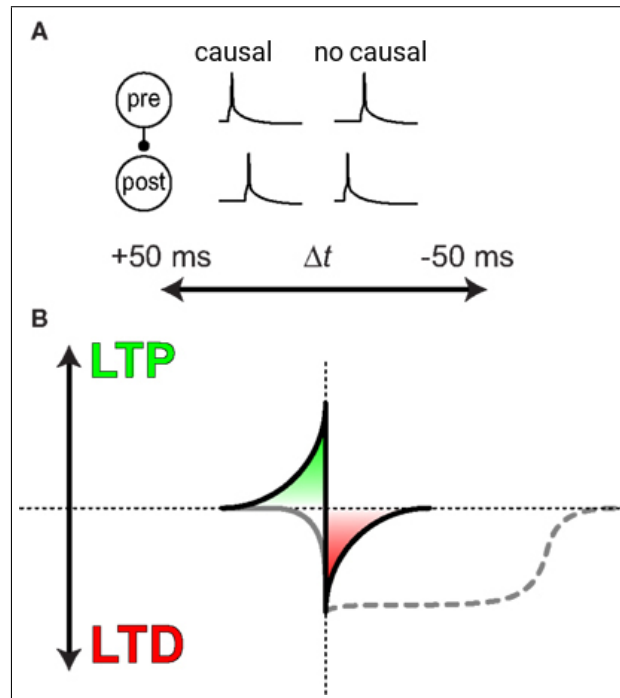


FIGURA 2.13. Definición de plasticidad sináptica dependiente del tiempo (*Synaptic Time Dependent Plasticity - STDP*). (A) Una célula presináptica (pre) conectada a una célula postsináptica (post) tendrá un orden causal si dispara justo antes del pulso en caso contrario el orden será no causal. (B) En STDP la actividad causal resultará en potenciación de largo plazo (LTP), mientras que la actividad no causal producirá depresión de largo plazo (LTD) (Gráfico tomado y modificado de [44]).

Investigaciones realizadas en roedores, gatos e incluso en seres humanos han demostrado que el proceso de STDP existe *in-vivo*³ [44]. El concepto de STDP es fundamental para los procesos de aprendizaje de las redes neuronales de pulsos y es utilizado en esta tesis en el proceso de integración sensoriomotora (ver capítulo 4).

2.3.6. Clasificación a través de STDP competitivo

Masquelier et al. [46] proponen un simple mecanismo competitivo que utiliza STDP y demuestra ser eficaz para la clasificación de complejos patrones espacio temporales y además es significativamente más simple que modelos previos a él.

³En ciencia, *in vivo* se refiere a experimentación hecha en el tejido vivo de un organismo.

En el mecanismo propuesto por Masquelier todos los pulsos de entrada (de potencial excitatorio) se conectan a cada neurona de la red (como se muestra en la figura 2.14), a su vez cada neurona tiene una conexión inhibitoria (STDP) con las demás.

Cuando una neurona detecta un patrón, envía una señal inhibitoria a las demás, esto evita que otras neuronas puedan detectarlo y hace que cada neurona se especialice en detectar un único patrón. El mecanismo anterior se conoce como ganador toma todo (*winner take all - WTA*).

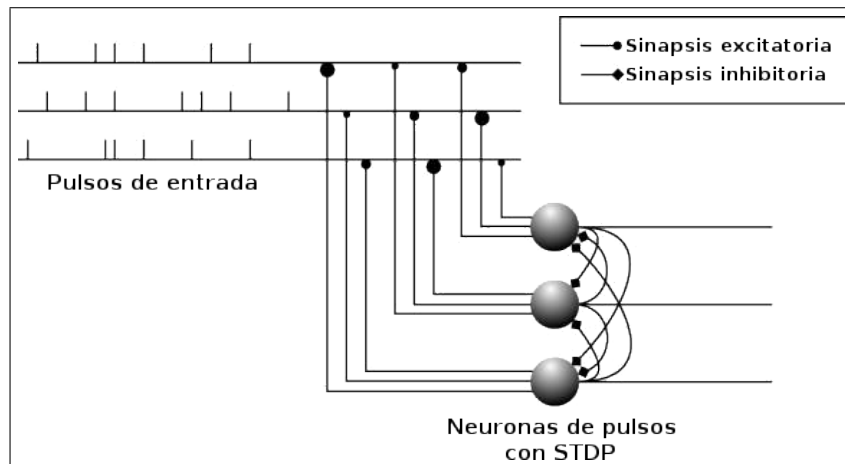


FIGURA 2.14. Aprendizaje de patrones espacio temporales a través de STDP (Gráfico tomado y modificado de [46]).

2.4. Trabajos previos

En esta sección se hace una breve revisión de los trabajos previos más importantes realizados en el área.

• Horiuchi en 2009

Horiuchi [31] propone el desarrollo de un dispositivo neuromórfico VLSI⁴ para simular el proceso de navegación en dos dimensiones utilizando ecolocación. En este trabajo, se integran varios dispositivos de procesamiento auditivo y de localización realizados en investigaciones previas [1, 63] (ver figura 2.15-A). En la investigación de Horiuchi se agrega un componente neural adicional para la navegación y es el uso de estrategias competitivas (*Winner Take All*) como un sistema de toma de decisiones. Los modelos computacionales que utiliza Horiuchi son biológicamente factibles, aunque no tiene en cuenta la elevación ni la complejidad de la navegación tridimensional (ver figura 2.15-B). Por otra parte el control de navegación es reactivo y no tiene en cuenta la integración sensoriomotora.

⁴VLSI Very Large Scale Integration es una técnica para integrar miles de circuitos en un único chip, VLSI neuromórfico se refiere a la utilización de ésta técnica para integrar circuitos análogos que imiten las funciones del sistema nervioso.

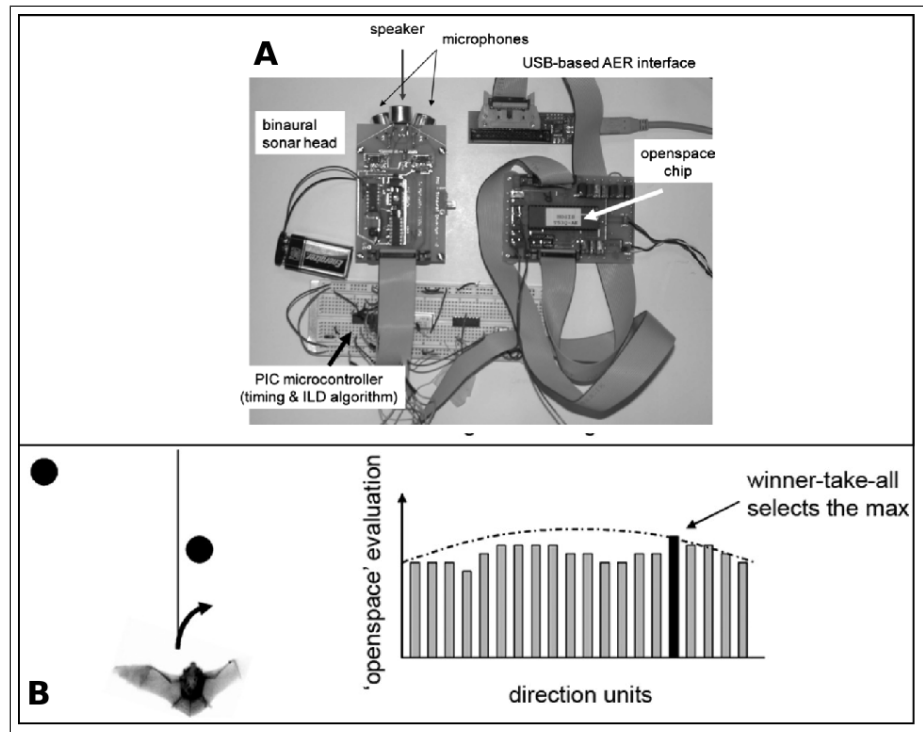


FIGURA 2.15. Investigación de Horiuchi en 2009. A) Dispositivo VLSI para ecolocación. B) Esquema del proceso y rutas virtuales en 2D (Imágenes tomadas de [31]).

• Chen et al en 2013

La investigación de Chen et al. [13] no está basada en el biosonar del murciélago, sin embargo se describe por su aporte en la integración sensoriomotora. Chen et al. desarrolla un modelo bidimensional competitivo al que denomina arquitectura CAS (*Center Annular Surround*), dicho modelo utiliza procesos del tipo WTA en poblaciones bidimensionales de neuronas de pulsos (ver figura 2.16-A).

Chen et al. ponen a prueba el modelo CAS en un experimento de integración entre el sistema visual y el sistema motor de un robot. Dicho robot recibe información sensorial a través de una cámara que alimenta las sinapsis excitatorias de una red CAS, las neuronas que componen el área visual (V) se comunican por medio de STDP a otra red CAS que representa el sistema motor (M) (ver figura 2.16-B).

Posteriormente, se entrena el robot moviendo de manera automática su brazo, con una pelota amarilla en su mano, mientras tanto se deja la cámara en una posición fija observando el movimiento. Después de numerosos movimientos automáticos, se evalúa el desempeño del robot al seguir con el brazo cuatro (4) posiciones entrenadas de la pelota.

Aunque el experimento de Chen et al. [13] se desarrolla en un ambiente tridimensional, las magnitudes involucradas son bidimensionales. El sensor de visión percibe movimiento bidimensional (en las coordenadas cartesianas X, Y) y se deja fijo en un sólo lugar para evitar la complejidad de profundidad (coordenada cartesiana Z). Los movimientos del

brazo del robot corresponden a la interacción del movimiento de las articulaciones del hombro y el brazo.

El modelo bidimensional CAS de Chen et al. [13] se extiende en esta tesis a tres dimensiones (3D) para afrontar el problema del seguimiento de objetivos tridimensional a través del biosonar.

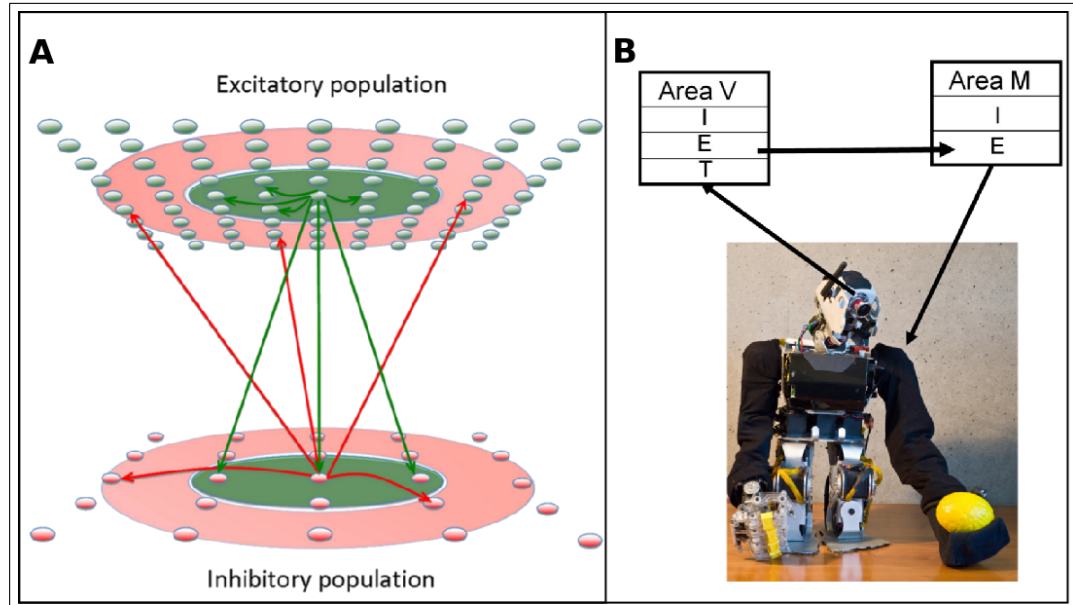


FIGURA 2.16. Investigación de Chen et al. en 2013. A) Modelo bidimensional competitivo. B) Esquema del robot utilizado en dicha investigación. (Imagen tomada de [13]).

• Vanderelst et al en 2015

Vanderlest et al. [69], proponen utilizar un entorno virtual tridimensional para predecir el sistema de control que permite a los murciélagos evitar obstáculos. Vanderlest et al. desarrollan un algoritmo para el control de obstáculos basado en fonotaxis⁵, con dicho algoritmo, el agente virtual gira según los cambios en la intensidad auditiva y modifica su velocidad basado en la distancia a obstáculos próximos.

En la investigación de Vanderlest et al., los mecanismos sensoriales son altamente simplificados, el murciélago virtual recibe explícitamente tres números reales que representan: la distancia al objetivo (d), la intensidad auditiva en el oído derecho (g_l) y la intensidad auditiva en el oído izquierdo (g_r). Con base en estos tres (3) números, el mecanismo de control sigue un algoritmo de reacción que se puede ver en la figura 2.17-A.

La investigación de Vanderlest et al. es la primera en utilizar entornos virtuales en la investigación de la ecolocación, no obstante el proceso de detección y análisis de ecos es muy simplificado y no es biológicamente plausible. Por otra parte, no ofrece explicación acerca de los procesos neurales involucrados.

⁵Es la capacidad de un organismo para moverse (acercarse o alejarse) al detectar un estímulo auditivo.

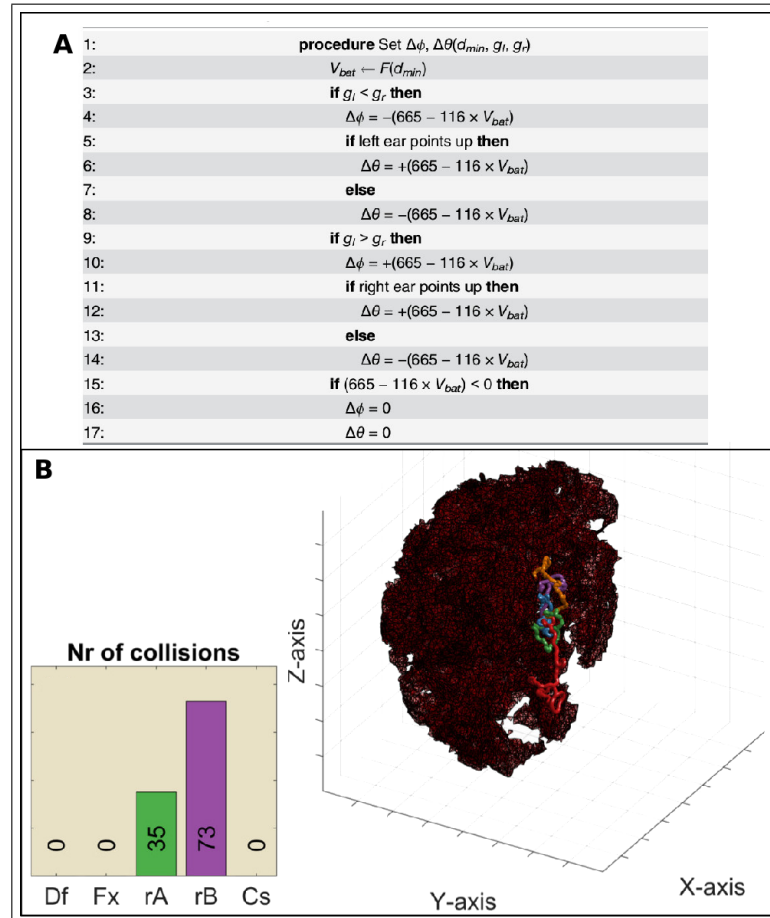


FIGURA 2.17. Investigación de Vanderelst et al. en 2015. A) Algoritmo de control de vuelo. B) Trayectoria tridimensional y número de colisiones para 100 repeticiones usando 5 configuraciones diferentes (Imagen tomada de [69]).

