

0946

FACULTAD DE INGENIERIA
DIVISION DE ESTUDIOS SUPERIORES
SECCION DE ELECTRONICA Y CONTROL

TESIS QUE PRESENTA
FRANCISCO CERVANTES PEREZ
para obtener el grado de
MAESTRO EN INGENIERIA (ELECTRONICA)

CREDITOS ASIGNADOS A LA TESIS 8

JURADO:

- DR. ROLANDO LARA Y ZAVALA
- DR. ANDRES BUZO DE LA PEÑA
- DR. RICARDO TAPIA IBARGUENGOITIA
- M. EN C. MIGUEL LINDIG BOSS
- DR. HORACIO MARTINEZ CARRANZA

[Handwritten signatures and initials for the jury members]

COORDINADOR DE LA SECCION
M. EN C. CAUPOLECAN MUÑOZ GAMBOA *[Signature]*

SECRETARIO ACADEMICO
M. EN I. SERGIO TIRADO L. *[Signature]*

C.U., México, D.F. a 7 de Septiembre de 1981



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

' MODELO BIDIMENSIONAL DE LAS INTERACCIONES ENTRE RETINA,
TECTUM Y PRETECTUM PARA EL RECONOCIMIENTO DE PRESA-PREDADOR EN AMFIBIOS '

I N D I C E

CAPITULO		PAGINA
	INTRODUCCION	1
I	BASES ANATOMICAS, FISIOLÓGICAS Y CONDUCTUALES DEL SISTEMA VISUAL DE LOS ANFIBIOS	9
	Campo Visual	11
	Retina	13
	Tectum	19
	Diencéfalo	28
	Estudios Conductuales	29
	Discusión	34
II	LA RETINA DE ANFIBIOS COMO CAJA NEGRA	37
	Bases Fisiológicas	37
	Modelo de la Retina	39
	Simulación en la computadora	42
III	MODELO DE RED NEURONAL DE INTERACCION RETINA- -TECTUM-PRETECTUM EN EL PROCESAMIENTO DE IN-- FORMACION VISUAL DE ANFIBIOS	50
	Modelo Bidimensional del Tectum	55
	Modelo Bidimensional del Pretectum	67
	Simulación en la Computadora	67
	Respuesta de las Células Tectales sin Pretectum	70

CAPITULO	PAGINA
Modelo de la Interacción Retina-Tectum- -Pretectum en la Discriminación de Pre- dador-Presa	70
Invariancia a la Dirección de Movimien- to en el Reconocimiento Predador-Presa	76
DISCUSION GENERAL	86
BIBLIOGRAFIA	88
APENDICE A Descripción Matemática del Modelo General de la relación Retina-Tectum-Pretectum	91
APENDICE B Listado del Programa que Simula la Retina	99
APENDICE C Listado del Programa que Simula la Relación Retina-Tectum-Pretectum	106

I N T R O D U C C I O N

Este trabajo forma parte de los estudios en Cibernética que se han venido desarrollando en el Centro de Investigación en Fisiología Celular de la UNAM, cuyo interés en el estudio del cerebro estriba en la posibilidad de entender los mecanismos por los cuales el sistema nervioso de animales, incluyendo el hombre, procesa la información proveniente tanto del mundo externo como de su propio estado interno para producir una respuesta conductual adecuada. Este procesamiento de información incluye la representación interna de las propiedades espacio-temporales, tanto del medio externo como del cuerpo del animal, que le permitan luchar por su supervivencia. Asimismo, el estudio del procesamiento de información en el sistema nervioso de varios animales puede darnos idea de las similitudes y diferencias de los mecanismos neuronales que regulan ciertas funciones entre otros animales y los seres humanos. De esta manera podremos atacar, problemas, que hasta ahora sólo han sido tratados por las ciencias filosóficas, y se podrán dilucidar desde un punto de vista teórico-experimental. Debido al estado actual del conocimiento del cerebro, este último punto sólo puede ser tratado en forma especulativa; pero estos primeros intentos hacia el entendimiento de los mecanismos neuronales que controlan la conducta humana constituirán las bases para una investigación futura más refinada.

Desde los primeros estudios del sistema nervioso de Ramón y Cajal en 1902, cuando descubrió que el sistema nervioso estaba constituido por unidades funcionales denominadas neuronas, la mayoría de la investigación experimental y teórica en el campo se ha dirigido al estudio

de la neurona y la sinapsis (sus mecanismos para comunicarse con otras neuronas, sus propiedades bioquímicas, sus mecanismos iónicos, etc.). Sin embargo, estudios de la interacción entre grandes grupos de neuronas no han sido propiamente estudiadas y todavía no conocemos como el sistema nervioso codifica, procesa, almacena y recupera la información proveniente del organismo mismo o del medio ambiente externo. Esta limitación surge como resultado de dos factores principalmente: primero, limitaciones técnicas para registrar múltiples neuronas al mismo tiempo dentro de una región y en diferentes regiones del cerebro; y segundo, - posiblemente el más importante, la falta de hipótesis teóricas que pudieran ayudar a los experimentalistas para buscar los tipos de procesamiento de información que debería tener un sistema para producir una conducta específica del animal. En la actualidad la investigación experimental que intenta atacar estos problemas se ha dirigido ha encontrar preparaciones biológicas con sistemas nerviosos simples que permiten el estudio del procesamiento de información en el sistema nervioso para una conducta determinada. De esta manera ha sido posible estudiar circuitos neuronales involucrados en algunas respuestas conductuales en invertebrados y como estas se modifican por medio de la experiencia.

Las limitaciones de este tipo de preparaciones biológicas radican en que el procesamiento complejo de información de los vertebrados no puede ser estudiado por estas preparaciones, o sea, sólo un número limitado de los resultados obtenidos en los invertebrados puede ser directamente aplicado a vertebrados. Por esta razón existe la tendencia de elegir modelos biológicos no tan complejos como los vertebrados superiores, pero al mismo tiempo no tan simples como los invertebrados, donde

el proceso de información más complejo pueda ser estudiado. Una de las preparaciones más populares que presenta la posibilidad de estudiar mecanismos neuronales de conducta simple y compleja es el anfibio. Estos animales han sido estudiados desde diferentes puntos de vista: anatómica, fisiológica, conductual y teóricamente. Los estudios anatómicos y fisiológicos incluyen el desarrollo de proyecciones retinales hacia diferentes centros mesenfálicos y diencefálicos, procesamiento de información en la retina, la anatomía y fisiología del tectum, el cerebelo, el tálamo, el cerebro anterior, la médula espinal, el posible papel que juegan el tectum, tálamo y cerebro anterior en la conducta de orientación y huida como respuesta a estímulos visuales, etc. Dentro de los estudios conductuales están la percepción de profundidad, tamaño, conducta y motivación, habituación, planeación, etc. Desde un punto de vista teórico ha sido modelado el procesamiento de información de las células de la retina, el papel del tectum en la selección de presas y el papel de la interacción entre el tectum y pretectum en el reconocimiento de presa-predador. Todos estos estudios pueden llevar al esclarecimiento de los mecanismos neuronales involucrados en el control de varias conductas en anfibios y al mismo tiempo para encontrar principios generales del procesamiento de información en el sistema nervioso. Para lograr estas metas es necesario que los modelos teóricos integren los resultados anatómicos, fisiológicos y conductuales en una teoría congruente que pueda ser probada experimentalmente. Las pruebas experimentales, a su vez, mostrarán nuevos hechos que servirán para completar el modelo o, en caso de que los experimentos muestren que está equivocado, para su reestructuración.

Este trabajo forma parte de un proyecto general que se está desa -

rrolando en el Departamento de Neurociencias del Centro de Investigaciones en Fisiología Celular de la UNAM, el cual consiste en proponer un modelo neuronal del sistema visuomotor de anfibios, mediante el cual puedan estudiarse los mecanismos neuronales que realizan el procesamiento de información para producir respuestas conductuales tales como, reconocimiento de presa-predador, selección de presas, conducta y motivación, reflejo de huida y respuesta a diferentes tipos de estímulos.

En la Fig. 1 podemos ver el diagrama de bloques de la estructura que tendrá el modelo neuronal del sistema visuomotor de anfibios, como puede observarse, el modelo constará de varias etapas: la percepción de estímulos visuales por medio de los receptores de la retina, el procesamiento retinal de información a través de una red neuronal formada por células amacrinas, bipolares, horizontales y finalmente las ganglionares, después la información procesada por la retina pasa al tectum y al pretectum donde es procesada y el efecto del procesamiento del tectum y del pretectum y de la interacción entre ellos y el cerebro anterior da como resultado el reconocimiento de presa-predador, selección de presas, motivación, reflejo de huida, etc., finalmente la salida del tectum y pretectum es enviada a los centros coordinadores de la actividad motora, como por ejemplo, la formación reticular, para producir la respuesta motora adecuada, ya sea para la captura de la presa o la huida de un predador.

El modelo completo del sistema visuomotor de anfibios será simulado en un microcomputador Cromenco sistema tres, con lo cual el modelo constará de tres partes fundamentalmente: el Modelo Electrónico de los receptores de la retina que intervienen en el procesamiento de los experimentos mencionados, denominado como Módulo de Adquisición de Datos en

la Fig. 1; el Modelo de red Neuronal desde las células de la retina hasta las neuronas motoras que transmitirán la información a los músculos para producir la respuesta motora adecuada, cada neurona será modelada matemáticamente por medio de ecuaciones diferenciales, las cuales integrarán la información anatómica y fisiológica mencionada anteriormente, esta parte será realizada por el mismo microcomputador que contendrá la programación correspondiente al modelo de red neuronal propuesto, finalmente el resultado de este procesamiento se enviará a un modelo electrónico de la actividad motora ya sea por medio de un robot o simplemente mostrando gráficamente la conducta del animal, esta parte se indica en la Fig. 1 como Módulo de Salida de Datos, mediante el cual podremos observar el resultado de la respuesta producida por el estímulo visual presentado.

Este trabajo es el reporte de mi participación en el proyecto mencionado y consiste en el desarrollo del modelo bidimensional de la red neuronal del tectum y pretectum, tomando como base el modelo unidimensional así como el modelo de una columna tectal propuestos por Lara y Arbib (19). En este trabajo, proponemos un modelo del papel que juegan el tectum y pretectum en el reconocimiento de presa-predador, reflejo de orientación independiente de la dirección de estímulo, selección de presas, conducta y motivación en anfibios, etc.

El modelo se basa en estudios anatómicos, fisiológicos y conductuales en anfibios, y su propósito es integrar los resultados experimentales sobre este campo en un sólo modelo que proporcione hipótesis específicas para el procesamiento de información en el sistema nervioso, requerido para generar una respuesta dada. Estas hipótesis deberán ser probadas experimentalmente, con cuyos resultados podremos mejorar el modelo, en caso de que este equivocado reestructurarlo.

M I C R O C O M P U T A D O R

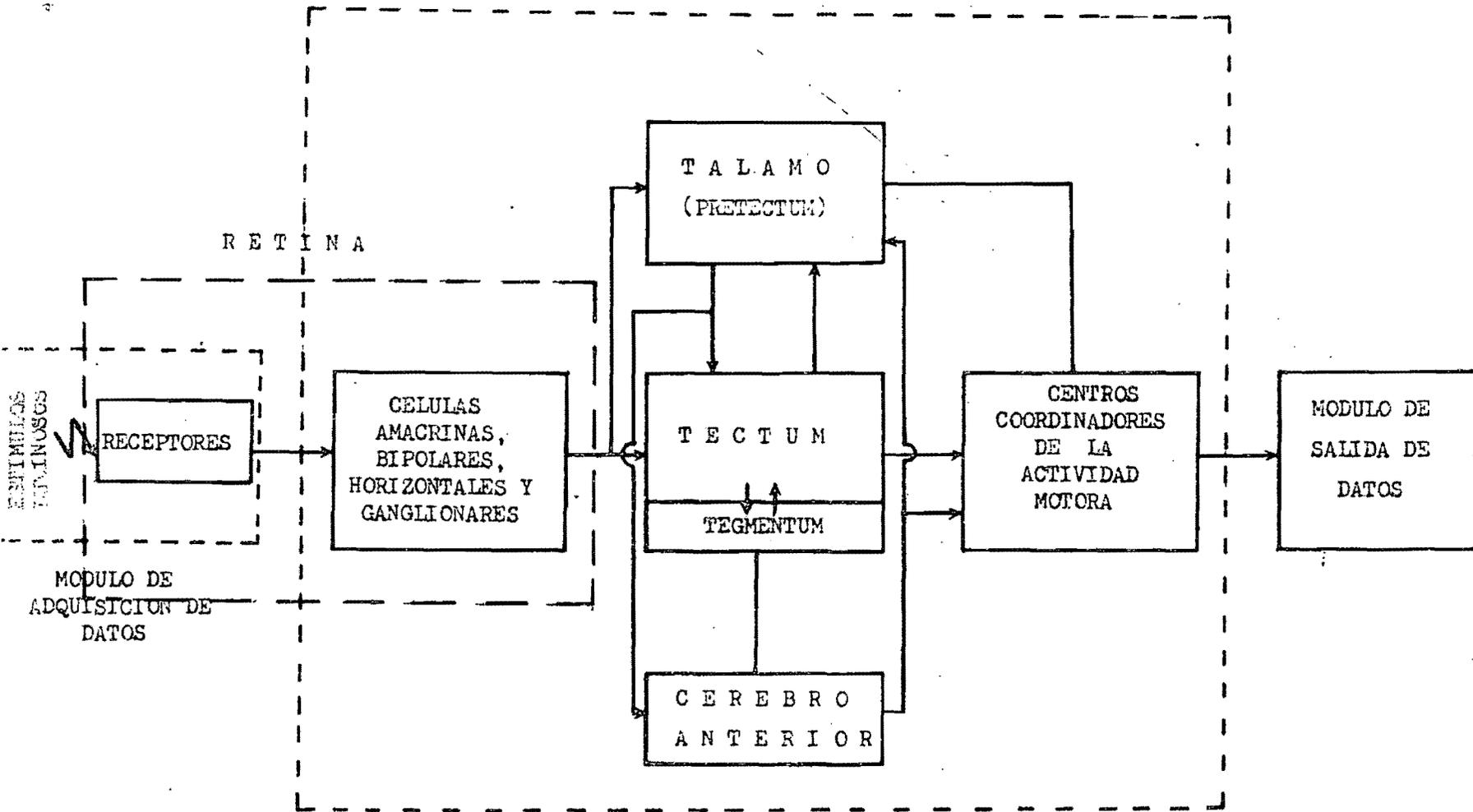


FIG. 1.- DIAGRAMA DE BLOQUES DEL MODELO GENERAL DEL SISTEMA VISUOMOTOR DE ANFIBIOS.

En el primer capítulo revisamos brevemente los más importantes hechos experimentales conocidos del sistema visual de anfibios, algunos de los cuales son considerados en el presente modelo, mientras que otros son dados como una base general requerida para el entendimiento del modelo así como para dar idea del tipo de procesamiento de información que realizan los anfibios para controlar su conducta. Esta información será útil en el desarrollo futuro del presente modelo.

Debido a que para la simulación del modelo bidimensional de la interacción tectum-pretectum es necesario proporcionarle como entrada los patrones de respuesta de las neuronas ganglionares tipo 2, 3 y 4, en el capítulo II generamos un modelo de la retina como caja negra donde se genera el patrón de respuesta de dichas ganglionares a estímulos específicos como rectángulos y cuadrados de diferentes dimensiones y moviéndose en varias direcciones del campo visual simulado con diferentes velocidades. Con esto podremos simular los fenómenos conductuales mencionados anteriormente.

En el capítulo III proponemos el Modelo de Red Neuronal del Tectum bidimensional basándonos, como se mencionó, en el modelo neuronal de la columna tectal y del modelo unidimensional propuestos por Lara y Arbib (18). También describimos los experimentos realizados y los resultados obtenidos. En el capítulo IV proponemos el modelo bidimensional del Pretectum y de la interacción Retina-Tectum-Pretectum en el proceso miento de información para el reconocimiento de presa-predador, la selección de presas, conducta y motivación, etc.

Finalmente, terminamos el reporte de este trabajo haciendo una discusión general y un recuento de las hipótesis que podemos proponer en base a los resultados obtenidos en las simulaciones, que fueron realiza

das en el micropomputador Cromenco sistema tres del laboratorio de Bio-
ingeniería del CIFIC de la UNAM. Dichas hipótesis deberán ser comproba
das experimentalmente.

C A P I T U L O I

BASES ANATOMICAS, FISIOLÓGICAS Y CONDUCTUALES DEL SISTEMA VISUAL DE LOS ANFIBIOS

El ojo de los anfibios ha desarrollado algunas peculiaridades con respecto al ojo de los vertebrados mamíferos. El tamaño de los ojos - en estos animales y su sistema visual en el cerebro con relación a las partes restantes del mismo es considerable. De estas simples características podemos concluir que los ojos y la conducta guiada visualmente juegan un papel importante en la vida de estos animales. En la Fig. 2 observamos los diagramas de un ojo de rana esculenta y de un ojo humano. El radio de la superficie externa de la cornea del ojo de la rana es de 4-5 mm en la región de la pupila, el lente es relativamente grande, sin embargo, la distancia entre la cornea y la retina es pequeña en relación al grosor de la retina. La calidad de la media ocular del ojo de la rana es baja en comparación con la del ojo humano (Fig. 3); - consecuentemente para estímulos pequeños (2.15 grados) el contraste de la imagen del estímulo depende no sólo del contraste físico de la imagen sino también del tamaño del objeto (14). La función del lente - del ojo de los anfibios, así como el de los humanos, consiste en afocar la imagen en la retina.

