



123
24
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

LA CONDUCTA DE BALANCEO EN LA MANTIS
RELIGIOSA: SU RELACION CON LA ESTIMACION
DE LA DISTANCIA A OBJETOS FIJOS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

MERCEDES MANZANARES CERVANTES



MEXICO, D.F.

SEPTIEMBRE DE 1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I N D I C E

	Pág.
Resumen.	1
Introducción.	6
Objetivos	7
Antecedentes.	7
I. Estudios Anatómicos y Fisiológicos.	7
I.1. Organos Sensoriales.	7
I.2. Organización del Sistema Nervioso de la Mantis	13
II. Estudios Etológicos.	14
II.1. Estudios con Objetos en Movimiento.	15
A) Objetos al alcance de la mantis.	16
B) Objetos fuera del alcance de la mantis.	18
II.3. Estudios con Objetos Inmóviles.	18
Materiales y Métodos.	24
I. Sujetos de Experimentación.	24
II. Algunos Aspectos de la Biología de los Mántidos.	24
III. Colecta.	28
IV. Mantenimiento.	29
V. Métodos.	29
Resultados	32
I. Caracterización de la Conducta de Balanceo.	32
I.1. Descripción del Movimiento de Balanceo.	32
I.2. Parámetros que constituyen la Conducta de Balanceo.	36
I.3. Valores Paramétricos a 5 cm de distancia.	37
II. Efectos Observados con la Variación de la Distancia a la que se colocó el Poste.	40
II.1. Cambios Cualitativos.	40
II.2. Valores Paramétricos a 10 y 15 cm.	41
III. Efectos Observados con la Pérdida de la Binocularidad.	50
III.1. Conducta de los Mántidos Monoculares durante las pruebas.	51
III.2. Valores Paramétricos.	51
Discusión.	58
Conclusiones.	66
Etapas Futuras.	67
Bibliografía.	69

R E S U M E N .

Los mántidos, así como otros organismos, presentan comportamientos específicos, en parte, según las condiciones que prevalecen en el medio ambiente en el que se desenvuelven (Cervantes-Pérez, 1989). Los mántidos pueden estimar la distancia de los objetos en movimiento a través de estereópsis binocular (Rossel, 1983), mientras que en el caso de los estímulos inmóviles ha sido postulado (Lara y col, 1984) que utilizan la clave o pista monocular de flujo óptico generada cuando los insectos realizan la conducta de balanceo.

En este trabajo caracterizamos la conducta de balanceo en la mantis *Yersiniops* sp, con el propósito de establecer el papel que juega este comportamiento en la estimación de la distancia a los objetos fijos. La caracterización se realizó para diferentes distancias al poste-objetivo, y con animales en condiciones binoculares y monoculares.

El diseño experimental que se utilizó consiste en una plataforma de salto frente a un poste-objetivo situado a una distancia que puede variarse. La altura de la plataforma y la distancia al poste se definieron de tal manera que los mántidos sólo puedan alcanzar el poste por medio de un salto balístico, referente conductual que nos indica que el animal ha efectuado un proceso de estimación de la distancia. Con un sistema de circuito cerrado de T V se filmó la conducta de balanceo previa a la ejecución de un salto. Utilizamos diez individuos binoculares, diez ensayos cada uno, por cada distancia utilizada (5, 10 y 15 cm) y diez animales monoculares, diez observaciones cada uno, probados solo a una distancia de 5 cm. Después, se analizaron las grabaciones para definir los parámetros característicos del balanceo en las diferentes condiciones de prueba.

Los resultados mostraron que: a) durante la conducta de balanceo la cabeza del mántido permanece en un plano perpendicular a la dirección del poste; b) el comportamiento puede ser definido por medio de los parámetros de amplitud, tiempo, aceleración y frecuencia de barrido; c) la amplitud y el tiempo de barrido aumentan conforme se incrementa la distancia a la que se encuentra

el poste; y con respecto a los binoculares d) hay una disminución de la frecuencia de salto en el caso de los animales monoculares; y e) la amplitud y el tiempo de barrido de los insectos monoculares aumentan de manera significativa con el aumento de la distancia.

Con base en el análisis de nuestros resultados podemos concluir que la amplitud y el tiempo de barrido de la conducta de balanceo se relacionan directamente con la estimación de la distancia a los objetos fijos, y que las pistas monoculares bastan para llevar a cabo este proceso. Asimismo, proponemos que: a) debe existir una participación conjunta de ambos tipos de pistas (binoculares y monoculares) para una estimación más eficiente de la distancia, no sólo a objetos fijos, sino también a aquellos que se mueven, y b) en la activación y el control de la conducta de balanceo participan dos sistemas, uno que procesa señales visuales y otro que procesa señales mecanorreceptivas.

INTRODUCCION

La supervivencia y la conservación de la especie en los animales depredadores depende principalmente de su habilidad para: a) encontrar hábitats adecuados; b) localizar y capturar presas potenciales; c) encontrar una pareja; y d) escapar de posibles depredadores. Para llevar a cabo estas tareas, estos organismos necesitan de sistemas especializados en la detección de cambios en las características físicas (señales) de su entorno inmediato. Además, deben poseer sistemas capaces de procesar e integrar dicha información para guiar sus acciones motoras de tal manera que pueda interactuar adecuadamente con situaciones específicas del ambiente complejo en que se desenvuelve. Uno de los aspectos más importantes en el estudio de los procesos relacionados con la coordinación sensoriomotora es la descripción de los patrones conductuales que presentan cuando son colocados en circunstancias ambientales específicas. Esto nos permite identificar los estímulos que son relevantes en la vida de los animales y los mecanismos neuronales que subyacen a las diversas pautas motoras que presentan para contender adecuadamente con estas situaciones (Lara y col., 1984).

Es importante mencionar que no solo el medio ambiente que rodea a un animal determina su respuesta conductual, también su estado interno juega un papel relevante. Este estado interno posiblemente refleje la distribución de excitación entre distintas redes neuronales (Bursell, 1974). Por ejemplo, si una avispa excavadora anda de cacería, una vez localizada la presa, ésta será atrapada y transportada al nido; pero si cuando la avispa está llenando la entrada del nido hay una presa cerca, ésta puede ser usada sólo como material para el taponamiento.

Desde el punto de vista etológico, todo organismo puede considerarse como un sistema a través del que se dan flujos de información (Arbib, 1987). Dicho sistema se puede dividir a su vez en tres subsistemas importantes: a) los **sensores** u órganos de los sentidos que permiten detectar lo que acontece en el entorno inmediato; b) los **procesadores** que integran esta información sensorial y generan algoritmos motores que son implementados en forma de movimientos coordinados por medio del tercer subsistema; c) los **efectores** (fig 1.1).

El estudio del comportamiento animal puede enmarcarse dentro de la estructura conceptual de la teoría de esquemas de Arbib (1981)). Esta teoría proporciona el marco de referencia para el estudio de los posibles mecanismos neuronales que subyacen al comportamiento de un animal a través de un análisis tipo "Top-Down".



Fig I.1. Sistema nervioso considerado como tres subsistemas (modificado de Arbib, 1987).

En el enfoque "Top-Down" se intenta explicar una conducta en términos de interacciones específicas entre diferentes procesadores de información, tanto sensorial como motora (Arbib, 1989; Cervantes-Pérez, 1989). Como una primera aproximación en este estudio, el sistema se considera como un modelo de "caja negra" cuando sólo se toma en cuenta la información de entrada (estímulos ambientales) y la de salida (respuestas conductuales) sin conocer con precisión los procesos que están ocurriendo dentro de la caja. Precisamente, nuestro trabajo se ha realizado bajo este enfoque.

En los sistemas vivos, los diferentes tipos de información sensorial pueden captarse por medio de diversas vías o modos sensoriales, por ejemplo: vista, olfato y mecanorrecepción. Esto complica aún más el estudio de los procesos internos del sistema, porque implica procesar y controlar distintas variables en forma paralela, lo cuál resulta en una tarea difícil y compleja. Por esto, para facilitar el estudio y entendimiento de estos procesos, se vuelve necesario tratar de controlar las condiciones del experimento, de tal manera que se pueda estudiar lo que ocurre cuando se cambian las señales que recibe un solo modo sensorial. En nuestro caso particular, nos hemos enfocado al estudio de

procesos sensoriomotores que incluyen solo las señales recibidas por la vía visual, esto es, procesos de coordinación visuomotora.

La coordinación visuomotora se refiere a los procesos donde la información visual juega un papel primordial en la activación de la respuesta motora en el animal. Los estudios realizados en esta área, así como los modelos biológicos utilizados en ella, han sido variados (Collett y Harkness, 1982). En especial, de entre los insectos hemos seleccionado a los mántidos como modelo para nuestros estudios debido a que son animales casi estáticos cuyas conductas están reguladas básicamente por la visión, las cuales pueden reproducirse con relativa facilidad en condiciones de laboratorio. Además, estos animales poseen un sistema nervioso cuya organización es menos compleja que la de otros organismos, tales como los mamíferos (Lara y col, 1984).

Para que los mántidos puedan interactuar con un medio ambiente rico en estímulos visuales, deben ser capaces, cuando menos, de poder identificar y localizar los diversos dominios de interacción que se presentan en el entorno inmediato. Localizar un objeto en un espacio tridimensional implica tener la capacidad de estimar la distancia a la que se encuentra. Trabajos anteriores (Maldonado y Levin, 1967; Maldonado y Barros-Pita, 1970; Rossel, 1983) han demostrado que estos animales estiman la tercera dimensión de los objetos móviles por medio de *esteréopsis* binocular, sin embargo, aún no hay evidencias de que utilicen la misma pista para determinar la distancia a la que se encuentran los objetos estáticos o inmóviles.

En nuestro laboratorio, se realizan estudios sobre el patrón conductual denominado por Lara y col (1984) como *Chantlitaxia* (del nahuatl *chantli* = casa y del latín *taxia* = búsqueda) a través del cual los mántidos buscan un sitio o refugio donde ocultarse. Se trata de un patrón conductual poco estudiado debido a que ha sido reconocido como tal recientemente en el laboratorio.

Los estudios de la *Chantlitaxia* nos han permitido obtener evidencias de que los mántidos pueden discriminar, localizar e interactuar con objetos sin movimiento. La *Chantlitaxia* esta compuesta por varias pautas conductuales que el animal ejecuta cuando es colocado al descubierto en un espacio abierto (fig I.2). Normalmente se dirige hacia un sitio localizado por arriba del

sustrato donde se encuentra y donde permanece oculto, posiblemente para pasar desapercibido tanto para depredadores como para presas potenciales.

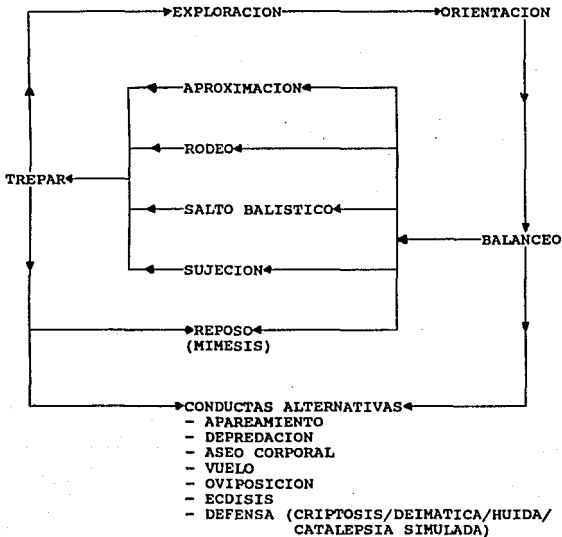


Fig. I.2. Etograma de la "chantlita" del mántido, que incluye las conductas de su acervo conductual (tomado de Franco y Cervantes-Pérez, 1990).

La activación de determinada(s) pauta(s) conductuales(s) dependerá de la condiciones ambientales que se presenten en ese momento. Si el animal se encuentra en un medio ambiente en donde no

hay objetos en movimiento, lo primero que hace es explorar su entorno; si encuentra un objeto cercano y más alto que el sustrato donde se halla, se orienta hacia él, y luego se balancea (Franco y Cervantes-Pérez, 1990). Después de realizar estas conductas, el mántido se dirige hacia el objeto y sube al punto más alto del mismo. En el camino, el mántido puede encontrar diferentes condiciones que pueden originar otras pautas motoras: si hay zanjas, según sus dimensiones, puede realizar un salto balístico o sólo caminar a través de ellas; si encuentra barreras, el mántido trepa estos obstáculos hasta su parte más alta para iniciar de nuevo la exploración de su entorno (Lara y col, 1984).

Como parte de este repertorio conductual, hemos observado que los mántidos efectúan un movimiento lateral repetitivo con la cabeza y el protórax, antes de la ejecución de varias de las conductas que conforman la Chantlita. En particular, este balanceo se presenta después de la orientación e identificación de algún objetivo a alcanzar, y previo a la ejecución de las conductas de caminata, salto y captura de presas (Lara y col, 1984; Lara y col, 1985).

El balanceo es una conducta que no sólo se ha observado en los mántidos sino también en otros insectos tales como la langosta (Wallace, 1959; Collett, 1982; Sobel, 1990), el saltamontes (Eriksson, 1980) y algunas larvas de otros insectos (Rossel, 1983). En trabajos con langosta, se ha demostrado que, a través de esta conducta, el animal rastrea su campo visual y obtiene información que le permite estimar la distancia a los objetos fijos. Se ha postulado que para que la langosta pudiera estimar la distancia monocularmente bastaría con la medición del movimiento de la cabeza y del desplazamiento de la proyección de la imagen de un objeto en la retinula de su ojo (Collett, 1978).

Al igual que en la langosta, Lara y col (1984) han postulado para los mántidos, que la conducta de balanceo les permite obtener la información necesaria para determinar la distancia a los objetos fijos, sólo que en este caso se propone que puede hacerse monocularmente a través de flujo óptico. Por flujo óptico se entiende la velocidad de desplazamiento angular de la proyección de la imagen de un objeto sobre la retinula del insecto (Collett y Harkness, 1982).

OBJETIVOS.

El propósito general de nuestro laboratorio es estudiar los procesos de coordinación visuomotora en animales. En particular estamos interesados en estudiar la conducta de captura de presas, la evitación de depredadores, y la chantlilitaxia en los mántidos. En el caso de la conducta de chantlilitaxia nos interesa establecer la forma en que los mántidos procesan los estímulos visuales para estimar la distancia a la que se encuentran los objetos fijos. Por otro lado, la conducta de balanceo es una de las pauta conductuales características de la chantlilitaxia. En el presente trabajo nos planteamos caracterizar la conducta de balanceo en animales binoculares y monoculares para establecer su relación con la estimación de la distancia.

Para lograr ésto, nos propusimos los siguientes objetivos particulares:

a) Determinar la manera en que se lleva a cabo la conducta de balanceo, así como los parámetros que la constituyen, cuando se coloca al insecto frente a un blanco (poste) situado del animal a una distancia fija.

b) Determinar la existencia de cambios importantes en las variables que componen el movimiento de balanceo cuando se modifica la distancia a la que se coloca el poste.

c) Establecer la forma en que los mántidos monoculares realizan la conducta de balanceo cuando se les coloca a una distancia fija del poste.

d) Realizar un análisis comparativo entre el grupo binocular y monocular probados bajo las mismas condiciones de salto (la misma distancia), con el propósito de evaluar el papel que están jugando las pistas binoculares y las monoculares en la estimación de la distancia a objetos fijos.

ANTECEDENTES BIBLIOGRAFICOS

Este capítulo se encuentra dividido en dos partes principales: la primera tiene que ver con los estudios anatómicos y fisiológicos más relevantes para el estudio de la conducta de balanceo en mántidos; y la segunda, con los estudios etológicos que tienen que ver con los diferentes tipos de información que estos insectos utilizan para el cálculo de la distancia.

I. ESTUDIOS ANATOMICOS Y FISIOLÓGICOS.

En esta sección se describen las características más importantes de los órganos sensoriales que intervienen directamente en la ejecución de la conducta de balanceo así como también la organización del sistema nervioso de los mántidos.