• Vanderelst et al. en 2016

Vanderelst et al. [68] desarrollan un dispositivo para ensonificar el ambiente con un altavoz ultrasónico y un arreglo de 31 micrófonos (ver figura 2.18-A), que simulan la boca y los oídos del murciélago. Con dicho dispositivo, se emiten sonidos pregrabados de chillidos de murciélagos y se almacenan los ecos producidos sobre tres diversos escenarios, en cada uno de estos escenarios se cubrieron varias posiciones en azimuth y elevación hasta completar tres escenas auditivas de 360° .

Para el análisis de los ecos obtenidos se utilizó el modelo de Wiegrebe [73]. Dicho modelo simula el sistema auditivo periférico y calcula el azimuth, utilizando técnicas de autocorrelación, aunque no es bioinspirado ni ofrece una explicación a los mecanismos neurales involucrados.

La aplicación del modelo de Wiegrebe [73] a los tres (3) escenarios auditivos obtenidos permite establecer una firma única para cada uno. Vanderelst et al. denominan a estas

firmas como un sistema de “plantillas” auditivas, que según ellos podría ser la clave del reconocimiento de lugares en los murciélagos (ver figura 2.18-B).

La investigación de Vanderelst et al.[68] utiliza modelos no bioinspirados y el procedimiento de análisis es únicamente monoaural, lo cual es inconsistente con la realidad del sistema auditivo del murciélago. Por otra parte las “plantillas” auditivas no explican la compleja detección de elementos significativos en la escena como potenciales rivales, comida o depredadores.

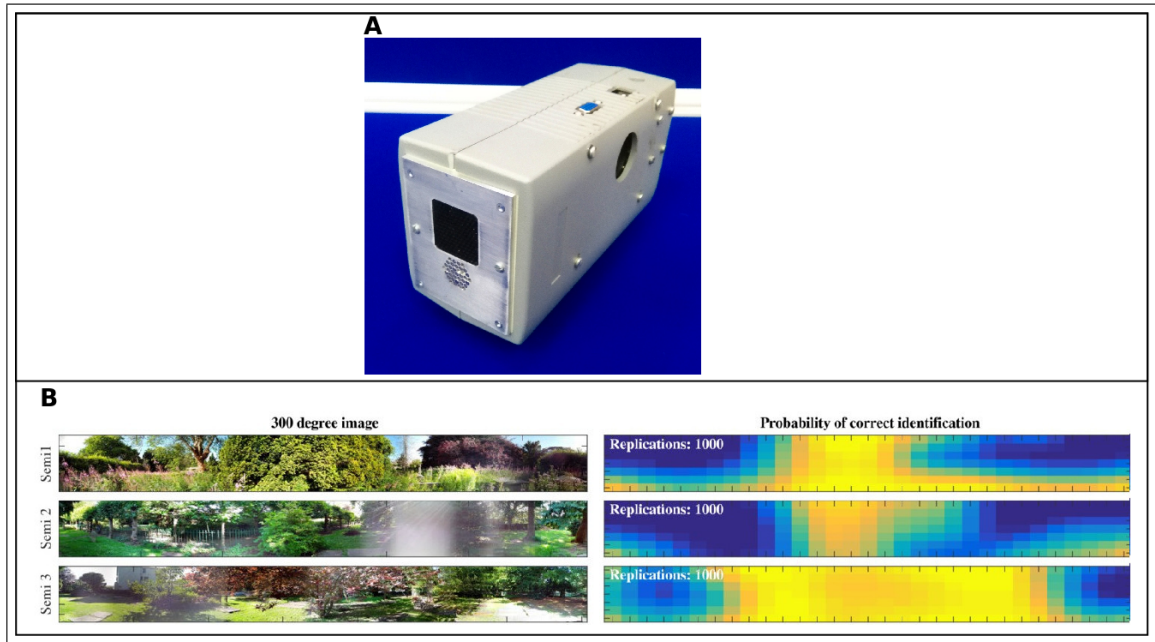


FIGURA 2.18. Investigación de Vanderelst et al en 2016. A) Dispositivo utilizado para ensonificar el ambiente. B) Escenas 360° y sus correspondientes firmas auditivas (Imágenes tomadas de [68]).

Resumen

En este capítulo, se presentaron los principales mecanismos neurobiológicos del biosonar, lo cual permitió identificar áreas cerebrales relevantes para la localización de estímulos auditivos y para el procesamiento espacial. Posteriormente se mostraron los conceptos esenciales de neurociencia computacional, así como una breve descripción de los trabajos previos realizados en el área. Como se puede ver, los modelos computacionales propuestos en la literatura relacionados con el biosonar no son biológicamente plausibles o no ofrecen explicaciones desde la neurociencia. Esta tesis propone el desarrollo de un grupo de modelos computacionales bioinspirados que abarcan todo el proceso de la ecolocación desde el punto de vista de la neurociencia. En el siguiente capítulo se propone un modelo computacional biológicamente plausible para el proceso sensorial del murciélago brasileño de cola larga.

Modelo sensorial

Los modelos propuestos en la literatura para explicar los mecanismos neurales del biosonar, no han sido integrados en entornos tridimensionales (3D) que tengan en cuenta la naturaleza activa de la ecolocación y no existe un modelo computacional basado en entradas monoaurales.

En este capítulo se desarrolla un modelo computacional bioinspirado basado en la ecolocación del murciélago brasileño de cola larga. En la primera parte de este capítulo se propone un modelo el sistema auditivo periférico adaptado de Goodman et al [26], para el murciélago *Tadarida brasiliensis*. Luego, se propone una solución para la “integración temporal” entre las células ciliadas y las células del nervio auditivo. Posteriormente, se propone un modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano horizontal (azimut) basado la investigación de Liu et al. [38]. Finalmente, se propone un nuevo modelo computacional para la localización de estímulos auditivos en el plano vertical (elevación) basado en la hipótesis neurobiológica de Hancock [29].

3.1. Modelo del sistema auditivo periférico

Como se muestra en la sección 2.2.2, el sistema auditivo periférico comprende el tránsito de las señales auditivas desde su ingreso por la oreja hasta que son convertidas en señales eléctricas por las células ciliadas y transmitidas al romboencéfalo a través de las células del nervio auditivo.

3.1.1. Modelo del oído externo, medio y a las células ciliadas

Para esta tesis, el tránsito realizado entre la oreja y las células ciliadas se simula con la aplicación en cascada de los siguientes filtros de señal: filtro de rectificación de media

onda, filtro gammatone, filtro de respuesta finita al impulso y filtro paso bajo (ver figura 3.1).

En el entorno virtual los ecos que rebotan sobre los objetos generan dos estímulos auditivos, uno por cada oído, que son la entrada del modelo sensorial. A cada estímulo se aplican los filtros de señal que simulan el sistema auditivo periférico. Dichos filtros han sido ampliamente utilizados en ingeniería biomédica para el desarrollo de implantes cocleares [52].

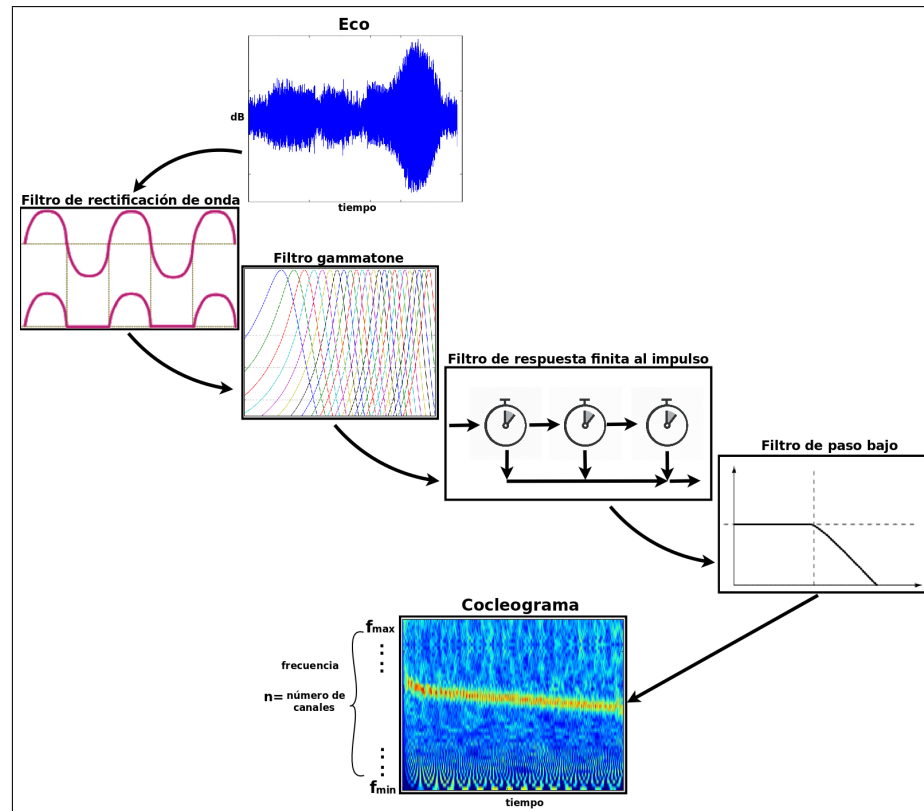


FIGURA 3.1. Esquema del modelo de filtros de señal para el tránsito entre la oreja y las células ciliadas. (Elaboración propia).

Los filtros de señal utilizados en esta tesis son tomados de las implementaciones de Fontaine [21]. A continuación, se describe brevemente la acción de cada uno de estos:

- **Filtro de rectificación de media onda con compresión (half-wave rectification)**

Este filtro toma los valores positivos de la onda y a cada uno se le aplica la función de compresión.

$$I = K([X]^+)^{1/3} \quad (3.1)$$

La función de este filtro es convertir la señal analógica del eco en una señal digital y limitar el rango de las señales. En esta tesis se usa el valor de $K=5$.

Dicha constante fue obtenida mediante el análisis de la salida del cocleograma usando la versión computacional del chillido del murciélago de cola larga. Se evaluaron los valores de K que permitían una salida más aproximada al chillido real¹ de dicho murciélago, el procedimiento se muestra en detalle en el capítulo 6.

- **Filtro gammatone**

Propuesto por Aertsen [3] con el fin de convertir la onda acústica en una representación multicanal (separada en intervalos logarítmicos de frecuencia) que representa el movimiento de la membrana basilar. En esta tesis, se realizó una separación de 200 canales de frecuencia entre 1KHz y 50KHz con una constante de factor de calidad $Q=25$.

- **Filtro de respuesta finita al impulso (*Finite Impulse Response - FIR*)**

Es suma ponderada, finita, de los valores pasado, presente y tal vez futuros de la entrada del filtro. Generalmente se usa para establecer una serie de retardos en la señal de salida. En esta tesis se utilizó este filtro para simular las reflexiones de las ondas sonoras en la oreja del murciélago, con los siguientes valores de retardo 0.01, 0.02, 0.03, 0.04, 0.05.

- **Filtro de paso bajo (*Low-pass*)**

Este filtro deja pasar únicamente las frecuencias que están por debajo de un valor específico y el resto son bloqueados. Es utilizado para acentuar los componentes de baja frecuencia de una señal de audio. En esta tesis se utiliza un valor de frecuencia de corte de 5KHz.

La salida de los filtros anteriormente descritos genera lo que se conoce como un cocleograma, que es un modelo de predicción del movimiento de las células ciliadas, que representa la intensidad de la frecuencia respecto al tiempo. En el cocleograma, la frecuencia se distribuye de manera uniforme en un número fijo de canales desde la frecuencia mínima F_{min} hasta la frecuencia máxima F_{max} (ver figura 3.1).

3.1.2. Nervio auditivo

El nervio auditivo (*Auditory Nerve - AN*) realiza la conexión entre las células ciliadas y el romboencéfalo. En esta tesis se simula por dos (2) poblaciones de redes neuronales

¹Es el chillido grabado del murciélago de cola larga en su entorno natural en fase de búsqueda.

de pulsos (una por cada oído) que reciben información temporal de la intensidad auditiva de las células ciliadas. Dichas poblaciones están compuestas por 200 neuronas para el oído izquierdo y 200 neuronas para el oído derecho, cada neurona asociada a una única frecuencia (ver figura 3.2).

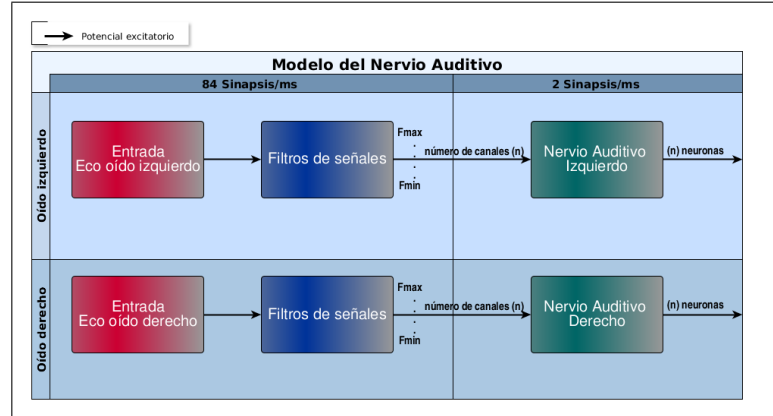


FIGURA 3.2. Diagrama de bloques del modelo del Nervio Auditivo (Elaboración propia).

Las neuronas del nervio auditivo son simuladas basadas con base en el modelo de neurona LIF con ruido propuesto por Fontaine y Goodman [21, 26] que se muestra en detalle en la sección 2.3.3.

Las constantes de la ecuación de las neuronas del nervio auditivo, encontradas en esta tesis son las siguientes: *i.* $\tau_m = 6.3$ es la constante de tiempo de la membrana, *ii.* $K = 0.0507092552837$ es la constante de escala acústica en unidades de $\frac{v}{\sqrt[3]{Pa}}$, *iii.* $\zeta(t)$ es el ruido blanco fisiológico, *iv.* Condición de disparo $v(t) \geq 2.0mV$, *v.* Potencial de reinicio $v(t) = 0.0$.