En la parte restante de este capítulo revisaremos brevemente algunos de los aspectos más importantes de los estudios anatómicos, fisiológicos y conductuales desarrollados sobre el sistema visuomotor de anfibios, limitándose a las partes que compondrán el modelo propuesto en -

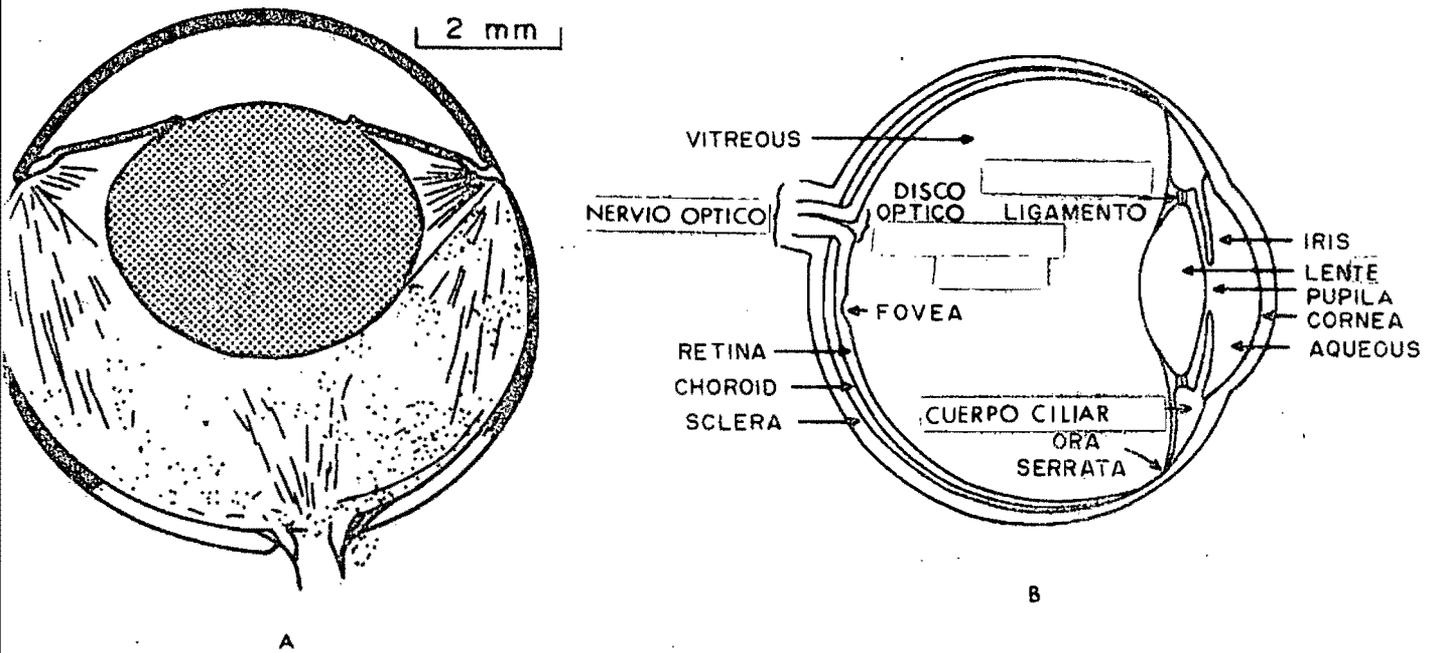


Fig. 2.- (A) Ojo de rana; (B) ojo humano.

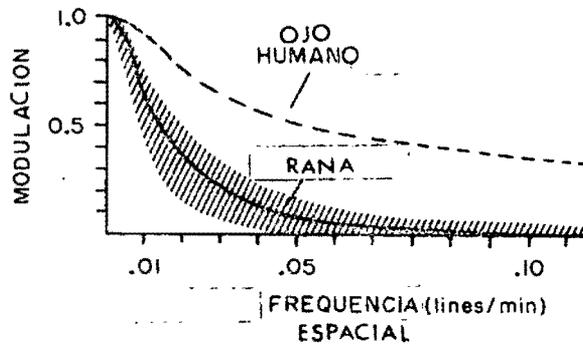


Fig. 3.- Función de transferencia de la modulación del ojo de la rana (líneas sólidas) y del ojo humano (línea discontinua) (Krueger y Moser, 1972).

capítulos posteriores, esto es, la retina, el tectum y el pretectum, - así como a la información de otros centros, que aunque no serán utiliza- dos en el presente modelo, sirven como base para un mejor entendimiento del mismo, además de que deberán ser considerados en desarrollos futu- ros del modelo.

EL CAMPO VISUAL.

Primero, definiremos como campo visual al espacio en que el animal es capaz de percibir estímulos visuales. Schneider (1954) y Fite (11), usando métodos ópticos viendo la imagen proyectada a la entrada de la - pupila del ojo, encontraron campos visuales monoculares y binoculares - de anfibios de diferentes especies. Gaze et. al. (13) usaron técni- cas electrofisiológicas para medir las dimensiones del campo visual mo- nocular en vertebrados; el campo visual en algunas especies de la rana, alcanza cerca de los 360 grados de ángulo visual (Fig. 4). El gran - tamaño del campo visual es debido a la posición periscópica de los ojos y al gran ángulo de divergencia entre los ejes visuales de los dos - ojos. Estudios de mapeo perimétrico han mostrado que las ranas tipo - anurans tienen un gran campo visual binocular, el cual en ranas puede - extenderse de 40 a 55 grados abajo del meridiano horizontal y hacia - arriba hasta incluir un área de 160 a 170 grados directamente sobre la - cabeza.

Los anfibios no presentan movimientos oculares para la percepción - de los objetos por eso existe una relación relativamente invariante - entre la localización retinal y la porción del campo visual. Cambios-

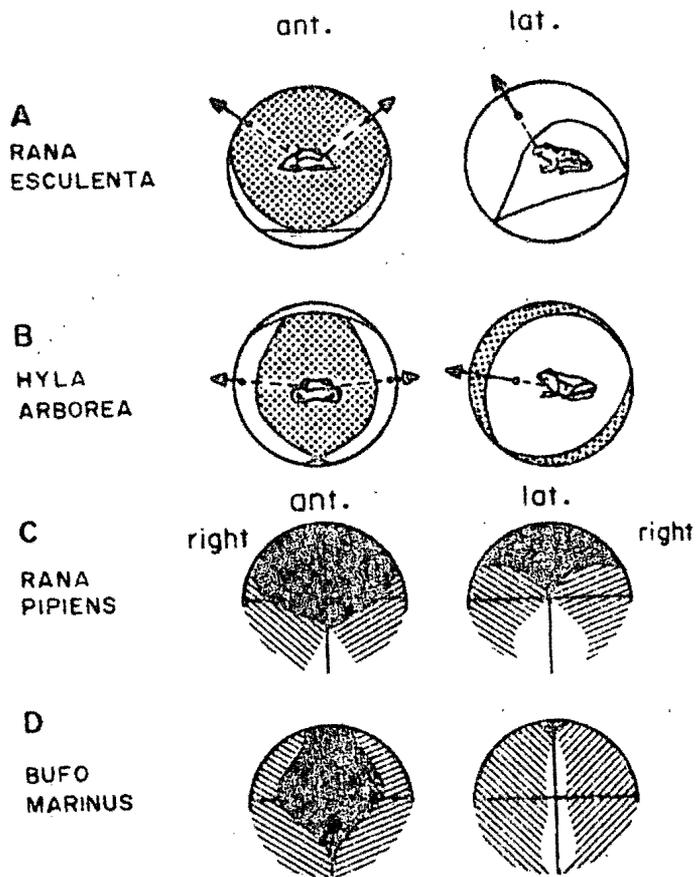


Fig. 4.- (A) y (B) Campos visuales monocular (en blanco) y binocular (punteado) de varios tipos de ranas (11).

mayores en la fijación ocurren solamente como resultado de cambios en la orientación del cuerpo entero en relación al estímulo visual, ya que, movimientos discretos de cabeza son también relativamente poco frecuentes en ranas. Por esos hechos parece que la localización retinal del estímulo puede llevar información específica de la localización espacial del objeto físico en relación a los ejes del cuerpo.

LA RETINA.

La retina recibe los estímulos luminosos a través de sus fotoreceptores y sus fibras eferentes están constituidas por diferentes tipos de células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico. Existe una organización interna muy compleja de células retinales, formada principalmente por células bipolares, amacrinas, horizontales y ganglionares (Fig. 5). Shepherd (25) y Werblin y Dowling (4,5) hacen una descripción detallada de la anatomía y fisiología de las interneuronas de la retina, pero debido a que en el presente trabajo nos referimos a la retina como caja negra, solamente revisaremos en detalle las propiedades de las células ganglionares.

Hartline (17) definió tres tipos de células ganglionares: neuronas tipo ON, tipo OFF y tipo ON-OFF. Este autor definió el campo receptivo de una célula ganglionar como la región de la retina que al ser estimulada da una respuesta en dicha neurona. Posteriormente, Maturana et. al. (22) definieron cuatro tipos de células ganglionares: detectoras de bordes fijos, de bordes convexos, de cambios de contraste y de oscurecimiento. Una clasificación más reciente ha sido propuesta por

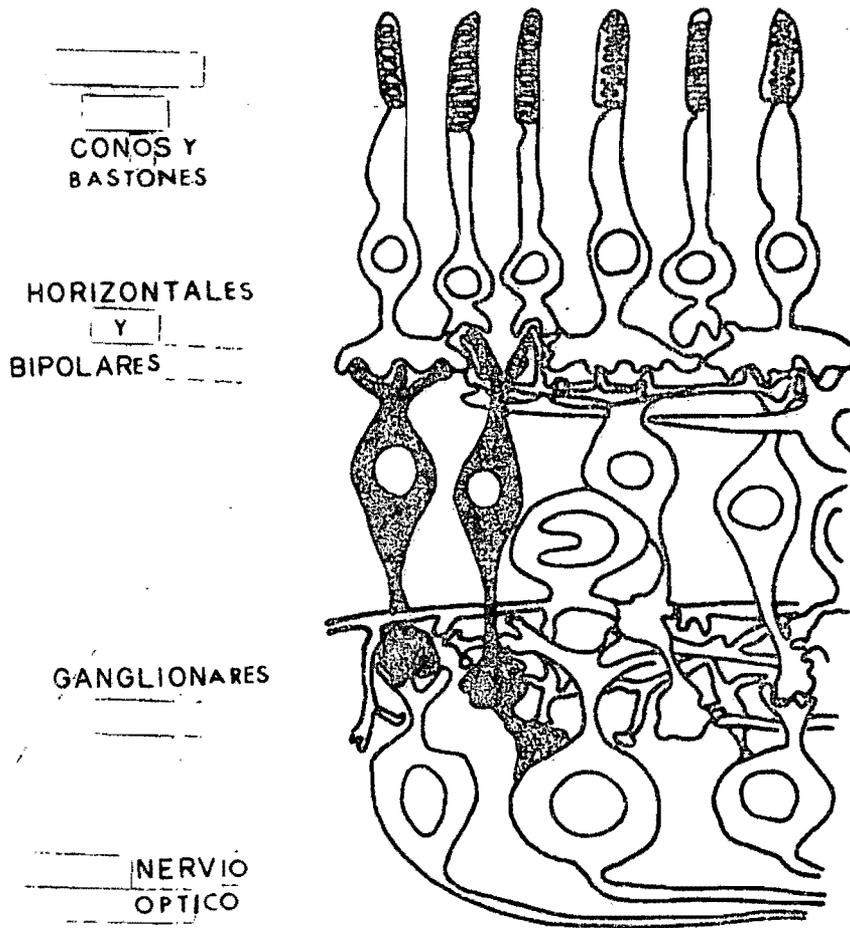


Fig. 5.- Anatomía de las células retinales (25-).

Grüsser y Grüsser-Cornehls (14), en la cual se han definido seis tipos de células ganglionares:

- 1.- Neuronas tipo 0 (neuronas tipo ON). Estas células tienen un campo receptivo excitatorio (CRE) de aproximadamente 0.4-1 mm (15 grados en la retina). Pequeños estímulos de luz proyectados al CRE producen una respuesta retardada seguida por un incremento más o menos pronunciado en la frecuencia de respuesta neuronal. El estímulo de luz roja proyectado al CRE produce una fuerte activación transitoria, mientras la luz azul lleva a una respuesta sostenida que puede durar hasta dos minutos. Los axones de las neuronas clase 0 proyectan hacia el diencefalo (Neurotil del cuerpo geniculado lateral y al núcleo de Bellonci), pero no al tectum. Esto sugiere que la información del color de los estímulos visuales puede ser procesada por las estructuras diencefálicas. La respuesta de estas neuronas dependen de la velocidad, tamaño e intensidad del estímulo que se mueve a través del CRE.
- 2.- Neuronas tipo 1. Estas neuronas son los detectores de bordes fijos de Maturana et. al. (22). Las neuronas de ésta clase no muestran respuesta alguna a la iluminación difusa o al oscurecimiento de todo el campo receptivo. Su CRE es frecuentemente ovalado y se extiende de 1.5 a aproximadamente 4 grados. Un campo receptivo inhibitorio (CRI) rodea al CRE. Este tipo de células se proyecta hacia el tectum contralateral en ranas donde sus terminales axónicas llegan a las dendritas de las células tectales dentro de la capa más superficial; estas fibras no proyectan al tectum en sapos (10).

3.- Neuronas tipo 2. Son los detectores de bordes convexos de Maturana et. al. (22). El CRE de estas células es de 2.5-5 grados de diámetro, frecuentemente es ovalado o de forma irregular rodeado de un gran CRI, cuyo diámetro se extiende, dependiendo del tipo de estímulo, desde 20 hasta 45 grados. En la mayoría de estas neuronas la respuesta a estímulos que se mueven del CRI hacia el centro del CRE es más fuerte que el movimiento centrífugo del centro del CRE hacia el CRI. La máxima sensibilidad está en el centro del CRE. La inhibición producida por estímulos moviéndose a través del CRI es muy fuerte, más que en las células tipo 1. Esta fuerte inhibición explica el porque la respuesta a bordes grandes moviéndose simultáneamente a través del CRE y CRI es muy baja o completamente nula. En estas células la forma del estímulo en relación a su movimiento puede influir en su respuesta neuronal, ya que, cuando el estímulo se mueve simultáneamente en CRE y CRI en sentido perpendicular a la dirección del movimiento, la respuesta neuronal está mucho más inhibida que si el objeto se alarga en el sentido del movimiento. (Fig. 6) (10). Las neuronas clase 2 se proyectan hacia el tectum contralateral.

4.- Neuronas tipo 3. Estas neuronas son las neuronas tipo ON-OFF de Hartline (15) y Barlow (1,2), también fueron llamadas detectores de cambio de contraste por Maturana et. al. (22). Su CRE se extiende de 6 a 10 grados y tiene en mayoría de los casos una forma ovalada regular, esta rodeada por un CRI de 12 a 20 grados de diámetro. El tamaño pero no la forma de los estímulos en movimiento influye en la respuesta neuronal cuando el -

estímulo es más pequeño que el campo receptivo. La respuesta de las neuronas ganglionares tipo 3 a diferentes objetos se muestra en la Fig. 6. En esta figura se puede observar que la respuesta neuronal es más intensa cuando el objeto se alarga perpendicularmente a la dirección del movimiento cuando las dimensiones del objeto son menores que el CRE; pero cuando el objeto alcanza al CRI, se produce una inhibición, pero que es más débil que en el caso de las células tipo 2. Estas células presentan propiedades de adaptación lenta, por lo que, estas células en combinación con las células tipo 0 y 1 podrían sensor el mundo estático. Los axones de las neuronas tipo 3 probablemente terminan en todas las partes centrales del sistema visual en el cerebro de anfibios.

- 5.- Neuronas tipo 4. Estas son las neuronas tipo OFF de Hartline y Grant (16) que Lettvin et. al. (21) llamaron detectores de obscuridad. Este nombre fue elegido por el hecho de que una reducción en la iluminación retinal lleva a una activación más o menos pronunciada de estas neuronas. El CRE es redondo u ovalado y se extiende de 10 a 15 grados de diámetro. Las neuronas tipo 4 responden a cualquier objeto en movimiento mayor de 2-5 grados que produzca el oscurecimiento del CRE, así que, el oscurecimiento total es el factor esencial y no el tamaño, la forma o el contraste del estímulo (Fig. 6). Estas células se proyectan al tectum contralateral y al pretectum con componentes ipsi y contralaterales.
- 6.- Neuronas tipo 5. Estas células son difíciles de encontrar y tienen un campo receptivo grande cuyo límite es difícil de defi-

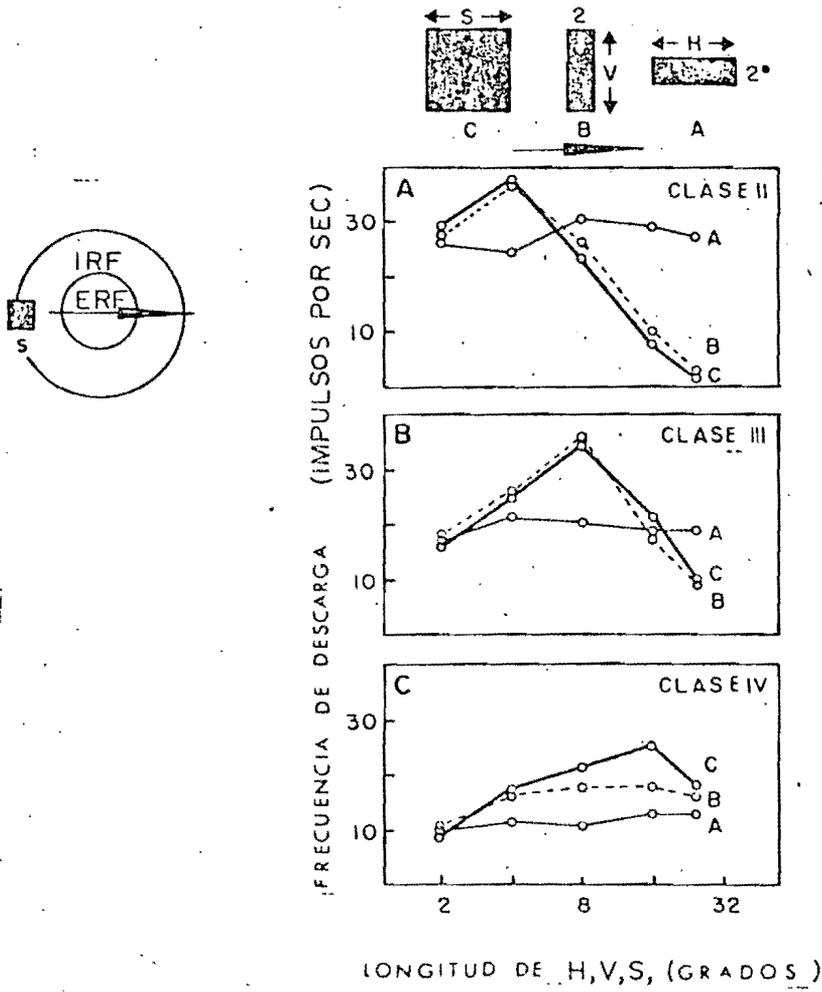


Fig. 6.- Respuesta de las células ganglionares a diferentes tipos de estímulos (10).

nir. Estas neuronas responden a cambios en la iluminación y no a pequeños estímulos oscuros en movimiento. Maturana et. al. (22) llamaron a estas neuronas detectores de iluminación.