I.1. ORGANOS SENSORIALES.

Los mántidos obtienen información del medio ambiente a través de los órganos de los sentidos, los cuáles son de origen cuticular y nacen de células especializadas en la epidermis (Atkins, 1980 citado en Franco, 1985). Estos órganos se han desarrollado de tal forma que cada uno tiene la capacidad de detectar cambios específicos del estímulo además de poseer sus propias fibras nerviosas, por ejemplo los quimiorreceptores detectan la estructura estereoquímica, los mecanorreceptores detectan la energía mecánica y los fotorreceptores, la luz. Además de que existe especificidad a los estímulos, estas estructuras varían desde formas simples hasta muy complejas (Ross, 1973).

Todos estos órganos requieren de una o más neuronas sensoriales, generalmente de tipo bipolar, cuya dendrita conecta con la estructura cuticular, ya sea pelo u otra derivación de la misma, que protege a la terminal nerviosa y puede ser activada por un estímulo ambiental, mientras que el axón transmite esta información (como potencial de acción) al sistema nervioso para su procesamiento (Atkins, 1980 citado en Franco, 1985).

En los procesos de coordinación visuomotora de los mántidos, dos órganos sensoriales son los que participan principalmente: los propioceptores y los fotorreceptores.

A) PROPIORRECEPTORES.

Estos órganos sensoriales son un tipo de mecanorreceptores que se presentan en la superficie interna y externa del integumento, se les conoce como sensilla tricoides y están formadas por crecimientos cuticulares en forma de cerdas (fig 2.1).

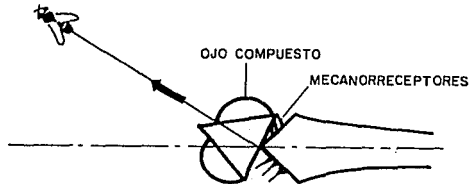


Figura 2.1. Cabeza y protórax de un mántido que ha reconocido a una presa y se prepara para atacarla. (modificado de Mittelstaedt, 1957).

En la mantis los propioceptores se encuentran en la parte anterior del protórax en forma de dos pares de placas cubiertas de cerdas cortas encapsuladas a ambos lados del cuello (Mittelstaedt, 1957). Las células sensoriales, en la base del origen de las setas, se estimulan proporcionalmente a la flexión de las mismas. Algunos investigadores (Mittelstaedt, 1962; Roeder, 1967; Liske, 1982) reportaron la existencia de patrones característicos de actividad nerviosa asociados con la posición estática y en movimiento de la cabeza de la mantis. La transmisión de estos impulsos así como su procesamiento le proporcionan una estimación de la posición de la cabeza en el espacio durante conductas tales como la orientación, lo que le permite la coordinación de la extensión y dirección de las patas protorácicas durante la conducta de ataque.

Los estudios recientes (Liske, 1982; Liske y Mohren, 1984) han demostrado además, que estos propioceptores modifican tanto la magnitud como la velocidad angular del movimiento "sacádico" generado por la entrada de estímulos visuales.

B) FOTORRECEPTORES

En la mantis encontramos dos tipos de ojos: los ojos simples u ocelos, y los ojos compuestos. Los ojos simples son tres, se localizan entre los ojos compuestos y forman una especie de triángulo. Por lo general, estos ojos no son capaces de captar imágenes claras de los objetos del exterior, aunque se ha observado que ciertas larvas pueden detectar a sus presas desde una distancia de 3 a 6 cm si estas se mueven y que algunas orugas con doce ocelos pueden distinguir pilares verticales como si fueran troncos y elegir el más alto (Wigglesworth, 1974).

Los ojos compuestos de los mántidos se localizan en la cabeza dorsolateralmente; esta posición así como la curvatura de la superficie los confiere a estos animales campos visuales extensos que pueden llegar a ser de 240 grados en el plano horizontal y 360 grados en el plano vertical, de esta manera los campos visuales de los dos ojos se superponen extensamente para dar una visión binocular arriba, abajo y adelante de la cabeza (Horridge, 1977b; Goldsmith, 1974 y Atkins, 1980 citados en Franco, 1985).

La unidad fundamental del ojo compuesto es la *omátida*, cuya estructura general (fig. 2.2) incluye un aparato dióptrico que se sitúa sobre un aparato fotorreceptor o células retinulares (Varela, 1974). El aparato dióptrico consta de dos partes: una lente cuticular o córnea en la superficie del ojo que frecuentemente forma una faceta hexagonal, y un cono cristalino entre

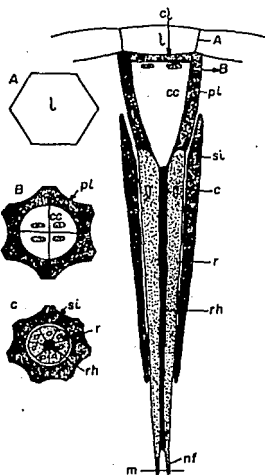


Fig. 2.2. Corte longitudinal de una omátida. Cc, cono cristalino; cl, capa corneógena; l, lente corneal; m, membrana fenestrada; nf, fibra nerviosa; pl, cel primaria del iris; r, retinula; rh, rabdoma; si, cels secundarias del iris. A, B, y C, cortes transversales (tomado de Johansen, 1961).

la lente cuticular y las células fotorreceptoras. El aparato fotorreceptor está constituido por 6 a 12 células retinulares cada una de las cuales se unen al nervio óptico vía su axón. Cada célula presenta un haz compacto de microvellosidades que emergen de un lado de la célula y a las cuales se les denomina *rabdomero* (Varela, 1974; Daly y col, 1978).

En el caso de los mántidos, así como de muchos otros insectos, el conjunto de las células retinulares se yuxtapone por el lado de las microvellosidades y forman una unidad central sensible a la luz que se parece a los conos de los vertebrados y se conoce como *rabdoma*. Esta estructura contiene pigmentos visuales del tipo de las rodopsinas, característica por la cual se comprobó que en esta estructura se efectúa la transducción primaria de la luz (Varela, 1974; Daly y col, 1978). Alrededor del cono cristalino se encuentran células pigmentarias primarias y alrededor de las retinulares, células pigmentarias secundarias. Estas células pueden modificar la cantidad de luz que entra a través de las lentes adyacentes, al moverse y concentrarse entre el cono cristalino (Varela, 1974; Horridge, 1977b).

De cada una de las células retinulares salen axones que dejan la omatidia para formar el nervio óptico, este llega a los lóbulos ópticos donde se establecen conexiones sinápticas complejas (Daly y col, 1978). Los lóbulos ópticos están formados por cuatro neuropilas o capas sinápticas: la lámina ganglionaris, la médula, la lóbula y la placa de la lóbula.

Se pueden distinguir dos tipos de axones retinianos: los cortos que terminan en la lámina ganglionaris y establecen contactos sinápticos con las ramas laterales de interneuronas multipolares, y los largos que atraviezan la lámina ganglionaris, y acompañadas por los axones de las interneuronas monopolares de ese ganglio, penetran en la médula para establecer contacto sináptico con interneuronas cuyas fibras llegan al sistema nervioso central, así como con interneuronas que establecen conexiones con la lóbula (Goldsmith, 1974 y Lillywhite, 1980 citado en Franco, 1985). Además de estas fibras hay otras que se originan en los cuerpos celulares del interior del cerebro y salen al exterior para ramificarse profusamente en el neuropilo de la lámina.

Se han identificado en los insectos dos tipos de ojo compuesto según la imagen que forman: a) en animales diurnos (como la mayoría de los mántidos) el ojo compuesto por aposición cuya imagen se forma cuando las omatidias se estimulan por luz que pasa sólo a través de su propio sistema de lente; y b) el ojo de animales nocturnos u ojo compuesto por superposición donde la imagen se forma cuando las omatidias reciben luz que pasa por las lentes de omatidias adyacentes como un resultado del movimiento de las células pigmentarias secundarias y de la existencia de un espacio entre el cono cristalino y los células fotosensibles que permite una mejor convergencia de los rayos de luz (Land, 1978), este espacio es referido por algunos autores como tracto cristalino (Varela, 1974).

De la disposición anatómica de la omatidia se infiere que las características ópticas del aparato dióptrico determinan la forma en que será transmitida al rabdoma la configuración luminosa incidente.

La capacidad fotorreceptora de la omatidia está determinada, en gran medida, por la posición del plano focal dentro del cristalino. Esto significa que los rayos que inciden en el ojo, paralelos al eje óptico de la omatidia (fig. 2.3), convergen en un punto o foco en ese plano; como consecuencia, después de atravesar el plano focal, la mayoría de los rayos empiezan a divergir en todas direcciones y a ser absorbidos por las células pigmentarias que rodean al lente, los únicos rayos que llegan al rabdoma y los más importantes, son aquellos que se desvían muy poco del eje óptico (Varela, 1974; Collett y Harkness, 1982). Precisamente, estos rayos son importantes porque en este punto se alcanza la intensidad máxima de sensibilidad del omatidio; en otras palabras, habrá menor sensibilidad conforme aumente el ángulo de incidencia de un rayo con respecto al eje óptico (Varela, 1974, Horridge, 1977b).

Cada omatidia detecta el campo visual de donde la luz estimula al rabdoma. La ventaja de poseer muchas omatidias es operar por un proceso paralelo: dividir la información que proviene del exterior en muchos canales paralelos, analizar la información de cada canal, y recombinar las imágenes individuales así recibidas en el cerebro posiblemente en una imagen en mosaico (Horridge, 1977b;

Daly et al, 1978), (Charman, 1969, Goldsmith, 1974 y Atkins, 1980, citados en Franco, 1985).

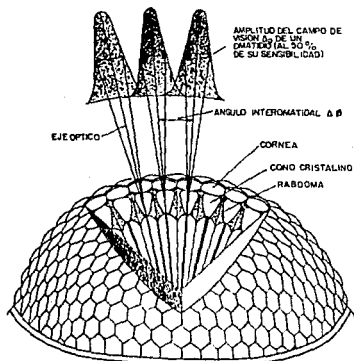


Figura 2.3. Estructura del ojo compuesto de un insecto. Se representa geoméricamente la imbricación de los campos visuales entre omatidias. El campo visual de cada omatidia está definido como el ángulo que engloba el campo donde la sensibilidad ha descendido hasta el 50 por ciento (modificado de Horridge, 1977b).

El parámetro decisivo para la captación de una figura por la retina es el ángulo existente entre dos omatidias o **ángulo interomatóidico** ya que este determinará la densidad de omatidias que ven en una u otra dirección. Mientras menor es el ángulo interomatóidico, mayor es la densidad de omatidias que ven en una misma dirección, mayor la imbricación de sus campos visuales (fig. 2.3) y por lo tanto, mayor la resolución de la imagen (Varela, 1974; Horridge, 1977b).

La imbricación trae como consecuencia que una omatidia sea excitada no sólo por la luz que recibe en la dirección de su eje

óptico, sino también por la que le llega en otras direcciones (Varela, 1974). A la región o área del ojo compuesto que presenta tales características se le ha denominado fovea, por análogarse con la fovea de los vertebrados, en especial con la del hombre (Maldonado y Barros-Pita, 1970; Barros-Pita y Maldonado, 1970; Levin y Maldonado, 1970; Horridge, 1977a y b).

I.2. ORGANIZACION DEL SISTEMA NERVIOSO DE LA MANTIS.

El sistema nervioso de la mantis (fig 2.4) consiste de una cadena doble de ganglios ventrales unidos lateralmente por comisuras y longitudinalmente por fibras conectivas eferentes y aferentes. A la masa dorsal anterior se le denomina cerebro o ganglio supraesofágico, y a la masa ventral anterior, ganglio cerebroide subesofágico (Ross, 1973; Vázquez y Villalobos, 1977).

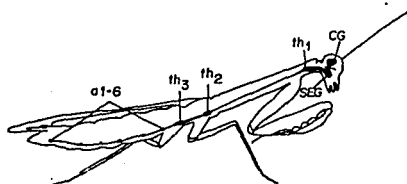


Figura 2.4. Sistema nervioso del mántido. CG, ganglio cerebroide; SEG, ganglio subesofágico; th, ganglios torácicos; a, ganglios abdominales (tomado de Roeder, 1967).

El ganglio supraesofágico presenta tres regiones morfológicas y funcionalmente distinguibles formada cada una de ellas por un par de ganglios: el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro (Vázquez y Villalobos, 1977). El protocerebro recibe fibras de orden superior del sistema visual y de los ocelos; contiene dos poblaciones neuronales que se ordenan espacial y simétricamente para formar lo que se denomina cuerpos pedunculados y una estructura altamente ordenada llamada cuerpo central complejo. El

deuterocerebro recibe fibras sensoriales de numerosas sensilla localizadas en las antenas y presenta grupos de neuronas que inervan los músculos antenales. Las neuronas del tritocerebro conectan el cerebro con la parte anterior del sistema estomatogástrico, unen las partes dorsales del cerebro con el cordón nervioso ventral y el ganglio cerebroide subesofágico.

El complejo cerebroide subesofágico esta compuesto también de tres pares de ganglios que son inervados por los órganos sensoriales, los músculos de las zonas bucales, las glándulas salivales y algunos músculos y receptores del cuello. Hay autores que reconocen en los insectos un cuarto par de ganglios correspondientes al segmento que llaman supralingual (Vázquez y Villalobos, 1977).

En seguida del ganglio subesofágico, también en posición ventral y unido a él por comisuras, se encuentra el sistema nervioso torácico o cuerda nerviosa ventral que incluye los ganglios torácicos y los abdominales. Los ganglios torácicos pro, meso y metatorácico en ocasiones se hallan fusionados, según la especie; los ganglios abdominales son más pequeños que los torácicos y pueden variar en número. Cada ganglio torácico representa un centro sensorial y motor del segmento torácico que inerva.

II. ESTUDIOS ETOLOGICOS.

En los insectos existen grupos de animales con hábitos de vida muy variados. Entre ellos tenemos al grupo de los que cazan a sus presas que se diferencian de los buscadores al azar porque utilizan señas u otros estímulos para orientarse hacia la presa, a una determinada distancia. A su vez, dentro de este grupo encontramos a los mántidos, porque utilizan la vista principalmente para reconocer a sus presas y atraparlas gracias a los campos visuales superpuestos que les permiten el cálculo de la distancia (Collett, 1987).

Por lo general, los mántidos tienden a dirigirse y mantenerse ocultos en partes altas de arbustos y/o árboles con las patas delanteras levantadas en estado de reposo, en espera de presas que atrapar y ocultos de posibles depredadores. En esta situación, el

animal debe interactuar principalmente con dos tipos de estímulos: a) estímulos en movimiento (por ejemplo depredadores, presas) y los b) estímulos inmóviles (por ejemplo ramas, postes, etc). Esta interacción con estímulos fijos o móviles se ha observado en patrones conductuales tales como la chantlitiata (ver Introducción), la reacción deimática, y la captura de presas.

CONDUCTA DE REACCION DEIMATICA. Esta conducta es una respuesta del mántido a un depredador. Se caracteriza por la apertura y levantamiento completo de las patas protorácicas así como de ambos pares de alas, ésto da como resultado que el animal aparente ser más grande de lo que en realidad es. Los depredadores que se han reportado como desencadenadores de esta respuesta son varios tipos de aves (Maldonado, 1970; Maldonado y col, 1970) y de murciélagos insectívoros (Yager y May, 1990). En el laboratorio se ha obtenido también esta respuesta cuando el mántido es confrontado con un señuelo visual que representa un depredador potencial (comunicación personal de Franco A).

CAPTURA DE PRESAS. Esta conducta ha sido una de las más estudiadas en los mántidos, incluso se encuentra definida por un modelo de control (Mittelstaedt, 1962). Cuando un insecto se pone dentro del alcance de la mantis, ésta lo fija visualmente mientras su cabeza se mueve hasta que la imagen de la presa estimula por igual a ambos ojos. En este momento lanza las patas protorácicas en la dirección y distancia correctas para sujetar a la presa.