Las constantes encontradas en esta tesis para la neurona LIF con ruido del murciélago brasileño de cola larga fueron obtenidas mediante ensayos repetidos con un cocleograma de prueba obtenido de los filtros de señales de la sección 3.1. El procedimiento se muestra en detalle en el capítulo 6.

La vibración de las células ciliadas internas es cercana a 84 vibraciones/s y el nervio auditivo realiza un máximo de 2 sinapsis/s, enviando información al cerebro a una escala temporal mucho menor. Este cambio, en la escala temporal, es recurrente a muchos niveles del sistema auditivo y sus fundamentos todavía se desconocen [30]. En esta tesis, se hace una reducción por interpolación en un proceso similar al propuesto por Heil [30]. La información promediada es la que reciben como entrada las neuronas del nervio auditivo (ver figura 3.2). La tabla 3.1 resume los parámetros de conectividad de entrada para las neuronas del nervio auditivo.

TABLA 3.1. Tabla de conectividad para las neuronas del Nervio Auditivo (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
Células ciliadas (oído izquierdo)	Nervio auditivo (izquierdo)	excitatorio	Uno a uno pesos = 2.0
Células ciliadas (oído derecho)	Nervio auditivo (derecho)	excitatorio	Uno a uno pesos = 2.0

3.2. Romboencéfalo

En el modelo sensorial propuesto en esta tesis, el romboencéfalo está compuesto principalmente por la Oliva Lateral Superior (*Lateral Superior Olive (LSO)*) y el Núcleo Coclear Dorsal (*Dorsal Cochlear Nucleus - DCN*). La figura 3.3 muestra una descripción del romboencéfalo en el sistema auditivo del murciélago. Los modelos correspondientes al romboencéfalo (LSO y DCN) se muestran a continuación.

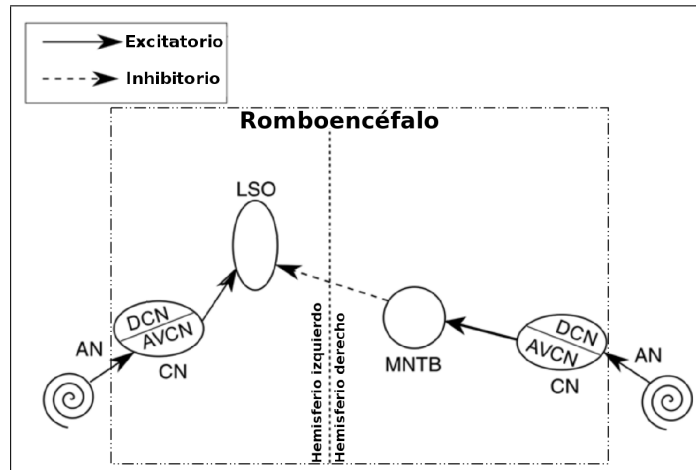


FIGURA 3.3. Esquema del romboencéfalo para esta tesis (Gráfico tomado y modificado de [22]).

3.2.1. Oliva Lateral Superior

Como se describe en la sección 2.2.2 la Oliva Lateral Superior (*Lateral Superior Olive (LSO)*) es el área encargada de procesar los estímulos provenientes del nervio auditivo y estimar el ángulo con el plano horizontal mediante una codificación neural. Este proceso se realiza mediante la interacción de sinapsis inhibitorias y excitatorias.

Como lo muestra la figura 3.3, los pulsos provenientes del nervio auditivo (derecho e izquierdo) pasan a través del Núcleo Coclear Ventral Anterior (*Anterior Ventral Cochlear Nucleus - AVCN*), que es un área de tránsito y conexión. En el oído derecho, los pulsos excitatorios antes de llegar al LSO pasan por el Núcleo Medial del Cuerpo Trapezoide (*Medial Nucleus of the Trapezoid Body (MNTB)*), cuya función es convertir estos pulsos del oído derecho en pulsos inhibitorios.

El modelo planteado en esta tesis está basado en el modelo propuesto por Liu et al. [38]. La LSO se simula como una población de 200 neuronas del tipo LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa (ver sección 2.3.3) que reciben sinapsis inhibitorias del oído derecho y excitatorias del oído izquierdo (ver figura 3.4).

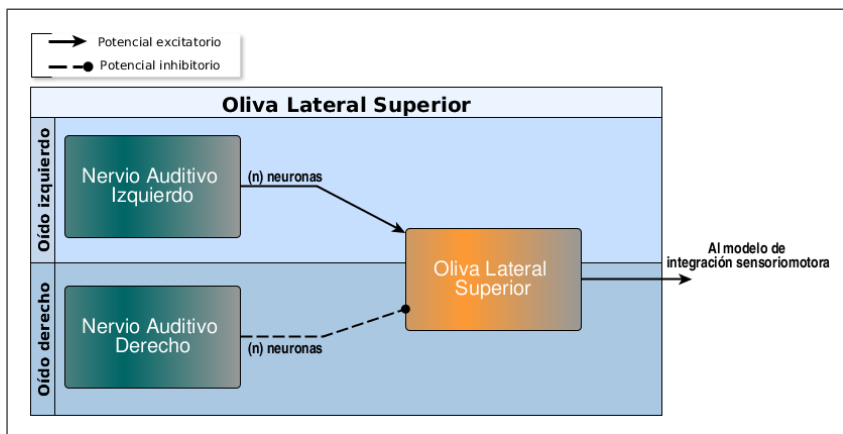


FIGURA 3.4. Diagrama de bloques del modelo de la oliva lateral superior (Elaboración propia).

Las constantes de la ecuación de las neuronas de la oliva lateral superior, encontradas en esta tesis son las siguientes: *i.* Condición de disparo $v(t) \geq -50.0mV$, *ii.* Potencial de reinicio $v(t) = -65.0$, *iii.* $\tau_{membrana} = 20.0$, *iv.* $\tau_{refactorización} = 20.0$, *v.* $Capacitancia_{membrana} = 0.8$, *vi.* $i_{compensación} = 0.0$, *vii.* $\tau_{syn_E} = 5.0$, *viii.* $\tau_{syn_I} = 5.0$. La tabla 3.2 resume los parámetros de conectividad de entrada para las neuronas LSO.

TABLA 3.2. Tabla de conectividad para las neuronas de la oliva lateral superior (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
Nervio auditivo (izquierdo)	LSO	excitatorio	Uno a uno pesos = 2.0
Nervio auditivo (derecho)	LSO	Inhibitorio	Uno a uno pesos = 2.0

3.2.2. Núcleo Coclear Dorsal

Se han propuesto modelos del Núcleo Coclear Dorsal (*Dorsal Cochlear Nucleus - DCN*) que usan las entradas de los dos oídos [22, 51, 58], estos no son compatibles con la neurobiología del sistema auditivo del murciélago (ver figura 2.2.2). En esta tesis, se propone el primer modelo computacional de procesamiento monoaural (del que se tenga conocimiento) basado en la ecolocación del murciélago.

Los experimentos realizados in-vivo han demostrado que las neuronas Tipo II en el DCN se caracterizan por tener una tendencia a disparar más activamente en una frecuencia específica y por ser poco sensibles al ruido [15, 50].

Hancock [29] propone que las neuronas Tipo II pueden interactuar con un grupo de interneuronas hipotéticas que denomina neuronas de inhibición de banda ancha (*Wideband inhibition neurons - WBI*) y que dicha interacción predice el comportamiento experimental. Hancock hace una prueba numérica de la efectividad de sus resultados, no obstante no se han reportado nuevas evidencias que soporten su hipótesis. Los resultados de esta tesis sugieren evidencia adicional para soportar la afirmación de Hancock.

El modelo propuesto en esta tesis, se compone de dos poblaciones de interneuronas WBI, una para el oído derecho y otra para el oído izquierdo, dichas poblaciones reciben potencial excitatorio del núcleo coclear dorsal y devuelven un potencial inhibitorio global (banda ancha) que se conecta a una población de neuronas Tipo II.

Las neuronas de tipo WBI se simulan con 200 neuronas del tipo LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa (ver sección 2.3.3), organizadas en un arreglo unidimensional. Las constantes de la ecuación de la neurona WBI son las siguientes: *i.* Condición de disparo $v(t) \geq -50.0mV$, *ii.* Potencial de reinicio $v(t) = -65.0$, *iii.* $\tau_{membrana} = 20.0$, *iv.* $\tau_{refactorización} = 20.0$, *v.* $Capacitancia_{membrana} = 3.0$, *vi.* $i_{compensación} = 0.0$, *vii.* $\tau_{syn_E} = 5.0$, *viii.* $\tau_{syn_I} = 5.0$. La tabla 3.3 resume los parámetros de conectividad de entrada para la neurona WBI.

TABLA 3.3. Tabla de conectividad para las neuronas WBI (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
Nervio auditivo	WBI	excitatorio	Uno a uno pesos = 1.0

La población Tipo II recibe potencial excitatorio directamente del nervio auditivo, al mismo tiempo que potencial inhibitorio de las interneuronas WBI. De la interacción entre excitación directa e inhibición global, emerge la tendencia a disparar activamente en una frecuencia específica y la insensibilidad al ruido (ver diagrama de bloques 3.5).

Las neuronas de Tipo II se simulan con 200 neuronas del tipo LIF con umbral fijo y corriente postsináptica alfa (ver sección 2.3.3), organizadas en un arreglo unidimensional. Las constantes de la ecuación de la neurona Tipo II son las siguientes: *i.* Condición de disparo $v(t) \geq -50.0mV$, *ii.* Potencial de reinicio $v(t) = -65.0$, *iii.* $\tau_{membrana} = 20.0$, *iv.* $\tau_{refactorización} = 20.0$, *v.* $Capacitancia_{membrana} = 2.5$, *vi.* $i_{compensación} = 0.0$, *vii.* $\tau_{syn_E} = 5.0$, *viii.* $\tau_{syn_I} = 5.0$. La tabla 3.4 resume los parámetros de conectividad de entrada para las neuronas Tipo II.

TABLA 3.4. Tabla de conectividad para las neuronas Tipo II (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
Nervio auditivo	Tipo II	excitatorio	Uno a uno pesos = 1.0
WBI	Tipo II	Inhibitorio	Uno a uno pesos = 1.0

Cabe anotar que la investigación de Hancock [29] no hace referencia al tránsito de las entradas monoaurales de los oídos derecho e izquierdo hacia áreas superiores del cerebro. En esta tesis, se agrega una población adicional que utiliza codificación basada en la sincronía (ver sección 2.3.4) para unificar los dos potenciales de salida excitatoria monoaurales en un único potencial de salida (actuando como un “sumador neural”), que posteriormente se integrará con los mecanismos sensoriomotores (ver diagrama de bloques 3.5).

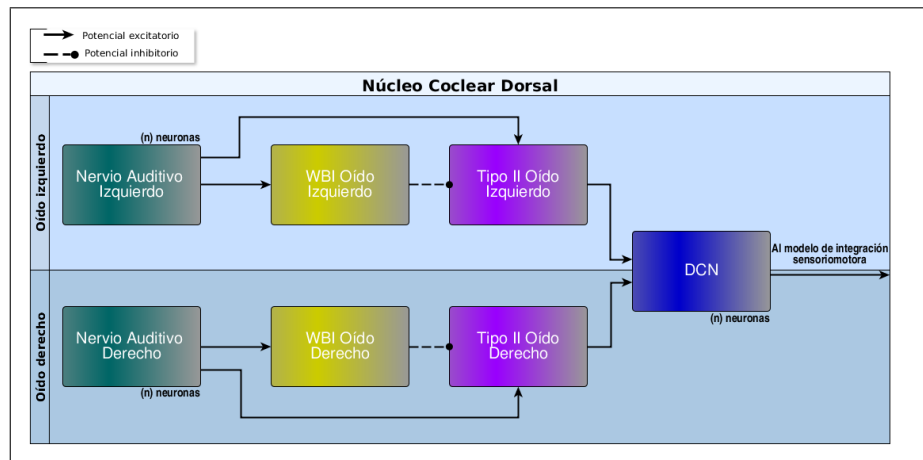


FIGURA 3.5. Diagrama de bloques del modelo del núcleo coclear dorsal (Elaboración propia).

3.2.3. Mesoencéfalo

En esta tesis, el mesoencéfalo está compuesto principalmente por el Colículo Inferior el cuál está relacionado con el procesamiento sensoriomotor (ver sección 2.2.2.2 y figura 3.6).

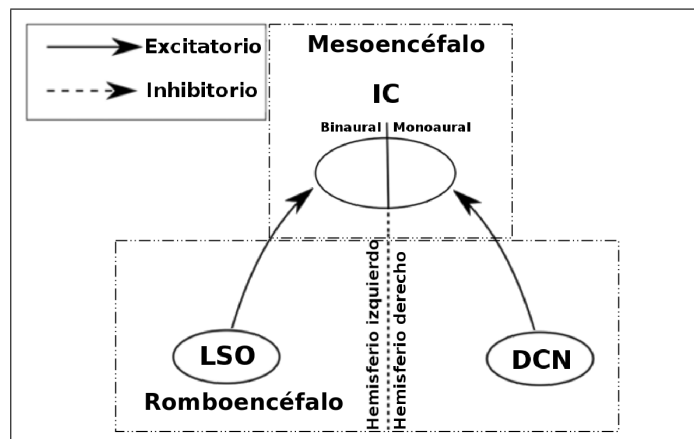


FIGURA 3.6. Esquema del Romboencéfalo para esta tesis (Gráfico tomado y modificado de [22]).

3.2.4. Modelo del Colículo Inferior

El modelo computacional propuesto en esta tesis, es el primer modelo del Colículo Inferior (*Inferior Colliculus - IC*) basado en la interacción tridimensional del biosonar (del que se tenga conocimiento).

El IC se simula como una población tridimensional (3D) de neuronas de tipo Izhikevich (ver sección 2.3.3), las constantes de la ecuación encontradas en esta tesis para las neuronas IC son las siguientes: *i.* Condición de disparo $v(t) > 30.0mV$, *ii.* $\tau_{refactorización} = 0.0$, *iii.* $i_{compensación} = 0.0$, *iv.* $a = 0.2$, *v.* $b = 0.2$, *vi.* $c = -65.0$, *vii.* $d = 2.0$, *viii.* $ruido = 2.0$.

Las neuronas IC reciben pulsos excitatorios por medio de la unión del DCN y el LSO integrados milisegundo a milisegundo en una estructura de capas, como lo muestra la figura 3.7. Posteriormente, dichas neuronas envían pulsos excitatorios al sistema motor como lo muestra el diagrama de bloques en la figura 3.8.

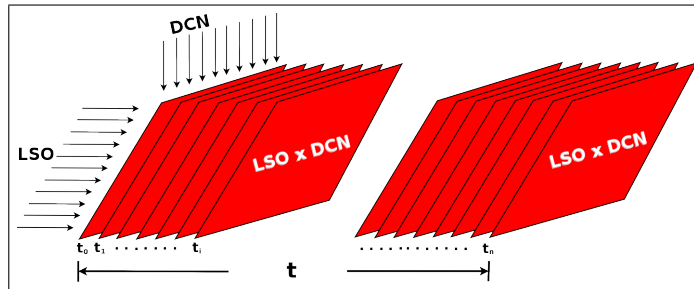


FIGURA 3.7. Esquema de formación de las entradas excitatorias en el colículo inferior. Oliva Lateral Superior = LSO, Núcleo Coclear Dorsal = DCN, cada t_i corresponde a un diferencial de tiempo que para esta tesis es 1ms (Elaboración propia).