TECTUM.

El campo visual de los anfibios se presenta en la superficie retinal aproximadamente de una manera líneal y posteriormente este mapa se proyecta a la superficie del tectum. En la Fig. 7 se muestra la proyección retino-tectal mostrándose las proyecciones binocular y monocular (12).

El tectum ha sido estudiado anatómica y fisiológicamente, pero una correlación entre las dos no ha sido propiamente realizada. En esta parte del trabajo describiremos el conocimiento actual de la arquitectura del tectum. Por un lado, estudios anatómicos del tectum (ver Fig. 8) indican que esta estructura puede ser dividida en nueve capas celulares y plexiformes en forma alternante (26). Las capas 2, 4, 6 y 8 son capas celulares; la capa 7 es una hoja plexiforme constituyendo la ruta eferente principal, y la capa 9, que ocupa un tercio del tectum, contiene menos células y es donde la mayoría de las sinapsis retino-ectales tienen lugar, dentro del glomerulo tectal, en combinación con los axones tectales recurrentes y las terminales diencefálicas. Por otro lado, desde un punto de vista fisiológico Grüsser y Grüsser-Cornhels (14), Ewert (10), Ingle (17) y Lettvin et. al (20), proponen la siguiente clasificación de las células tectales:

PROYECCION DIRECTA DE LA RETINA DE LA
 RANA TIPO ANURANS AL CEREBRO

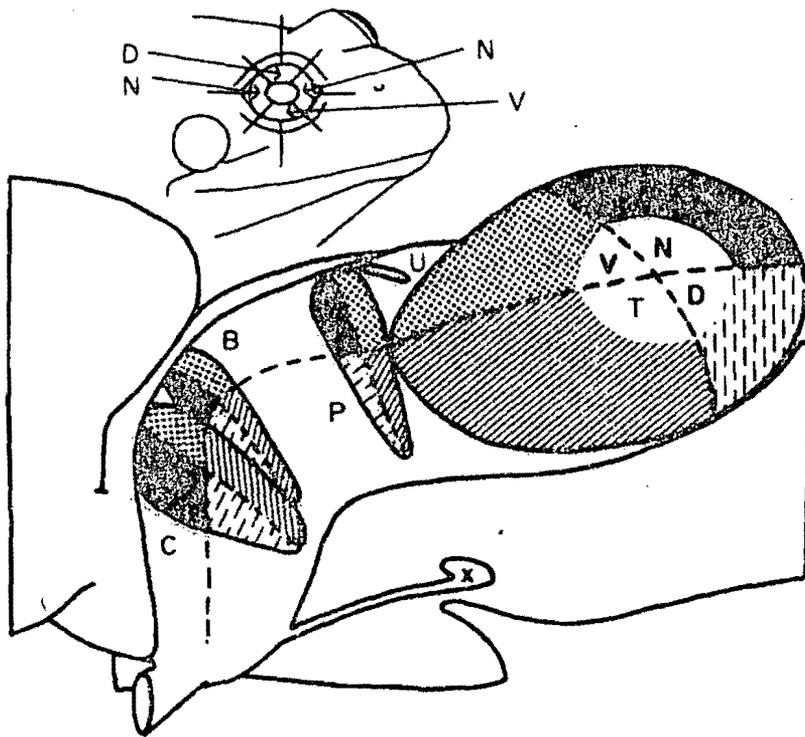
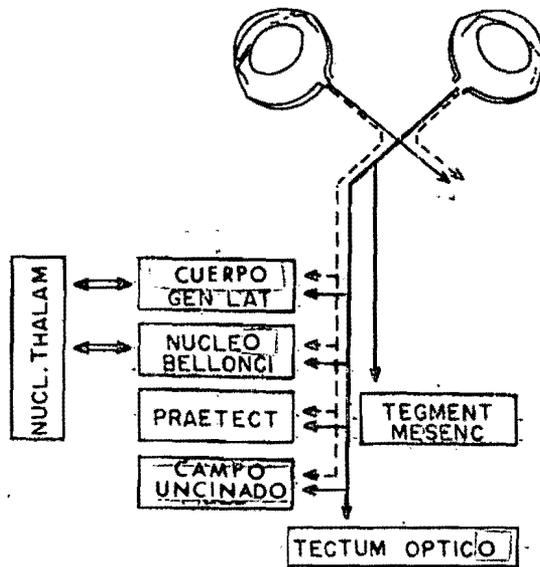


Fig. 7.- Proyección retinal a las diferentes regiones del cerebro de ranas tipo anurans. La parte baja de la Figura muestra la proyección retinotópica al tectum, tálamo posterior (p), núcleo de bellonci (b), y cuerpo geniculado (c) (14).

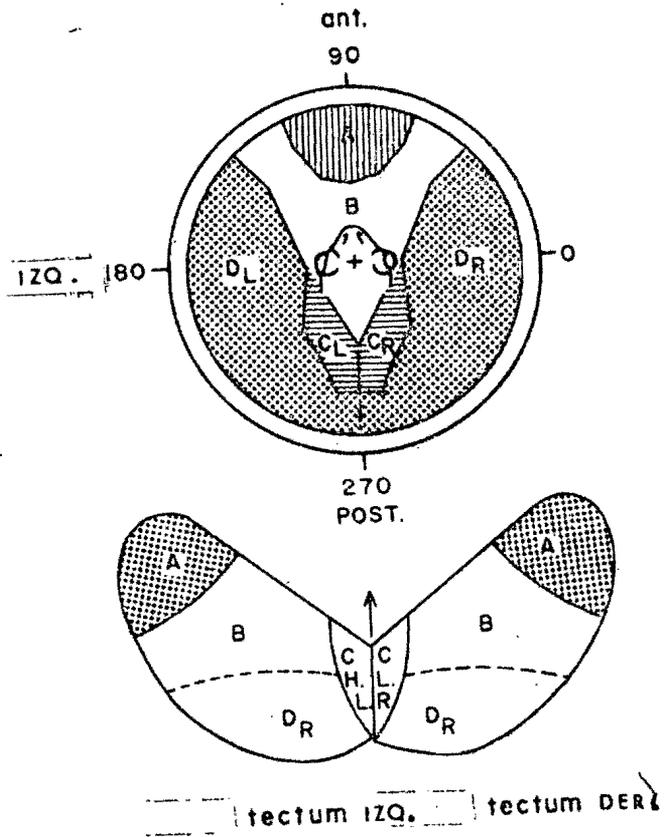


Fig. 8.- Proyección topográfica de la retina al tectum (14).

- 1.- Neurona tipo T1. El CRE de estas neuronas esta localizado en la parte binocular del campo visual. Estas células están localizadas en las partes anterior y lateral de las capas tectales más profundas. El CRE es ovalado y se extiende de 15 a 20 grados en el campo visual. La mayoría de las neuronas tectales activadas binocularmente presentan una actividad espontánea y exhiben una entrada multisensorial con respuesta a estímulos vibratorios táctiles y auditivos. Estas neuronas responden a estímulos de color negro o blanco en un fondo de alto contraste o cuando el objeto pasa dentro del CRE, sin embargo, la activación neuronal cesa inmediatamente. La respuesta promedio de estas neuronas es mayor cuando el objetivo se mueve en dirección vertical.
- 2.- Neuronas tipo T2. Estas neuronas tienen un campo receptivo muy grande que se extiende más allá de los 90 grados dentro del campo visual, incluyendo siempre su parte binocular. Cuando las condiciones de estimulación se mantienen constantes, la actividad neuronal aumenta mientras más se mueve el objeto por la parte nasal. Algunas de estas células muestran selectividad direccional siendo la dirección preferida la que apunta de la parte temporal a la nasal del campo visual.
- 3.- Neuronas tipo T3. El CRE de estas neuronas esta localizado predominantemente en la parte nasal del campo visual y las células están localizadas en las regiones más profundas del tectum anterior y lateral. Estas células responden intensamente si un objeto mayor de 3 grados se mueve en el eje Z hacia el ojo contralateral al tectum, mientras que, si el objeto se aleja del animal

mal en el eje Z, estas células no responden.

- 4.- Neuronas tipo T4. Estas neuronas se encuentran en las capas más profundas del tectum especialmente en las partes medial y caudal. Su campo receptivo ocupa todo el campo visual o la mayoría de él. Estas células se activan cuando un objeto pequeño (menos de 5 grados) se mueve, o con objetos grandes (de 20 a 30-grados). Algunas de estas neuronas también responden a estimulación táctil de la superficie de la cabeza o del cuerpo, a vibraciones de la mesa experimental o a estímulos auditivos. Una fuerte adaptación neuronal es una propiedad característica de estas células.
- 5.- Neuronas tipo T5. Estas células probablemente son las que Lettvin et. al. (20) clasificaron como células de novedad. El CRE de estas neuronas es en su mayoría ovalado con un diámetro máximo entre 8 y 30 grados. Todas las neuronas clase T5 son activadas cuando objetos de dimensiones entre 1 y 15 grados de diámetro se mueven en su campo visual. Ewert (10) reportó que la respuesta máxima de estas células se presenta con un cuadrado de 8 grados por lado. Este autor ha diferenciado la conducta de estas células en dos tipos (Tectum 1 y Tectum 2) basado en la sensibilidad de estas células a la inhibición pretectal cuando un objeto se expande en el sentido perpendicular a la dirección del movimiento. Estas células se habitúan a presentación repetitiva del estímulo y su CRE puede variar dependiendo del estado interno del animal.
- 6.- Neuronas tipo T6. Estas neuronas se encuentran en las partes media y profundas de las capas tectales. Estas células respon-

den a estímulos localizados tanto en el ojo izquierdo como en el derecho dependiendo de la localización del estímulo dentro del CRE, el cual se extiende sobre amplias zonas monoculares de am - bos ojos. Las neuronas T6 responden intensamente sólo si el estímulo se mueve a una velocidad mayor de 5 grados/segundo y tiene un tamaño mayor de 8 grados de diámetro (Fig. 9). Estas neuronas también se habitúan a la presentación repetitiva del estímulo.

- 7.- Neuronas tipo T7. Estas neuronas tienen un campo receptivo extremadamente pequeño de 2-3 grados de diámetro. Estas células se encuentran en las capas superficiales del tectum y por esta razón algunos autores piensan que son potenciales de acción den - dríticos.

Como se puede ver en la clasificación anterior solamente las neuronas tipo T5 y T7 pueden ser relacionadas con la conducta de captura de presas mientras las otras neuronas pueden ser relacionadas con la actividad de huida.

Estudios anatómicos del tectum (26) muestran que esta región recibe la información de la retina, del cuerpo geniculado del tálamo, del mesencéfalo y del tectum contralateral (Fig. 10). Por otro lado, el tectum envía eferentes hacia las siguientes regiones del cerebro (Fig. 11): al mesencéfalo (al cerebelo, al núcleo oculomotor, al tegmentum y a la médula espinal cervical); al diencéfalo (al pretectum, al cuerpo geniculado y al núcleo de Bellonci). De esta manera el tectum envía fibras y recibe aferentes formando mallas cerradas con el pretectum, con el cuerpo geniculado, con el tegmentum y con el tálamo posterior. El pretectum y el cuerpo geniculado también reciben información

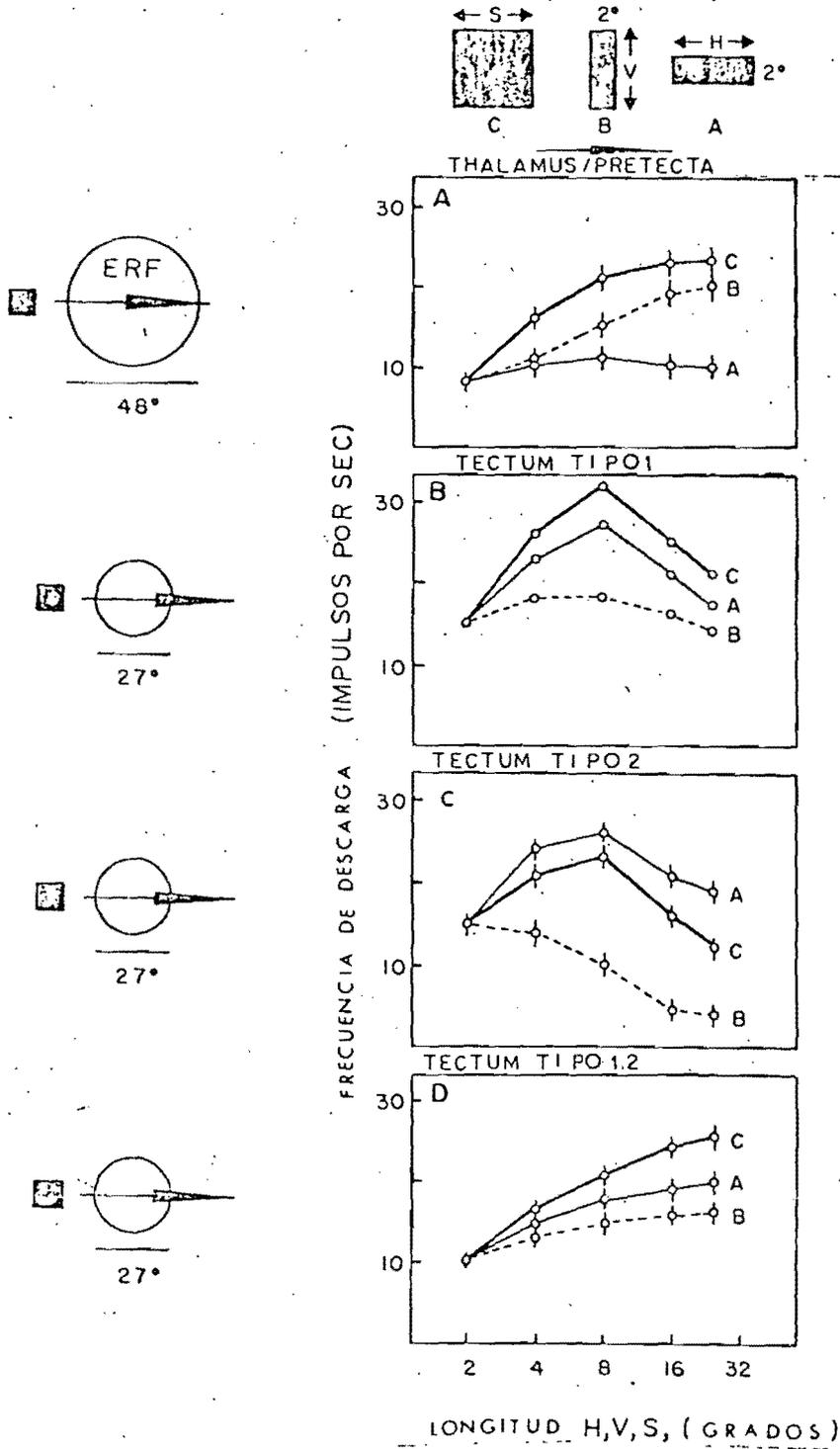


Fig. 9.- Respuestas tectal y talámica a diferentes configuraciones de los estímulos (10).

CONECCIONES AFERENTES DEL TECTUM OPTICO

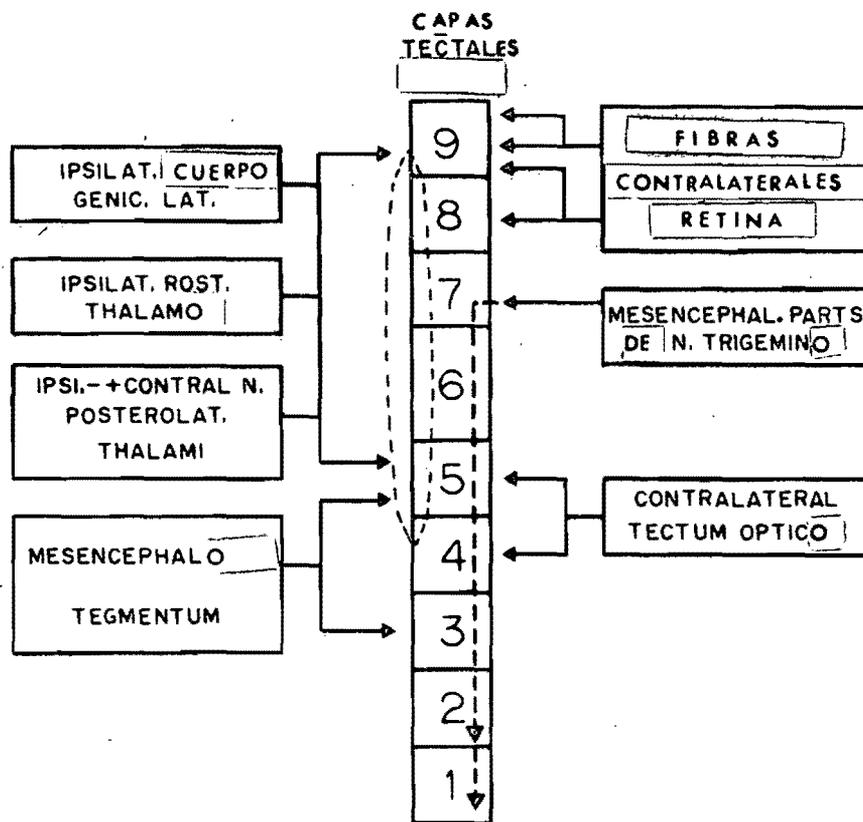


Fig. 10.- Conexiones aferentes del tectum óptico (14).