La dirección y distancia de ataque están determinadas por mecanismos de orientación que operan durante la adopción de la postura de ataque, a su vez estos mecanismos están basados en impulsos procedentes de receptores visuales y propioceptores, es decir, la respuesta de ataque está controlada por la interrelación entre un sistema visual y un sistema propioceptivo, o grupo de mecanorreceptores, que se encuentran en el protórax (Mittelstaedt, 1962) los que definen la posición de la cabeza con respecto al cuerpo del animal (Roeder, 1967; Liske 1982).

II.1. ESTUDIOS CON OBJETOS EN MOVIMIENTO.

Los estudios etológicos han resultado de gran importancia en la evaluación de los procesos que intervienen en los mántidos para

la determinación de la profundidad a los objetos en general. Con objetos en movimiento se han realizado dos tipos de estudio:

a) los que están al alcance de la mantis, que tienen que ver con la conducta de captura de presas.

b) los que están fuera de su alcance, que tienen que ver con conductas tales como la reacción deimática.

En ambos casos frecuentemente se han utilizado como estímulos móviles, señuelos tipo presa y tipo depredador, por ejemplo señuelos con características adecuadas para producir en el mántido, la respuesta en estudio (Rilling y col, 1959; Maldonado, 1970).

A) OBJETOS AL ALCANCE DE LA MANTIS.

Como otros insectos, los mántidos demuestran tener gran capacidad para capturar a sus presas, esto lo confirma el hecho de que por lo menos el 85% de sus ataques resultan ser efectivos (Rilling y col. 1959; Roeder, 1967). La forma de atrapar a sus presas los hace animales ideales para los estudios de percepción de la distancia.

Los primeros trabajos relacionados con la captura de presas (Maldonado y Levin, 1967; Maldonado y Barros-Pita, 1970; Barros-Pita y Maldonado, 1970; Levin y Maldonado, 1970) se centraron en demostrar que para los mántidos, la información binocular es importante en la estimación de la distancia de ataque.

Maldonado y Levin (1967) encontraron que al bloquear la visión binocular de los mántidos, éstos disminuyen su frecuencia de ataque, en comparación con la del grupo binocular; además en sus experimentos observaron que los mántidos monoculares presentan una respuesta peculiar cuando una mosca entra al campo visual del animal, a esta respuesta le denominaron reflejo de limpieza monocular. Estos hechos se tomaron como evidencia de que la estimación de la distancia de ataque se realiza en los mántidos por un método binocular basado en algún tipo de triangulación.

Con base en los trabajos anteriores, Maldonado y Barros-Pita (1970), realizaron otros estudios que tuvieron por objeto determinar que zonas del ojo compuesto intervenían en la estimación de la distancia de captura. Los resultados demostraron que existe una zona especial en el ojo, denominada fovea, que "trabaja" con la zona complementaria del otro ojo, para estimar

esta distancia; esto se debe a que posee características tales como, alta densidad de omatidias y radios de curvatura pequeños, que le confieren un alto poder de resolución. Además, durante la ejecución de esta conducta, el mántido efectúa un proceso de centrado, es decir, coloca la cabeza en tal posición que cuando la presa esta dentro de la distancia de ataque, su imagen se proyecta dentro del área comprendida en la fovea de ambos ojos (Levin y Maldonado, 1970).

Otros trabajos (Balderrama y Maldonado, 1973; Maldonado y col, 1974) apoyan indirectamente esta hipótesis, sin embargo son los trabajos de Rossel (1983) los que dieron la primera evidencia

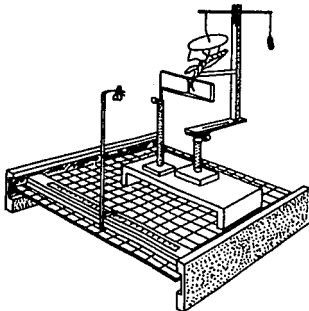


Fig. 2.5. Diseño experimental utilizado por Rossel que proporcionó evidencias de que los mántidos pueden estimar la distancia de objetos móviles por medio de estereopsis binocular (tomado de Rossel, 1983).

contundente de que esta estimación la realizan los mántidos a través de estereopsis binocular por un proceso de triangulación.

El experimento realizado por Rossel consistió en probar a los mántidos con lentes colocados frente a sus ojos (fig 2.5) que alteraban así la información de entrada, es decir, el arreglo de los lentes incrementaba la disparidad retinal de la imagen del

objeto, en ambos ojos, sin alterar la entrada de otro tipo de información (por ejemplo monocular), de tal forma que la mantis atacaba la posición binocular aparente de la presa. Esta posición aparente se correlaciona con la intensidad de los lentes utilizados, por lo que puede deducirse que los animales utilizan estereópsis binocular. Los trabajos de Rossel (1986), sugieren que la mantis no requiere de conexiones complejas entre los dos ojos para poder procesar esta información, como aseguran otros investigadores.

B) OBJETOS FUERA DEL ALCANCE DE LA MANTIS.

Maldonado y Rodríguez (1972) trataron de evaluar la respuesta de los mántidos binoculares y monoculares, ante objetos en movimiento colocados más allá de la distancia de captura. En este trabajo utilizaron la conducta de orientación como referente conductual. Anteriormente, Maldonado (1970) ya había trabajado sobre este tema al utilizar la conducta de reacción deimática como conducta de análisis, y había concluido que la estereópsis binocular era indispensable para la estimación de grandes distancias. En este trabajo plantearon la misma hipótesis.

Los mántidos se probaron fijos por el protórax con la cabeza en libre movimiento, frente a figuras en forma de estrella de tamaño diferente (ver fig. 2.6) Las pruebas consistieron: a) en desplazamientos longitudinales hacia la cabeza de los insectos, a velocidades diferentes; b) en desplazamientos laterales. En el primer caso, los animales binoculares reaccionaron tanto al tamaño de la estrella como a las distintas velocidades, mientras que los monoculares no reaccionaron a ninguno de los parámetros. En el segundo caso, los mántidos binoculares y monoculares reaccionaron en forma similar. El hecho de que sólo los mántidos binoculares fueran los que respondieran a los cambios en la distancia, les permitió concluir que la estereópsis binocular es indispensable en el cálculo de las distancias mayores a la de captura de presas.

II.2. ESTUDIOS CON OBJETOS INMOVILES.

Los primeros trabajos reportados que utilizaron este tipo de estímulo se realizaron con la langosta Schistocerca gregaria (Orthoptera). Anteriormente, algunos investigadores habían

observado que las ninfas de estos insectos movían la parte anterior de su cuerpo, de un lado a otro y denominaron a este movimiento "peering" o curioso debido a que lo relacionaron con la visión (Wallace, 1959).

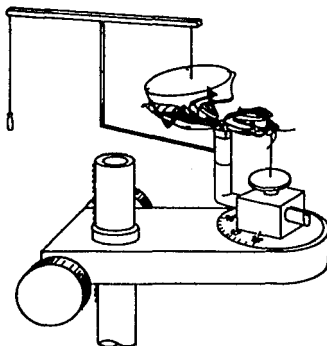


Fig. 2.6. Diseño experimental utilizado por Maldonado para evaluar la capacidad de los mantidos en estimar por medio de estereopsis binocular la distancia de objetos móviles localizados lejos de sus apéndices protorácicos (tomado de Maldonado y Rodríguez, 1972).

Por otro lado, Wallace (1959), observó que este curioso (conducta de balanceo) siempre se presentó cuando los animales se orientaron a los objetos y antes de saltar hacia ellos. Para conocer la información que la langosta requiere para calcular la distancia a los objetos fijos, Wallace utilizó el salto del animal como referente conductual.

Primero realizó pruebas con postes (estímulo fijo), que colocó en diferentes posiciones de su campo visual y encontró que estas posiciones (ángulos visuales), afectan la conducta de balanceo.

Como parte de una segunda serie de experimentos, probó animales, en condiciones binoculares y monoculares (con un ojo pintado total o parcialmente) ante dos objetos colocados a diferentes distancias, uno más cercano que el otro, con el propósito de comprobar la importancia de la visión binocular en la estimación de la distancia. Los resultados mostraron que la mayoría de los animales, tanto binoculares como monoculares, saltan al poste más cercano, además de que caen exactamente en él.

Esto sugirió que el balanceo está relacionado con la estimación de la distancia, posiblemente a través de información de tipo monocular. Wallace infería que podía tratarse de flujo óptico, y por eso planteó una tercera serie de experimentos en la que los animales se probaron ante objetos que ahora fueron movidos en contra y en favor de la conducta de balanceo.

Wallace sabía que si los animales utilizaban la información de flujo óptico para estimar la distancia a los postes, esta información se vería alterada cuando los objetos también se desplazaran. Esperaba que al mover el objeto en la misma dirección del balanceo, el animal ejecutaría saltos largos como si el objeto estuviera muy lejos debido a que el movimiento generaría menor flujo óptico; en cambio esperaba que cuando el objeto se moviera en dirección contraria al balanceo, el animal realizara saltos cortos como si el objeto estuviera más cerca de él debido a que este movimiento produciría mayor flujo óptico. Y precisamente, esto fue lo que encontró.

Con estos resultados Wallace concluyó que el balanceo permite a las langostas calcular la distancia a los objetos fijos a través de flujo óptico monocular, sin embargo señaló que esta no es la única función de esta conducta.

Posteriormente y con base en los trabajos de Wallace, Collett (1978), realizó un estudio de las características de la conducta de balanceo cuando el animal realiza saltos exitosos hacia un poste colocado a diferentes distancias.

Analizó principalmente dos características: a) el movimiento de la cabeza u orientación angular, donde encontró que ésta permanece siempre constante a pesar de la rotación del cuerpo, es decir, el movimiento de la cabeza del animal es siempre perpendicular a la dirección del poste, y b) la precisión de la

estimación de la distancia, la cuál está limitada por la amplitud de la cabeza y por la agudeza visual del insecto. Encontró que la amplitud del balanceo aumenta cuando la distancia al objeto de salto también aumenta.

Al igual que Wallace, Collett postuló que el balanceo le permite a la langosta calcular la distancia a los objetos fijos, pero en este caso, propone que el animal obtiene esta información a través del desplazamiento de la proyección de la imagen del objeto sobre su retina, y no por flujo óptico.

Posteriormente, se realizaron los primeros trabajos de coordinación visuomotora en mántidos (Lara y col, 1984) para evaluar los procesos internos de estos animales cuando interactúan con objetos fijos. Para esto, efectuaron un estudio de la conducta de Chantlilitaxia, con el objeto de determinar las estrategias que el insecto utiliza cuando se encuentra bajo ciertas circunstancias medio ambientales. Como Wallace y Collett, estos investigadores utilizaron postes como estímulo para llamar la atención del animal. Los resultados obtenidos mostraron que los mántidos tienen la capacidad de evaluar la tercera dimensión, así como de llegar a su objetivo.

Con el objeto de determinar el tipo de información que los mántidos utilizan en el cálculo de la tercera dimensión, Lara y col (1985), realizaron una serie de experimentos donde utilizaron la conducta de salto balístico (Franco, 1985; Lara y col, 1984) como conducta de análisis. Los insectos se probaron primero en condiciones binoculares y luego con un ojo pintado (condiciones monoculares).

La primera serie de experimentos consistió en probar a los mántidos frente a un poste que fue colocado a diferentes distancias del animal (fig. 2.7a). En este caso se analizaron principalmente dos parámetros de salto: el ángulo de salida y la velocidad de salto. Los resultados mostraron que no hubo cambios significativos entre los dos grupos de animales; para ambas condiciones el ángulo de salida disminuyó siempre conforme aumentó la distancia al poste y la velocidad de salto se mantuvo constante. Estos resultados indicaron que los mántidos monoculares pueden calcular la distancia a los objetos fijos en forma similar a los mántidos binoculares, y que esto se lleva a cabo a través de pistas monoculares.

La segunda serie de experimentos consistió en probar a los mántidos frente a dos postes colocados a diferentes distancias, uno más lejano que el otro (fig 2.7b). Lo que se encontró fue que tanto los animales binoculares como los monoculares brincaron más el poste cercano, sólo que en el caso de los monoculares hubo una disminución de la frecuencia de salto. Esto indicó que los animales monoculares tienen la capacidad de discriminar entre las dos distancias, aunque parece que su medida no es tan precisa como en el caso binocular debido a su disminución en saltos. Con estos resultados se comprobó que los mántidos utilizan pistas monoculares cuando estiman la distancia a los objetos fijos.

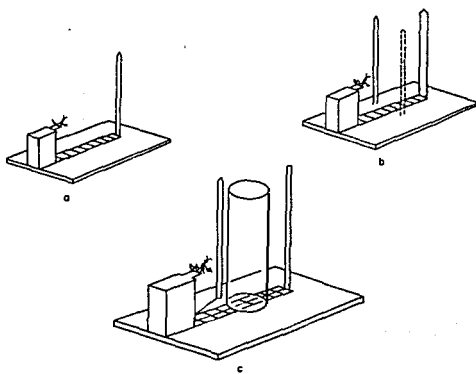


Fig. 2.7. Diseño experimental utilizado por Lara y colaboradores a) y b) para evaluar la conducta de salto balístico en mántidos binoculares y monoculares, y así, determinar el tipo de pistas que los mántidos utilizan para estimar la distancia a los objetos sin movimiento. c) para evaluar la pista monocular de flujo óptico (tomado de Lara y col, 1984, 1985).

Con base en estos resultados y en los trabajos de Wallace, Lara y col (1985), propusieron que la conducta de balanceo en los mántidos (al igual que en las langostas), les permite calcular la distancia a los objetos fijos por medio del mecanismo de flujo óptico. En el momento que el animal se balancea frente a un objeto se genera esta pista monocular en el ojo del animal que a su vez, produce información de la localización del objeto. Mientras menor sea la distancia al poste-objetivo, mayor será el flujo óptico producido.

Con esta idea, Lara y colaboradores plantearon una tercera serie de experimentos en la que los mántidos se probaron también ante dos objetos colocados a diferentes distancias, sólo que en este caso se colocó un cilindro transparente lleno de agua (que funcionó como una lente) entre la mantis y el poste más lejano (fig 2.7c) con el propósito de modificar la imagen de este poste. La lente cambia la imagen del objeto al aumentar su velocidad de movimiento cuando el observador se mueve.

Estos investigadores predijeron que el animal no seleccionaría el poste más cercano sino el lejano, debido a que durante el balanceo, la información de flujo óptico se vería aumentada por la lente y la mantis "interpretaría" esto como si el objeto estuviera muy próximo. Y como se esperaba, los mántidos seleccionaron el poste más lejano, inclusive trataron de alcanzarlo estirando las patas protorácicas como lo hacen cuando el objeto está muy cerca de ellas. Esto permitió proponer que, durante la conducta de balanceo, los mántidos determinan la distancia a los objetos fijos a través de la pista monocular de flujo óptico.

En este trabajo caracterizamos la conducta de balanceo de la mantis *Versinops sp* con el propósito de establecer una relación entre este comportamiento y un posible procedimiento de estimación de la distancia a los objetos fijos, así como proponer mecanismos neuronales que implementen dicho procedimiento.

MATERIALES Y METODOS.

I. SUJETOS DE EXPERIMENTACION.

Los organismos que utilizamos fueron insectos del grupo de los mántidos. Se probaron un total de 15 animales, todos machos y adultos. La importancia de que hayan sido exclusivamente machos radica en que los imagos de la especie utilizada no desarrollan grandes alas ni un cuerpo voluminoso como el de las hembras, lo que permite que ejecuten el salto balístico, conducta que utilizamos como referencia para estudiar la capacidad de estos animales para estimar la distancia a la que se encuentran de los objetos inmóviles.