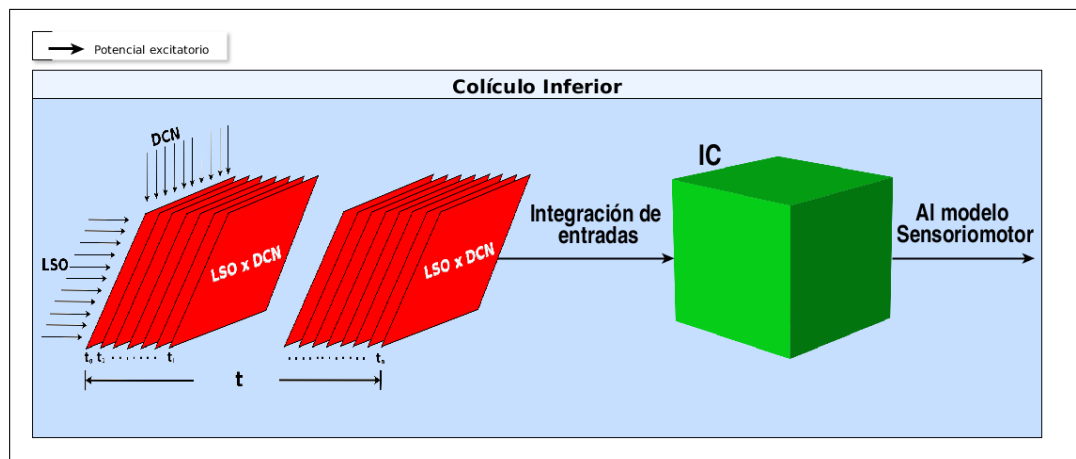


FIGURA 3.8. Diagrama de bloques del modelo del núcleo coclear dorsal (Elaboración propia).

La tabla 3.5 resume los parámetros de conectividad de entrada para las neuronas IC.

TABLA 3.5. Tabla de conectividad para las neuronas IC (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
LSO x DCN en el tiempo	IC	excitatorio	Uno a uno pesos = 1.0

Resumen

En este capítulo, se presentó un modelo computacional para la localización en el plano horizontal (neuronas LSO) y vertical (neuronas DCN) que se integra en el tiempo para formar una estructura espacio temporal en tres dimensiones (3D) (neuronas IC). Como se puede ver, no existía un modelo monoaural en la literatura para el DCN ni tampoco para el IC. En este capítulo se desarrollaron un grupo de modelos bioinspirados para la integración sensorial desde el punto de vista de la neurociencia. El siguiente capítulo propone un modelo computacional biológicamente plausible para el proceso propioceptivo basado en las investigaciones sobre las neuronas del hipocampo del murciélago.

Modelo de propiocepción y sensoriomotor

4.1. Modelo de propiocepción

Con los estudios realizados al murciélago egipcio de la fruta, Finkelstein et al. [7] demuestran que algunas áreas del hipocampo ¹ responden a los movimientos tridimensionales, actuando como una brújula tridimensional que se mueve en sincronía a los movimientos en azimut y elevación formando respuestas neurales de tipo toroidal.

Dicho descubrimiento motiva el desarrollo de modelos computacionales que confirmen la existencia de estructuras tridimensionales relacionadas con la localización. En esta tesis se utilizan representaciones tridimensionales para la propiocepción que se describen en esta sección. En la primera parte, se hace una introducción acerca de la organización toroidal en el hipocampo del murciélago y como ésta se relaciona con el modelo computacional propuesto. En la segunda parte, se describe el proceso de conversión de las magnitudes obtenidas del entorno virtual en tasas de disparo y se describen los procesos probabilísticos utilizados para simular la red neuronal de pulsos.

4.1.1. Organización toroidal Azimuth x Elevación

En 1978 O'keefe y Nadel [53] descubren las células de lugar² en roedores, confirmando la hipótesis de navegación llamada “brújula y mapa” que plantea la existencia de “mapas” en el hipocampo compuestos de posiciones, direcciones y rutas, que podrían ser la base para la navegación.

¹Área del cerebro que forma parte del sistema límbico y es considerada fundamental para la memoria espacial.

²Estas células se encuentran en el hipocampo de los mamíferos y disparan a medida que hay cambios de la posición.

En años posteriores se encontraron células para la dirección de la cabeza³ y células para establecer la ruta denominadas células de cuadrícula⁴. Sin embargo, todos los descubrimientos realizados en neurociencia fueron basados en el desplazamiento bidimensional de los roedores, por tal razón las bases neurales para la navegación tridimensional son en su mayoría desconocidas.

Debido a que los murciélagos son la única especie de mamíferos que realiza vuelo libre, se han convertido en una pieza fundamental para revelar las bases neurales de la navegación en tres dimensiones. En los trabajos de Finkelstein y su grupo de investigación se han descubierto células de dirección de la cabeza en el presubiculum⁵ del murciélago y células de lugar tridimensionales (ver figura 4.1).

Las células de dirección de la cabeza encontradas por Finkelstein et al. [7] sugieren que los murciélagos representan información tridimensional compuesta por la “multiplicación” de los códigos neurales de la dirección y la elevación que provee su sistema propioceptivo. De acuerdo a la figura 4.1 ellos proponen una codificación de tipo toroidal Azimut x Elevación en la que no tienen en cuenta la rotación, puesto que los experimentos demostraron que el aporte neural de la rotación es mínimo.

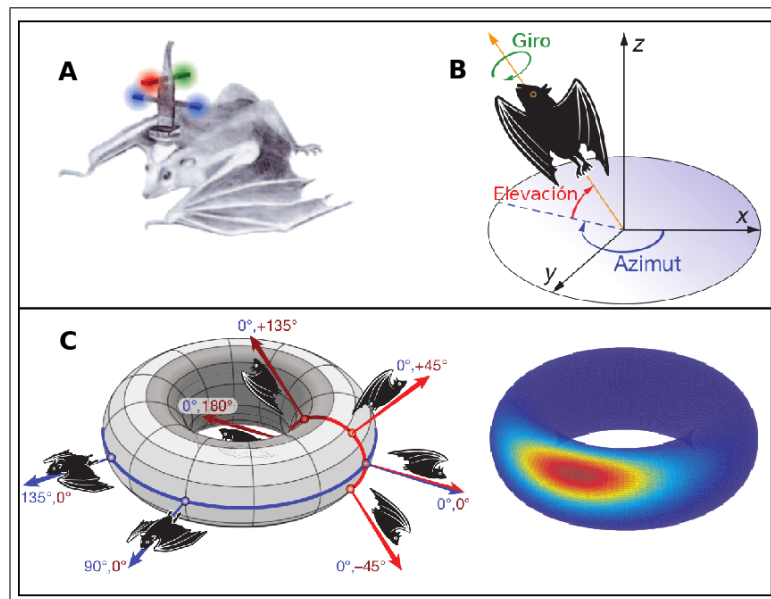


FIGURA 4.1. Células de dirección en el hipocampo del murciélago. A) Brújula neural en el cerebro del murciélago B) Ángulos de dirección en la propiocepción del murciélago C) Representación toroidal Azimut x Elevación propuesta por Finkelstein et al. (Gráfico tomado y modificado de [7]).

³Se conocen como células HD, por el nombre en idioma inglés Head Direction Cells, éstas disparan según la dirección de la cabeza del roedor.

⁴Se conocen como Grid Cells por su nombre en inglés, se cree que representan la codificación de un mapa compuesto por la dirección codificada en las células HD y un lugar codificado en las células de lugar.

⁵Área del hipocampo donde se han detectado las codificaciones neurales de la propiocepción en roedores.

4.1.2. Modelo computacional de la propiocepción

El modelo computacional, propuesto en esta tesis, recibe la información del ángulo de elevación, el ángulo de azimut y la velocidad del agente (información que provee el entorno virtual). Dicha información está compuesta por tres números reales en el rango de 70 a 110 para la elevación, en el rango de -50 a 50 para el azimut y en el rango de 0 a 11.1 para la velocidad. Luego, se crea una población tridimensional de neuronas que reciben el azimut, la elevación y la velocidad como tasas promedio de disparo (ver sección 2.3.4). Finalmente, para mantener la plausibilidad biológica del modelo, estas poblaciones (que usan codificación basada en la tasa) se convierten a redes neuronales de pulsos utilizando el procedimiento propuesto por Vitay et al. [71], según el cual, se generan pulsos aleatorios siguiendo una distribución de Poisson (ver diagrama de bloques 4.2).

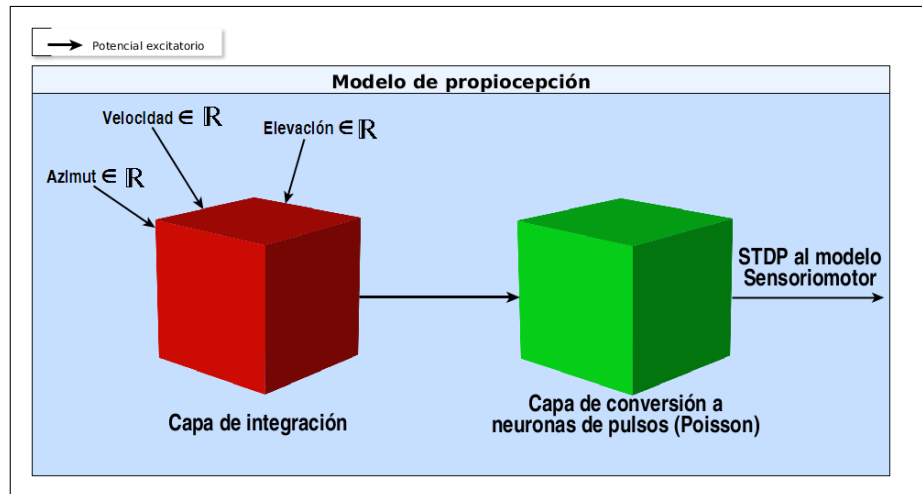


FIGURA 4.2. Diagrama de bloques del modelo de la propiocepción (Elaboración propia).

4.2. Modelo sensoriomotor

La coordinación sensoriomotora es la capacidad de integrar dos o más codificaciones neurales relacionadas con magnitudes físicas diferentes[16]. Por ejemplo, un jugador de Tenis, sigue la trayectoria de una pelota (por medio del sistema visual) y realiza un complejo movimiento con su brazo (sistema motor), para interceptarla con su raqueta. Las codificaciones neurales que permiten ejecutar dicho movimiento están en marcos de referencia diferentes, por una parte están los estímulos de luz que entran por la retina y por la otra los movimientos de los músculos del cuerpo. En esta tesis, se desarrolla un modelo de coordinación sensoriomotora bioinspirado, que utiliza el mecanismo de STDP para aprender movimientos, usando la información propioceptiva y sensorial. Dicho modelo integra poblaciones tridimensionales de neuronas de pulsos que representan códigos neurales provenientes del biosonar del murciélago de cola larga.

4.2.1. Modelo computacional sensoriomotor

El modelo computacional propuesto en esta tesis está compuesto por una población tridimensional de neuronas de tipo LIF con umbral fijo y corriente postsináptica con decaimiento exponencial (ver sección 2.3.3). Dicha población recibe sinápsis excitatorias de los modelos sensorial y de propiocepción (ver diagrama de bloques 4.3). Como se puede ver en el diagrama, las sinápsis entre el modelo propioceptivo y motor poseen el mecanismo de STDP, lo cual permite en el tiempo aprender a relacionar ejecuciones de movimiento.

Las constantes de la ecuación utilizadas en esta tesis para las neuronas del modelo sensoriomotor son las siguientes: *i.* Condición de disparo $v(t) \geq -50.0mV$, *ii.* Potencial de reinicio $v(t) = -65.0$, *iii.* $\tau_{membrana} = 20.0$, *iv.* $\tau_{refactorización} = 20.0$, *v.* $Capacitancia_{membrana} = 1.0$, *vi.* $i_{compensación} = 0.0$, *vii.* $\tau_{syn_E} = 5.0$, *viii.* $\tau_{syn_I} = 5.0$.

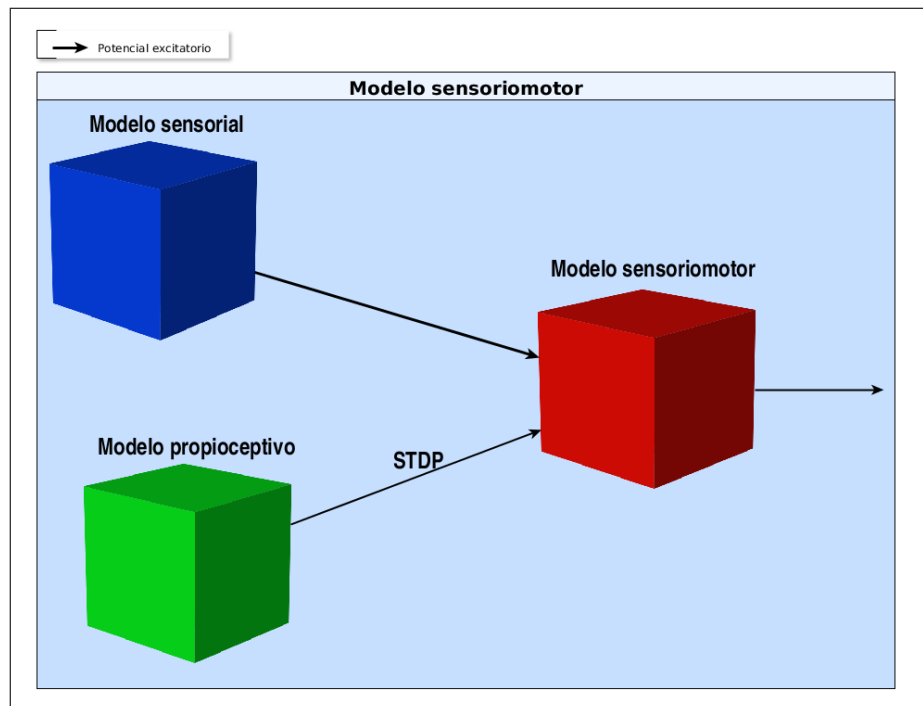


FIGURA 4.3. Diagrama de bloques del modelo sensoriomotor (Elaboración propia).

La tabla 4.1 resume los parámetros de conectividad de entrada para las neuronas sensoriomotoras.

TABLA 4.1. Tabla de conectividad para las neuronas del modelo sensoriomotor (Elaboración propia).