CONECCIONES EFERENTES DEL TECTUM OPTICO IZQUIERDO

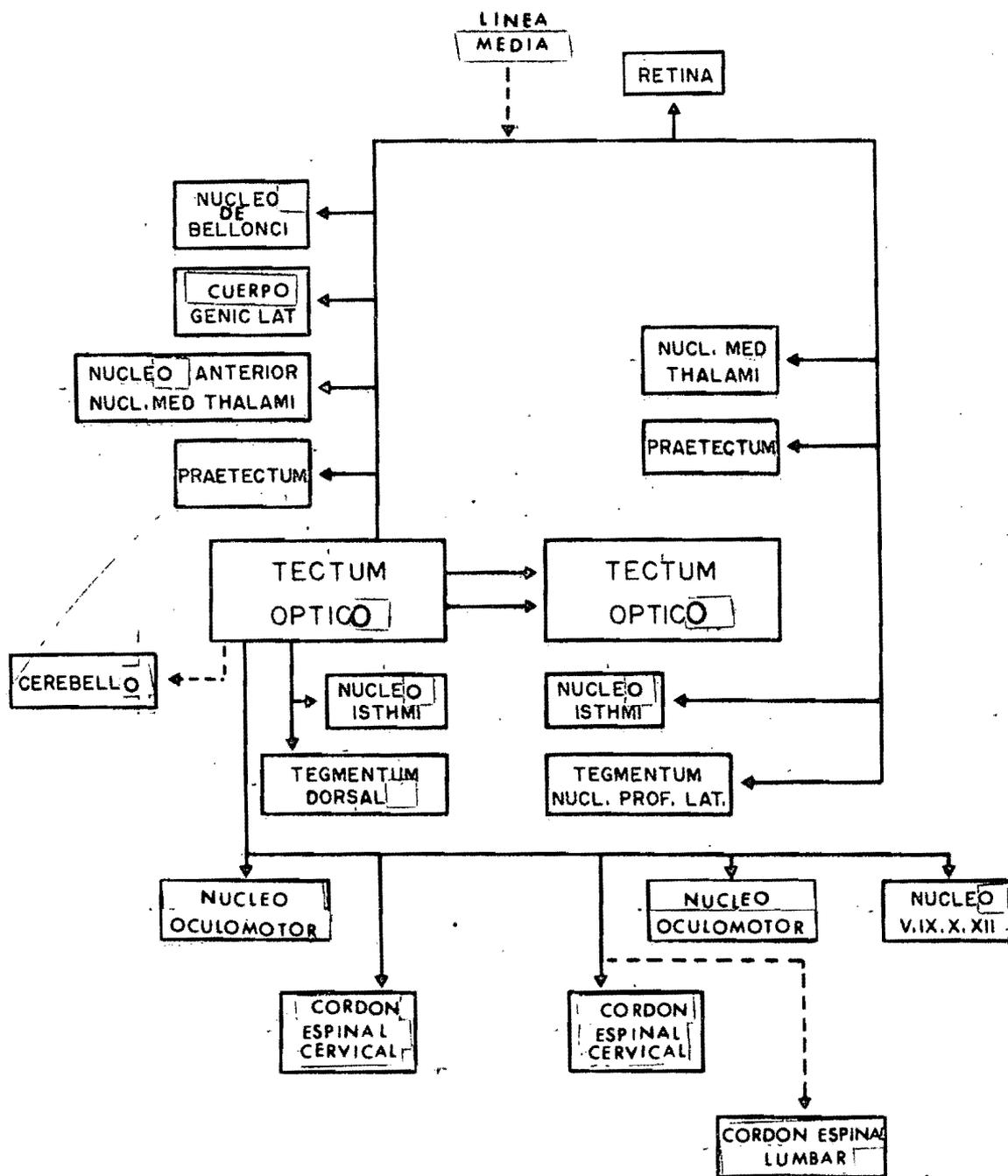


Fig. 11.- Proyecciones eferentes del tectum óptico izquierdo (14).

retinal, por lo que parece que un procesamiento complejo de la información visual esta ocurriendo entre estas estructuras, cuya coordinación puede dar la conducta deseada por el animal.

En el presente trabajo estudiaremos algunas de las posibles funciones de estas trayectorias cerradas, especialmente la del tectum-pretectum en la selección de presas, conducta y motivación, reconocimiento - entre presa y predador, etc.

DIENCEFALO.

Como mencionamos anteriormente, las fibras ópticas se proyectan a varias zonas del diencéfalo (entre ellas el pretectum). Por otra parte, la información visual que llega al diencéfalo a través del tectum - termina en el tálamo y en la región supra-quiasmática del hipotálamo. Aparentemente, en el tálamo cada uno de los principales segmentos del neuropil superficial es excitado ya sea por la retina (núcleo de Bellonci), o el tectum (neuropil lateral), o tanto por la retina como por el tectum (cuerpo geniculado y núcleo talámico posterior). Con todo lo anterior, se establece que los hechos anatómicos llevan a un cuadro de interacciones recíprocas entre el tálamo y el tectum.

Lesiones en la trayectoria frontal del tálamo también han mostrado que hay una proyección del tálamo al cuerpo estriado y al hipocampo. Esta evidencia sugiere que el cerebro anterior debe estar involucrado - en el procesamiento de información visual a través de componentes tanto tecto-talámico-telencefálico como geniculo-telencefálico.

Experimentos histológicos y electrofisiológicos indican que un múltiple mapeo retinotópico se proyecta a diferentes núcleos celulares del diencéfalo. Se ha observado que existen dos grandes grupos de células talámicas, las neuronas unimodales (visual) y multisensoriales. Brown e Ingle (3) describieron dos clases de unidades en el tálamo de rana-piapiens: las neuronas activadas binocularmente que responden a movimiento en el campo visual completo de cada ojo y las neuronas activadas monocularmente que tienen campos receptivos de 20-90 grados en el campo visual del ojo contralateral. Brown e Ingle consideran que la activación de las neuronas visuales del tálamo es el resultado de una interacción excitatoria entre fibras retino-talámicas y tecto-talámicas. Ewert (9) estudió extensivamente la respuesta de 300 neuronas talámicas, este autor encontró neuronas que responden a todo tipo de estímulos sensoriales (visual, táctil, vibratorio, acústico y olfatorio) y neuronas que responden selectivamente a estimulación táctil.

ESTUDIOS CONDUCTUALES.

Las dos conductas mayormente estudiadas en los anfibios son: la respuesta de ataque hacia una presa y la respuesta de huida de un predador. En sapos la conducta de ataque a presas involucra una secuencia fija de patrones motores: 1) movimiento de orientación hacia la presa; 2) seguir a la presa; 3) fijación y ataque; 4) tragar; y 5) limpiar la boca con las patas delanteras (10). Esta secuencia conductual es una secuencia de estímulo-respuesta donde cada reacción da origen a la siguiente respuesta.

Después de destruir el tectum, tanto la conducta de atrapar a la presa como la de huída dejan de ocurrir. Durante la estimulación eléctrica de diferentes regiones del tectum con un tren de pulsos los sapos responden con patrones motores siguiendo la secuencia para atrapar a una presa. De acuerdo con el mapa topográfico retino-tectal, el área de respuesta de orientación de ataque es relativamente pequeña, representando la zona natural de ataque del animal. Los diferentes patrones de huída: brincar, inclinarse, etc., pueden ser producidos principalmente por estimulación del tálamo posterior y regiones pretectales. Estimulando puntos en la región entre tectum y pretectum, se producen tanto la conducta de ataque como de huída. Debido a la incapacidad de producir la respuesta de huída después de la lesión del tectum, parece que los sapos no pueden dar una respuesta de huída sólo con la proyección retino-talámica, lo cual sugiere una influencia excitatoria del tectum hacia el tálamo. e

Cuando se produce una lesión en la región talámica pretectal parece que el ataque hacia la presa moviéndose en el campo visual es facilitado. Además, la conducta de huída deja de ocurrir. Estos animales se orientan y atacan objetos conductualmente irrelevantes, aún hacia aquellos asociados anteriormente con respuestas de huída. Después de pequeñas lesiones, el efecto desinhibitorio parece ser específico solamente a una área restringida del campo visual, mientras que, cuando la lesión es completa, este efecto ocurre en todas las partes del campo visual. Experimentos cuantitativos con estos animales lesionados, demostraron además que éstos no eran capaces de discriminar las diferentes formas geométricas del estímulo que conductualmente son relevantes. Dichos experimentos sugieren que las regiones tálamo-pretectum podrían-

estar involucrados en el proceso de reconocimiento entre predador y presa a través de influencias inhibitorias.

Ha sido demostrado (7) que los estímulos que representan presa o predador tienen dos características comunes que incrementan la liberación de la respuesta: el movimiento y el contraste. Sin embargo, la discriminación entre presa y enemigo es guiada por el tamaño del estímulo, pequeños objetos en movimiento, principalmente a nivel de tierra, son presas, mientras que, grandes objetos principalmente en el aire son enemigos.

Durante los experimentos conductuales cuantitativos para medir una actividad dada a un estímulo presa, el sapo fue colocado en un cilindro de cristal en donde podía voltear hacia un objeto visual blanco o negro moviéndose continuamente alrededor del animal, a una distancia constante de 7-10 cm y en una dirección horizontal con una velocidad angular de 20 grados/segundo (Fig. 12). Cuando el objeto alcanzó la categoría de presa, el sapo lo siguió con movimientos rotatorios sucesivos. Bajo estas condiciones el número de respuestas dentro de un intervalo fijo de 1 minuto aumentó cuando el sapo siguió el objeto continuamente y el producto de la frecuencia de giro y el porcentaje del ángulo de giro fue constante. Así, para una velocidad angular constante es posible medir el valor de liberación de un objeto visual utilizando la actividad de orientación como índice para el valor discriminativo del estímulo. La Fig. 8 muestra que la elongación de una tira pequeña en la dirección del movimiento incrementa la conducta de atrapar a una presa. Cuando el estímulo fue alargado en el sentido perpendicular a la dirección del movimiento se observó el efecto inverso. Con objetos cuadrados de diferentes tamaños, el curso de la actividad de ataque hacia la-

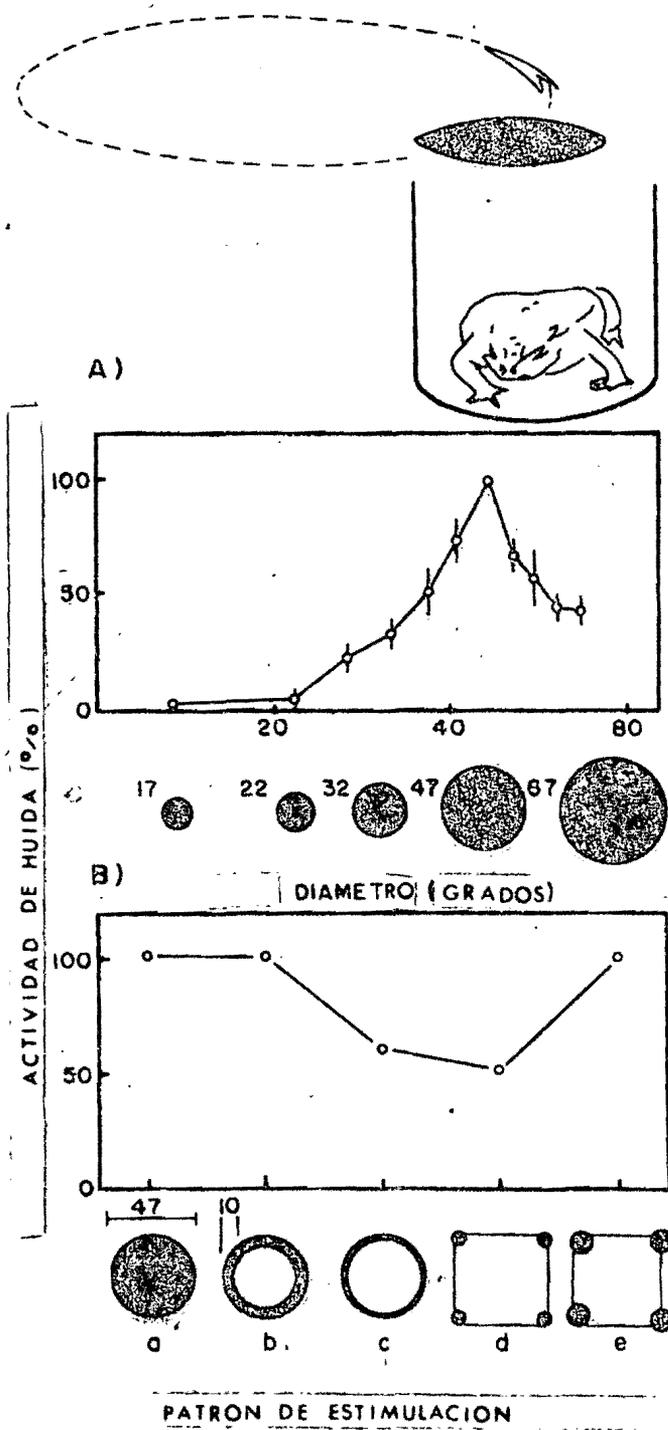


Fig. 12.- Conducta de Huida a diferentes configuraciones del estímulo (10).

presa mostró una especie de sumación de los efectos de los estímulos horizontal y vertical. Cuadrados de 30 grados fueron inefectivos y mayores liberaron una conducta de huída.

Quando los parámetros de forma y contraste del objeto que alcanzó la categoría de presa se mantuvieron constantes y se varió su velocidad, la correlación entre la actividad de orientación, R, y el porcentaje - del ángulo de giro, W, cambió dependiendo de la velocidad de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$R = K * V * \text{EXP} (A) \quad (\text{Actividad de Orientación})$$

donde K y A son constantes.

Si se mantienen constantes la velocidad angular y la forma del objeto, la actividad de orientación varía de acuerdo a la variación del - contraste, C, entre el estímulo y el fondo empleado de la siguiente manera:

$$R = K * C * \text{EXP} (B) \quad (\text{Actividad de Orientación})$$

donde K y B son constantes.

En el caso de objetos que alcanzaron la categoría de enemigos, - cuando los parámetros de tamaño y contraste se mantuvieron constantes, - la actividad de huída, R, fué incrementada con incrementos en la velocidad angular, como sigue:

$$R = K * V * \text{EXP} (A) \quad (\text{Actividad de Huida})$$

Otro parámetro que puede ser importante para la liberación de movimientos de huída es el movimiento del objeto hacia el ojo de los animales en el eje Z.

DISCUSION.

La revisión anterior ilustra algunos puntos interesantes sobre el procesamiento de información que puede estar ocurriendo en el sistema visual de anfibios.

Los anfibios, como todos los animales, extrae las propiedades espacio-temporales más reelevantes del mundo que lo rodea para dar la respuesta apropiada que lo ayude en su supervivencia. Parece ser que los anfibios representan el espacio externo por medio del espacio retinal, el cual es proyectado a varias regiones del cerebro. Al mismo tiempo, el tectum es usado como un mapa para guiar la respuesta motora, debido a que la estimulación de un punto tectal produce una respuesta de orientación hacia el lugar apropiado de la proyección retinal.

La retina extrae características reelevantes para objetos estáticos y dinámicos basado en su tamaño, velocidad, contraste y dirección de movimientos.

Las células ganglionares tipo 1 y 2 son más sensibles a pequeños objetos en movimiento, mientras que las tipo 3 y 4 son mejor activadas por grandes objetos y objetos cuyo eje más largo es perpendicular a la dirección del movimiento. Parece ser que las tipo 0, 1 y 3 son buenos candidatos para la sensibilidad del mundo estático. La sensibilidad de todas las células ganglionares a la velocidad y contraste es muy similar a lo que se ha encontrado en la conducta, por lo tanto, es posible que esta región sea responsable del control de la conducta que depende de estos parámetros. La sensibilidad de las células ganglionares a diferentes configuraciones del estímulo no pueden explicar los resultados conductuales observados, lo cual indica que esta información -

es procesada por otras regiones del cerebro. Todas las células ganglionares llegan al tectum mientras que el diencefalo sólo recibe tipo 3 y 4.

Estudios fisiológicos y conductuales del posible papel de estas regiones en el control de la conducta animal sugieren que el tálamo es más sensible a objetos grandes y estáticos, mientras que el tectum es sensible a objetos grandes y pequeños. Así mismo, el tectum juega un papel esencial en las conductas de ataque hacia la presa y de huida, ambas con fuerte interacción con otras regiones cerebrales. La respuesta de huida es el resultado de la actividad conjunta del tectum y el tálamo. En el reconocimiento entre presa y enemigo parece que las células tectales son más sensibles a estímulos de presa, mientras que las neuronas pretectales presentan fuertes respuestas a predadores; aún más, las células pretectales ejercen una actividad inhibitoria sobre las células tectales controlando la conducta de orientación hacia la presa. Por otro lado, el tectum es también sensible a objetos grandes, debido a que respuestas de orientación hacia objetos normalmente considerados como predadores son observados después de una lesión pretectal y porque recibe también información de células ganglionares tipo 3 y 4, lo que indica que en esta región está ocurriendo un procesamiento de información muy complejo.

Es importante notar que todos los tipos de conducta observados en anfibios son el resultado de la actividad conjunta de varias regiones cerebrales, cada una de las cuales procesa un número específico de características del mundo externo, cuya interacción producirá la respuesta conductual apropiada.

En los capítulos siguientes haremos uso de parte de la informa -
ción fisiológica, anatómica y conductual revisada en esta parte del -
trabajo para la elaboración de los modelos matemáticos de las neuronas
que formarán el modelo neuronal propuesto para el tectum, pretectum y-
su interacción en el procesamiento de información visual para producir
respuestas mencionadas anteriormente.

C A P I T U L O I I

*LA RETINA DE ANFIBIOS *COMO CAJA NEGRA* *

Los estudios experimentales de la retina de anfibios han permitido esclarecer el tipo de procesamiento de información que podría estar realizando la retina, desde el pigmento visual de los receptores hasta la respuesta de las células ganglionares a un estímulo dado.

En este capítulo, se propondrá un modelo de la retina considerando-la como caja negra, esto es, a una entrada visual el modelo generará, como salida, el estado de activación de las células ganglionares.

Como mencionamos anteriormente, aquí sólo consideraremos las propiedades generales de la respuesta de las células ganglionares a los diferentes parámetros que definen un estímulo dado, sin considerar explícitamente las otras células de la retina y sus interconexiones.

Los parámetros de un estímulo considerados en la elaboración del modelo de la retina de anfibios como caja negra son: la forma, el tamaño, la dirección de movimiento y la velocidad, considerando como constante el contraste entre el fondo utilizado y el estímulo.

BASES FISIOLÓGICAS.