Los mántidos con los que trabajamos presentan la siguiente clasificación taxonómica (Borror y White, 1970):

Clase: Insecta.
 Orden: Orthoptera.
 Suborden: Dictyoptera.
 Superfamilia: Mantodea.
 Familia: Mantidae.
 Género: Yersiniops sp

II. ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGIA DE LOS MANTIDOS.

La distribución de estos animales es, por lo general, tropical aunque también se les puede encontrar en climas templados y fríos (Daly et al, 1978). En la República Mexicana se les ha hallado en casi todos los estados, sobre todo en Morelos, Veracruz, Puebla, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y Quintana Roo; se calcula que existen aproximadamente 2,000 especies agrupadas en ocho familias (Daly et al, 1978; Richards y Davis, 1984).

El cuerpo de estos insectos se encuentra dividido en tres regiones: cabeza, tórax y abdomen. A su vez, el tórax está dividido en tres segmentos: protórax, mesotórax y metatórax. En cada segmento hay un par de patas que sólo en el caso de la región protorácica, se hallan modificadas y altamente adaptadas para la captura de presas, es decir, están fuertemente armadas con

espinas, en estado de reposo se encuentran plegadas y alzadas hacia el frente del cuerpo, en actitud de acecho (fig 3.1). Pueden tener alas, y en el caso de que se presenten, son cuatro y se localizan por pares en la parte dorsal del segmento mesotorácico y del metatorácico (Ross, 1973).



Fig. 3.1. Mántido, insecto depredador que localiza a sus presas principalmente con la vista, y las atrapa lanzando sus apéndices protorácicos. Su nombre se relaciona con la posición en la que mantiene estos apéndices cuando está en reposo (tomado de Michelli, 1980).

La talla de estos animales va desde los 2.5 a los 6 cm, aunque algunas especies tropicales llegan a medir hasta 20 cm (Michelli, 1980). Dentro de una misma especie, el tamaño varía en relación al sexo, normalmente la hembra es más grande que el macho, además de ser más fuerte y voraz.

Los mántidos poseen una coloración que, según la especie, pueden ser de tono verde, pardo, gris, o en colores brillantes, con formas y dibujos característicos, por ejemplo algunos mántidos pueden tener cuerpo en forma de hojas con ramas y nervadura, otros parecen formar parte de la corteza de las ramas de los árboles o también semejar hermosas flores.

Las presas que generalmente atacan son animales pequeños como moscas, abejas, chapulines, etc, aunque también se atreven a atacar

a lagartijas, ranas, y aún a mamíferos pequeños como los ratones (Michelli, 1980). Los depredadores de estos animales pueden ser vertebrados tales como los murciélagos insectívoros, pájaros, ciertas ranas y pequeños lagartos, mientras que algunos tipos de avispas y coleópteros parásitan sus ootecas (Michelli, 1980).

Entre las características que permiten la sobrevivencia de los mántidos, se encuentran algunas como la coloración (criptósis) y forma (mimesis) del cuerpo que han permitido que se adapten a un modo sedentario de depredación, ya que se confunden con su medio ambiente y no son detectados tan fácilmente por sus presas ni por sus depredadores, sin embargo cuando han de enfrentarse o defenderse de ellos ponen en juego otros recursos como son: a) el tratar de asustar a sus enemigos levantando las alas y produciendo un sonido similar al que hacen las serpientes al frotarlas contra su vientre (fig. 3.2); b) el tratar de engañar al depredador al quedar completamente rígida aparentando estar muerta (catalepsia simulada); o c) el irse agachando lentamente hasta quedar pegada al sustrato y aparentar ser parte de él.

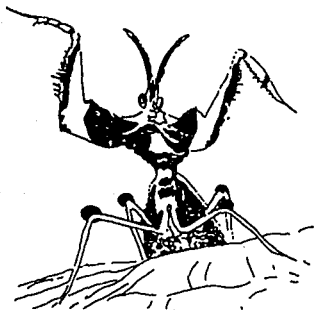


Figura 3.2. Reacción deimática del mántido Idolium diabolicum (tomado de Franco, 1990).

En lo que se refiere a la cópula, el macho efectúa un cortejo que le permite aproximarse a la gran hembra con menor riesgo de ser atacado. Durante el apareamiento, en muchas especies de mántidos, la hembra puede llegar a comerse, parcial o totalmente al macho (Richards y Davis, 1984) y aunque se han dado varias explicaciones alternativas para comprender esta conducta aún no se sabe cuál puede ser la causa de que esto suceda.

Después de la fecundación, la hembra carga durante un tiempo los huevecillos y cuando están maduros los deposita en una cápsula esponjosa denominada ooteca, que ella misma elabora a partir de un líquido proteico y que se endurece al contacto con el aire (fig. 3.3). Esta estructura mide, en promedio 2.5 cm de largo y en ella se depositan de 80 a 200 huevecillos aglutinados por una masa pegajosa y dispuestos en una serie de hileras, presenta un punto de salida por donde emergen las mantis jóvenes (ninfas) y un punto de contacto por donde quedarán adheridas al sustrato (ramas, hojas, paredes, etc.).

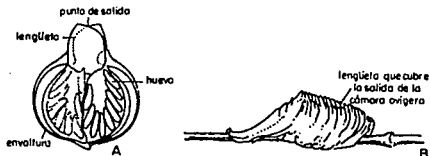


Figura 3.3. Ooteca o cápsula ovigera de mántido. A, aspecto en sección; B, aspecto exterior de la ooteca de *Paratenodera sinensis* (modificado de Ross, 1973).

El ciclo de vida de los insectos comprende el tiempo transcurrido entre la fecundación del óvulo y la muerte del animal; se divide en tres etapas principales: embrionaria, de premaduración y de madurez. Los mántidos son insectos con desarrollo gradual (paurometábolos), la etapa embrionaria va desde la fecundación del óvulo hasta el momento de la eclosión y se produce dentro del huevo por lo que deben considerarse como ovíparos; la etapa de

premaduración comprende desde la eclosión del individuo hasta el inicio de la madurez sexual en donde las formas jóvenes son semejantes al adulto en cuanto al cuerpo, presentan hábitos parecidos y el mismo tipo de alimentación; por último, la etapa de madurez abarca, como su nombre lo indica, desde el momento de la madurez sexual hasta la muerte del insecto. El número de fases ninfales o estadios no es constante entre los mántidos, oscila entre los tres y doce, y el ciclo vital se completa en un período aproximado de un año (Richards y Davis, 1984; Daly et al, 1978).

Todos los mántidos son depredadores estrictamente carnívoros, que permanecen inmóviles entre ramas y hojas de árboles y arbustos, al acecho de presas potenciales y ocultos de posibles depredadores. La ubicación del animal en los diferentes niveles de la planta, ya sea arbusto o árbol, depende de la edad, del sexo y de la especie del mántido: los animales más pequeños pueden localizarse en las secciones bajas, es decir, sobre las partes iniciales de los tallos, inclusive en el suelo, entre tallos y pastos; los animales más grandes pueden hallarse en secciones intermedias o altas de la planta.

III. COLECTA.

Los mántidos utilizados en este trabajo fueron colectados en Cuernavaca, Mor, en una zona de matorrales y arbustos localizada dentro de los terrenos de la Universidad Autónoma de Morelos. Su localización es lo que presenta mayor grado de dificultad debido a que su coloración y forma del cuerpo los hace confundirse con el medio ambiente (hojas, ramas, etc). Una vez capturados, se les colocó en frascos cubiertos con malla para mantener el aire interior en circulación, se les proporcionó cierto grado de humedad en el interior del contenedor por medio de algodones humedecidos, y se transportaron hacia el laboratorio en la ciudad de México.

Después, estos organismos se criaron en el laboratorio junto con otros mántidos que se encontraron en estadios de desarrollo diferentes.

IV. MANTENIMIENTO.

Para el cuidado y cría de los mántidos en el laboratorio, es necesario proporcionarles alimento (presas vivas) con cierta regularidad, además de mantenerlos a temperaturas de 28 a 30 y humedad relativa del 60%. Debido a esto, debimos de mantener cultivos de mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) y de un tipo de escarabajo (*Tenebrio* sp.) que se alimenta de salvado.

Los mántidos fueron alojados individualmente en contenedores transparentes para evitar canibalismo, las cotecas y las mantis que nacieron en el laboratorio a partir de ellas, se dispusieron de igual forma. Este arreglo nos ha permitido llevar también un control sobre el crecimiento de cada animal (estadio, medida por estadio, etc).

VI. METODOS.

Para evaluar la forma en que los mántidos calculan la distancia a los objetos fijos, binocular y monocularmente, se utilizó un diseño experimental que consiste en colocar a la mantis en una plataforma de salto frente a un poste-objetivo (fig. 3.4) situado a una distancia que puede variarse. La tarea a realizar por la mantis es alcanzar el poste por medio de un salto balístico, que es el referente conductual que nos indica que la mantis lleve a cabo un proceso de estimación de la distancia. Se ha postulado que la conducta de balanceo, que antecede el salto balístico, permite al animal estimar la distancia a la que se encuentran los objetos fijos a través de la pista monocular de flujo óptico (Lara y col., 1985).

Bajo estas condiciones experimentales, los animales binoculares se probaron ante un objetivo de salto colocado a diferentes distancias (5, 10 y 15 cm), mientras que los mántidos monoculares fueron probados únicamente a 5 cm. La condición monocular se logró al cubrir uno de los ojos con pintura plástica negra-opaca y en algunos animales se comprobó el bloqueo de señales luminosas por medio de un electrorretinograma.

Los animales fueron probados en grupos de cinco mantis, de 5 a 10 ensayos (saltos) por cada uno de ellos y por cada una de las distancias impuestas. Se utilizó un escenario completamente cubierto por una manta negra, para evitar distracciones de la

mantis hacia otros objetos diferentes al poste (fig 3.4). En este escenario se colocó una plataforma de salto de aproximadamente 30 cm de altura, un poste-objetivo de 50 a 60 cm de largo y 3 cm de diámetro, cuya distancia a la plataforma podía variarse dentro de una cierta gama de valores. Las filmaciones de las conductas se realizaron por medio de un espejo colocado en la parte media superior del escenario.

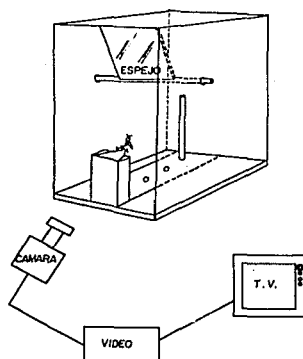


Figura 3.4. Dispositivo experimental utilizado para caracterizar la conducta de balanceo de la mantis religiosa a tres distancias de salto, y bajo condiciones binoculares y monoculares, con el propósito de evaluar las pistas que participan en la estimación de la distancia a objetos sin movimiento.

La filmación de cada ensayo se inicia en el momento en que la mantis se dirige al poste-objetivo, se graba también cómo se ubica ante él, para balancearse de un lado a otro hasta que se produce el salto balístico. Para las filmaciones, se utilizó un sistema de circuito cerrado de T V compuesto por una cámara de video Sony HVC-2200, una videogravadora Sony SL-5800 y un televisor. Después, las

filmaciones se analizaron en detalle en un televisor de 25", para obtener los valores de los parámetros en las diferentes distancias, que caracterizan la conducta de balanceo: amplitud, tiempo, y frecuencia de barrido. La amplitud de barrido se midió directamente de la pantalla y se definió como la distancia recorrida desde un extremo de la cabeza del insecto al otro extremo. La medida real de la amplitud de barrido se obtuvo: a) restando al valor obtenido la medida de la cabeza en pantalla, y b) multiplicando el resultado por un factor de escalamiento que se calculó dividiendo la medida de la cabeza del animal en pantalla entre la medida directa de la misma. El tiempo de barrido fue medido directamente con un cronómetro con escala hasta de centésimas de segundo, se tomaron por lo menos cinco medidas para tratar de disminuir el error. Finalmente, la frecuencia se tomó como el número de barridos efectuados durante cada ensayo. Una vez que los datos se obtuvieron, se procedió al análisis estadístico.

El análisis estadístico consistió en aplicar: a) una prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon (no paramétrica) a los valores de amplitud de los barridos cuando el poste-objetivo se localiza a una distancia dada. b) un análisis de varianza (una vía) a los datos obtenidos a las diferentes distancias a las que se colocó el poste-objetivo. c) una prueba de "t" a los datos obtenidos entre los grupos binocular y monocular y d) una prueba de Tukey.

Para aplicar la prueba de Wilcoxon indicada en el inciso a) los datos se agruparon por el lugar de ejecución que los barridos tuvieron dentro de la conducta de balanceo (inicial y final). Este análisis se aplicó con el propósito de establecer que tan diferentes podían ser las amplitudes de barridos iniciales, con respecto a las finales.

La prueba de "t" del inciso c), así como la prueba de comparación múltiple entre las medias (ANA) se aplicaron respectivamente, con el fin de determinar si existe correlación entre los cambios observados y la condición experimental aplicada. En los casos en los que se aplicó el ANA y se encontraron diferencias significativas, se aplicó una prueba de Tukey para conocer que grupo(s) causa(n) la diferencia.

R E S U L T A D O S

En la primera parte de este capítulo se presenta principalmente una descripción de los parámetros que caracterizan la conducta de balanceo cuando los mántidos se sitúan a una distancia fija del poste-objetivo (pruebas control), mientras que en las dos partes restantes se lleva a cabo un estudio cuantitativo de la dependencia de los valores de estos parámetros con respecto a la distancia a la que se coloca el poste objetivo y en relación a las condiciones binocular y monocular del insecto. Además, se analiza cuales de estos parámetros guardan una estrecha relación con la estimación de la distancia a objetos inmóviles.

I. CARACTERIZACION DE LA CONDUCTA DE BALANCEO.**I.1. DESCRIPCION DEL MOVIMIENTO DE BALANCEO.****A) COMPORTAMIENTOS PREVIOS.**

Después de colocar al mántido sobre la plataforma en un medio ambiente sin objetos en movimiento, lo primero que hace es **explorar** el entorno inmediato. Este patrón conductual incluye movimientos de rotación y de translación de la cabeza y del cuerpo del animal. Consideramos que la exploración termina cuando el mántido se orienta hacia el poste, esto es, cuando se detiene y dirige su cuerpo hacia él.

B) LA CONDUCTA DE BALANCEO.

Después de que los mántidos se orientan hacia el poste-objetivo, realizan la conducta de balanceo que antecede al salto balístico.

Este comportamiento puede realizarse desde diferentes posiciones en la plataforma según la distancia a la que se encuentre el poste-objetivo. En las pruebas control a 5 cm, los insectos ejecutaron el comportamiento principalmente desde la parte intermedia de la plataforma (fig 4.6).

Por otra parte, se observó que el movimiento de balanceo puede realizarse de dos formas: a) pausado, el insecto realiza una serie de barridos desde el centro, se detiene, se dirige al frente y ahí continúa otra serie de barridos y salta; b) continuo, es decir, el animal realiza varios balanceos sin ninguna pausa y enseguida

salta, en este caso también puede efectuarse de dos formas: i) desde una posición de la plataforma hasta otra (el animal realiza los barridos mientras camina); ii) desde un solo sitio hasta saltar al poste.

En cuanto a la mecánica del movimiento, encontramos que la conducta de balanceo presenta dos componentes principales: el primero se relaciona con el plano de movimiento y el segundo, con la trayectoria que el movimiento sigue en ese plano.

Con respecto al plano de movimiento del balanceo, observamos que la cabeza de los mántidos se mueva lateralmente hacia ambos lados (fig 4.1) y se mantiene de frente al poste en un plano perpendicular a la dirección en que se encuentra. Esto también se aprecia en la fig 4.2 donde mostramos varias fotografías estroboscópicas del movimiento de balanceo que fueron tomadas desde la parte superior del escenario.

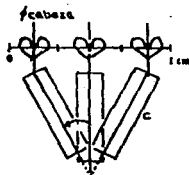


Figura 4.1. Movimientos laterales de la cabeza de un mántido. La orientación angular se mantiene constante gracias al reacomodo continuo del cuerpo del animal. ϕ = orientación de la cabeza, c = cuerpo (modificado de Collett, 1978).