Origen	Destino	Potencial	Conectividad
IC (Modelo sensorial)	Modelo sensoriomotor	excitatorio	Uno a uno pesos = 1.0
Modelo propioceptivo	Modelo sensoriomotor	excitatorio	Uno a uno pesos = 1.0

Cabe anotar que las poblaciones de los modelos del colículo inferior (IC), el modelo propioceptivo y el modelo sensoriomotor, tienen cada una un número de neuronas equivalente a 125000 ($N \times N \times N$ con $N=50$), mientras que la investigación de Chen et al. [13] posee dos poblaciones cada una de 9000 neuronas aproximadamente. Ésta tesis supera por un amplio margen el número de neuronas de la investigación de referencia. Para lograr integrar éste alto número de neuronas se utilizaron técnicas de procesamiento en la GPU lo cual se verá en detalle en el capítulo 5.

Resumen

En este capítulo, se presentó un modelo computacional para la propiocepción que integra la velocidad y la rotación de la cabeza del murciélago. Como se puede ver, se hace uso de naturaleza estocástica de las redes neuronales de pulsos para simular códigos neurales tridimensionales, este sencillo modelo permite simular la dinámica del sistema propioceptivo del murciélago. En este capítulo también se presentó un modelo computacional que integra los modelos previos (sensorial y propioceptivo) en una estructura tridimensional bioinspirada. En el siguiente capítulo se describirán los pasos para la construcción del entrono virtual así como para la implementación de los modelos propuestos usando neurosimuladores.

Implementacion

Aunque en la literatura los modelos propuestos para explicar los mecanismos del bio-sonar han sido puestos a prueba en robots principalmente, Vanderelst et al. [69] proponen la utilización de entornos virtuales. Sin embargo el entorno virtual de la investigación de Vanderelst et al. es altamente simplificado y no tiene en cuenta la complejidad de las reflexiones de las ondas acústicas sobre los objetos.

En esta tesis utiliza el método de trazado de rayos¹ (utilizado en computación gráfica) para generar sonido de fuentes dinámicas en tiempo real y al igual que la investigación de Vanderelst et al. se ponen a prueba los modelos, utilizando simulaciones tridimensionales.

En la primera parte de este capítulo, se describe el proceso de construcción de un entorno acústico virtual, utilizando el procedimiento de Raghuvanshi et al. [56], aplicado a un sistema por ecolocación inspirado en el murciélago. En la parte final, se describen los métodos utilizados para la implementación de los modelos de redes neuronales propuestos en los capítulos previos.

5.1. Simulación del llamado de ecolocación

En esta tesis, se simula el llamado de ecolocación del murciélago de cola larga en fase de búsqueda, dicho llamado se divide en tres intervalos, el primero en frecuencia modulada (FM) que va de 35 a 28 kHz, el segundo en frecuencia constante (CF) en 28 kHz y el tercero en FM que va de 28 a 22 kHz.

Para simular el llamado se utilizó la ecuación 5.1, la cual generara una onda sinusoidal en el tiempo, que va cambiando su frecuencia según los parámetros f_0 , f_1 y T .

¹Es un algoritmo que consiste en trazar múltiples líneas imaginarias (píxeles) para medir los efectos globales de iluminación basados en reflexiones, refracciones o sombras.

$$x(t) = \text{sen} \left[2\pi \left(f_0 t + \frac{k}{2} t^2 \right) \right] \quad (5.1)$$

donde

$$k = \frac{f_1 - f_0}{T}$$

Observando el perfil acústico del chillido real del murciélago se establecen los parámetros de la ecuación 5.1, para generar un sonido computacional aproximado. El resultado final de la versión computacional se muestra en la figura 5.1, cabe anotar que el ruido blanco permite obtener una salida más aproximada a la del chillido real.

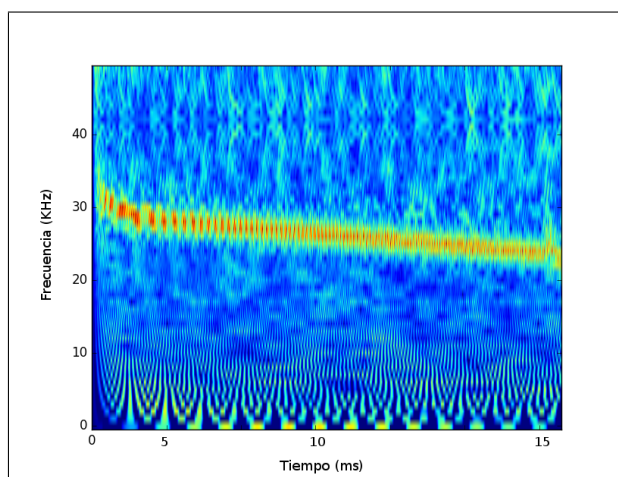


FIGURA 5.1. Versión computacional del llamado de ecolocación del murciélago *Tadarida brasiliensis* duración 15ms (Elaboración propia).

5.2. Desarrollo del entorno virtual

Para la construcción del entorno virtual se utiliza el motor de video juegos JMonkeyEngine (en adelante JME). En esta tesis se construye un escenario equivalente a 128m² reales, con tres tipos de objetos: montañas, árboles e insectos.

El agente inteligente (un murciélago) interactúa con los demás objetos del entorno, enviando señales auditivas en intervalos regulares, dichas señales chocan con las superficies y son atenuadas de acuerdo a lo que predice la ecuación del sonar. Posteriormente, las señales modificadas son enviadas a un servidor python (a través de socket²), estas señales interactúan con las redes neuronales.

La simulación del proceso de ecolocación del murciélago de cola larga impone un gran reto computacional, ya que el sistema debe procesar la entrada sensorial y dar respuesta a

²Un socket es una comunicación de dos vías entre dos programas que se ejecutan en una red, dicha comunicación está ligada a un número de puerto.

la misma en un tiempo máximo de $200ms$. Para hacer frente a esto, las tareas del entorno virtual se ejecutan en intervalos regulares de $10ms$ de simulación (llamados ticks ³), que corresponden a tiempos reales de 500 a $1000ms$ (son configurables desde la interfaz gráfica de la herramienta), esto permite dilatar los tiempos de procesamiento cognitivo para que puedan ser procesados por el sistema auditivo simulado.

A continuación, se describe el proceso de emisión, reflexión y atenuación del sonido al chocar con los objetos del entorno (por medio de la ecuación del sonar).

5.2.1. Emisión, reflexión y atenuación del pulso de ecolocación

El pulso de ecolocación simulado (descrito en la sección 2) se convierte a decibeles de presión sonora (dB SPL), mediante la normalización de las amplitudes y la aplicación de la ecuación A.3, el resultado se almacena en un vector de números reales, que representa el sonido en intervalos de tiempo discretos.

Posteriormente, se traza un conjunto cuadrado de 24×24 rayos en el eje X y en el eje Y, cada uno de estos rayos es una línea infinita dentro del entorno virtual que no está controlada por la física y no es visualizada. Sin embargo, ésta retorna información sobre las colisiones con las superficies, así como la normal de los rayos reflejados, la figura 5.2-A ilustra su funcionamiento.

Los rayos simulan el proceso de emisión del pulso de ecolocación cubriendo un espacio de 60° (figura 5.2-B) equivalente al ancho de señal del murciélago de cola larga, dichos rayos chocan con las superficies del entorno virtual y se reflejan a los oídos derecho e izquierdo del murciélago (como lo muestra la figura 5.2-C). Una vez un rayo choca y retorna al oído del murciélago sufre pérdidas durante su transmisión, es en este punto cuando se aplica la ecuación del sonar a cada uno de los valores dB SPL para determinar las pérdidas por atenuación.

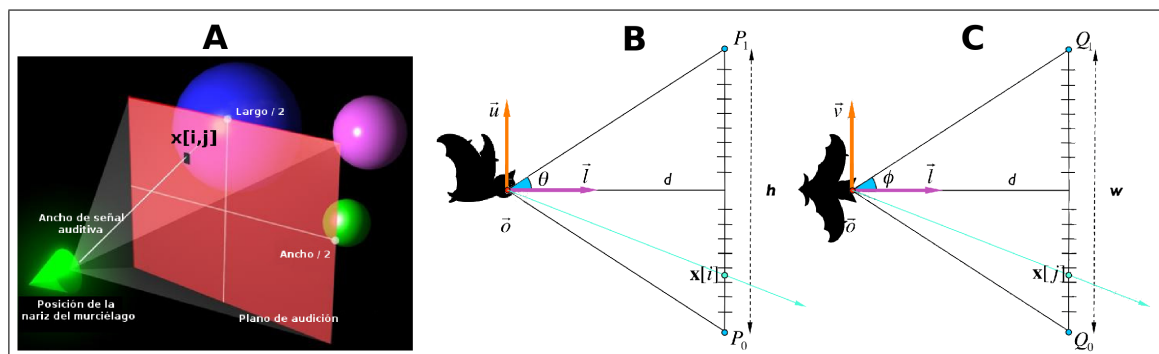


FIGURA 5.2. Proceso de trazado de rayos. Sección A generación de i, j rayos a través de una retícula cuadrada. Sección B esquema en vista lateral del proceso de trazado de rayos. Sección C esquema en vista superior del proceso de trazado de rayos. (Tomado y adaptado de [2]).

³Madl et al. [43] dan una extensa explicación de la importancia de los ticks para la neurociencia.

A continuación se describen en detalle el proceso de generación de los rayos así como la atenuación de las señales sonoras:

5.2.1.1. Generación de rayos (emisión)

El objetivo de este proceso es generar $X_{i,j}$ rayos partiendo de la nariz del murciélago, distribuidos uniformemente a lo largo una retícula cuadrada que conforma el plano de audición, estos rayos forman dos ángulos ϕ y θ (de 30°) en los planos horizontal y vertical respectivamente.

Para el trazado de los rayos se utiliza la siguiente ecuación [2]:

$$x[i, j] = \vec{o} + \frac{i + 0.5}{H} h\vec{u} + \frac{j + 0.5}{W} w\vec{v} \quad (5.2)$$

donde,

\vec{o} es un vector que indica la posición de la nariz del murciélago en cada instante de tiempo.

\vec{u} es un vector perpendicular al plano sagital⁴ del murciélago.

\vec{v} es un vector paralelo al plano transversal⁵ del murciélago.

H es el número de rayos en el eje y.

W es el número de rayos en el eje x.

h es el ancho del plano auditivo.

w es el largo del plano auditivo.

$h = 2r \tan(\theta)$, r es el rango de alcance, el cual se describe más adelante.

$H = W$ y $h = w$ puesto que el ancho de audición forma un cuadrado.

El rango de alcance (r) está dado por la siguiente ecuación:

$$r = \frac{cT}{2} \quad (5.3)$$

donde c es la velocidad del sonido y T es el tiempo máximo de retorno de eco.

En esta tesis se analiza el eco resultante después de transcurridos $200ms$, esto ofrece información acerca de los objetos encontrados a $34.2m$. La figura 5.3 muestra cómo se relacionan los rangos de alcance con los tiempos de emisión y silencio, para permitir al murciélago virtual procesar cada estímulo auditivo.

⁴Es una línea imaginaria que divide el cuerpo del murciélago en dos mitades, izquierda y derecha.

⁵Es una línea imaginaria que divide el cuerpo del murciélago en dos mitades la superior e inferior.

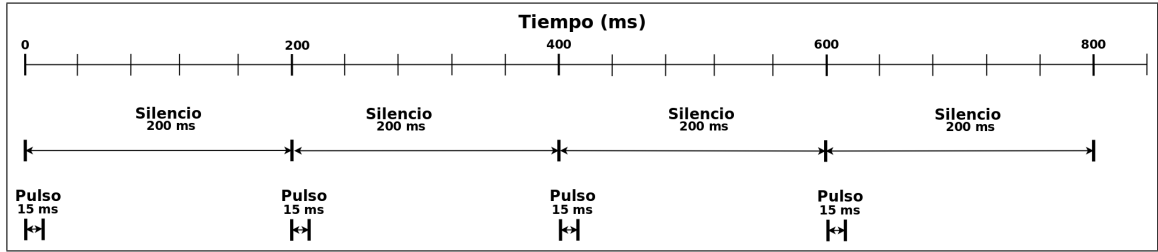


FIGURA 5.3. Línea de tiempo de emisión y reflexión del pulso de ecolocación, correspondiente a $800ms$ (Elaboración propia).

5.2.1.2. Ecuación del sonar

Para calcular las pérdidas en la transmisión de los rayos una vez chocan con las superficies del entorno virtual se utiliza la ecuación del sonar, esta ecuación es muy utilizada para describir la física de las señales acústicas y el retorno de eco [5]. Su forma más simple se muestra a continuación:

$$RL = SL - TL \quad (5.4)$$

La anterior ecuación indica que el nivel sonoro recibido RL (received level) es igual al nivel sonoro emitido SL (source level) menos las pérdidas por transmisión TL (transmission loss). La presión sonora medida en decibeles SPL que percibe el murciélago en sus oídos es igual al llamado de ecolocación emitido menos la reducción que experimenta en su viaje de retorno.

Una versión más detallada de la ecuación implica que las pérdidas por transmisión se producen en el viaje de ida y vuelta de la onda sonora, lo cual convierte el término $-TL$ en $-2TL$. Además se agrega un término denominado fuerza del objetivo TS (target strength) que indica la intensidad con la que las ondas se reflejan según las propiedades del material con el que chocan. La fuerza del objetivo es una constante de reflexión acústica que varía según la superficie. La siguiente ecuación muestra una versión ampliada:

$$RL = SL - 2TL + TS \quad (5.5)$$

Existen dos factores que causan pérdidas durante la transmisión, las condiciones atmosféricas TLA (transmission loss atmospheric) y las pérdidas debidas a la distancia de propagación de la onda TGA (transmission loss geometric), esto se muestra en la ecuación 5.6.

$$RL = SL - 2(TLA + TLG) + TS \quad (5.6)$$

Existen múltiples variaciones de la ecuación del sonar que son adecuadas para representar el retorno de eco en determinadas superficies. En esta investigación se utiliza una versión de la ecuación del sonar (tomada de [5] y [69]), que construye el eco recibido de acuerdo a la contribución de pequeñas superficies discretas, lo cual resulta apropiado para el método de trazado de rayos (ver ecuación 5.7).

$$\sum_{i=0}^n RL_i = SL - 2(20 \log_{10} \frac{0.1}{r_i} + 2 a_f(r_i - 0.1)) + TS_i \quad (5.7)$$

donde,

r_i es la distancia del rayo (de la nariz del murciélago al diferencial de superficie).

a_f es igual a $1.98dB/m$ (la atenuación atmosférica a una frecuencia de $25 kHz$ ⁶).

La tabla 5.1 muestra los valores de fuerza del objetivo (TS) usados en esta investigación⁷.

TABLA 5.1. Valores de fuerza del objetivo (TS).

Objeto	Fuerza del objetivo (dB)
Ala del insecto	1.3
Cuerpo del insecto	1.2
Tronco	1.1
Follaje	0.9
Suelo	0.8

Usando la ecuación 5.7 es posible estimar el nivel sonoro en dB SPL para cada uno de los valores del llamado de ecolocación. A continuación, se describe cómo se integra todo este proceso.