Los primeros estudios de la respuesta de las células ganglionares a estímulos luminosos fueron realizados por Hartline (15). Este autor -

utilizó puntos luminosos como estímulos y encontró tres tipos de neuro -
 nas: neuronas ON, que responden al encendido del estímulo de luz; neuro -
 nas ON-OFF, que no sólo responden al encendido del estímulo luminoso, -
 sino también a su apagado; y neuronas OFF, que producen una respuesta -
 sostenida al apagado de la luz. Hartline encontró que la respuesta de
 las células ganglionares en su campo receptivo excitatorio (CRE) depende
 principalmente de la intensidad y tamaño del estímulo. Este autor mos-
 tró que la máxima respuesta ocurre en el centro del CRE. Más tarde, -
 Barlow (1), siguiendo la misma línea experimental de Hartline, demos-
 tró que el CRE de las células tipo ON-OFF tiene una región inhibitoria a
 su alrededor, la cual disminuye la frecuencia de respuesta de la célula-
 ganglionar cuando es estimulada.

Maturana et. al. (22) trataron de estudiar la respuesta de las cé -
 lulas ganglionares utilizando estímulos que resultaran más naturales pa-
 ra el animal en estudio. Estos autores estudiaron la respuesta de las-
 células ganglionares a diferentes tipos de objetos que podían relacionar
 se con algunos estímulos que el animal percibe en su medio ambiente natu-
 ral.

Estos investigadores encontraron 5 tipos principales de neuronas, -
 cuya clasificación es:

- 1) Detectores de bordes fijos: su respuesta puede ser unidireccional-
 cuando se presentan estímulos dinámicos. El CRE de estas células
 va de 1-3 grados y son sensibles al tamaño, la velocidad y la di -
 rección de movimiento del estímulo.
- 2) Detectores de bordes convexos: estas neuronas responden a objetos-
 oscuros en fondo blanco. Su máxima respuesta es cuando se esti -
 mula en el centro del CRE que va de 2-5 grados y son sensibles a -

los mismos parámetros que los detectores de bordes fijos.

- 3) Detectores de contraste: estas neuronas tienen un CRE que va de 7-12 grados. Su respuesta es del tipo ON-OFF, la cual es más fuerte a objetos oscuros y su máxima sensibilidad está en el centro del CRE.
- 4) Detectores de obscurecimiento: la respuesta de estas células es de tipo OFF. Estas neuronas tienen un CRE de 15 grados y responden a cualquier objeto independientemente del tamaño, de la forma y del contraste.
- 5) Detectores de oscuridad: la frecuencia de respuesta de estas células es inversamente proporcional a la intensidad de luz.

Siguiendo la misma línea experimental que Maturana et. al., Ewert et. al. (7) han estudiado la respuesta de las células ganglionares de anfibios ante estímulos que producen diferentes tipos de conducta, tales como respuesta de atrapar a una presa, respuesta de orientación y respuesta de huida. Estos autores trataron de correlacionar la respuesta ganglionar dependiendo del tamaño del estímulo y la relación entre la geometría y la dirección del movimiento.

MODELO DE LA RETINA.

Para la simulación de la respuesta de las células ganglionares partimos de los resultados experimentales obtenidos por Ewert et. al. (10) para las células ganglionares tipo 2, 3 y 4, de las cuales, como vimos en el capítulo anterior, los tipo 3 y 4 se proyectan retinotópicamente hacia el tectum y hacia el pretectum, mientras que las tipo 2 sólo se

proyectan hacia el tectum. En la Fig. 6 se pueden observar las curvas obtenidas por estos autores. Estas curvas corresponden a la respuesta de las células ganglionares tipo 2, 3 y 4, dependiendo de la geometría y dirección de movimiento del estímulo presentado. La respuesta de los tres tipos de células ganglionares a rectángulos cuyo eje largo coincide con la dirección de movimiento (marcado con A en la Fig. 6) permanece casi constante a variaciones en la dimensión de dicho eje. Cuando se presenta un rectángulo cuyo eje largo es perpendicular a la dirección de movimiento (señalado con B en la Fig. 6) la respuesta de las ganglionares tipo 2 a estímulos pequeños (hasta 4 grados) y decrece cuando se presentan estímulos más grandes (mayores de 4 grados). Las ganglionares tipo 3 responden en forma semejante a las tipo 2, sólo que su máxima respuesta es a estímulos de 8 grados y su respuesta decrece para estímulos mayores. Por otro lado las ganglionares tipo 4 responden más fuertemente a este tipo de estímulos que los rectángulos paralelos al eje de movimiento. Finalmente, cuando se presenta un estímulo cuadrado (marcado con C en la Fig. 6) la respuesta de las neuronas ganglionares tipo 2 y 3 es similar a la descrita para rectángulos perpendiculares a la dirección de movimiento, mientras que las tipo 4 presentan una respuesta más fuerte que la provocada por los estímulos rectangulares, la cual se incrementa para estímulos pequeños, siendo máxima para cuadrados de 16 grados, y empieza a inhibirse cuando se presentan estímulos más grandes.

Estas curvas fueron obtenidas por estos autores moviendo el estímulo a través del centro del campo receptivo con una velocidad constante de 7.6 grados/segundo. Estos patrones de activación muestran que la forma y el tamaño del objeto afecta la respuesta de las células ganglio-

nares. De la figura podemos ver que este autor representa el estado de activación por medio de segmentos de recta, esto es, considera lineal la variación del estado de activación de estas células dentro de ciertos rangos de valores de las dimensiones horizontal (H) y vertical (V) de los estímulos que se presentan. Debido a esto, nosotros definimos la variación de la respuesta de las células ganglionares por medio de rectas para cada uno de los rangos establecidos que podemos definir por medio de la siguiente ecuación:

$$U_i = C_i + M_i \cdot L_i$$

Donde:

- U_i - estado de activación de la ganglionar tipo i ($i=2,3,4$)
- C_i - condición inicial de la ganglionar tipo i
- M_i - pendiente de la recta (depende del rango de valores y de la forma del estímulo)
- L_i - longitud del borde considerado como variable (tira horizontal (H), tira vertical (V) o cuadrado (S)).

Como vimos anteriormente, cuando se consideran constantes las dimensiones del estímulo, y su contraste con el fondo utilizado, la frecuencia de descarga de las neuronas ganglionares se incrementa, dentro de ciertos límites, cuando se incrementa la velocidad con que se mueve el estímulo a través de su campo receptivo. La relación entre la frecuencia de descarga neuronal, (R), y la velocidad de movimiento del estímulo, (v), fue descrita por Ewert (10) y Grüsser y Grüsser-Cornhels (14) por medio de la siguiente función exponencial:

$$R_i = K_i (v)^{\sigma_i}$$

Donde:

K_i y δ_i son valores constantes que dependen del tipo de célula ganglionar que estamos analizando (14).

La función de velocidad fue investigada en todos los tipos de neuronas para el rango de, $2^\circ \leq v_i \leq 15^\circ$. Cuando la velocidad es muy alta (100 grados/segundo) la actividad producida en neuronas tipo 3 y 4 es muy débil y casi nula en las ganglionares tipo 2.

SIMULACION EN COMPUTADORA.

La simulación se realizó en una microcomputadora Cromenco System Three del laboratorio de Bioingeniería del Centro de Investigaciones en Fisiología Celular de la UNAM. Esta simulación se realizó en dos etapas, la primera consta de un programa de computadora (ver Apéndice B) que genera un archivo de datos, el cual contiene el grado de actividad de las células ganglionares tipo 2, 3 y 4, que se calcula dependiendo de la forma, el tamaño y la velocidad de los estímulos presentados. Además, este archivo también contiene unas matrices que definen los periodos de activación de cada una de las células. Estas matrices serán utilizadas en la segunda etapa para simular el movimiento del estímulo a través del campo receptivo que estamos simulando.

La segunda parte de la simulación de la retina de anfibios como caja negra esta incluida en el programa que simula la red neuronal de la interrelación retina-tectum-pretectum (ver Apéndice C), que será descrito en los siguientes capítulos.

En dicho programa, durante la parte inicial de cada iteración realizada durante la simulación del modelo, se calcula el estado de activa -

ción de cada una de las células ganglionares consideradas en el planteamiento del modelo general de la interrelación retina-tectum-pretectum (ganglionares tipo 2, 3 y 4).

El primer programa necesita que se le proporcionen los siguientes parámetros:

- 1) Las dimensiones horizontal (H) y vertical (V) en relación al eje de movimiento (ver Fig. 13 A). Con esto se puede determinar el estado de actividad neuronal dependiendo de la forma (tira horizontal, tira vertical o cuadrado) y tamaño del estímulo.
- 2) La velocidad con que se mueve el estímulo, tomando como unidad el número de columnas que recorre por unidad de tiempo (cada columna representa 4° del campo receptivo). Con esta información se encuentra el estado final de actividad neuronal, incluyendo el efecto de la velocidad con que se mueve el estímulo a través del campo receptivo.
- 3) La dirección del movimiento considerando 8 ejes de movimiento (ver Fig. 13 B). Combinando este dato con las dimensiones del estímulo (inciso 1) y las coordenadas que ocupa dentro del arreglo bidimensional el extremo izquierdo del mismo (inciso 4), se encuentra la forma en que el estímulo se desplaza a través del campo receptivo bidimensional que estamos simulando (con dimensiones de 32° por 32°).
- 4) Las coordenadas del extremo superior izquierdo. Estas coordenadas dependen del eje de movimiento (ver Fig. 13 C). Con este dato en combinación con las dimensiones (inciso 1) se determina la localización espacial del estímulo dentro del campo receptivo en el tiempo inicial. Por otro lado, incluyendo la velocidad

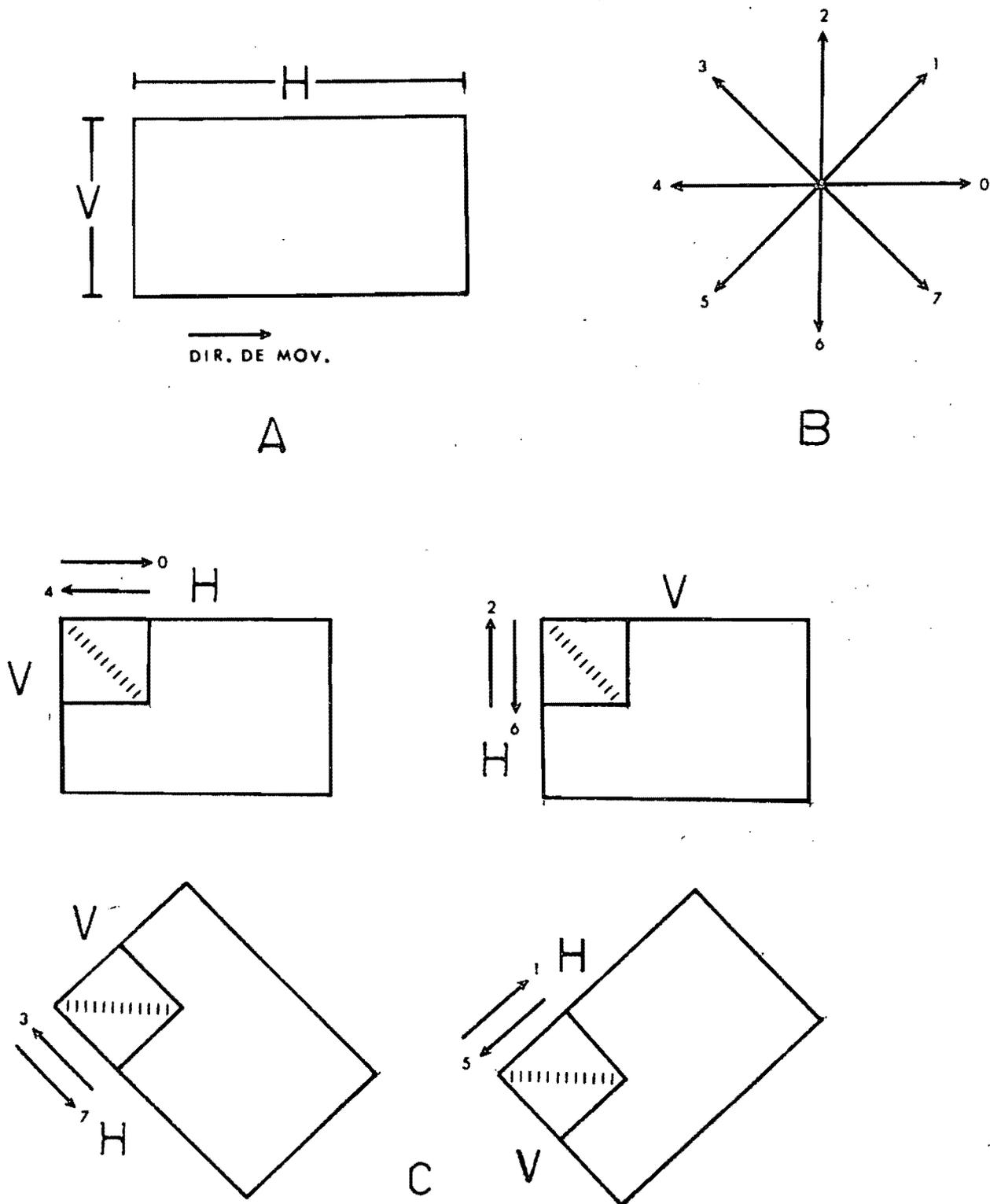


Fig. 13.- (A) Dimensiones Horizontal (H) y Vertical (V), con respecto a la dirección de movimiento, del estímulo que se desea introducir al programa y (B) las ocho direcciones en que puede moverse el estímulo dentro del campo visual simulado; (C) Coordenadas del extremo izquierdo del estímulo presentado, dependiendo

(inciso 2) y la dirección de movimiento (inciso 3) se tiene la localización espacial del estímulo en el campo receptivo en cual -
 quier momento durante la simulación.

Este programa nos da la posibilidad de incluir simultáneamente dos-
 estímulos diferentes dentro del campo receptivo simulado, para lo cual -
 es necesario proporcionarle los datos de ambos estímulos (inciso 1-4 pa-
 ra cada estímulo).

Además, este programa nos da la facilidad de elegir la respuesta -
 que queremos obtener a la salida del programa que simula el modelo de -
 red neuronal de la interrelación retina-tectum-pretectum, esto es, pode-
 mos elegir como respuesta el grado de actividad de las células piramida-
 les (vías eferentes del tectum) o de las neuronas del prepectum. Final
 mente, este programa nos permite simular la lesión del prepectum dentro-
 del modelo general.

En la Fig. 14 A se muestra una corrida del primer programa, donde -
 se le proporcionan los datos de un cuadrado de 8 grados por lado, con -
 una velocidad de 8 grados/segundo, con una posición inicial cubriendo -
 las columnas (4,1), (4,2), (5,1) y (5,2), y moviéndose de izquierda a -
 derecha en el eje horizontal; seleccionando la simulación del modelo sin
 lesión del prepectum y como resultado la respuesta de las vías eferen -
 tes del tectum.

Finalmente, en las Fig. 14 B, 14 C, y 14 D vemos las gráficas, co -
 rrespondientes al estímulo descrito en el párrafo anterior, del estado -
 de activación de las células ganglionares tipo 2, tipo 3 y tipo 4 respec
 tivamente, en cada instante de la simulación.

TECLEE LAS DIMENSIONES DEL ESTIMULO: HORIZONTAL Y
VERTICAL CON RESPECTO AL EJE DE MOVIMIENTO

#?

?2,2

TECLEE LAS COORDENADAS (I,J) DEL EXTREMO SUPERIOR
IZQUIERDO

?4,1

TECLEE LA VELOCIDAD EN COLUMNAS POR SEGUNDO

?2

TECLEE LA DIRECCION DEL MOVIMIENTO CONSIDERANDO QUE

SI TECLEA UN 0 EQUIVALE A 0 GRADOS
SI TECLEA UN 1 EQUIVALE A 45 GRADOS
SI TECLEA UN 2 EQUIVALE A 90 GRADOS
SI TECLEA UN 3 EQUIVALE A 135 GRADOS
SI TECLEA UN 4 EQUIVALE A 180 GRADOS
SI TECLEA UN 5 EQUIVALE A 225 GRADOS
SI TECLEA UN 6 EQUIVALE A 270 GRADOS
SI TECLEA UN 7 EQUIVALE A 315 GRADOS

?0

QUIERE METER LOS DATOS DE OTRO ESTIMULO ?

?NO

CUANDO CORRA EL PROGRAMA FCP/PRETEC O TECTUM
QUIERE VER EL ESTADO DEL TECTUM O DEL PRETECTUM??

TECLEE 0 PARA EL PRETECTUM O 1 PARA EL TECTUM

?1

QUIERE SIMULAR LA LESION DEL PRETECTUM ???
TECLEE 0-CON LESION, O 1-SIN LESION

?1

Fig. 14.A.- Ejemplo de una corrida de la primera parte del programa que simula la retina como caja negra. En esta simulación se puede observar los parámetros que necesita el programa para generar el estado de activación de las células ganglionares tipo 2, 3 y 4, y el orden en que se le proporcionan.