En lo que respecta a la trayectoria de barrido, las fotografías estroboscópicas del movimiento de balanceo revelan que dicha trayectoria no presenta un patrón definido. En la fig 4.3 mostramos cuatro fotografías estroboscópicas que fueron tomadas desde la parte trasera del escenario cuando el animal realiza la conducta, en ellas se observa la trayectoria de barrido.

Las partes del cuerpo de la mantis que intervienen en la conducta de balanceo son principalmente la cabeza y el protórax

(fig 4.2 y 4.3), sin embargo también participa en este comportamiento el resto del cuerpo, como por ejemplo, los apéndices meso y metatorácicos. El movimiento de estos apéndices incluye flexiones y extensiones de los miembros así como pequeños cambios de posición que le permiten al insecto mantener su cuerpo en equilibrio.

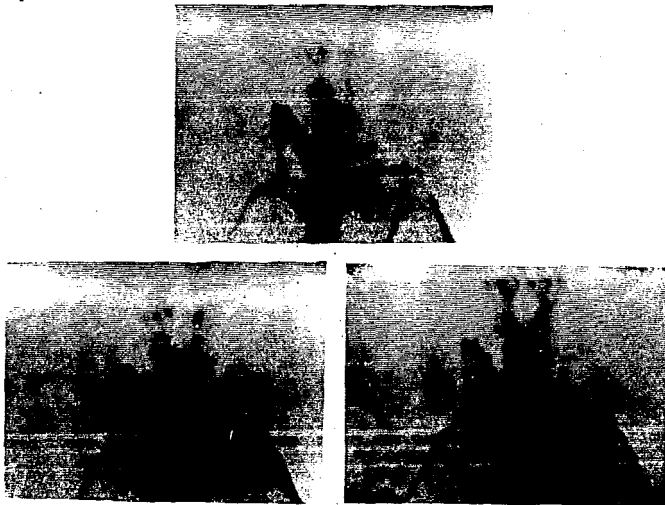


Figura 4.2. Fotografías estroboscópicas tomadas desde la parte superior del escenario durante la conducta de balanceo. Se aprecia que el plano de movimiento de la cabeza de la mantis es perpendicular a la dirección donde se encuentra colocado el poste-objetivo.

Por otra parte, se observó que cuando el mántido se orienta hacia el poste-objetivo, puede o no dirigir la línea media de la cabeza hacia él, esto mismo puede ocurrir cuando el animal se esta balanceando frente al poste lo cual significa que no hay una

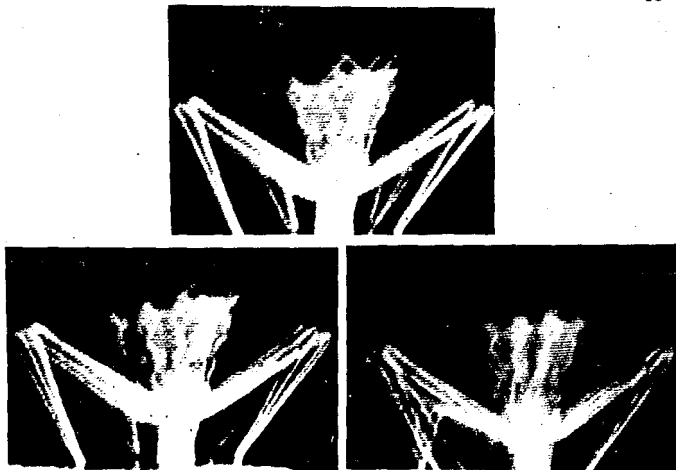


Figura 4.3. Fotografías estroboscópicas tomadas desde la parte posterior del escenario durante la conducta de balanceo de la mantis *Yersinops* sp donde se observa el movimiento de barrido en diferentes posiciones.

relación definida entre la posición del ojo del animal y el poste de prueba. Además se observó que el reacomodo que el insecto hace de su cuerpo se coordina con el movimiento de la cabeza, la cuál se mantiene perpendicular a la dirección del poste-objetivo, con los ojos dirigidos hacia él, lo que posiblemente le permita ubicar la imagen del poste en alguna zona de la fovea.

De las observaciones que acabamos de mencionar, se puede inferir la participación de dos sistemas en la conducta de balanceo: a) el sistema visual para el procesamiento de información obtenida por activación de fotorreceptores; y b) el

sistema mecanorreceptivo para el control del movimiento y estabilidad del cuerpo del animal.

I.2. PARAMETROS QUE CONSTITUYEN LA CONDUCTA DE BALANCEO.

La conducta de balanceo está constituida por barridos laterales que se presentan en número variable, es decir, existe una frecuencia de balanceo (barridos por ensayo). Encontramos que estos insectos realizan un número mínimo de dos barridos por ensayo (ver tabla I).

Cada barrido se efectuó de un lado a otro desde un punto inicial (X_1) hasta un punto final (X_2) y durante un determinado tiempo (de t_0 a t_1), por lo tanto, la conducta de balanceo no solo se caracteriza por tener una frecuencia de barrido sino también porque cada barrido presenta una amplitud y un tiempo de barrido (tabla I y fig 4.4).

La velocidad a la que se efectúa cada barrido no es constante, es decir el movimiento de la cabeza de la mantis se inicia y termina en reposo (velocidad cero) lo que significa que el movimiento se acelera al inicio y se desacelera en un tiempo determinado. Esto es, la conducta de balanceo también se caracteriza por presentar aceleración de barrido.

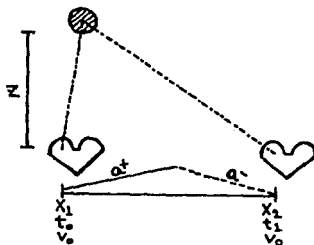


Figura 4.4. Representación geométrica de un barrido donde se indican los parámetros que constituyen la conducta de balanceo. X = amplitud de barrido, t = tiempo de barrido, v = velocidad, a^+ = aceleración, a^- = desaceleración, z = distancia del objeto (modificado de Velázquez, 1991).

I.3. VALORES PARAMÉTRICOS A 5 cm DE DISTANCIA.

A) Análisis de la amplitud de barrido.

- Para los barridos iniciales y finales.

La figura 4.5 muestra la relación que existe entre la mediana de la amplitud de los barridos iniciales y la de los finales para esta distancia de prueba, donde se observa que estos valores casi no difieren entre sí. La prueba de Wilcoxon indica que las diferencias observadas entre ambos no son significativa ($P < 0.05$).

Esto nos permiten suponer que la amplitud de los distintos balanceos realizados por los mántidos antes de saltar, para la distancia de 5 cm, no difieren entre sí a pesar de la variabilidad que se observa.

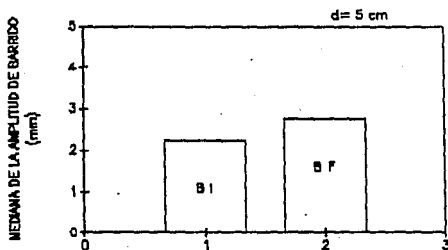


Fig. 4.5. Relación entre la mediana de la amplitud de los barridos iniciales (BI) y los finales (BF) obtenidos a la distancia de 5 cm. Se observa que casi no hay diferencia entre ambos grupos.

- Para todos los barridos.

Los mántidos en condiciones binoculares tardaron poco tiempo en la exploración y en la orientación, esto da idea de que reconocen el poste-objetivo desde que se les coloca en la plataforma. Enseguida, efectuaron el movimiento de balanceo frente a él.

Los resultados de la amplitud de barrido se presentan en la tabla I. El valor promedio de amplitud de los barridos es de 2.69 ± 0.02 mm.

B) Tiempo de Barrido.

Los resultados del tiempo en el que se efectuó cada barrido se presentan en la Tabla II. El promedio que obtuvimos es de 0.69 ± 0.19 seg .

TABLE I

Valores de Amplitud de Barrido obtenidos de los ensayos (E) de cinco mántidos (M) situados de un poste-objetivo a 5 cm de distancia.

	M1	M 2	M3	M4	M5
E 1	1.0	0.98	4.14	2.25	4.91
	1.5	1.48	6.51	3.09	2.88
		0.49		1.12	
		2.46		1.12	
		1.48		2.53	
				3.09	
E 2	0.5	1.97	6.22	3.93	4.33
	1.5	1.72	4.14	4.21	3.17
		0.98		3.09	3.17
		0.74		3.37	
				4.7	
				1.4	
E 3	2.25	1.48	4.44	3.09	3.46
	3.5	1.72	7.7	3.66	5.49
	2.0	1.97		3.09	
		1.97		3.66	
		3.45		2.53	
E 4	2.25	1.23	1.18	2.81	6.94
	2.75	1.72	4.14	3.65	
	2.75	1.48	2.96	2.81	3.75
	1.5	2.71	5.03	1.97	
				1.40	
				1.69	
E 5	1.0	2.71	1.18	1.97	0.56
	2.75	2.21	1.18	1.41	0.84
	2.25	3.69	2.07	0.84	0.84
	2.25		3.26	2.53	1.40
			4.14	1.69	1.97
			2.37	1.97	

TABLA II
 Valores de Tiempo de Barrido obtenidos de cinco mántidos (M) que fueron probados a 5 cm de distancia de un poste-objetivo. E=ensayos por mántido.

	M 1	M 2	M 3	M 4	M 5
E 1	1.3 0.9	0.4 0.8 0.6 0.8 1.1	0.6 0.8	0.9 0.8 0.3 0.4 0.7 0.8 0.7 0.8	1.2 0.6
E 2	0.8 0.6	0.4 0.6 0.5 0.7	0.5 0.4	1.0 1.0 0.5 0.7 0.8 0.3	0.6 0.6 0.6
E 3	0.6 0.9 0.8	0.7 0.7 0.6 0.6 0.7	0.7 0.8	0.7 0.8 0.6 0.7 0.5	0.5 0.5
E 4	0.5 0.8 0.7 0.6	0.5 0.5 0.6 0.7	0.7 0.8 0.7 0.8	0.9 1.2 1.0 0.7 0.6 0.6 0.9	0.7 0.6 0.5
E 5	0.6 0.7 0.7 0.6	0.5 0.6 0.7	1.0 0.9 1.0 0.7 0.8 0.7	0.9 0.8 0.5 0.8 0.7 0.7 0.3 0.5 0.6 0.6 0.5	0.5 0.7 0.6

C) Frecuencia de Barrido y de Salto.

El valor promedio de la frecuencia de barrido fue de 4.1 ± 0.4 barridos. En el caso de la frecuencia de salto (número de saltos por grupo) se encontró que ésta fue alta, de 50 ensayos saltaron 43 (94%).

De estas tablas se puede decir que, a pesar de que varió el número de barridos que cada animal realizó por ensayo (durante toda la prueba), todos llegaron a ejecutar el mismo comportamiento, esto es, el salto balístico.

II. EFECTOS OBSERVADOS CON LA VARIACION DE LA DISTANCIA A LA QUE SE COLOCO EL POSTE.

Una vez determinados los parámetros que constituyen la conducta de balanceo y evaluados a una distancia de salto de 5cm, para averiguar si existe alguna dependencia de los valores de estos parámetros con respecto a la distancia a la que se coloca el poste, se analizó una serie de experimentos donde se colocó el poste-objetivo a diferentes distancias, de 10 y 15 cm.

II.1. CAMBIOS CUALITATIVOS.

Cuando la distancia al poste-objetivo se varió entre 10 y 15 cm, sólo observamos cambios en la posición de la plataforma desde donde la mantis realiza la conducta de balanceo: a) a 10 cm, se situó principalmente en la parte frontal sacando parte del cuerpo hacia el borde; b) mientras que a 15 cm, aunque el insecto se situó también en la parte frontal, se colocó con el cuerpo muy afuera de la plataforma, como si tratara de disminuir la distancia entre él y el poste (fig 4.6).

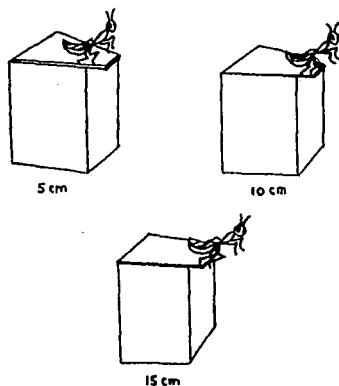


Figura 4.6. Posiciones que toma la mantis Versiniops sp sobre la plataforma durante la ejecución de la conducta de balanceo a las tres distancias de prueba.

II.2. VALORES PARAMETRICOS A 10 y 15 cm.

A) Análisis de la amplitud de Barrido.

- Para los barridos iniciales y finales.

En la fig 4.7 se presenta la relación entre la mediana de la amplitud de los barridos iniciales y finales a la distancia de 10 y 15 cm, donde se observa que casi no hay diferencias entre estos valores. Se realizó el mismo análisis estadístico que a 5 cm de distancia, y se observó que tampoco hubo diferencias con significancia estadística ($P < 0.05$). Estos resultados nos sugieren lo mismo que para el grupo control, es decir, que la amplitud de los barridos realizados en cada una de estas distancias, no difieren entre sí.

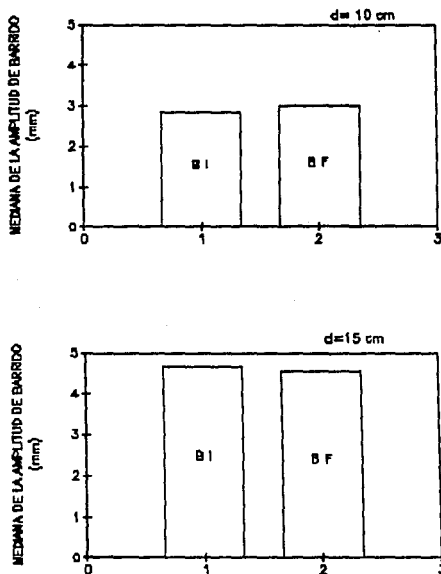


Fig. 4.7. Relación entre las medianas de la amplitud de los barridos iniciales (BI) y finales (BF). a) poste-objetivo colocado a 10 cm de distancia; b) a 15 cm.

- Para todos los barridos.

Los resultados de la amplitud de barrido obtenidos a 10 y 15 cm de distancia se muestran en la Tabla III y la Tabla IV,

respectivamente. Para 10 cm, el valor promedio de amplitud fue de 3.64 ± 0.23 mm, y para 15 cm, de 4.89 ± 0.19 mm.

TABLA III

Valores de Amplitud de Barrido obtenidos de cinco mántidos (M) situados a 10 cm de distancia de un poste-objetivo. E=ensayos por mántido.

	M 6	M 7	M 8	M 9	M 10
E 1	0.75	0.49	3.44	5.5	1.29
	0.5	0.49	4.18	3.85	1.29
	1.5	2.71	4.92		3.34
	1.25				3.08
E 2	2.0	0.74	3.94	4.95	2.83
	4.0	5.17	4.67	7.15	2.83
	2.87	2.46	2.95	4.95	2.06
	2.37		4.67	10.17	2.31
	3.0				4.11
E 3	5.5	2.71	2.21	11.27	0.51
	3.0	1.72	5.17	6.32	0.51
	6.5	1.23	4.92	4.95	1.28
		3.2		1.67	
E 4	2.75	0.74	6.4	5.22	1.8
	6.5	1.48	6.15	6.05	1.54
	8.0	1.97	6.89		
	2.75	4.92			
		1.72			
	1.96				
E 5	2.25	4.18	6.39	5.77	3.85
	1.75	4.18	6.64	7.7	4.11
	2.75	4.67	5.41	3.85	2.57
	2.75	1.97	5.9		
		2.95			

TABLA IV
 Valores de Amplitud de Barrido obtenidos de cinco mántidos
 (M) situados a 15 cm de distancia de un poste-objetivo.
 E=ensayos por mántido.