5.2.1.3. Reflexión y atenuación

Utilizando el método descrito en la sección 5.2.1.1 se generan los rayos, éstos se extienden indefinidamente desde la nariz del murciélago distribuidos por las 24×24 posiciones de la retícula cuadrada imaginaria.

Transcurridos $200ms$ de simulación, se obtienen las normales de los rayos que chocan con las superficies del entorno (las normales indican la reflexión especular⁸ sobre los objetos). Con las normales obtenidas se crean nuevos rayos y se seleccionan únicamente los

⁶La constante de atenuación atmosférica fue calculada a una frecuencia de $25kHz$ con las siguientes condiciones atmosféricas, una presión de $101.3 KPa$, una temperatura de $20^\circ C$ y una humedad relativa del 40%.

⁷Calcular los valores de fuerza del objetivo requiere de una investigación acústica adicional, por tal razón se usan valores aproximados, esto no afecta la precisión ni realismo de los retornos sonoros generados.

⁸En óptica y acústica, la reflexión especular se presenta cuando la luz o el sonido chocan con una superficie pulida, esto hace que el ángulo de incidencia sea igual al ángulo de reflexión.

que regresan a los oídos del murciélago y los que chocan con objetos que se encuentran en el rango de audición 1.7 y 8.57m. Posteriormente, para cada uno de los rayos reflejados se aplica la ecuación 5.7 sobre cada una de las presiones sonoras del vector (pulso de ecolocación virtual).

La figura 5.4 ilustra el resultado de los anteriores algoritmos. En la sección A se muestra la generación de los rayos. En la sección B se muestran los rayos reflejados a los oídos del murciélago (rojo oído izquierdo - azul oído derecho) al chocar con un insecto. En la Sección C se muestra los ecos reflejados son enviados al neurosimulador.

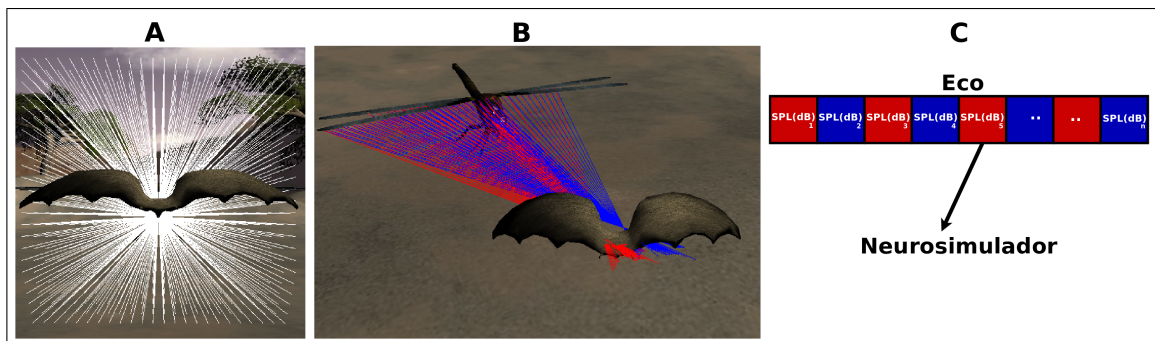


FIGURA 5.4. Diagrama de emisión, reflexión y envío de eco al neurosimulador. Sección A generación del pulso. Sección B reflexión y aplicación de la ecuación del sonar. Sección C arreglo de valores de presión sonora medida en decibeles SPL que se envían al neurosimulador (Elaboración propia).

5.3. Implementación de los modelos de redes neuronales

El entorno virtual genera información auditiva en forma de ecos (en unidades de intensidad auditiva ver apéndice A.1.1.1), ésta información ingresa al modelo perceptual donde es procesada por un conjunto de filtros de señales. Estos filtros se implementan utilizando la herramienta Brian Ears creada por Fontaine et al. [21]. Posteriormente, los modelos de redes neuronales son implementados en el neurosimulador ANNarchy creado por [71] et al. Las herramientas Brian Ears y ANNarchy está desarrolladas en el lenguaje de programación Python, sin embargo ésta última genera código en el lenguaje C++.

Las redes neuronales implementadas en ANNarchy pueden hacer uso de la GPU⁹, no obstante, en esta tesis solo los modelos tridimensionales hacen uso de ésta característica.

En la implementación se describen tres módulos diferentes que se comunican por medio de sockets y pueden operar en diferentes máquinas para repartir la carga computacional, la figura 5.5 muestra un diagrama de la arquitectura.

⁹Unidad de procesamiento gráfico (GPU), dispositivo de hardware para el procesamiento de información gráfica.

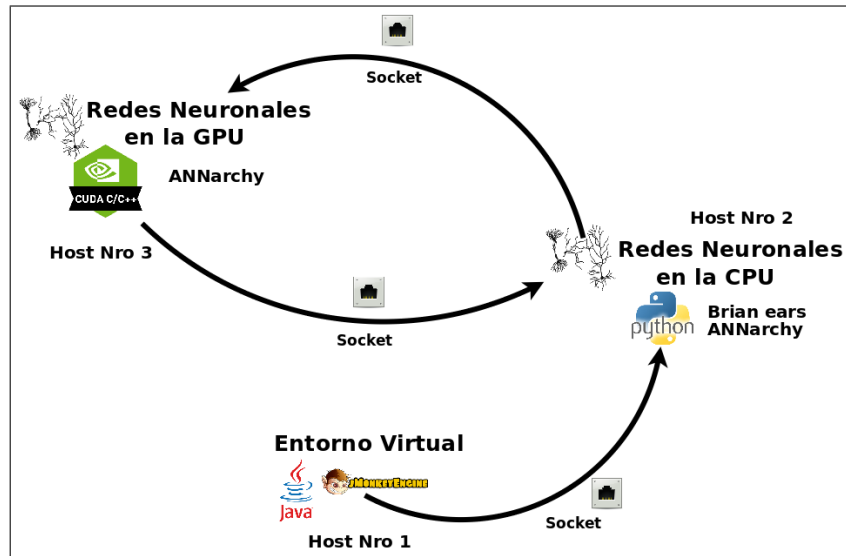


FIGURA 5.5. Esquema que ilustra la arquitectura de software (Elaboración propia).

Resumen

En este capítulo, se describieron los procesos realizados para la construcción de un entorno virtual acústico que simula las reflexiones de los ecos de un murciélago virtual, por otra parte se hizo una descripción de la implementación de los modelos de redes neuronales y la arquitectura propuesta. Como se puede ver no existía un entorno acústico para simular el biosonar que permitiera la interacción dinámica con neurosimuladores. En el siguiente capítulo se muestran los resultados del experimento con el cual se demuestra la coordinación sensoriomotora.

Experimentacion y resultados

Las investigaciones previas realizadas para demostrar coordinación sensoriomotora usando redes neuronales de pulsos, se limitan a las investigaciones de Chen et al. [13] y Davison et al. [16]. En la investigación de Chen et al. [13] un robot es entrenado para seguir patrones de movimiento y luego de la fase de entrenamiento, se mide la correlación de las tasas de disparo de las neuronas para evidenciar el aprendizaje. En la investigación de Davison et al. [16] se prueba de manera teórica que el mecanismo de STDP puede establecer relaciones entre códigos neurales que representan diferentes marcos de referencia espaciales.

En este capítulo se desarrolla un experimento que utiliza características de las investigaciones de Chen et al. [13] y Davison et al. [16], sin embargo, a diferencia de estas dos investigaciones, en esta tesis se utiliza para probar la coordinación de patrones sensorio-motores tridimensionales utilizando el biosonar. En la primera parte de este capítulo se describe el planteamiento del experimento y en la parte final se muestran los resultados obtenidos.

6.1. Planteamiento del experimento

El experimento que se plantea en este capítulo, se basa en una prueba teórica de coordinación sensoriomotora propuesta por Davison et al. [16]. Davison et al. [16] proponen dos poblaciones neurales unidimensionales en marcos de referencia espaciales diferentes, la primera representa un estímulo visual en el plano horizontal y la segunda la información propioceptiva del ángulo de rotación de un brazo. Los estímulos de las dos poblaciones alimentan una tercera población que con el tiempo aprende a relacionar la información visual y propioceptiva.

En la prueba teórica de Davison et al. [16] se conoce con antelación la función que será aprendida ($f(x) = \sin(\theta)$), de esta manera se puede demostrar que la acción del mecanismo

de STDP hace que la tercera población aprenda un patrón neural específico. Dicho patrón se mantiene sin importar la ausencia del estímulo visual.

La prueba de Davison et al. [16] se asemeja a lo que sucede en la coordinación ojo-brazo (en el caso humano). Por ejemplo, cuando una persona desea tocar con sus dedos la punta de su nariz, puede cerrar los ojos en cualquier momento de la trayectoria puesto que los mecanismos de coordinación ya han sido establecidos con anterioridad.

El experimento que se plantea en esta tesis utiliza mecanismos similares, un murciélago virtual es conducido por una ruta preestablecida, en la cuál recibe estímulos sensoriales y propioceptivos. La ruta se repite en múltiples ocasiones mientras aprende a establecer coordinación sensoriomotora. Posteriormente, se hace una prueba deshabilitando el biosonar (“ojos cerrados”) y se evalúa con que exactitud puede reconstruir la información sensoriomotora usando solamente la información propioceptiva.

A través del biosonar percibe únicamente un insecto (los demás elementos son eliminados) el cual le permite establecer un marco de referencia sensorial, en cuanto a la propiocepción recibe información a cerca de la posición de su cabeza: ángulo de elevación, ángulo de azimut y velocidad.

El recorrido guiado a través del entorno virtual es un circuito, con movimientos de giro (derecha - izquierda), elevación (arriba - abajo), aceleración y desaceleración (ver figura 6.1).

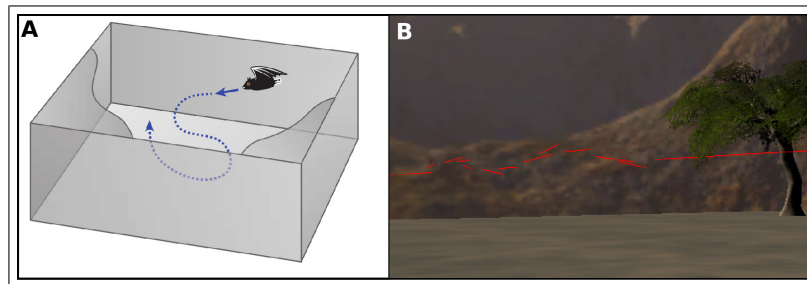


FIGURA 6.1. Ruta de entrenamiento para el experimento de coordinación sensoriomotora. A) Esquema de la ruta tridimensional (Imagen modificada de [7]) B) Fracción de la ruta planificada, las líneas rojas muestran la dirección del movimiento (Elaboración propia).

Durante el recorrido guiado (fase de entrenamiento), el murciélago emite 49 ecos, es decir que recibe información auditiva en 49 ocasiones, además, también recibe la información propioceptiva relativa al azimut, la elevación y la velocidad en cada uno de estos eventos. La ruta simulada se repite 15 veces para un total de 735 eventos sensoriales y propioceptivos (ver figura 6.2). Durante la fase de entrenamiento, el mecanismo de STDP entre el modelo propioceptivo y motor permanece activo, una vez finalizada dicha fase el mecanismo STDP es deshabilitado.

Para establecer la precisión con la que la red puede regenerar patrones en ausencia de la entrada sensorial, se utiliza el método de congruencia (ver ecuación 6.1). Con dicho método

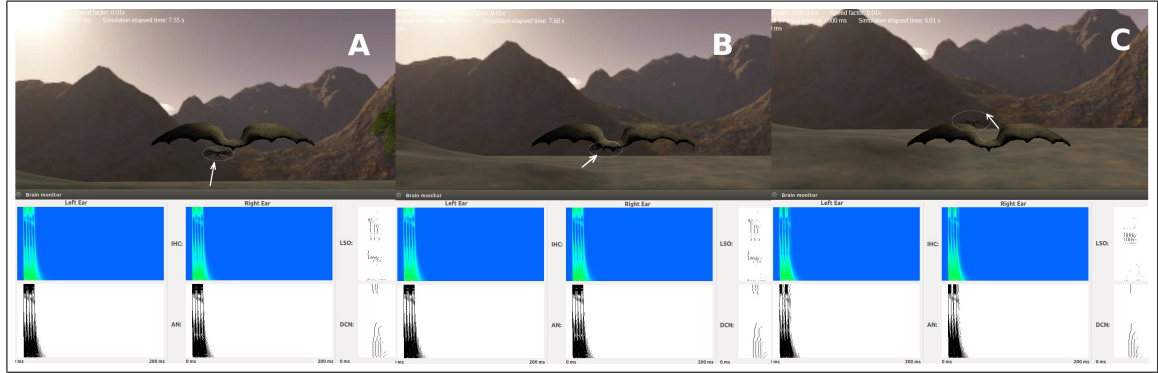


FIGURA 6.2. Secuencia de tres (3) ecos tomada del experimento sensoriomotor, el orden de la secuencia es A, B, C. En la secuencia se aprecia el movimiento del insecto así como los cambios sensoriales experimentados en cada situación. Las líneas muestran la dirección del movimiento y el insecto se resalta en una elipse.(Elaboración propia).

se puede medir la similitud entre la respuesta de dos poblaciones neurales, utilizando la tasa promedio de disparo de cada neurona, en un intervalo de 50ms (intervalo cognitivo). El método de congruencia devuelve un número entre cero (0) y uno (1), donde uno (1) es una coincidencia exacta y cero (0) una total incongruencia.

$$coincidencia = \frac{\sum_{i=1}^n f1_i \cdot f2_i}{\|f1\| \|f2\|} \quad (6.1)$$

Durante la fase de entrenamiento se mide la respuesta neural de la población sensoriomotora una vez concluidas veinte (20) rutas, con retroalimentación sensorial y mecanismo STDP. Luego, se deshabilita el estímulo del biosonar (fase de prueba - “ojos cerrados”) y se hace la ruta nuevamente. Finalmente, se comparan las tasas de las neuronas de las dos poblaciones mediante el coeficiente de coincidencia.

La finalidad del experimento es comprobar que a través del mecanismo de STDP se establece una relación entre la representación neural de los mecanismos sensoriales y propioceptivos, por lo tanto, se espera que si los mecanismos funcionan de manera correcta, después de la fase de entrenamiento, sea posible hacer una reconstrucción precisa de la versión neural del estímulo sensorial del biosonar (únicamente con la entrada propioceptiva).

La coincidencia para cada una de las entradas propioceptivas en la fase de prueba se muestra en las tablas B.1, B.2 y B.3. En dichas tablas se puede ver que se puede hacer una reconstrucción exacta en 15 de las 49 posiciones, una reconstrucción aceptable de 13 de las 49 posiciones y una mala reconstrucción de las restantes 21.