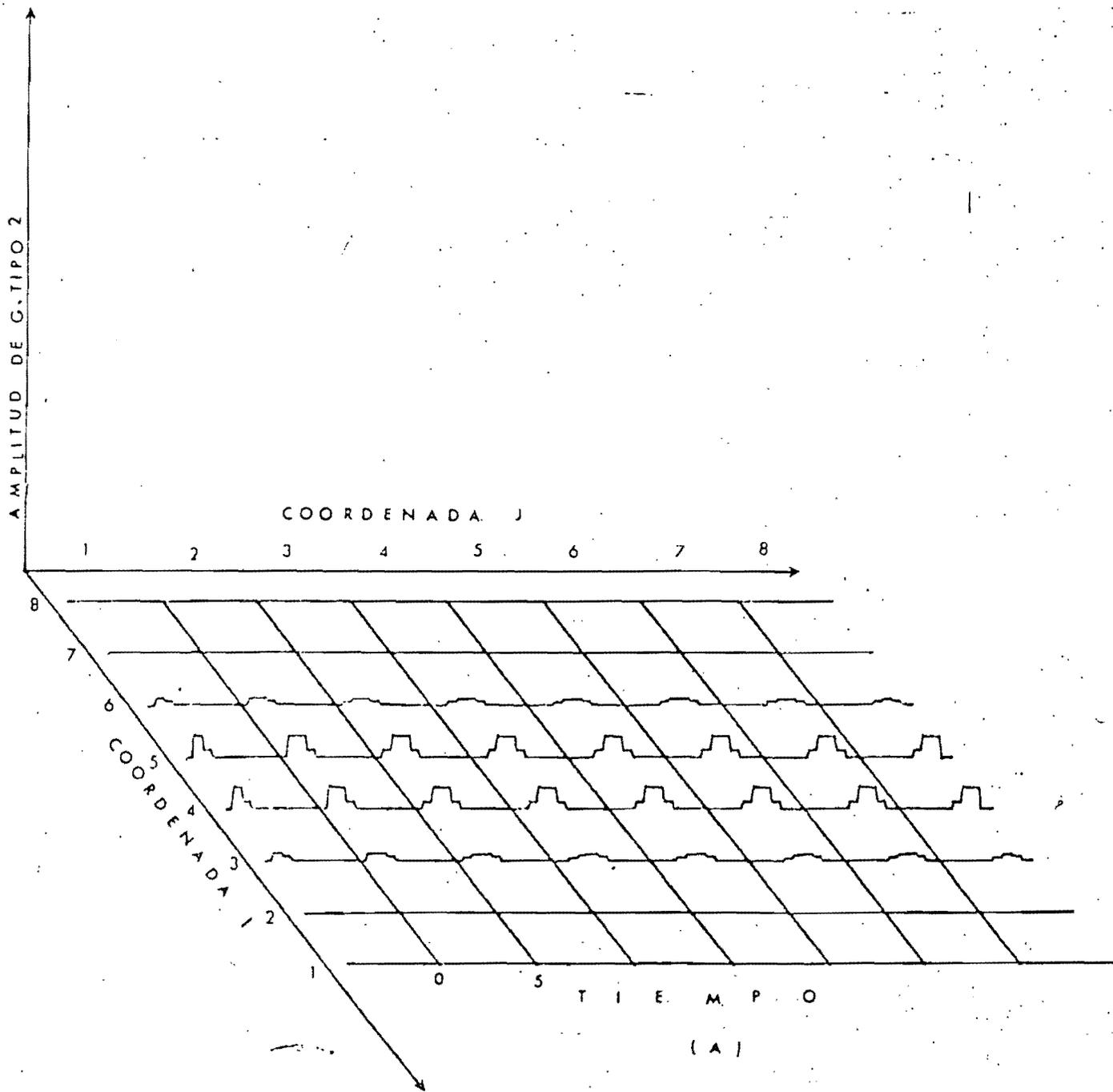
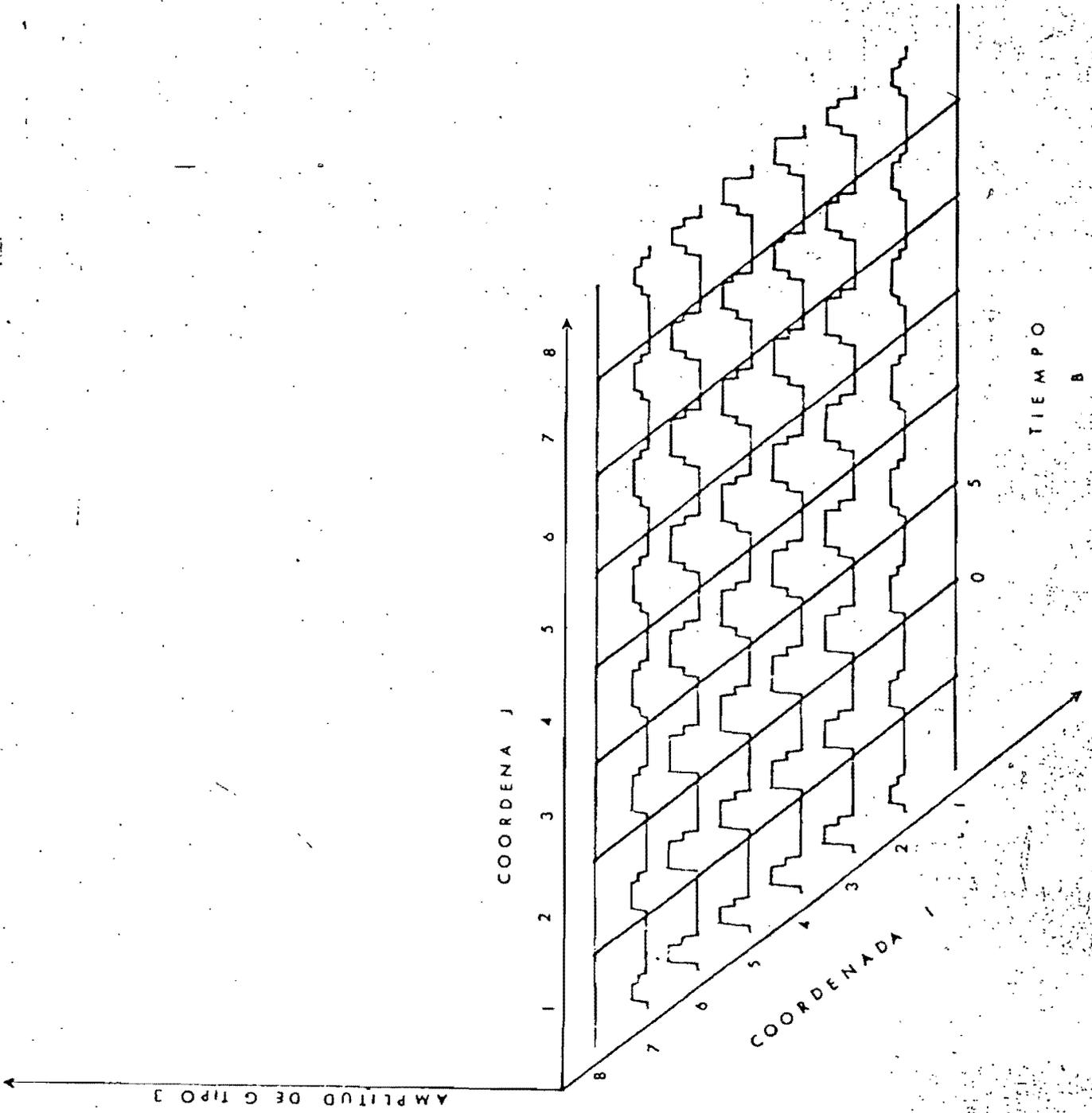
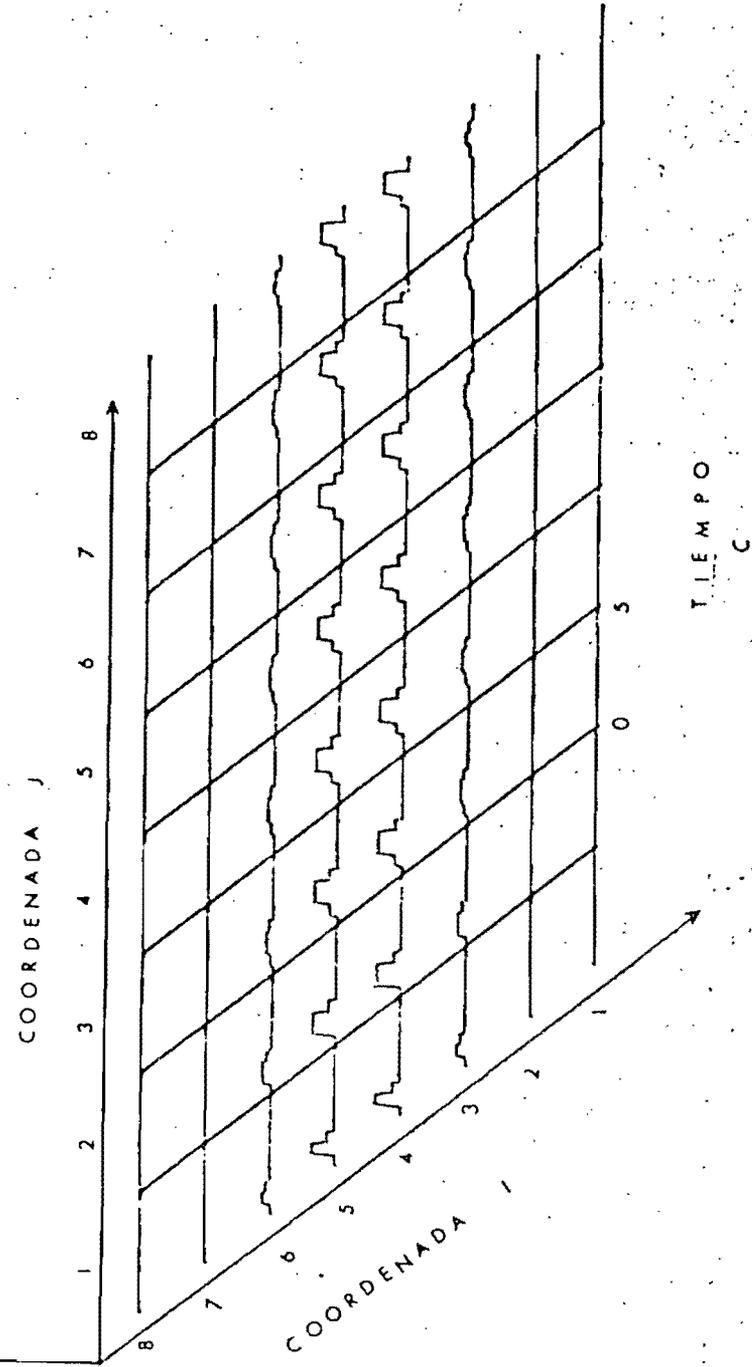


Fig. 14.- Estado de activación de las células ganglionares tipo 2 (B), tipo 3 (C), y tipo 4 (D), después de haber corrido la segunda parte del programa que simula la retina como caja negra, cuando se presenta un estímulo de $3'' \times 3''$ con una velocidad de 8° por min. y en



AMPLITUD DE LAS C TIPO 4



C A P I T U L O I I I

MODELO DE RED NEURONAL DE LA INTERACCION RETINA- TECTUM-PRETECTUM EN EL PROCESAMIENTO DE INFOR- MACION VISUAL DE ANFIBIOS

Estudios etológicos realizados en anfibios han mostrado que estos animales tienen respuestas motoras innatas que pueden desencadenarse ante la presentación del estímulo adecuado. Ewert y su grupo (10) han estudiado cómo la relación entre la geometría de un estímulo y su dirección de movimiento modifican la respuesta de orientación del animal. Estos autores han mostrado que, si un rectángulo cuyo eje mayor se mueve en la dirección del movimiento, la respuesta de orientación se facilita; mientras que si el eje mayor se mueve perpendicular a la dirección de movimiento entonces la respuesta de orientación se inhibe. Cuando el objeto es un cuadrado el efecto de facilitación se manifiesta inicialmente cuando el cuadrado es pequeño, pero cuando sus dimensiones se aumentan entonces se manifiesta una inhibición de la respuesta de orientación (ver Fig. 15.A).

Ewert también ha mostrado que esta capacidad de discriminación entre estímulos que facilitan la respuesta de orientación (presa) y los que la inhiben (predador) se pierde cuando se lesiona el pretectum del animal (Fig. 15.B). Cuando ocurre esta lesión el animal ataca en forma indiscriminada a cualquier estímulo que se le presente, incluso aquellos normalmente considerados como predadores.

Asimismo, Ewert y colaboradores han estudiado cuales podrían ser los sustratos neuronales de esta capacidad de discriminación entre preda

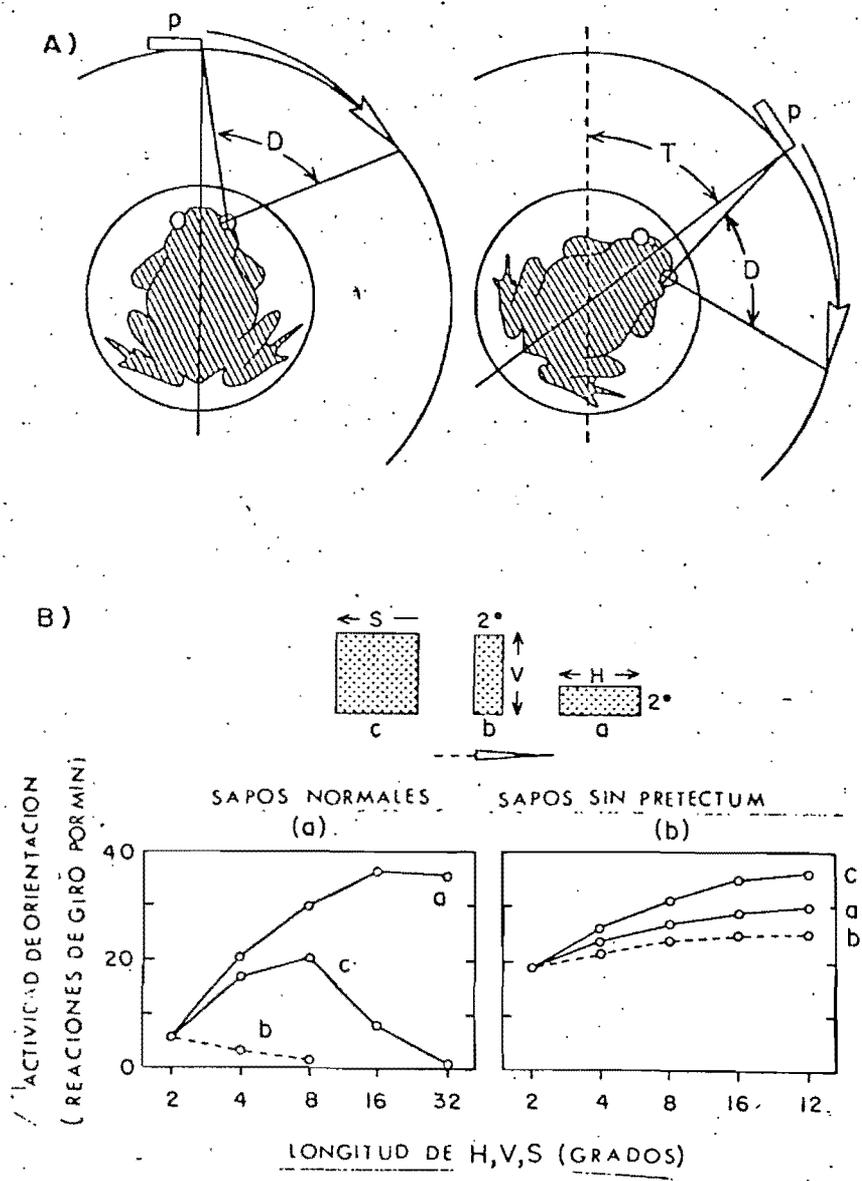


Fig. 15.- Conducta de orientación a diferentes tipos de estímulos, en sa-
pos sanos (A) y sapos sin pretectum (B) (10).

dor y presa en la respuesta de orientación. Para ello realizaron un estudio sistemático sobre el procesamiento de información que ocurre en la retina, el tectum y el pretectum ante las distintas configuraciones del estímulo. Se observó que las células ganglionares tipo 2 y 3 respondían con igual intensidad si el estímulo se alargaba en la dirección del movimiento; mientras que si el estímulo se alargaba perpendicularmente a la dirección del movimiento, o era un cuadrado, estas células incrementaban el número de disparos hasta que el tamaño del estímulo es mayor que se - campo receptivo excitatorio empezándose a manifestar una fuerte inhibición (mayor en el tipo 2 que en el 3) ya que el campo receptivo inhibitorio está estimulado. Las células ganglionares tipo 4 responden proporcionalmente al tamaño del estímulo cuando se alarga perpendicularmente - en la dirección del movimiento, mientras que la respuesta es más o menos constante cuando el estímulo se alarga en la dirección del movimiento.

Por estos datos experimentales acerca de la respuesta retiniana ante los diferentes tipos de estímulos Ewert y col. concluyen que las células ganglionares por sí mismas no pueden dar origen al reconocimiento entre el predador y la presa ya que su sensibilidad a estos parámetros varía en función del tamaño del estímulo.

Siguiendo la proyección retinal Ewert y su grupo estudiaron la respuesta de las células tectales ante la diferente configuración de los estímulos. Estos autores encontraron que la conducta en una célula tectal se correlacionaba estrechamente con la respuesta de orientación ya que se incrementaba su respuesta si el estímulo se alargaba en la dirección del movimiento, se inhibe si el estímulo se alarga en forma perpendicular a la dirección del movimiento y hay un efecto combinado de facilitación inicial e inhibición posterior cuando el incremento se realiza-

en las dos dimensiones (ver Fig. 16.C). Asimismo, cuando hay una le -
sión del pretectum estas células siguen una conducta altamente correla -
cionada con la respuesta de orientación del animal (Fig. 16.D). En -
 base a esta evidencia Ewert sugiere que estas células podrían ser res --
ponsables de la capacidad de discriminación entre predador y presa.

Para estudiar la influencia del pretectum hacia el tectum en esta -
 capacidad de discriminación, Ewert estudió la respuesta de varias célu -
las en el pretectum ante distintos estímulos. Una de las células regis
tradas era sensible básicamente a estímulos que se movían perpendicular-
mente a la dirección (Fig. 16.A) en que se mueve el estímulo, lo cual su
giere que esta célula podría estar inhibiendo a la célula del tectum pa-
ra darle su capacidad de discriminación entre el predador y la presa.

También se ha estudiado que esta capacidad de discriminación entre-
 predador y presa es independiente de la dirección del movimiento del es-
tímulo.

Ewert y Von Seelen basados en los datos experimentales mencionados-
 proponen un modelo teórico sobre los posibles mecanismos relacionados -
 con el proceso de discriminación entre predador y presa. Estos autores
 proponen que la retina, el tectum y el pretectum actúan como filtros sen
sibles a ciertas configuraciones del estímulo; el tectum es sensible a -
 configuraciones tipo presa, el pretectum a configuraciones tipo predador
 y la retina a una combinación de ambos (10).