	M 11	M 12	M 13	M 14	M 15
E 1	4.43	1.97	10.54	2.16	6.07
	6.15	4.18	4.11	2.38	6.8
		3.94	6.17	3.02	2.19
		2.46	6.42	4.1	4.13
			5.14	2.59	
		5.65	0.65		
			1.51		
E 2	3.94	4.92	6.94	1.3	4.62
	3.44	5.9	4.63	3.02	4.62
	3.44	3.69	6.94	2.8	9.72
	3.44	6.89	8.48	0.86	5.59
	5.17				4.62
	6.4				2.62
	4.18				
E 3	5.9	4.67	7.45	1.73	4.86
	6.03	5.17	7.2	3.24	6.32
	6.03	7.38	9.51	3.24	5.35
	3.69	7.38		1.94	6.56
	3.69	4.69			
5.17					
E 4	3.69	6.15	7.71	2.59	1.7
	2.95	5.66	11.05	1.94	2.67
	4.43	6.64	7.71		2.67
	4.43	8.61	5.91		3.4
	3.44	7.13	6.16		3.89
		3.44	6.42		5.59
		7.13	9.77		6.32
		5.14			
E 5	4.67	5.94	3.6	2.38	5.59
	4.18	7.63	3.85	4.54	6.32
	4.18	6.89	6.68	3.67	4.62
		6.4	6.94	4.54	3.4
		4.67	6.94		4.13
		1.48	3.85		
		1.72	6.68		

En la figura 4.8a se presenta la distribución de amplitudes para todos los barridos efectuados en cada distancia. Como se observa, las distribuciones difieren entre sí. En el grupo control, el máximo se localiza a amplitudes cortas, y decae rápidamente con el aumento de la amplitud. Cuando la distancia al poste aumenta a 10 cm, los barridos con amplitudes cortas se van haciendo menos frecuentes y los de mayor amplitud empiezan a aumentar. En el caso de la distancia de 15 cm, el máximo se desplaza hacia amplitudes mayores, además de que también decae rápidamente. En general, a distancias menores los mántidos realizan barridos con amplitudes cortas, mientras que a distancias mayores, los animales los realizan con amplitudes mayores.

El incremento en la amplitud de los barridos conforme la distancia al poste aumenta se aprecia mejor en la figura 4.8b donde se muestran los valores promedio de la amplitud de barrido. El análisis de varianza entre las medias (una vía) resultó significativo ($F=36.84, P<0.05$). Esto quiere decir, que al menos para un par de medias de amplitud de barrido hay una diferencia significativa. La prueba de Tukey ($P<0.05$) muestra que la diferencia se encuentra entre las amplitudes de las distancias de 5 y 10 cm; entre las de 10 y 15 cm; y entre las de 5 y 15 cm, por lo tanto hay una correlación entre la amplitud de barrido y la distancia a la que se encuentra el poste.

B) Tiempo de Barrido.

Los resultados del tiempo en el que se efectuaron los barridos cuando los mántidos se colocaron a 10 y 15 cm de distancia de un poste-objetivo se presentan en la tabla V y VI, respectivamente. Para 10 cm, el valor promedio fue de 0.93 ± 0.04 seg, y para 15 cm, de 0.99 ± 0.02 seg.

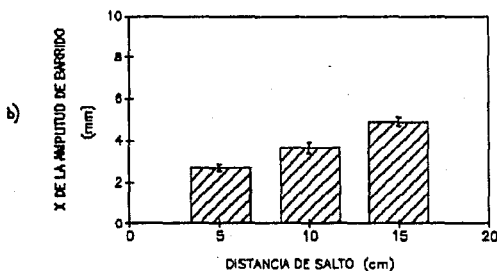
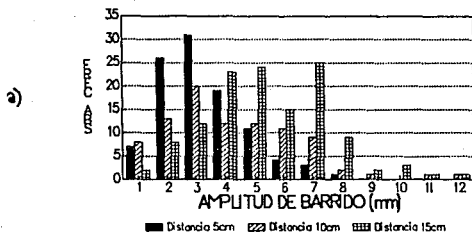


Figura 4.8. a) Histograma de frecuencias de amplitud de barrido obtenidas a tres distancias de prueba. b) Relación de los valores promedio de la amplitud de barrido vs la distancia de prueba. En ambas gráficas se observa que al aumentar la distancia a la que se coloca el poste, también aumenta la amplitud de barrido.

TABLA V
 Valores de Tiempo de Barrido obtenido de cinco mántidos (M)
 que fueron situados a 10 cm de distancia de un poste-objetivo.

	M 6	M 7	M 8	M 9	M 10
E 1	0.9	1.0	0.9	0.8	0.5
	1.1	1.5	1.0	0.7	0.8
	1.8	1.2	0.9		0.9
	1.2				0.9
E 2	1.5	1.0	0.5	1.1	1.0
	2.2	1.5	0.8	1.5	1.0
	1.6	1.0	0.8	0.6	0.5
	1.0		0.7	0.7	0.7
	1.0				1.0
E 3	1.9	1.4	0.5	0.9	0.3
	1.2	1.5	0.6	0.7	0.3
	2.5	1.0	0.9	0.5	0.5
			0.6		0.8
E 4	0.9	0.6	0.7	0.7	0.9
	1.0	0.5	0.6	1.0	0.8
	2.0	0.5	0.7		
	1.3	0.8			
		0.5			
	0.4				
E 5	1.1	0.9	0.7	0.4	1.5
	1.0	0.7	0.7	1.0	0.8
	1.1	0.9	0.6	0.8	0.7
	1.1	0.4	0.6		
			0.5		

TABLA VI
 Valores de Tiempo de Barrido de cinco mántidos (M) que se probaron frente a un poste-objetivo colocado a 15 cm de distancia.

	M 11	M 12	M 13	M 14	M 15
E1	1.2	0.5	1.2	1.2	0.9
	1.1	0.5	0.8	1.0	1.1
		0.8	1.6	1.3	0.5
		0.6	1.4	0.9	0.8
			1.5	1.1	
			1.3	0.9	
			1.4		
E2	1.0	1.1	1.3	0.5	0.4
	0.9	1.1	1.4	1.0	0.7
	0.7	1.6	1.3	1.0	0.8
	1.1	1.0	1.2		0.8
	1.5				0.7
	1.8				0.7
1.2					
E3	0.9	0.9	7.45	0.5	1.0
	0.9	0.9	7.2	0.9	1.0
	0.8	0.8	9.51	0.8	0.8
	1.0	1.0		1.3	1.0
	1.2	1.2		0.8	
E4	1.2	1.2	1.1	1.0	1.0
	1.0	0.8	1.1	0.5	1.0
	0.8	0.9	1.0		0.8
	1.0	1.4	1.0		0.9
	0.8	1.1	1.1		0.7
		0.7	1.0		0.9
		1.5	1.3		1.0
E5	0.8	0.7	1.0	0.9	0.9
	0.8	1.1	0.9	0.9	0.9
	0.7	0.9	1.3	0.9	0.9
		0.9	1.4	0.9	0.8
		0.9	1.2		0.7

de desplazamiento con respecto a la distancia de salto. Se observa que el tiempo de barrido aumenta conforme se incrementa la distancia a la que se coloca el poste. El análisis de varianza resultó significativo ($F=30.69$; $P<0.05$), la prueba de Tukey ($P<0.05$) indica que las diferencias significativas se encuentran entre el tiempo de barrido de las distancias de 5 y 10 cm, y entre las distancias de 5 y 15 cm. Por lo tanto, hay correlación entre estos parámetros, esto es, el tiempo de barrido se incrementa con el aumento de la distancia.

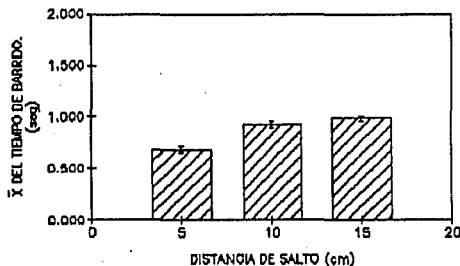


Figura 4.9. Relación entre el tiempo de barrido y la distancia de prueba. Se observa que hay un incremento del tiempo de barrido al aumentar la distancia de salto.

C) Frecuencia de Barrido.

En la figura 4.10 se muestran los valores promedio de la frecuencia de barrido (por ensayo) en relación a la distancia de salto. Se observa que la frecuencia de desplazamiento tiende a aumentar cuando la distancia se incrementa a 15 cm. El análisis de varianza resultó significativo ($F=4.26$, $P<0.05$); la prueba de Tukey ($P<0.05$) indica que las diferencias significativas se encuentran entre las medias para 10 y 15 cm de distancia.

Tukey ($P < 0.05$) indica que las diferencias significativas se encuentran entre las medias para 10 y 15 cm de distancia.

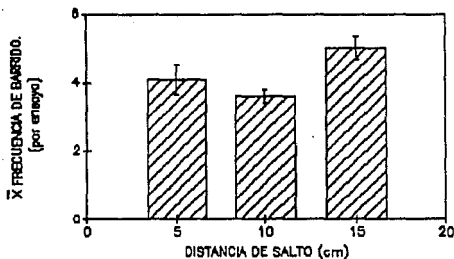


Figura 4.10. Relación del valor promedio de la frecuencia de barrido (número de barridos por ensayo) vs la distancia de prueba. Se observa que la frecuencia de barrido aumenta para la distancia de 15 cm.

III. EFECTOS OBSERVADOS CON LA PERDIDA DE LA BINOCULARIDAD.

Una vez obtenidos los resultados de los animales en condiciones binoculares realizamos pruebas con mántidos monoculares, con el ojo izquierdo cubierto de pintura negra, con el propósito de evaluar la participación de pistas monoculares (flujo óptico) en la determinación de la distancia a la que se encuentran los objetos sin movimiento.

III.1. CONDUCTA DE LOS MANTIDOS MONOCULARES DURANTE LAS PRUEBAS.

Los animales monoculares se comportaron de una manera peculiar al colocarlos en la plataforma, exploraron y se orientaron hacia los lados del escenario, y en algunos momentos movieron sus patas protorácicas como si algo estuviera cerca y pudieran alcanzarlo con solo estirar estos apéndices.

La mayoría de los movimientos que realizaron, por lo general, estuvieron dirigidos hacia el lado opuesto al ojo pintado (hacia la derecha), y aunque el movimiento fue lento, después de algunos minutos los mántidos llegaron a efectuar uno o varios desplazamientos en círculo.

También se observó que los animales realizaron algo similar a lo que Maldonado y Levin (1967) reportaron como reflejo de limpieza monocular, con la diferencia de que en este caso, el animal únicamente intentó limpiar el ojo pintado, tratando de remover la pintura. La limpieza la realizaron al pasar su pata protorácica izquierda (tibia-femur) por la mandíbula para después llevarla al ojo pintado, donde la frotaron de abajo hacia arriba. Esta secuencia se repitió varias veces.

III.2. VALORES PARAMÉTRICOS.

A) Frecuencia de Salto.

Los mántidos monoculares disminuyeron la frecuencia de salto, así como la manera en la que llegaron al poste (por lo general, cayeron por un lado del poste). De 50 saltos (100%), sólo efectuaron 16 saltos exitosos (el 32%), comparado con el 94% de los animales binoculares (43 de 50 ensayos fueron exitosos); 8 saltos (16%) se realizaron cayendo al piso del escenario, por el lado derecho del poste.

La figura 4.11 muestra la relación que existe entre la frecuencia de salto de los mántidos binoculares y monoculares. Como se observa, la frecuencia de salto disminuye aproximadamente un 60 % cuando se interfiere con la visión binocular, es decir, realizan más saltos los mántidos en condiciones binoculares que en condiciones monoculares.

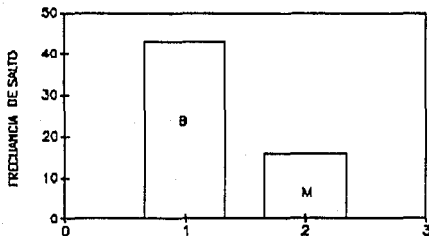


Figura. 4.11. Gráfica comparativa de la frecuencia de salto entre animales binoculares (B) y monoculares (M) probados a 5 cm de distancia donde se indican los saltos en los que el animal llegó al poste. Existe una disminución de los saltos cuando los animales pierden la binocularidad.

B) Amplitud de Barrido.

Los resultados de la amplitud de barrido obtenida cuando los mántidos monoculares se probaron a 5 cm de distancia de un poste-objetivo, se presentan en la tabla VII. En esta tabla se incluyen los ensayos en los que los mántidos monoculares realizaron la conducta de balanceo y saltaron hacia el poste. Se observa que la mayoría de los animales no llegaron a ejecutar estas conductas en todos los ensayos, por esto, el grupo monocular presenta menos datos que los binoculares.

El valor promedio de la amplitud de barrido también se modifica bajo estas condiciones experimentales. Este fue de 4.44 ± 0.2 mm, comparado con 2.69 ± 0.15 mm de los binoculares.

TABLA VII

Valores de amplitud de barrido obtenido de seis mántidos monoculares (M.A., ..., M.F) probados cuando el poste se situó a 5 cm de distancia. E= ensayos por mántido. Las líneas en los cuadros indican los casos en los que los mántidos no realizaron la conducta de balanceo con saltos hacia el poste.

	M.A	M.B	M.C	M.D	M.E	M.F
E 1	3.8	3.69	3.94	2.54	2.7	3.0
	5.26	7.13	5.41	4.23	2.95	3.5
	5.84	7.87	5.91		3.69	2.5
	5.55		6.15		2.21	
	3.8		6.15		4.18	
			6.89			
E 2	4.97	----	6.15	3.39	----	3.25
	5.55		6.64	6.21		3.5
	5.84			5.64		2.5
				4.8		2.5
				2.82		2.5
			4.8			
E 3	4.38	----	-----	1.98	----	----
	4.68			3.1		
				4.23		
E 4	-----	----	-----	7.33		
				2.82		
				2.26	----	----
				4.23		
E 5	-----	----	-----	4.78		
				4.78		
				7.05	----	----
			4.51			
E 6	-----	----	-----	4.51		
				5.64	----	----
				2.54		
				4.51		

En la figura 4.12a se presenta la distribución de la amplitud de barrido para los animales binoculares y monoculares. En ella se observa que las distribuciones difieren entre sí. En la condición binocular, el máximo se localiza a amplitudes cortas, y decae rápidamente conforme la amplitud aumenta. En cambio, en la condición monocular, el máximo se desplaza hacia amplitudes

mayores, además de que decae lentamente. Esto es, los animales en condiciones normales realizan, por lo general, barridos con amplitudes más cortas que los monoculares.

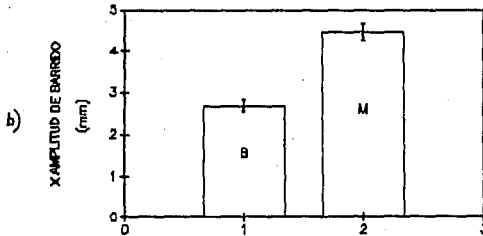
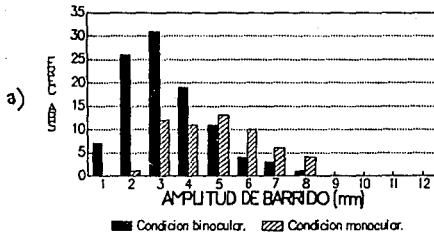


Figura 4.12 a) Histograma de frecuencias de amplitud de barrido b) Comparación de los valores promedio de amplitud de barrido entre animales binoculares (B) y monoculares (M). En ambas gráficas se observa que a 5 cm de distancia, hay un incremento en el valor de la amplitud de barrido cuando se establece la condición monocular.

En la figura 4.12b se presenta la relación entre los valores promedio de la amplitud de barrido para ambas condiciones de prueba. Se observa que el valor promedio de la amplitud de los barridos realizados por los mántidos monoculares ($4.44 = 100 \%$) es mayor que el de los binoculares ($2.69 = 65.3 \%$). La prueba de t resultó significativa ($t = -7.1$; $P < 0.05$).

c) Tiempo de Barrido.

Los resultados del tiempo en que los barridos fueron realizados por los mántidos monoculares se presentan en la tabla VIII. El valor promedio de este parámetro también se modifica cuando se pierde la binocularidad.