El mecanismo planteado puede reconstruir un patrón sensoriomotor sobre gran parte de la ruta planteada. Sin embargo, presenta una mayor efectividad sobre los movimientos

que tienen cambios en el azimut y el ángulo de elevación, mientras que las partes del recorrido que solo tienen aceleraciones presentan una más baja correlación. Esta situación puede deberse a que los patrones sensoriales debidos a los cambios en el rango del objetivo son menos claros. La implementación de una capa adicional en el colículo inferior que haga una selección de patrones, posiblemente con el método ganador todo (WTA) puede obtener una mejora en el aprendizaje de patrones de aceleración, esto se deja como un trabajo futuro.

Conclusiones y trabajo futuro

Conclusiones

Debido a que los murciélagos son la única especie de mamíferos que realiza vuelo libre, se han convertido en una pieza fundamental para revelar las bases neurales de la navegación en tres dimensiones. Las investigaciones realizadas a éstos animales, ofrecen información a cerca de las codificaciones neurales de la propiocepción y la integración sensoriomotora, que son fundamentales para entender los complejos procesos de la cognición espacial.

Los descubrimientos sobre la representación del espacio tridimensional, inspiran la creación de nuevos modelos computacionales. Esta tesis utiliza algunos de los descubrimientos sobre la neurobiología del murciélago y los integra en un conjunto de modelos biológicamente plausibles.

Esta tesis logra la construcción de una herramienta computacional que sirve como plataforma de pruebas, para modelos de neurociencia basados en el biosonar. Se logra integrar con éxito un conjunto de tecnologías de procesamiento gráfico para crear un ambiente acústico virtual, que permite acelerar los procesos de experimentación .

Por otra parte, se adaptan los modelos funcionales del sistema auditivo periférico humano, para representar la dinámica de las células ciliadas del murciélago de cola larga (*Tadarida Brasiliensis*), e integrarlas en la fase de búsqueda de insectos.

Adicionalmente, se propone un nuevo modelo para la detección de la elevación usando entradas monoaurales. Dicho modelo es el primero en representar las respuestas neurales de las células del núcleo coclear dorsal de un murciélago.

Otro aporte de esta investigación es la construcción del primer modelo de geometría tridimensional para el Colículo Inferior, basado en redes neuronales de pulsos. Finalmente, se realiza un experimento de coordinación sensoriomotora que permite concluir que el mecanismo de STDP puede establecer relaciones espaciales entre poblaciones neurales que se encuentran en marcos de referencia diversos.

Trabajo futuro

La construcción de la plataforma virtual de pruebas para modelos de neurociencia y los modelos propuestos en esta tesis permiten una amplia gama de interesantes direcciones para el trabajo futuro, entre las cuales se pueden citar las siguientes:

- Modificar el modelo del colículo inferior para que se haga una selección previa de patrones mediante procesos competitivos y de esta forma se mejore la selectividad a los cambios de velocidad.
- Proponer un modelo de células de lugar y células grid tridimensionales modificando los modelos propuestos.
- Desarrollar un modelo teórico general que incluya un sistema de deliberación (similar al filtro de Kalman), que cubra de manera integral el proceso de cognición espacial tridimensional.
- Proponer un modelo para la detección de objetos en múltiples posiciones a través del biosonar.
- Crear un modelo para el análisis de escenas auditivas tridimensionales por medio de la ecolocación.
- Llevar el laboratorio de pruebas virtuales a la escena de la robótica utilizando hardware neuromórfico.

Acústica en entornos virtuales

A.1. Acústica en entornos virtuales

A.1.1. Fundamentos de acústica

El sonido es la propagación de una perturbación a través de las moléculas de aire [19]. La figura A.1 muestra el proceso de compresión - rarefacción¹ del aire y su interpretación como una onda.

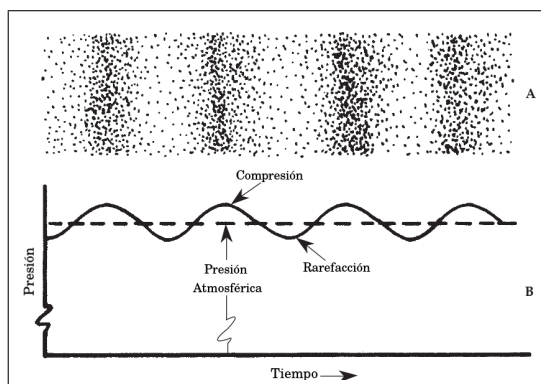


FIGURA A.1. En la sección A se muestra el proceso de compresión - rarefacción de las moléculas de aire. En la sección B se muestra la representación de estas fluctuaciones como una onda (Tomada y adaptada de [19]).

El sonido se puede medir a través de cinco características físicas como: período, frecuencia, amplitud, longitud de onda y velocidad (ver figura A.2).

La longitud de onda es la distancia que viaja en el tiempo hasta completar un ciclo y la frecuencia es el número de ciclos en un segundo. Por otra parte, la amplitud es la magnitud de la perturbación en la presión atmosférica, causada por la onda sonora.

¹Rarefacción es el proceso por medio del cual una sustancia se hace menos densa, es el proceso contrario a la compresión.

La siguiente ecuación muestra la relación entre longitud de onda, frecuencia y velocidad, es una de las más importantes en el campo de la acústica.

$$f = \frac{\text{Velocidad del sonido}}{\text{Longitud de onda}} = \frac{c}{\lambda} \quad (\text{A.1})$$

La ecuación anterior explica la razón por la cual los murciélagos deben emitir pulsos de ecolocación en frecuencias altas. Sí se toma la velocidad del sonido en el aire como $c = 343\text{m/s}$, se determina que la única forma de disminuir la longitud de onda es aumentando la frecuencia (ver ecuación A.2).

$$\lambda = \frac{c}{f} \quad (\text{A.2})$$

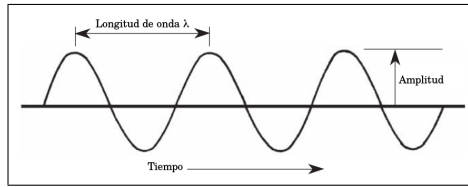


FIGURA A.2. Amplitud y longitud de onda en el tiempo (Tomada y adaptada de [19]).

A.1.1.1. Amplitud en decibeles

La amplitud sonora es representada en unidades de presión, en el campo de la acústica sin embargo se utiliza frecuentemente una unidad de medida denominada decibel (dB). Esta unidad se ajusta más al rango de sensibilidad del oído humano y animal, por ejemplo si se mide el rango de percepción auditiva humana en unidades de presión sonora, sería mil millones de veces superior que su equivalente en decibeles. En esta investigación se utilizan decibeles de presión sonora (SPL - sound pressure level), en la ecuación A.3 se muestra su equivalencia en unidades de presión [19].

$$SPL(\text{dB}) = \log_{10} \frac{p}{20 \mu\text{Pa}} \quad (\text{A.3})$$

donde

$SPL(\text{dB}) = \text{decibeles de presión sonora}$

$p = \text{presión acústica}$

Teniendo en cuenta que la presión de referencia es igual a $20 \mu \text{pascales}$

El proceso inverso, convertir unidades de presión en decibeles de presión sonora se muestra en la ecuación A.4.

$$Amplitud = 10^{SPL(dB)/20} \quad (A.4)$$

A.1.2. Ondas sonoras en computación

Para representar el sonido en dispositivos electrónicos y en computadores se realiza un proceso denominado digitalización (conversión análogo a digital), que consiste en dividir la ecuación de onda en intervalos discretos (samples) y tomar los valores de la amplitud en cada uno de estos intervalos (cuantificación - quantization). La figura A.3 ilustra el proceso.

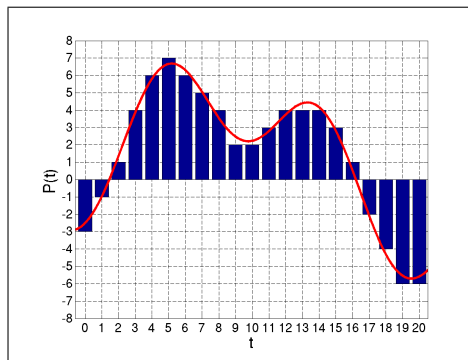


FIGURA A.3. Conversión análoga a digital de la ecuación de onda - digitalización (Tomado de <http://www.prosoundeng.gr/>).

En esta investigación se utiliza el formato de audio digital sin compresión conocido como WAV². Este formato está compuesto de arreglos de números enteros, cada uno con un encabezado que define dos parámetros especiales: el número de elementos del arreglo (numero de muestras - samples) y la frecuencia de muestreo (sample rate).

²WAV o WAVE es un formato de audio digital sin compresión de propiedad de Microsoft e IBM, muy utilizado en la computación antes de la llegada del formato mp3.

Tablas de resultados experimentales

TABLA B.1. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 1 a la 20 (Elaboración propia).

Posición	Entrada propioceptiva	Correlación (20 circuitos)
1	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.0	0
2	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.1	0
3	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.6	0,46
4	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 1.0	0,04
5	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 1.4	0
6	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 2.0	0,46
7	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 2.6	0,89
8	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 3.2	0,46
9	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 3.8	0,14
10	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
11	Elevación: 90.0 Azimut: 93.0 Velocidad: 4.4	1
12	Elevación: 90.0 Azimut: 98.0 Velocidad: 4.4	1
13	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,46
14	Elevación: 90.0 Azimut: 87.0 Velocidad: 4.4	0,04
15	Elevación: 90.0 Azimut: 82.0 Velocidad: 4.4	0,04
16	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,46
17	Elevación: 93.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
18	Elevación: 98.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,46
19	Elevación: 106.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
20	Elevación: 103.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,46

TABLA B.2. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 20 a la 40 (Elaboración propia).

Posición	Entrada propioceptiva	Correlación (20 circuitos)
20	Elevación: 98.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,04
21	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,46
22	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.6	1
23	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
24	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.8	1
25	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,09
26	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 5.0	1
27	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
28	Elevación: 94.5 Azimut: 95.0 Velocidad: 4.4	0,46
29	Elevación: 85.4 Azimut: 95.0 Velocidad: 4.4	0,12
30	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	1
31	Elevación: 95.4 Azimut: 85.0 Velocidad: 4.4	0,01
32	Elevación: 84.5 Azimut: 85.0 Velocidad: 4.4	0,46
33	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,04
34	Elevación: 85.4 Azimut: 95.0 Velocidad: 4.4	0,09
35	Elevación: 94.5 Azimut: 95.0 Velocidad: 4.4	0,46
36	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,14
37	Elevación: 84.5 Azimut: 85.0 Velocidad: 4.4	0,46
38	Elevación: 95.4 Azimut: 85.0 Velocidad: 4.4	0,15
39	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 4.4	0,04
40	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 3.8	1

TABLA B.3. Tabla con los valores de correlación para las posiciones 40 a la 49 (Elaboración propia).

Posición	Entrada propioceptiva	Correlación (20 circuitos)
41	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 3.2	1
42	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 2.6	0,15
43	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 2.0	1
44	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 1.4	0,15
45	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 1.0	0
46	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.6	0,04
47	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.2	0
48	Elevación: 90.0 Azimut: 90.0 Velocidad: 0.0	0,01

Glosario

A AER-EAR: es una implementación sobre hardware VLSI, de una cóclea basada en neuronas de pulsos que imitan las células ciliadas internas del oído (fue desarrollado en la universidad de Zurich)

Agente autónomo inteligente: es un dispositivo que interactúa con su entorno de manera flexible, persiguiendo sus propios objetivos, reconociendo importantes estados de su medio y actuando para obtener los resultados deseados.

C Cortex: La corteza cerebral o córtex es el tejido nervioso que cubre la superficie de los hemisferios cerebrales de algunos mamíferos, donde presumiblemente se realizan las labores cognitivas de alto nivel como la imaginación, la deliberación y la conciencia.

Cocleograma, que es un modelo (funcional) de predicción del movimiento de las células ciliadas, representando la intensidad de la frecuencia con respecto al tiempo. En el cocleograma la frecuencia se distribuye de manera uniforme en un número fijo de canales desde la frecuencia mínima F_{min} hasta la frecuencia máxima F_{max} .

E Ecolocación: es una habilidad de algunos animales que les permite emitir una señal acústica y analizar el eco que retorna, para obtener información de su entorno.

F Fonotaxis: Es la capacidad de un organismo para moverse (acercarse o alejarse) al detectar un estímulo auditivo.

N Neuronas de pulsos: (Spiking Neurons) son un tipo de neurona artificial que incluye el componente temporal de los disparos y otros elementos inspirados en las neuronas biológicas.

Neuromórfico: dispositivo electrónico que está compuesto de miles de circuitos análogos que imitan las funciones del sistema nervioso.

O Oscículos auditivos: Son tres pequeños huesos denominados martillo, yunque y estribo.

P Plano sagital: Es una línea imaginaria que divide el cuerpo en dos mitades, izquierda y derecha.

Plano transversal: es una línea imaginaria que divide el cuerpo del en dos mitades la superior e inferior.

Plasticidad sináptica dependiente del tiempo: (synaptic time dependence plasticity - STDP) es un proceso biológico que ajusta la fortaleza de las conexiones entre las neuronas.

R Rarefacción: es el proceso por medio del cual una substancia se hace menos densa, es el proceso contrario a la compresión.

S Socket: un socket es una comunicación de dos vías entre dos programas que se ejecutan en una red, dicha comunicación está ligada a un número de puerto.

Software de procesamiento gráfico: software que interactúa con el hardware de la GPU. Los principales son OpenGL (Android, IOS), OpenGL (Linux, Mac) y DirectX (Windows).

T Tick: intervalos regulares de tiempo de simulación utilizados en simulaciones y entornos virtuales, que se asemejan a los tiempos cognitivos del cerebro.

V VLSI: VLSI Very Large Scale Integration es una técnica para integrar miles de circuitos en un único chip.

W WAV: también llamado WAVE es un formato de audio digital sin compresión de propiedad de Microsoft e IBM, muy utilizado en la computación antes de la llegada del formato mp3.