Con este modelo, estos autores reproducen los resultados obtenidos-
 en las células de la retina, el tectum y el pretectum reproduciendo con-
 ello la respuesta conductual. Sin embargo, este modelo no define como-
 la interacción neuronal de estas estructuras puede dar origen a esta sen
sibilidad y como la interacción entre ellas controla la conducta del ani

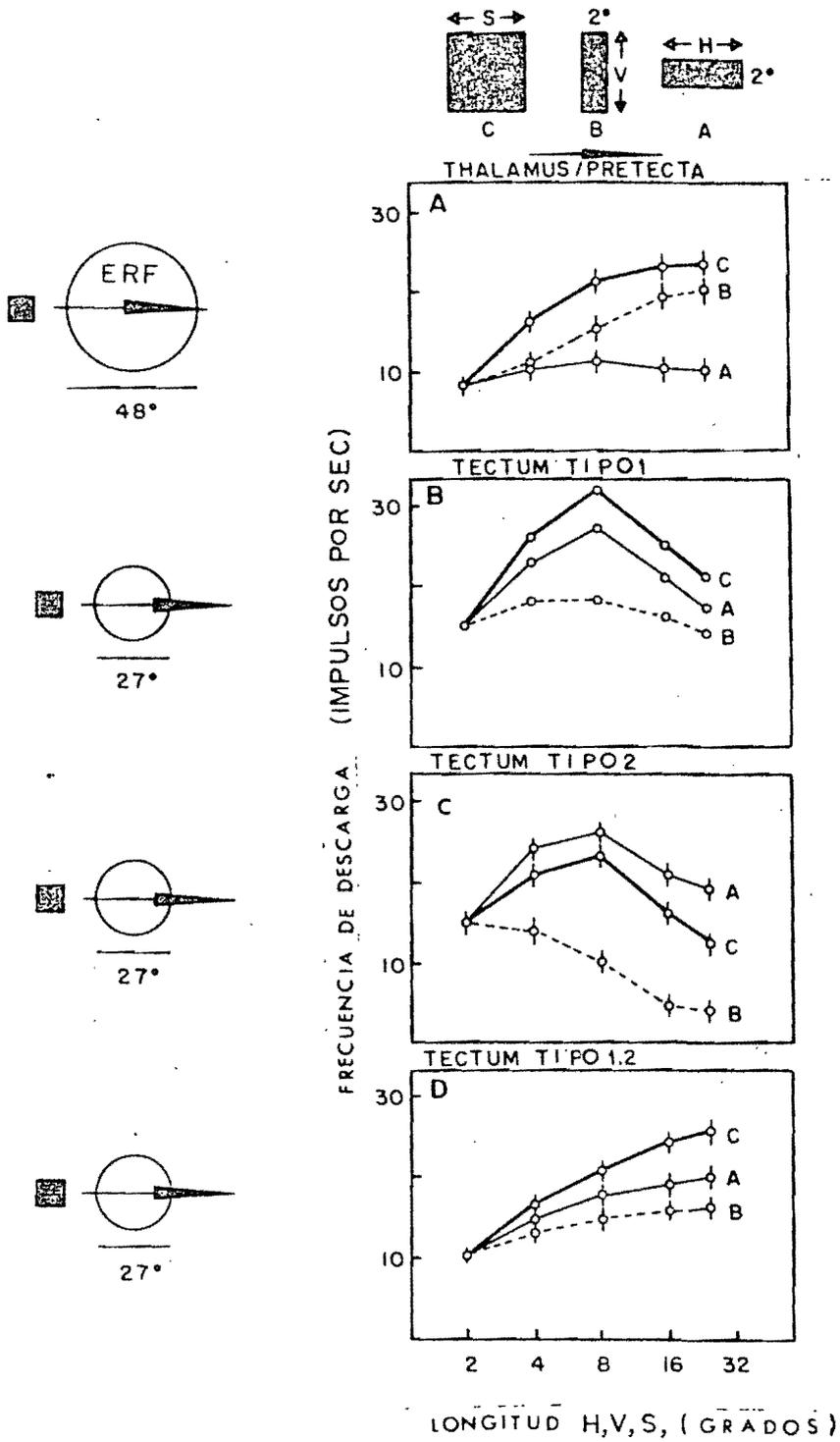


Fig. 16 - Respuestas tectal y talámicas a diferentes configuraciones de los estímulos (10).

mal. Asimismo, debido al carácter lineal del modelo, este sólo es válido para un rango limitado de valores.

En el presente capítulo vamos a desarrollar un modelo neuronal de la estructura bidimensional del tectum que al interaccionar con la retina y el pretectum nos permite reproducir la capacidad de discriminación entre predador y presa de las células tectales y de la conducta del animal, así como la actividad de las células pretectales. El modelo toma como entradas la actividad de las células de la retina considerandola como una caja negra, lo que ya ha sido descrito en otro capítulo.

Con este modelo estudiamos como la arquitectura de las células del tectum y su interacción con el pretectum y la retina da origen a la respuesta de orientación del animal ante diversos estímulos, independientemente de la dirección del movimiento.

MODELO BIDIMENSIONAL DEL TECTUM.

El modelo bidimensional del tectum es una extensión lineal del modelo unidimensional de esta estructura propuesto por Lara y Arbib (19). Para el caso bidimensional el número de células y de interacciones se incrementa considerablemente por lo que describiremos brevemente las principales interconexiones de las diferentes células del tectum entre sí. Lara y Arbib consideran al tectum formado por unidades funcionales que definen como columnas tectales, de acuerdo a las investigaciones fisiológicas de Székely y Lazar (26) (ver Fig. 17).

Las células tectales consideradas por estos autores son:

- a) Células con forma de pera grande (LP): estas células se encuentran

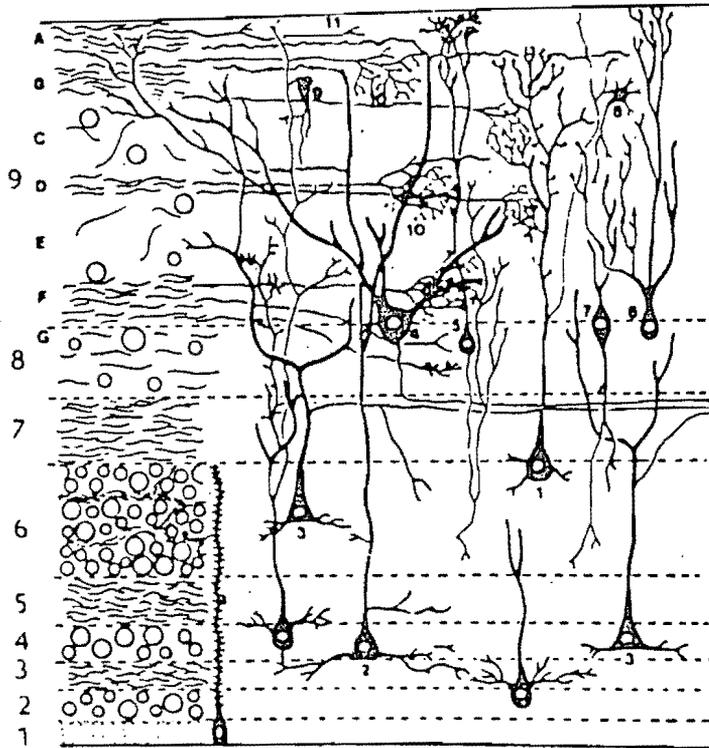


Fig. 17.- Representación Diagramática de la laminación y los tipos representativos de neuronas de el tectum óptico. Los números de la izquierda indican las diferentes capas tectales. Los tipos de células estan numeradas como sigue: (1) neuronas con forma de pera grande con arborización dendrítica y axón ascendente; (2)- neurona con forma de pera grande con colaterales dendríticos; - (3) neuronas piramidales con axón eferente; (4) neurona ganglionar con axón eferente; (5-6) neuronas con forma de pera pequeña con axones descendentes y ascendentes respectivamente; (7) neurona bipolar; (8) neurona estrellada; (9) células amacrinas; - (10) terminales ópticas; (11) evidencia controlada de las fibras diencefálicas (de Székely y Lazar 1976).

localizadas en la capa 6 del tectum. (ver Fig. 17. A).

- b) Células piramidales (PY): se localizan también en la capa 6 del tectum. Estas células son consideradas, en el modelo, como los elementos eferentes del tectum. (ver Fig. 17. A).
- c) Células con forma de pera pequeña (SP): son neuronas localizadas en la capa 8 del tectum. (ver Fig. 17. A).
- d) Neuronas estrelladas (SN): estas neuronas se localizan en la capa 9 del tectum. Estas células realizan una función parecida al proceso de inhibición lateral. (ver Fig. 17. A).

El número de células en cada columna fue elegido como una proporción del número de cada tipo de células en relación al número de las células piramidales. Por esta razón, cada unidad funcional consta de 1 glomerulo (GL), 1 célula con forma de pera grande (LP), 1 célula piramidal (PY), 1 célula con forma de pera pequeña (SP) y 1 neurona estrellada (SN). En la Fig. 18 se muestra la configuración del modelo unidimensional del tectum propuesto por Lara y Arbib.

En este trabajo simulamos una superficie compuesta por 8 columnas por lado (ver Fig. 19). Brevemente, la interacción entre las células en el tectum es como sigue:

- a) El glomerulo contiene fibras ópticas aferentes (ganglionar tipo 2), la arborización dendrítica y axones recurrentes de las células LP y SP, tanto de su propia columna como de las columnas vecinas en todas las direcciones (ver Fig. 20).
- b) Cada célula con forma de pera grande es excitada por fibras ópticas (ganglionar tipo 2) a través del glomerulo y dendritas interglomerulares y por células LP de las columnas vecinas colocadas a su izquierda. Por otro lado, estas células son inhibidas por las

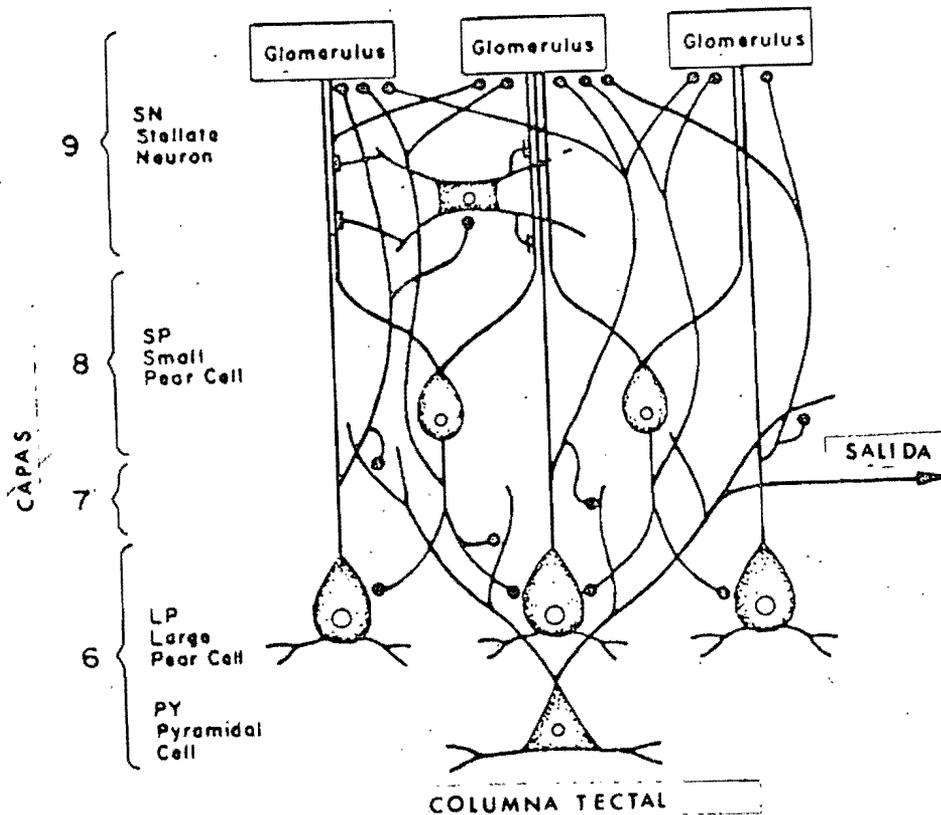


Fig. 17.A.- Neuronas y sinaptología del modelo de la columna tectal. Los números a la izquierda indican las diferentes capas tectales.

El glomerulo está constituido por los axones dendríticos y recurrentes de LP y SP, así como por terminales ópticas y diencefálicas. La LP excita al PC, al SN, y al GL, y es inhibido por el SN (del cual sólo uno de los dos es mostrado en nuestro modelo de la columna). La SP excita al LP, a las células PC y envía axones recurrentes al glomerulo; esta neurona es inhibida por el SN. La SN es excitada por las neuronas LP y las fibras diencefálicas e inhibe a las células LP y SP. La PY es activada por la LP, la SP y las fibras ópticas, y es la neurona aférente del tectum (de Lara-Alecio y Gonzalez, 1982).

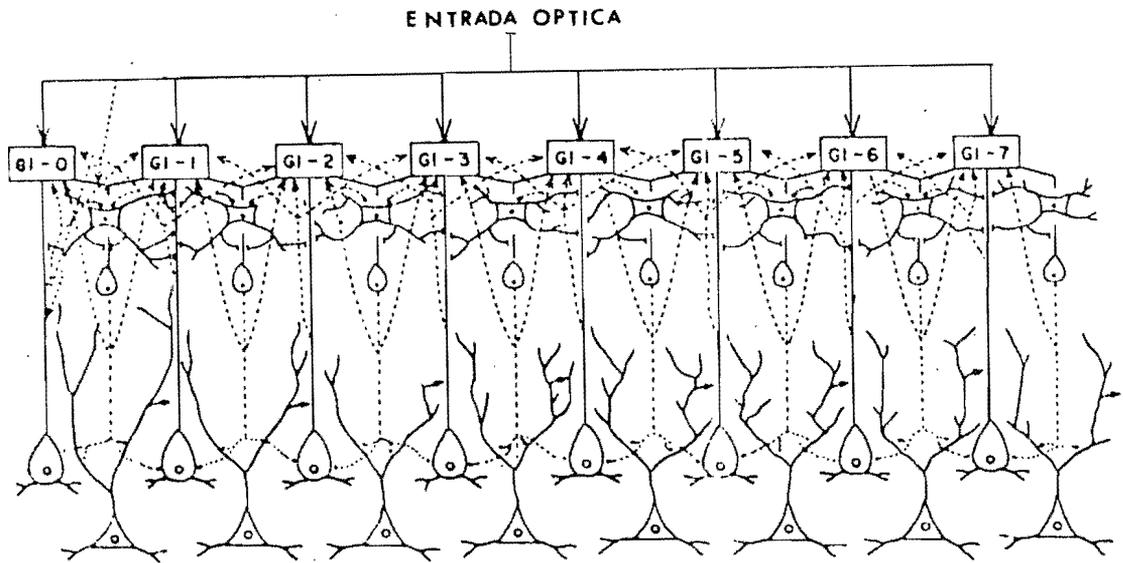


Fig. 18.- Arquitectura del modelo del tectum. Cada columna está constituida por un GL (glomerulo), una LP (célula con forma de pera grande) una SP (neurona con forma de pera pequeña), una SN (neurona estrechada), y una PY (célula piramidal). Las aferentes son las fibras ópticas que llegan al GL, a la LP, a la SP y a la PY, y las eferentes son los axones de la PY. Las células LP son activadas por el GL y la entrada óptica y envían axones recurrentes tanto a su propio como a sus vecinos glomerulos. Las SN son activadas por las células LP y ellas inhiben a las neuronas LP y SP propias como de columnas vecinas. La SP recibe excitación del GL y son inhibidas por la SN; finalmente la PY recibe aferentes de la retina, de las neuronas LP y SP (de Lara y Arbib, 1981).