En la figura 4.13 se muestra la relación de los valores promedio del tiempo de barrido para los animales binoculares y monoculares. Se observa que este valor promedio es mayor para los insectos monoculares (0.95 ± 0.04 seg) que para los binoculares (0.69 ± 0.02 seg), es decir, los mántidos monoculares tardan más en efectuar la conducta de balanceo. La prueba de " t " resultó significativa ($t = -6.51$; $P < 0.05$).

C) Frecuencia de Barrido.

En la figura 4.14 se presenta la relación del valor promedio de la frecuencia de barrido por ensayo en las dos condiciones de prueba. Se observa que el promedio de la frecuencia de barrido es muy parecido para ambos grupos de animales (binoculares = 4.08 ± 0.4 barridos; monoculares = 3.7 ± 0.3 barridos). La prueba de " t " mostró que estas diferencias no son significativas.

TABLA VIII
 Valores de Tiempo de Barrido de seis mántidos monoculares
 (M.A.,...,M.F) situados a 5 cm de un poste-objetivo. E=ensayos por
 mántido.

	M.A	M.B	M.C	M.D	M.E	M.F
E 1	0.9	0.6	0.6	0.8	1.3	0.8
	0.9	1.0	0.8	1.2	1.0	0.9
	0.8	1.1	1.1		1.2	0.6
	0.8		1.3		1.1	
	1.0		1.4		1.2	
			1.9			
E 2	0.8		1.3	0.5		0.8
	0.8	----	1.3	1.1	----	1.1
	1.2			1.5		1.2
				1.4		1.4
				0.9		1.0
			1.3			
E 3	0.6			0.9		
	0.6	----	-----	1.1	----	-----
				1.1		
E 4				1.0		
	----	----	-----	0.6		
				0.5	----	-----
				0.7		
E 5				0.6		
	----	----	-----	0.7	----	-----
				0.7		
				0.7		
E 6				0.4		
	----	----	-----	0.6	----	-----
				0.3		
				1.0		

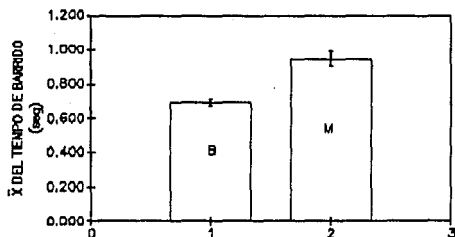


Figura 4.13. Comparación de los valores promedio del tiempo de barrido entre animales binoculares (B) y monoculares (M) probados a la distancia de 5 cm. El tiempo de barrido aumenta al bloquear la visión binocular.

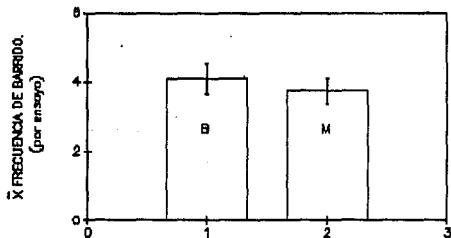


Figura 4.14. Comparación de los valores promedio de la frecuencia de barrido entre animales binoculares (B) y monoculares (M) probados a 5 cm de distancia. Se observa que la imposición de la condición monocular no produce cambios significativos.

D I S C U S I O N

En este trabajo se ha caracterizado la conducta de balanceo de la mantis religiosa Yersiniops sp, con el propósito de establecer el papel que juega en la estimación de la distancia a objetos inmóviles. En un estudio con la mantis religiosa Stagmomantis limbata Hanh (Lara y col, 1985) se ha sugerido que durante el movimiento de balanceo se lleva a cabo la estimación de la distancia a la que se encuentran los estímulos inmóviles, y que se utilizan pistas monoculares tales como el flujo óptico.

Los datos que obtuvimos proporcionan evidencia de la dependencia existente entre la conducta de balanceo y la distancia a la que se encuentra un objeto inmóvil, lo cual nos permite hacer interpretaciones acerca del tipo de procesamiento que puede estar efectuando el animal durante la estimación de la distancia.

Las primeras observaciones que se hicieron tienen que ver con la orientación del animal hacia el poste, previo al inicio del balanceo. La mayoría de las veces los mántidos dirigen la línea media de la cabeza hacia el poste, sin embargo, también se observaron casos en los que el animal se orientó hacia el poste sin dirigirse exactamente hacia él. Inclusive llegó a efectuar el(los) barrido(s) inicial(es) en esa misma posición. Esto concuerda con las evidencias encontradas en trabajos realizados con otros mántidos (Mittelstaed, 1957; Lea y Muller, 1977; Liske y Mohren, 1984), donde se registró un "deficit de fijación" entre el ángulo de la cabeza del animal y el ángulo del estímulo cuando el insecto fija el estímulo con un movimiento "sacádico" de la cabeza. Este "deficit de fijación" ocurre porque el gran tamaño de la fovea (respecto al ojo compuesto de este animal) le permite ubicarlo en esta región sin necesidad de dirigir la línea media de la cabeza hacia él.

Por otro lado, se observó que con el aumento de la distancia al poste-objetivo, el animal tiende a colocarse muy al frente de la plataforma, probablemente para ubicar mejor el poste-objetivo sobre sus ojos conforme este se va alejando. Franco (1985) reporta para la mantis Stagmomantis limbata H. que, además de estos cambios, también hay modificaciones en el ángulo que se forma entre la plataforma y el cuerpo del animal. Esto es, el mántido no sólo se

coloca en la posición apropiada sobre la plataforma para poder realizar la conducta de balanceo y, por lo tanto, el cálculo de la distancia a la que se encuentra el poste, sino que también acomoda el cuerpo en la forma adecuada para alcanzarlo al ejecutar un salto balístico (el ángulo formado entre su cuerpo y la plataforma de salto disminuye conforme aumenta la distancia al poste).

En lo que respecta a la posición del mántido cuando realiza la conducta de balanceo frente al poste, se encontró que la relación entre la posición del ojo del animal y la del poste no es tan rígida como se había planteado por Lara y col (1985), hasta que la cabeza quede colocada en un plano perpendicular a la dirección en la que se encuentra el poste. En el momento que el animal se prepara para saltar, se observó que efectúa un proceso de centrado de su línea media del cuerpo con respecto al poste, probablemente para mandar hacia él su centro de masa. En trabajos con estímulos en movimiento, particularmente con captura de presas (Mittelstaedt, 1957; Levin y Maldonado, 1970), también se ha observado que estos animales centran su cuerpo con respecto a la presa en el momento en que se encuentran listos para atacarla.

El movimiento de balanceo se efectúa con la cabeza del mántido en un plano perpendicular a la dirección a la que se encuentra el poste. Esto coincide con los datos obtenido por Collett (1978) para la langosta *Schistocerca gregaria* F donde se ha observado que este animal se balancea manteniendo la cabeza en la misma posición que el mántido. El movimiento de la cabeza de la mantis está coordinado con un movimiento complejo del resto del cuerpo en el que se observa que el mántido reacomoda constantemente la posición de su cuerpo a través del ajuste de la posición de sus patas.

Dado que el movimiento de balanceo se inicia y termina con velocidad cero, que la cabeza del insecto se mantiene con una orientación angular constante durante el movimiento, y que la amplitud de barrido aumenta significativamente con el aumento de la distancia, no hay duda de que se trata de un movimiento controlado. Esto implica que, como parte de este control, deben de existir señales que indiquen el inicio y la terminación de cada barrido.

Si el movimiento de balanceo es un movimiento controlado, podemos inferir que en el proceso de estimación de la distancia participa un sistema que detecta señales relacionadas con las

propiedades mecánicas del cuerpo de la mantis para el control de los movimientos corporales que producen el balanceo. A este sistema le hemos denominado **sistema mecánico**, el cual debe integrar señales propioceptivas a través de sensores tales como: a) los mecanorreceptores colocados a ambos lados del cuello del animal, los cuales juegan un papel importante en el control de la posición de la cabeza del mántido en relación a su tórax; y b) aquellos mecanorreceptores que se encuentran en las patas del insecto, que intervienen en el control del tono muscular, y por lo tanto, de la postura corporal.

Esta propuesta está apoyada por otros trabajos (Mittelstaedt, 1957; Liske, 1982; Liske y Mohren, 1984), en los que se demuestra, por ejemplo, que el grupo de mecanorreceptores del cuello forman una parte importante en el control del ataque certero de la mantis y del movimiento "sacádico" de la cabeza, a través de patrones específicos de actividad nerviosa que pueden ser correlacionados con la posición espacial de la cabeza, con respecto al tórax del animal.

Los mántidos inician el movimiento de balanceo una vez que se orientan hacia el objeto de prueba, esto sugiere que las señales visuales son primordiales en la iniciación de la conducta de balanceo. De esto se infiere que el **sistema visual** no solo se encarga del procesamiento de las imágenes obtenidas por la activación de fotorreceptores, sino que también genera las señales apropiadas para que el sistema que controla el movimiento de balanceo se active. Mittelstaedt (1957), también demostró que este tipo de señales inician el despliegue de la conducta de captura de presas.

En lo que se refiere a la generación de señales que indiquen la detención del movimiento de balanceo, debido a que registramos un aumento de la amplitud de barrido conforme aumenta la distancia a la que se encuentra el poste, y a que hay una gama de valores de amplitud de barrido obtenida previo a la ejecución del salto balístico y a las limitaciones mecánicas del insecto, consideramos que una de las señales para detener el movimiento de balanceo puede ser la misma información visual. Esto puede ocurrir en el caso en que el animal tenga la información suficiente para determinar la

distancia a la que se encuentra el poste-objetivo, por lo que se detiene y salta hasta él.

Si el insecto no puede estimar esta distancia, suponemos que otra de las señales que intervendrá en el cese del balanceo será aquella relacionada con las limitaciones mecánicas del cuerpo del mántido. Aunque la amplitud de barrido se incrementa con el aumento de la distancia a la que se colocó el poste de prueba, es razonable suponer que debido a restricciones de tipo físico, y particularmente mecánico, el mántido puede realizar barridos hasta una amplitud máxima, que no podrá rebasar por muy lejos que el poste se encuentre. De nuevo, los mecanorreceptores serán los sensores que indiquen el momento en que estos límites se alcancen, y en consecuencia, la señal adecuada para detener el movimiento.

Otro aspecto relevante de nuestro trabajo es la frecuencia de barrido por ensayo, para una distancia dada. A través del análisis de modelos matemáticos (Lara y col, 1985; Velázquez, 1991), se estableció que un barrido era suficiente para que el mántido determine la distancia a objetos inmóviles; no obstante experimentalmente se encontró que los animales realizan cuando menos dos barridos por ensayo. De esto inferimos que dos barridos debían ser suficientes para obtener la información necesaria en el cálculo de la distancia, y que cada uno de ellos debía de contribuir con información diferente y complementaria para este cálculo. Esto podría explicar la presencia de barridos de diferente amplitud realizados a una determinada distancia de salto.

Sin embargo, la prueba estadística que se aplicó entre las amplitudes de los barridos iniciales y finales mostró que las diferencias encontradas entre ellos no son significativas, lo cual se interpretó como que los distintos barridos realizados a una misma distancia contribuyen de manera similar en la estimación de la profundidad, a pesar de tener diferentes amplitudes. El insecto realiza como mínimo dos barridos debido a que, con los barridos posteriores se obtiene mayor exactitud en la estimación de la distancia al poste-objetivo, es decir, se disminuye la incertidumbre del cálculo. Esta propuesta se ve apoyada por Velázquez (1991), que propuso un modelo matemático con una serie de mecanismos que permiten integrar señales visuales y mecánicas

En lo que respecta a los parámetros que nos permiten definir el balanceo, se encontró que los resultados de amplitud y tiempo de barrido coinciden con los datos reportados en otros trabajos (Liske y Mohren, 1984; Lara y col, 1985) donde se registró un incremento en los valores de ambos parámetros cuando la distancia al poste aumenta. Por su parte, Velázquez (1991), encontró que la aceleración de los distintos barridos no tuvo diferencias estadísticas al variar la distancia al poste.

Por lo tanto, nuestros resultados muestran que: a) la amplitud y el tiempo de barrido de la conducta de balanceo son los parámetros que juegan un papel primordial en la determinación de la distancia a los estímulos inmóviles b) los cambios de valor que sufren ambos parámetros cuando se varía la distancia son índices de que en cada distancia de prueba se obtiene una cantidad de información diferente. De acuerdo a los resultados de aceleración encontrados por Velázquez (1991), sugerimos que para la aceleración de barrido existe una gama de valores con la cual el mántido realiza la conducta de balanceo, valores que deben estar predeterminados por las características mecánicas del insecto.

En cuanto a las pruebas monoculares, el comportamiento peculiar que los animales realizan antes de localizar el poste (los desplazamientos en torno a la plataforma, los movimientos de los apéndices protorácicos como si los mántidos observaran y pudieran llegar a objetos aparentemente más cercanos), así como el hecho de que tardan más tiempo en ejecutar el salto balístico apoya la idea de que los mántidos monoculares no están recibiendo información suficiente como para desenvolverse adecuadamente en su medio ambiente. Estos hechos pueden indicar que se está adecuando a las condiciones de monocularidad, sobre todo porque llega a ejecutar saltos exitosos.

La pérdida de la binocularidad afecta el sistema visual, aunque parcialmente ya que, después de la conducta "desorientada" los mántidos se balancean y saltan hacia el poste, es decir pueden estimar la distancia a los objetos inmóviles a través de pistas monoculares. Nuestra propuesta también se fundamenta en los resultados obtenidos por Lara y col. (1985) los cuales encuentran que la mantis monocular Stagmomantis limbata H. llega a efectuar el 50 % de los saltos con éxito.

que la mantis monocular Stagmomantis limbata H. llega a efectuar el 50 % de los saltos con éxito.

Otro aspecto importante de los datos de los animales monoculares son los parámetros del balanceo. De nuevo, se observa que los parámetros que cambian significativamente son los de amplitud y tiempo de barrido. Esto se puede interpretar como que, los barridos efectuados por animales monoculares son diferentes a aquellos realizados por mántidos binoculares porque contribuyen generando información diferente para el cálculo de una misma distancia de salto.

De estos resultados inferimos que, con la pérdida de la binocularidad se pierde información relevante en la estimación de la distancia a los estímulos inmóviles, y en consecuencia, se modifican los parámetros de balanceo con el fin de obtener la mayor exactitud en la información que el animal requiere para el cálculo de la distancia. Inclusive, consideramos que son índice de esto mismo el hecho de que los animales monoculares muestren "titubao" en el momento de prepararse a saltar, así como que disminuyan la frecuencia de salto. Esta propuesta también se ve apoyada por el trabajo de Lara y col (1985), donde se encuentra que los mántidos monoculares no saltan tanto al poste, como los binoculares.

Existen varios reportes de trabajos que se relacionan con la estimación de la distancia a estímulos móviles, por ejemplo captura de presas (Maldonado y Levin, 1967; Maldonado y col, 1970; Maldonado y Barrós-Pita, 1970; Maldonado y Rodríguez, 1972; Cloarec, 1986). A pesar de que se trata de estímulos móviles, es importante mencionar que estos trabajos coinciden en afirmar que los insectos monoculares disminuyen la frecuencia de captura y cometen más errores al atacar a la presa, que los binoculares. Esto mismo también se ha reportado para vertebrados (Ingle, 1976) donde además se observó que la rana monocular "titubea" en ejecutar los ataques. Estos trabajos evidencian que con la falta de binocularidad se pierde información importante en la estimación de la distancia hacia cualquier objeto.

Todo esto, nos permite proponer la existencia de participación conjunta de la información binocular y monocular, para la mejor estimación de la distancia, no sólo a los estímulos sin movimiento, sino también a aquellos que se mueven.