Bibliografía

- [1] H. Abdalla and T. K. Horiuchi, *Spike-based acoustic signal processing chips for detection and localization*, 2008 IEEE Biomedical Circuits and Systems Conference, Nov 2008, pp. 225–228.
- [2] Gomes Abel, *Ray casting*, 2014.
- [3] A. M. H. J. Aertsen, J. H. J. Olders, and P. I. M. Johannesma, *Spectro-temporal receptive fields of auditory neurons in the grassfrog*, *Biological Cybernetics* **39** (1981), no. 3, 195–209.
- [4] M. Ainslie, *Principles of sonar performance modelling*, Springer Praxis Books, Springer Berlin Heidelberg, 2010.
- [5] Surlykke Annemarie, Paul Nachtigall, Richard Fay, and Popper Arthur, *Biosonar*, Springer Handbook of Auditory Research, Springer New York Heidelberg Dordrecht London, 2014.
- [6] Katelyn Armstrong, *Brazilian free-tailed bat Tadarida brasiliensis*, Tech. report, December 2008.
- [7] Finkelstein Arseny, Derdikman Dori, Rubin Alon, Foerster Jakob N., Las Liora, and Ulanovsky Nachum, *Three-dimensional head-direction coding in the bat brain*, *Nature* **517** (2015), no. 7533, 159–164.
- [8] R. Basri, P. F. Felzenszwalb, R. B. Girshick, D. W. Jacobs, and C. J. Klivans, *Visibility constraints on features of 3D objects*, 2009 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition, June 2009, pp. 1231–1238.
- [9] Sander M. Bohte, *The evidence for neural information processing with precise spike-times: A survey*, *Natural Computing* **3** (2004), no. 2, 195–206.
- [10] Romain Brette, *Computing with neural synchrony*, *PLOS Computational Biology* **8** (2012), no. 6, 1–18.
- [11] ———, *Philosophy of the spike: Rate-based vs. spike-based theories of the brain*, *Frontiers in Systems Neuroscience* **9** (2015), 151.
- [12] K. D. Carlson, M. Richert, N. Dutt, and J. L. Krichmar, *Biologically plausible models of homeostasis and STDP: Stability and learning in spiking neural networks*, *Neural Networks (IJCNN)*, The 2013 International Joint Conference on, Aug 2013, pp. 1–8.

-
- [13] Yanqing Chen, Jeffrey Mckinstry, and Gerald Edelman, *Versatile networks of simulated spiking neurons displaying winner-take-all behavior*, *Frontiers in Computational Neuroscience* **7** (2013), 16.
- [14] B. Cheng and H. Zhang, *A computational Model for bats echolocation based on mammalian auditory system*, *System Simulation and Scientific Computing*, 2008. ICSC 2008. Asia Simulation Conference - 7th International Conference on, Oct 2008, pp. 1436–1440.
- [15] Kevin A. Davis, Ramnarayan Ramachandran, and Bradford J. May, *Auditory processing of spectral cues for sound localization in the inferior colliculus*, *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* **4** (2003), no. 2, 148–163.
- [16] Andrew P. Davison and Yves Frégnac, *Learning cross-modal spatial transformations through spike timing-dependent plasticity*, *Journal of Neuroscience* **26** (2006), no. 21, 5604–5615.
- [17] Peter Dayan and L. F. Abbott, *Theoretical neuroscience: Computational and mathematical modeling of neural systems*, The MIT Press, 2005.
- [18] Lawrence H. Erickson and Steven M. LaVall, *A Simple, but NP-hard, Motion Planning Problem*, *Proceedings of the Twenty-Seventh AAAI Conference on Artificial Intelligence, AAAI'13*, AAAI Press, 2013, pp. 1388–1393.
- [19] Alton F. Everest, *Master handbook of acoustics. 5th edition.*, 2009.
- [20] Arseny Finkelstein, Liora Las, and Nachum Ulanovsky, *3-D Maps and Compasses in the Brain*, *Annual Review of Neuroscience* **39** (2016), no. 1, 171–196, PMID: 27442069.
- [21] Bertrand Fontaine, Dan F. Goodman, Victor Benichoux, and Romain Brette, *Brian Hears: Online Auditory Processing Using Vectorization Over Channels*, *Frontiers in Neuroinformatics* **5** (2011), 9.
- [22] Bertrand Fontaine and Herbert Peremans, *Bat echolocation processing using first-spike latency coding*, *Neural Networks* **22** (2009), no. 10, 1372 – 1382.
- [23] Wulfram Gerstner, Werner M. Kistler, Richard Naud, and Liam Paninski, *Neuronal dynamics: From single neurons to networks and models of cognition*, Cambridge University Press, 2014.
- [24] Erin H. Gillam and Gary F. McCracken, *Variability in the echolocation of tadarida brasiliensis: effects of geography and local acoustic environment*, *Animal Behaviour* **74** (2007), no. 2, 277 – 286.
- [25] Jared Go, Thuc D. Vu, and James J. Kuffner, *Autonomous behaviors for interactive vehicle animations*, *Graph. Models* **68** (2006), no. 2, 90–112.
- [26] Dan F. M. Goodman and Romain Brette, *Spike-Timing-Based Computation in Sound Localization*, *PLOS Computational Biology* **6** (2010), no. 11, 1–17.
- [27] Benedikt Grothe, Michael Pecka, and David McAlpine, *Mechanisms of sound localization in mammals*, *Physiological Reviews* **90** (2010), no. 3, 983–1012.
- [28] Tadeusz Gudra, Joanna Furmankiewicz, and Krzysztof Herman, *Bats Sonar Calls and its Application in Sonar Systems*, InTech, 2011.

-
- [29] Kenneth E. Hancock, Kevin A. Davis, and Herbert F. Voigt, *Modeling inhibition of type II units in the dorsal cochlear nucleus*, *Biological Cybernetics* **76** (1997), no. 6, 419–428.
- [30] Peter Heil, Heinrich Neubauer, Mel Brown, and Dexter R.F. Irvine, *Towards a unifying basis of auditory thresholds: Distributions of the first-spike latencies of auditory-nerve fibers*, *Hearing Research* **238** (2008), no. 1–2, 25 – 38, *The Auditory Brain - A Tribute to Dexter R.F. Irvine*.
- [31] T. K. Horiuchi, *A Spike-Latency Model for Sonar-Based Navigation in Obstacle Fields*, *IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Regular Papers* **56** (2009), no. 11, 2393–2401.
- [32] E. M. Izhikevich, *Simple model of spiking neurons*, *IEEE Transactions on Neural Networks* **14** (2003), no. 6, 1569–1572.
- [33] ———, *Which model to use for cortical spiking neurons?*, *IEEE Transactions on Neural Networks* **15** (2004), no. 5, 1063–1070.
- [34] D. Kane, W. Grassi, R. Sturrock, and P. V. Balint, *A brief history of musculoskeletal ultrasound: ‘from bats and ships to babies and hips’*, *Rheumatology* **43** (2004), no. 7, 931.
- [35] Su Yeon Kim, Robert Allen, and Daniel Rowan, *“the simulation of bat oriented auditory processing using the experimental data of echolocating signals”*, *“The Journal of the Acoustical Society of America”* **123** (2008), no. 5, 3621–3621.
- [36] Michael Lewicki, Bruno Olshausen, Annemarie Surlykke, and Cynthia Moss, *Scene analysis in the natural environment*, *Frontiers in Psychology* **5** (2014), 199.
- [37] Jindong Liu, Harry Erwin, Stefan Wermter, and Mahmoud Elsaid, *A biologically inspired spiking neural network for sound localisation by the inferior colliculus*, pp. 396–405, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2008.
- [38] Jindong Liu, David Perez-Gonzalez, Adrian Rees, Harry Erwin, and Stefan Wermter, *A biologically inspired spiking neural network model of the auditory midbrain for sound source localisation*, *Neurocomputing* **74** (2010), no. 1–3, 129–139, *Artificial Brains*.
- [39] Shih-Chii Liu, Andre van Schaik, Bradley A. Minch, and Tobi Delbruck, *Asynchronous Binaural Spatial Audition Sensor With 2x 64 x 4 Channel Output.*, *IEEE Trans. Biomed. Circuits and Systems* **8** (2014), no. 4, 453–464.
- [40] R.R. Llinás, *El Cerebro y el mito del yo: el papel de las neuronas en el pensamiento y el comportamiento humanos*, Colección Vitral, Grupo Editorial Norma, 2003.
- [41] U Lorenzo-Seva and J.M.F. Ten Berge, *Tucker’s congruence coefficient as a meaningful index of factor similarity.*, *Methodology* **2** (2006), 57 – 64.
- [42] Tamas Madl, Ke Chen, Daniela Montaldi, and Robert Trapp, *Computational cognitive models of spatial memory in navigation space: A review*, *Neural Networks* **65** (2015), 18–43.
- [43] Tamas Madl, Baars Bernard J., and Franklin Stan, *The Timing of the Cognitive Cycle*, *PLoS ONE* **6** (2011), no. 4, 1–16.

-
- [44] Henry Markram, Wulfram Gerstner, and Per Jesper Sjöström, *A history of spike-timing-dependent plasticity*, *Frontiers in Synaptic Neuroscience* **3** (2011), 4.
- [45] Henry Markram, Joachim Lübke, Michael Frotscher, and Bert Sakmann, *Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic eps and epsps*, *Science* **275** (1997), no. 5297, 213–215.
- [46] Masquelier Timothee, Guyonneau Rudy, and Thorpe Simon J., *Competitive STDP-Based Spike Pattern Learning*, *Neural Computation* **21** (2008), no. 5, 1259–1276, doi: 10.1162/neco.2008.06-08-804.
- [47] R.G.M Morris, *D.o. hebb: The organization of behavior, wiley: New york; 1949*, *Brain Research Bulletin* **50** (1999), no. 5–6, 437 –.
- [48] Cynthia F Moss and Shiva R Sinha, *Neurobiology of echolocation in bats*, *Current Opinion in Neurobiology* **13** (2003), no. 6, 751 – 758.
- [49] Rolf Müller and Roman Kuc, *Biosonar-inspired technology: goals, challenges and insights*, *Bioinspiration & Biomimetics* **2** (2007), no. 4, S146.
- [50] I. Nelken and E. D. Young, *Two separate inhibitory mechanisms shape the responses of dorsal cochlear nucleus type iv units to narrowband and wideband stimuli*, *Journal of Neurophysiology* **71** (1994), no. 6, 2446–2462.
- [51] Chalapathy Neti, Eric D. Young, and Michael H. Schneider, *Neural network models of sound localization based on directional filtering by the pinna*, *The Journal of the Acoustical Society of America* **92** (1992), no. 6, 3140–3156.
- [52] J.K. Niparko, *Cochlear implants: Principles & practices*, Wolters Kluwer Health/Lippincott Williams & Wilkins, 2009.
- [53] J. O’Keefe and L. Nadel, *The hippocampus as a cognitive map*, Oxford University Press, Oxford, England, 1978.
- [54] Hélène Paugam-Moisy and Sander Bohte, *Computing with spiking neuron networks*, pp. 335–376, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 2012.
- [55] Filip Ponulak and Andrzej Kasinski, *Introduction to spiking neural networks: Information processing, learning and applications.*, *Acta neurobiologiae experimentalis* **71** **4** (2011), 409–33.
- [56] Nikunj Raghuvanshi, John Snyder, Ravish Mehra, Ming Lin, and Naga Govindaraju, *Precomputed wave simulation for real-time sound propagation of dynamic sources in complex scenes*, *ACM Trans. Graph.* **29** (2010), no. 4, 68:1–68:11.
- [57] A. D. Rast, F. Galluppi, X. Jin, and S. B. Furber, *The leaky integrate-and-fire neuron: A platform for synaptic model exploration on the spinnaker chip*, *The 2010 International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN)*, July 2010, pp. 1–8.
- [58] T. Rodemann, G. Ince, F. Joubin, and C. Goerick, *Using binaural and spectral cues for azimuth and elevation localization*, *2008 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems*, Sept 2008, pp. 2185–2190.

-
- [59] Rufin Van Rullen and Simon J. Thorpe, *Rate coding versus temporal order coding: What the retinal ganglion cells tell the visual cortex*, *Neural Computation* **13** (2001), no. 6, 1255–1283.
- [60] Salkind Neil, *Encyclopedia of Measurement and Statistics*, 2007.
- [61] Hans-Ulrich Schnitzler, Cynthia F. Moss, and Annette Denzinger, *From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats*, *Trends in Ecology and Evolution* **18** (2003), no. 8, 386 – 394.
- [62] Christine Schwartz, Jedidiah Tressler, Halli Keller, Marc Vanzant, Sarah Ezell, and Michael Smotherman, *The tiny difference between foraging and communication buzzes uttered by the mexican free-tailed bat, tadarida brasiliensis*, *Journal of Comparative Physiology A* **193** (2007), no. 8, 853–863.
- [63] R. Z. Shi and T. K. Horiuchi, *A Neuromorphic VLSI Model of Bat Interaural Level Difference Processing for Azimuthal Echolocation*, *IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Regular Papers* **54** (2007), no. 1, 74–88.
- [64] Qing Tan and Laurel H. Carney, *A phenomenological model for the responses of auditory-nerve fibers. II. Nonlinear tuning with a frequency glide*, *The Journal of the Acoustical Society of America* **114** (2003), no. 4, 2007–2020.
- [65] Pulkit Tandon, Yash H Malviya, and Bipin Rajendran, *Efficient and Robust Spiking Neural Circuit for Navigation Inspired by Echolocating Bats*, *Advances in Neural Information Processing Systems* 29 (D. D. Lee, M. Sugiyama, U. V. Luxburg, I. Guyon, and R. Garnett, eds.), Curran Associates, Inc., 2016, pp. 938–946.
- [66] Lore Thaler, Arnott Stephen R., and Goodale Melvyn A., *Neural Correlates of Natural Human Echolocation in Early and Late Blind Echolocation Experts*, *PLOS ONE* **6** (2011), no. 5, 1–16.
- [67] Nachum Ulanovsky and Cynthia F. Moss, *What the bat’s voice tells the bat’s brain*, *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105** (2008), no. 25, 8491–8498.
- [68] Dieter Vanderelst, Jan Steckel, Andre Boen, Herbert Peremans, and Marc W Holderied, *Place recognition using batlike sonar*, *eLife* **5** (2016), e14188.
- [69] Dieter Vanderelst, Holderied Marc W., and Peremans Herbert, *Sensorimotor Model of Obstacle Avoidance in Echolocating Bats*, *PLoS Comput Biol* **11** (2015), no. 10, 1–31.
- [70] Rufin VanRullen and Simon J Thorpe, *Is it a bird? is it a plane? ultra-rapid visual categorisation of natural and artificial objects*, *Perception* **30** (2001), no. 6, 655–668, PMID: 11464555.
- [71] Julien Vitay, Helge Dinkelbach, and Fred Hamker, *Annarchy: a code generation approach to neural simulations on parallel hardware*, *Frontiers in Neuroinformatics* **9** (2015), 19.
- [72] J. A. Wall, L. J. McDaid, L. P. Maguire, and T. M. McGinnity, *Spiking Neural Network Model of Sound Localization Using the Interaural Intensity Difference*, *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems* **23** (2012), no. 4, 574–586.

-
- [73] Lutz Wiegrefe, *An autocorrelation model of bat sonar*, *Biological Cybernetics* **98** (2008), no. 6, 587–595.
- [74] V. Willert, J. Eggert, J. Adamy, R. Stahl, and E. Korner, *A probabilistic model for binaural sound localization*, *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, Part B (Cybernetics)* **36** (2006), no. 5, 982–994.
- [75] Melville J Wohlgemuth, Jinhong Luo, and Cynthia F Moss, *Three-dimensional auditory localization in the echolocating bat*, *Current Opinion in Neurobiology* **41** (2016), 78 – 86, Microcircuit computation and evolution.
- [76] M. Yano, I. Matsuo, and J. Tani, *Echolocation of multiple targets in 3-d space from a single emission*, *Journal of Biological Physics* **28** (2002), no. 3, 509–525.