Otra fase importante de nuestro trabajo es analizar cuales podrian ser las pistas monoculares que participan en la determinación de la distancia durante la conducta de balanceo. Los datos obtenido en el presente trabajo no permiten asegurar que se trate de flujo óptico como se ha postulado en trabajos anteriores (Wallace, 1959; Lara y col, 1985). Por la relación que existe entre la distancia a la que se colocó el poste y los parámetros de amplitud y tiempo de barrido, podemos suponer la participación de una o varias de las tres pistas siguientes: 1) estereópsis simulada, 2) flujo óptico monocular o 3) desplazamiento angular mínimo (B_{\min}).

La estereópsis permite calcular la distancia de los objetos a través de la disparidad (o desplazamiento) de la proyección de la imagen del objeto sobre la retina de un ojo, con respecto a la proyección que se genera en el otro ojo. El cálculo de esta disparidad nos permite la estimación de la distancia del objeto. Durante el balanceo, los mántidos monoculares podrian obtener una medida de disparidad tomando como base dos imágenes formadas en tiempos diferentes, esto es, podrian estimar la distancia a la que se encuentra un objeto fijo a través de estereópsis simulada. Esto implicaría buscar en el sistema nervioso de estos animales mecanismos de memoria que permitirían guardar los datos de una imagen obtenida en una posición A, para después, correlacionarla con los datos de la otra imagen obtenida en una posición B.

La información de flujo óptico se genera cuando la imagen del estímulo se desplaza sobre la retina. La velocidad de desplazamiento proporciona la información tridimensional del medio ambiente. Lara y colaboradores (1985) diseñaron un modelo matemático en el que han sugerido que la pista de flujo óptico monocular es la que le proporciona al mántido, los datos necesarios para estimar la distancia a los objetos fijos. Para que el insecto pudiera conocer la velocidad a la que se mueve la proyección del estímulo en su retina es necesario contar en su sistema nervioso con un contador de tiempo y un contador de omatidias (desplazamiento retinal).

En cuanto a la B_{\min} , consideramos que la proyección de la imagen del poste sobre la retina del insecto debe desplazarse una distancia angular mínima como una restricción necesaria en el

cálculo de la distancia. Este desplazamiento debe causar excitación de un número mínimo de omatidias para que el animal pueda estimar la distancia a los objetos inmóviles. Esta propuesta implicaría que el insecto contara con un contador de omatidias.

Existen evidencias de que para que la langosta pudiera orientarse hacia un estímulo, se requería que al menos 50 omatidias fueran excitadas por el estímulo (Kien, 1975 citado en Velázquez, 1991). La evidencia de la existencia de un contador de omatidias, así como la relación que encontramos entre la amplitud de barrido y la distancia a la que se encuentra el poste, nos hace inclinarnos más hacia la propuesta de que el desplazamiento angular mínimo en la retinula del insecto, es el que proporciona los datos necesarios para que determine la distancia a los objetos fijos.

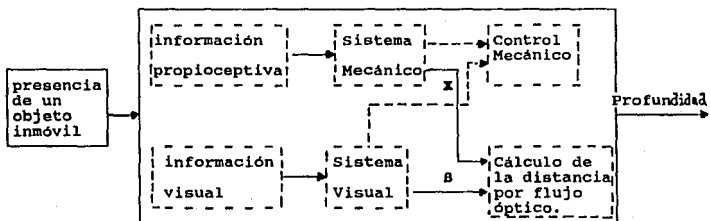


Fig. 5.1. Diagrama de bloques de la participación e interacción de los procesos que se llevan a cabo durante la conducta de balanceo. Las líneas que salen del Sistema Visual y del Sistema Mecánico indican la interacción que suponemos debe existir entre ambos sistemas, tanto para obtener un control preciso del movimiento de balanceo como para determinar la distancia a la que localizan los objetos fijos. Las líneas punteadas indican la transmisión de señales de control, mientras que las líneas continuas indican la transferencia de datos (tomado de Velázquez, 1991).

Como parte de este proyecto de investigación, y tomando en cuenta estos resultados así como los de Lara y col (1985), Velázquez (1991) diseñó un modelo matemático donde se estableció que el sistema visual y el sistema mecánico se relacionan para la determinación de la distancia. Propuso que la información procesada por ambos sistemas durante el balanceo, es suficiente para controlar el movimiento del cuerpo del mántido, así como para estimar la distancia a los objetos fijos (fig 5.1).

Además, por la relación que hay entre la amplitud de balanceo y la distancia a la que se colocó el estímulo, Velázquez sugiere en su modelo que el desplazamiento angular mínimo ($\theta_{\text{mínima}}$) de la imagen sobre la retina del mántido es el dato que permite el cálculo de la distancia, y no la velocidad del desplazamiento angular de la proyección de la imagen.

CONCLUSIONES

Las conclusiones que hemos derivado de la interpretación de los datos obtenidos en este trabajo son las siguientes:

a) La amplitud y el tiempo de barrido de la conducta de balanceo se relacionan directamente con la estimación de la distancia a la que se encuentran los estímulos inmóviles.

b) Los animales monoculares son capaces de estimar la distancia a los objetos fijos, sin embargo, la integración de pistas binoculares y monoculares mejoran la eficiencia, no solo en este proceso, sino también en la estimación de la distancia a los objetos en movimiento (Maldonado y Levin, 1967; Maldonado y col, 1970; Maldonado y Rodríguez, 1972; Ingle, 1976; Cloarec, 1986).

Tomando en cuenta las conclusiones anteriores, proponemos que en la presentación y control de la conducta de balanceo participan dos sistemas: el sistema visual que se encargará de procesar las señales que provienen de la activación de un grupo de fotorreceptores causada por la presencia de un objeto en el entorno inmediato, y el sistema mecanorreceptivo que detecta señales relacionadas con la postura del animal, necesarias para el control

del movimiento y la estabilidad corporal del mismo. El procesamiento de las señales que es efectuado por ambos sistemas sirve para controlar el movimiento de balanceo y, simultáneamente, para estimar la distancia a la que se encuentran los objetos fijos.

E T A P A S F U T U R A S

Consideramos que es necesario plantear nuevos experimentos desde otras perspectivas, que permitan evaluar las hipótesis que hemos propuesto durante el desarrollo de este trabajo.

Un aspecto interesante sería modificar las señales propioceptivas del cuello del mántido al inmovilizar, o cortar las placas de estos sensores en diferentes formas, y observar si se lleva a cabo la conducta de balanceo, y cómo es que ésta se efectúa. Inferimos que el animal realizaría este comportamiento sin un control adecuado de su cuerpo, y en consecuencia, tendría problemas con la estimación de la distancia.

Hemos encontrado que los parámetros de amplitud y tiempo de barrido de la conducta de balanceo aumentan con al incrementar la distancia a la que se encuentra el poste, pero no hemos definido con claridad como es la relación entre la frecuencia de barrido y la distancia. En este sentido, otra etapa de este trabajo es la realización de pruebas a distancias mayores de 15 cm y a distancias intermedias a las que probamos en este experimento, para averiguar si este parámetro continúa aumentando con el incremento de la distancia después de los 10 cm. Si esto es así, habría que plantear lo que esto implicaría para el animal.

Por otra parte, el diseño experimental que utilizamos para caracterizar la conducta de balanceo, sólo nos permite evaluar que el animal estima la distancia a través de esta conducta cuando salta y llega al poste. De esta forma, encontramos que los animales monoculares pueden estimar la distancia debido a que pueden realizar saltos exitosos. Sin embargo, las observaciones relacionadas con la manera en que estos animales monoculares llegaron al poste y el hecho de que algunas veces saltaron cayendo

al piso (por un lado del poste) nos sugieren que es necesario volver a diseñar el dispositivo experimental para poder evaluar el desempeño de estos animales en una situación donde se establezcan otros parámetros relacionados con los saltos exitosos. Además, que contemple la posibilidad de determinar si los saltos que llegan al piso, cercano al poste, se deban a otras causas y no a fallas en el cálculo de la distancia.

Así como estos aspectos, hay muchos otros todavía por abordar para el mejor entendimiento de los procesos internos que gobiernan el comportamiento, no solo de los mántidos, sino también de otros animales. Por último, queremos resaltar la necesidad de que los estudios en torno a la mantis se continúen con un enfoque interdisciplinario, para el mejor desarrollo de este tipo de investigaciones.

B I B L I O G R A F I A

- ARBIB M A (1987) Brains, Machines and Mathematics. Springer-verlage. U S A
- ARBIB M A (1981) Handbook of Physiology. Brooks V B ed. Maryland, U S A.
- ARBIB M A (1989) Visuomotor Coordination: Neural Models and Perceptual Robotics. In: EWERT P-J and ARBIB M A (eds) Visuomotor Coordination (Amphibians, Comparisons, Models, and Robots). Plenum Press, N Y: 121-169.
- BARROS-PITA J C y MALDONADO H (1970) A Fovea in the Praying Mantis Eye. II. Some Morphological Characteristics. Z vergl Physiol 67: 79-92.
- BURSELL E (1974). Introducción a la Fisiología de los Insectos. Alhambra. España: 149-151,157-168.
- BORROR D y WHITE R (1970) A field guide to the insects. Houghton Mifflin Co. Boston.
- CERVANTES-PEREZ F (1989) Schema Theory as a Common Language to Study Sensorimotor Coordination. In: EWERT J-P and ARBIB M A (eds) Visuomotor Coordination (Amphibians, Comparisons, Models, and Robots). Plenum Press, N Y: 421-448.
- COLLETT T S (1978) Peering: a locust behavior for obtaining parallax information. J exp Biol 76: 237-241.
- COLLETT T S (1987) Binocular depth vision in arthropods. TINS 10 (1):1-2.
- COLLETT T S y HARKNESS L I K (1982) Analysis of Visual Behavior. In: INGLE D, GOODALE M A y MANSFIELD R J (eds). MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- CLOAREC A (1986) Distance and size discrimination in a water stick insect, Ranatra linearis (heteroptera). J exp Biol 120: 59-77.
- DALY V H, DOYEN T J and EHRLICH R P (1978) Introduction to Insect Biology and Diversity. McGraw-Hill. Tokio, Japón
- ERIKSSON E S (1980) Movement Parallax and Distance Perception in the Grasshopper (Phaulacridium vittatum (Sjöstedt)) J exp Biol 86: 337-340.

- FRANCO A A (1985) Modelos Matemáticos y Diseño Experimental para el Estudio de la Percepción de la Distancia y la Ontogenia del Salto Balístico en la Mantis Religiosa Stagmomantis limbata Hahn. Tesis Licenciatura, Fac Ciencias, U.N.A.M.
- FRANCO A A (1990) Estudio teórico de la Conducta de "Busqueda de Refugio" o "Chentlitaxia" de la mantis religiosa Stagmomantis limbata Hahn. Tesis de Maestría en Investigación Biomédica Básica. UACPyF del CCH, U N A M.
- FRANCO A A y CERVANTES-PEREZ F (1990) Análisis Teórico-experimental de la coordinación visuomotora en la mantis religiosa. Ciencia 41: 249-264.
- HORRIDGE A G (1977a) Insects which turn and look. Endeavour 1(1): 7-17.
- HORRIDGE A G (1977b) The Compound Eye of Insects. Sci Am 237: 82-94.
- INGLE D (1976) Behavioral Correlates of Central Visual Function in Anurans. In: LLINAS R y PRECHT W (eds) Frog Neurobiology. Springer-Verlag.
- JOHANSEN R (1981) Visión de los Insectos. Geo Universal 12(4): 427 447.
- LAND F M (1978) Animal Eyes with Mirror Optics. Sci. Am. 239 (6):56-67.
- LARA R, FRANCO A, SALAS E, y ALCANTARA V (1984) Coordinación Visuomotora en la Mantis Religiosa. Rev Mex Ing Biom 5 (1): 91-111.
- LARA R, FRANCO A, SANDOVAL M E y GUERRA C (1985) Monocular depth perception in the praying mantis. En: Estudios Teóricos del Cerebro y de la Coordinación Visuomotora en Anfibios e Insectos. Recopilación de los Trabajos del Dr Rolando Lara. Instituto de Fisiología Celular. U N A M (2): 1-11.
- LEA J Y y MULLER C G (1977) Saccadic head movements in mantids. J comp Physiol 114: 115-128.
- LEVIN L y MALDONADO H (1970) A Fovea in the Praying Mantis Eye. III. The Centring of the Prey. Z vergl Physiol 67: 93-101.
- LISKE E (1982) Proprioceptive control of Head Position and Head Movement in the Praying Mantis. Naturwissenschaften 69: 452-453.

- LISKE E y MOHREN W (1984). Saccadic head movements of the praying mantis, with particular reference to visual and proprioceptive information. *Physiol Entomol* 9: 29-38.
- MALDONADO H (1970) The Deimatic Reaction in the Praying Mantis Stagmatoptera biocellata. *Z vergl Physiol* 68: 60-71.
- MALDONADO H y BARROS-PITA J C (1970). A Fovea in The Praying Mantis Eye. I. Estimation of the catching distance. *Z vergl Physiol* 67: 58-78.
- MALDONADO H, BENKO M y ISERN M (1970) Study of the Role of the Binocular Vision in Mantids to Estimate Long Distances, Using the Deimatic Reaction as Experimental Situation. *Z vergl Physiol* 68: 72-83.
- MALDONADO H y LEVIN L (1967) Distance estimation and the monocular cleaning reflex in the praying mantis. *Z vergl Physiol* 56: 258-267.
- MALDONADO H and RODRIGUEZ E (1972) Depth Perception in the Praying Mantis. *Physiol Behav* (8) 4: 751-759.
- MALDONADO H, RODRIGUEZ E y BALDERRAMA N (1974) How Mantids Gain Insight into the New Maximum Catching Distance after Each Ecdysis. *J Insect Physiol* 20: 591-603.
- MICHELLI A (1980) La Mantis Religiosa. *Geo* 2 (5): 492-509.
- MITTELSTAEDT H (1957) Prey capture in mantids. In: Scheer B T (ed) *Recent Advances in Invertebrate Physiology*. University of Oregon: 51-71.
- MITTELSTAEDT H (1962) Control System in Orientation in Insects. *Ann Rev Entomol* 7: 177-198.
- RICHARDS O W y DAVIS R G (1984) *Tratado de Entomología Imms. Clasificación y Biología*. vol 2. Ed Omega. España.
- RILLING S, MITTELSTAEDT H y ROEDER K D (1959) Prey recognition in the praying mantis. *Behaviour* 14: 164-184.
- ROEDER K D (1967) The insect brain. In: Roeder K D (ed) *Nerve Cells and Insect Behavior*. Harvard University. Press Cambridge: 197-218.
- ROSS H H (1973) *Introducción a la Entomología General y Aplicada*. 3o. Ed Omega. España.
- ROSSEL S (1983) Binocular stereopsis in an insect. *Nature* 302: 822-823.

- ROSSEL S (1986) Binocular Spatial Localization in the Praying Mantis. *J exp Biol* 120: 265-281.
- SOBEL E C (1990) Depth Perception by Motion Parallax and Paradoxical Parallax in the Locust. *Naturwissenschaften* 77(1): 241-243.
- VAZQUEZ L y VILLALOBOS A (1977) Artrópoda. Parte 1. *Fac Ciencias e Instituto de Biología, U N A M. México*: 27-32.
- VARELA F (1974) *Los Ojos de los Insectos*. Alhambra. España: 12-20.
- VELAZQUEZ S A (1991) Estudio Teórico de los Sistemas de Control y Procesamiento de la Información para la Estimación de la Profundidad de los Objetos Fijos en la Mantis Religiosa. Tesis de Maestría en Investigación Biomédica Básica, UACPyP del CCH, UNAM.
- WIGGLESWORTH V B (1974) La Visión de los Insectos. en: *La Vida de los Insectos*. Ed Destino. España.
- WALLACE G K (1959) Visual scanning in the desert locust, Schistocerca gregaria (Forsk). *J exp Biol* 36: 512-525.
- YAGER D D y MAY L M (1990). Ultrasound-triggered, Flight-gated Evasive Maneuvers in the Praying Mantis Parasphendale agrionina. II. Tethered Flight. *J exp Biol* 152: 41-58.