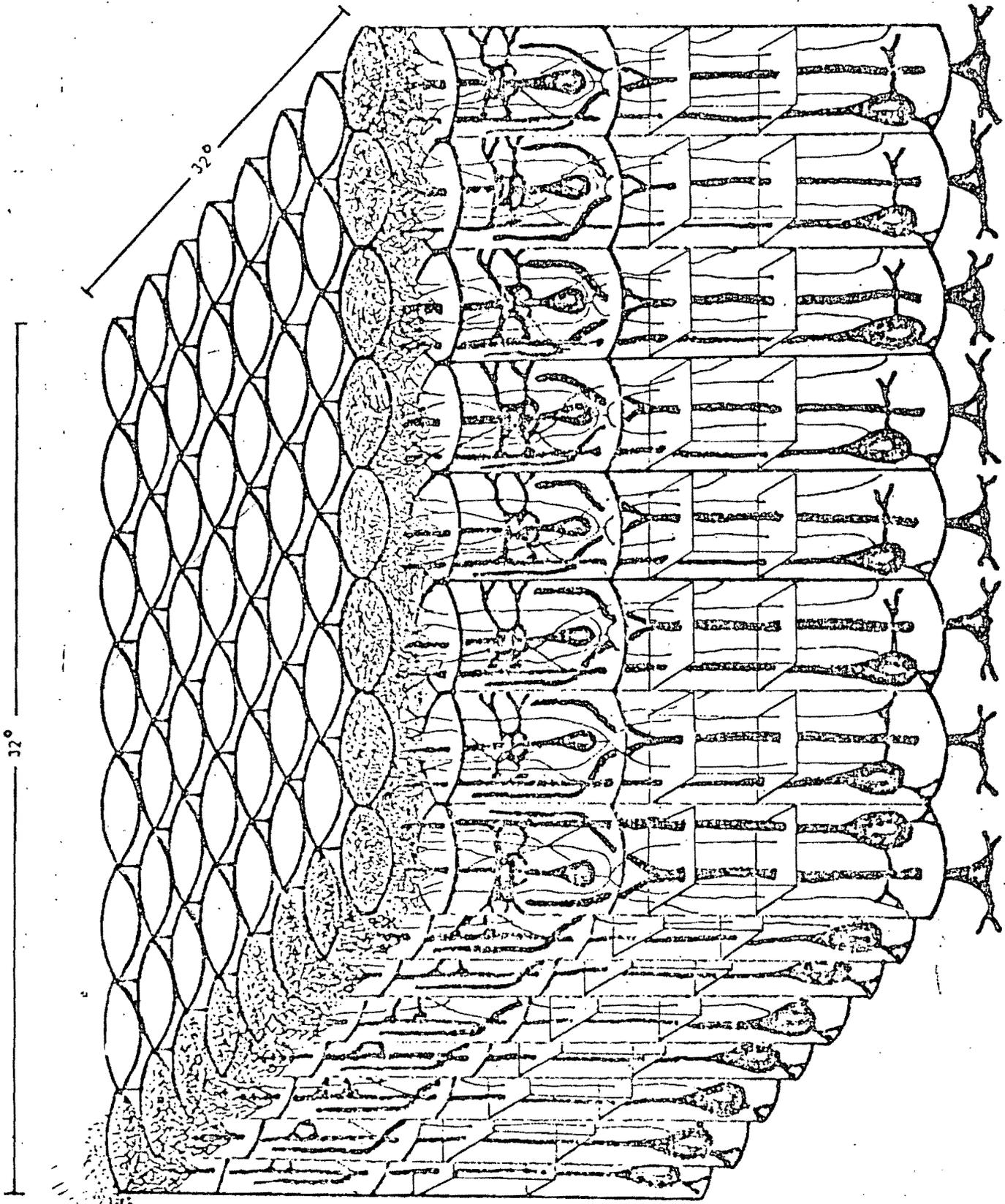


FIG. 19. Superficial transverse section, 320 x 3.0, 400 \times tectum

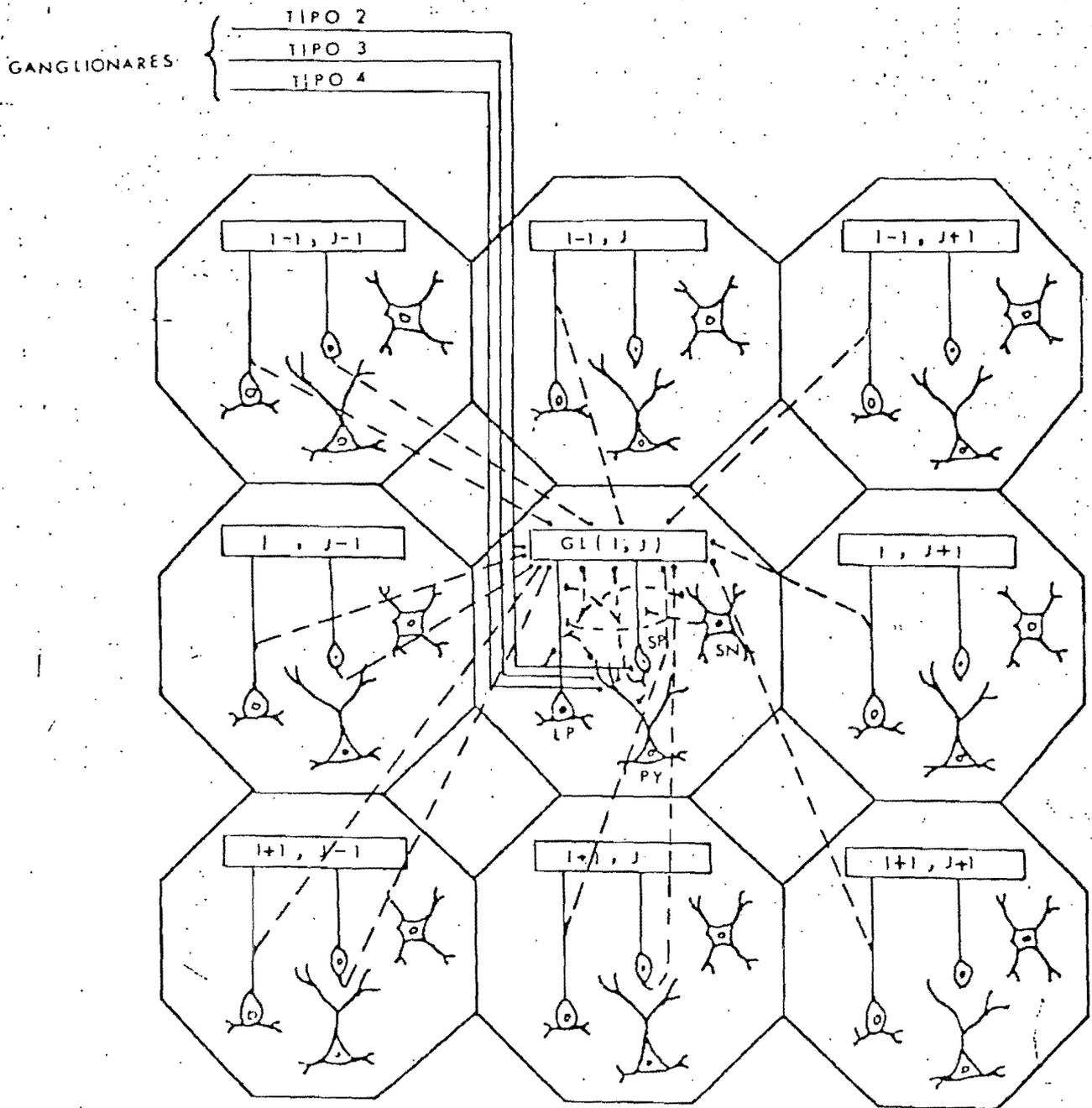


Fig. 20.- Aferentes celulares al glomerulo de una columna del modelo bidimensional del tectum. Notese que el glomerulo sólo recibe aferentes retinuales de las ganglionares tipo 2 y recibe la influencia de las columnas vecinas ya sea por medio de las peras grandes o las pequeñas.

- SN, tanto de su propia columna como de las columnas vecinas a su izquierda (ver Fig. 21). Por otro lado envía axones recurrentes a su glomerulo y a sus vecinos, transmitiendo de esta manera una facilitación entre columnas.
- c) La célula con forma de pera pequeña es activada por fibras ópticas (ganglionar tipo 2) a través del glomerulo y dendritas interglomerulares de su propia columna, así como de las columnas vecinas a su derecha. También es inhibida por la SN de su columna (ver Fig. 22), envía axones recurrentes a su glomerulo, excita a las células LP de sus vecinas a la derecha y a las PY de su columna re - crudeciendo así la activación de las células dentro de su columna.
- d) La neurona estrellada recibe excitaciones de las células LP de su columna y de las columnas vecinas a su derecha (ver Fig. 23). Es estas neuronas inhiben a las células LP y SP de su columna, así como a las LP de sus vecinas a la derecha, transmitiendo de esta manera un efecto inhibitorio.
- e) La célula piramidal, la cual es considerada en este modelo como la neurona eferente de cada columna en el tectum, es excitada por fibras ópticas (ganglionares tipo 2, 3 y 4), por las células LP y SP de su columna y por las neuronas LP de las columnas vecinas a su derecha (ver Fig. 24), integrando de esta manera el estado gene - ral de excitación de la columna.

La descripción matemática de este sistema, incluyendo el efecto del pretectum, como un conjunto de ecuaciones diferenciales simultáneas se encuentra en el Apéndice A.

Es importante notar que hemos considerado que los 3 tipos de células ganglionares llegan al tectum. Las células tipo 2 llegan al glome-

GANGLIONARES

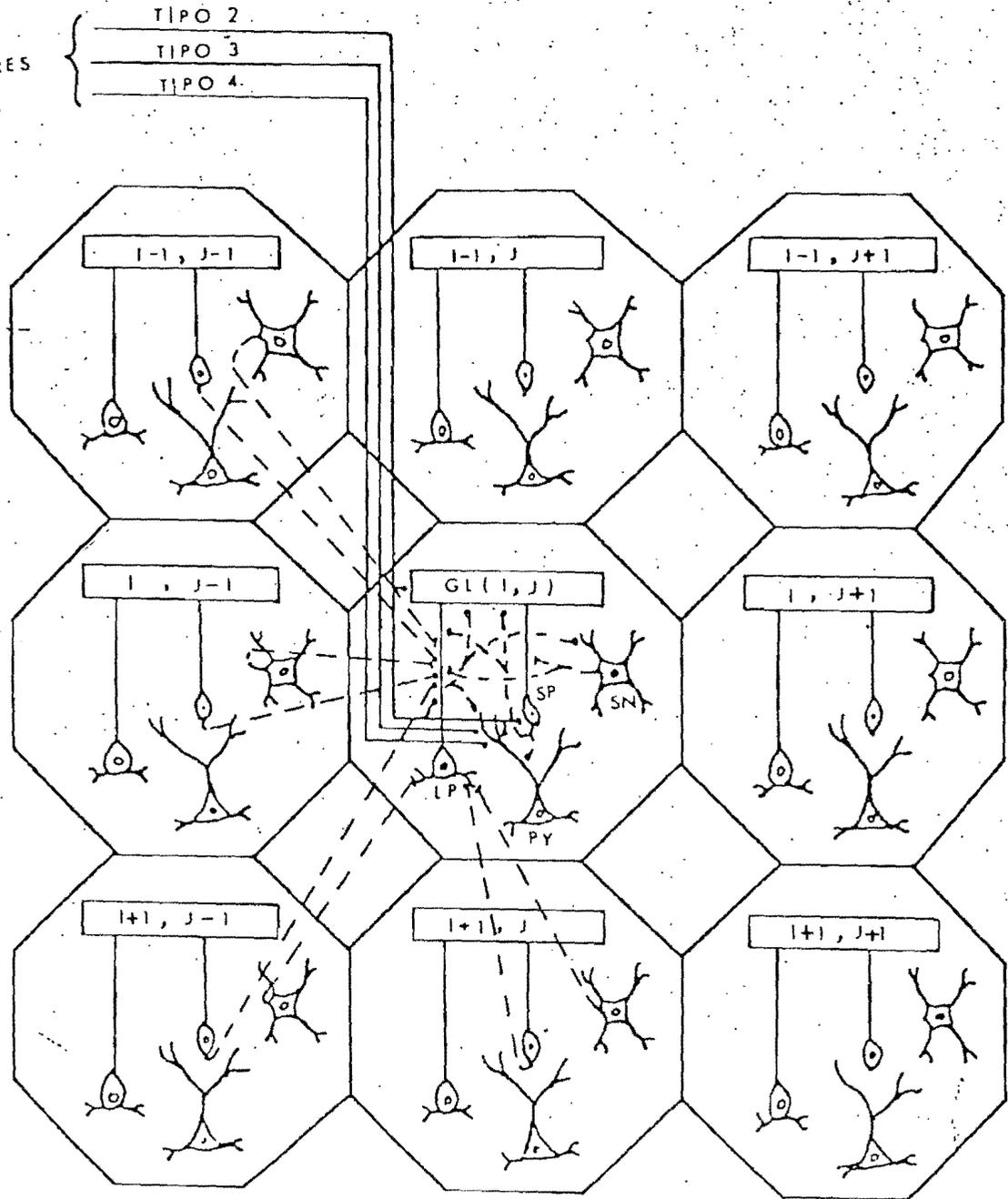


Fig. 21.- Aferentes celulares a la célula para grande de una columna del modelo bidimensional del tectum. Notese que sólo recibe aferentes de las células ganglionares tipo 2, y es excitada por peras pequeñas vecinas e inhibida por células estrelladas de columnas vecinas.

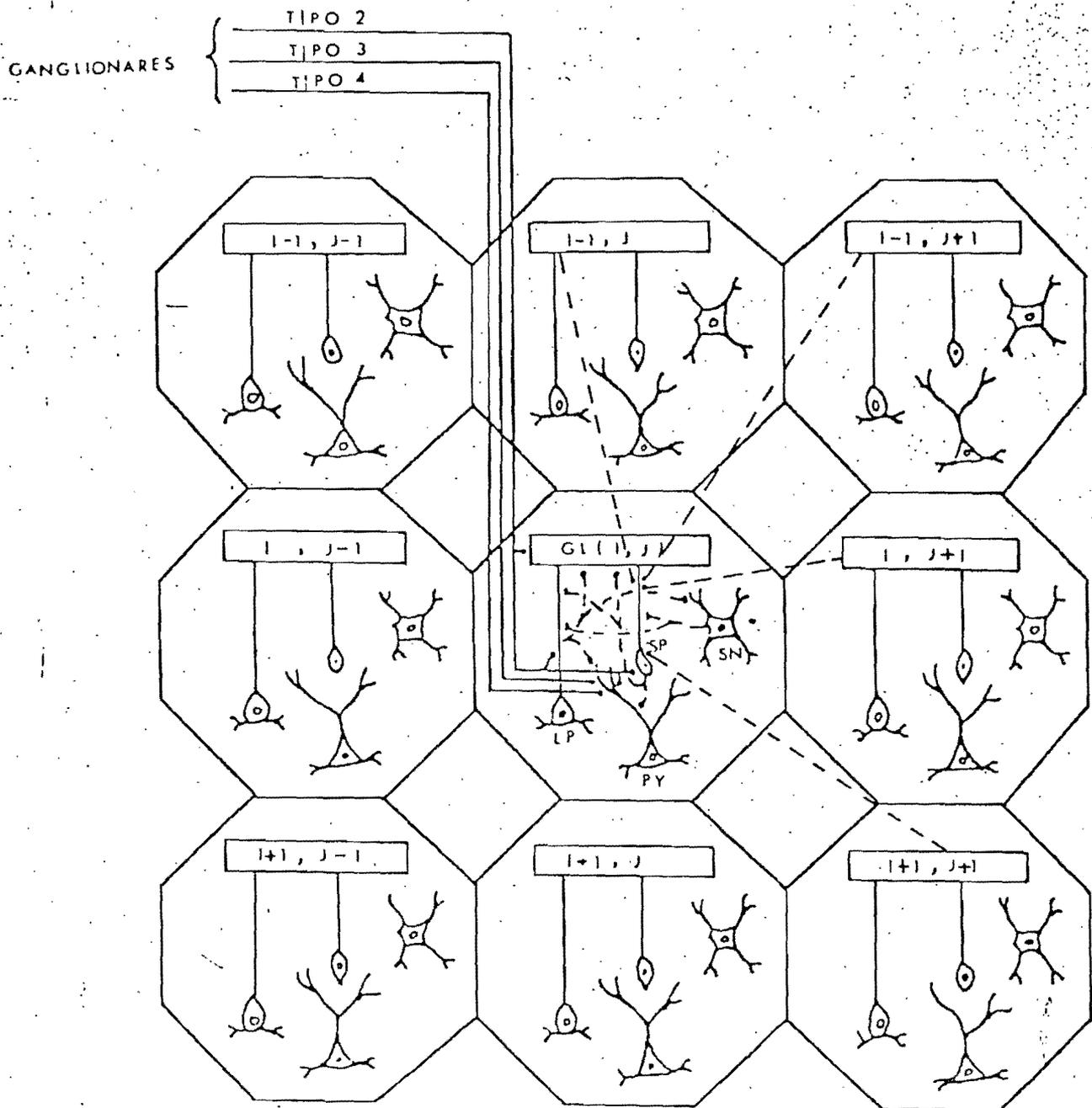


Fig. 22.- Aferentes celulares a la célula para pequeña de una columna del modelo bidimensional del tectum. Recibe aferentes de las ganglionares tipo 2 y recibe aferentes de glomerulos vecinos.

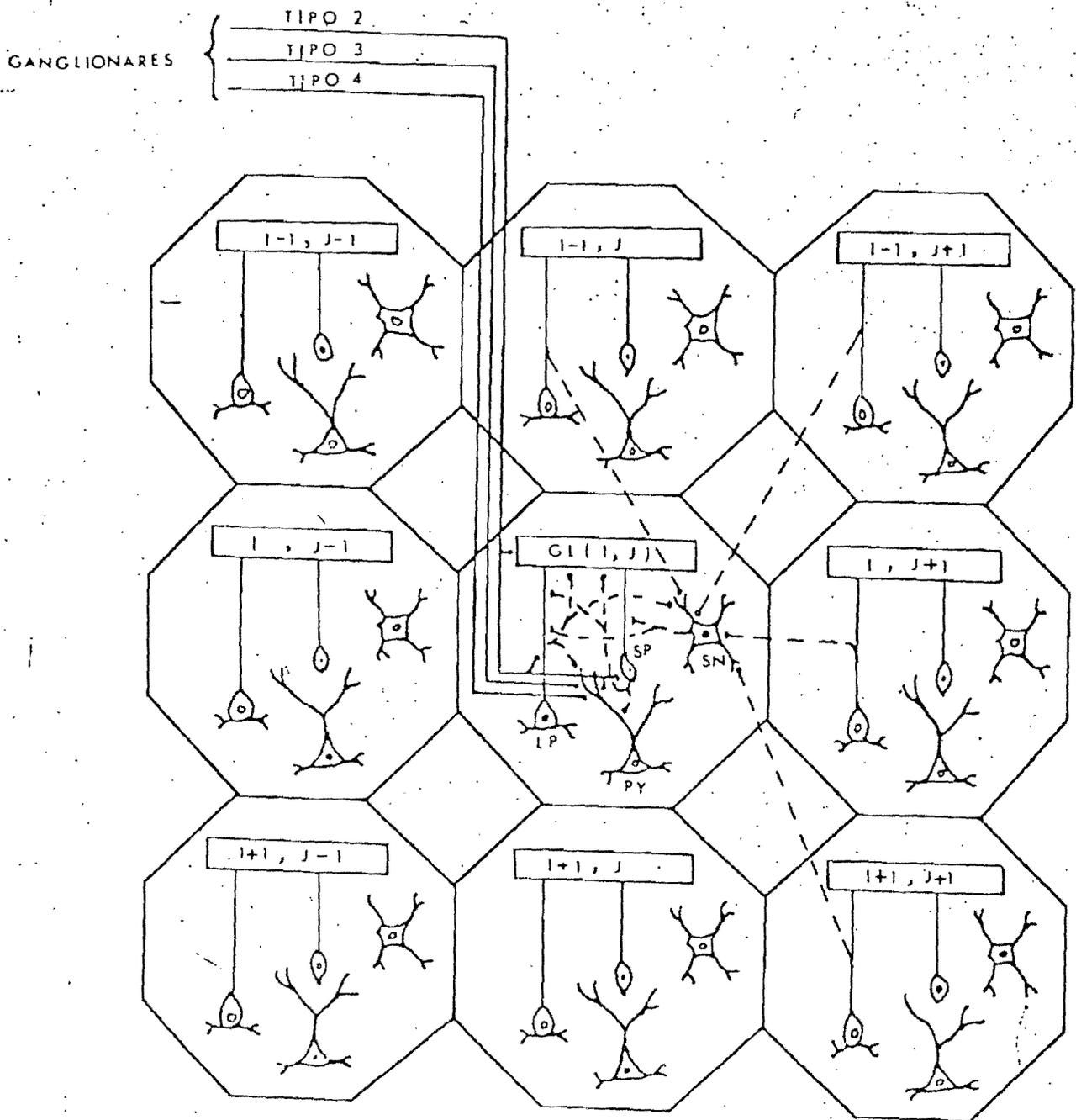


Fig. 23.- Aferentes celulares de la célula estrellada en el modelo bidimensional del tectum. Esta célula es excitada por LP de su propia columna así como de las LP de columnas vecinas.

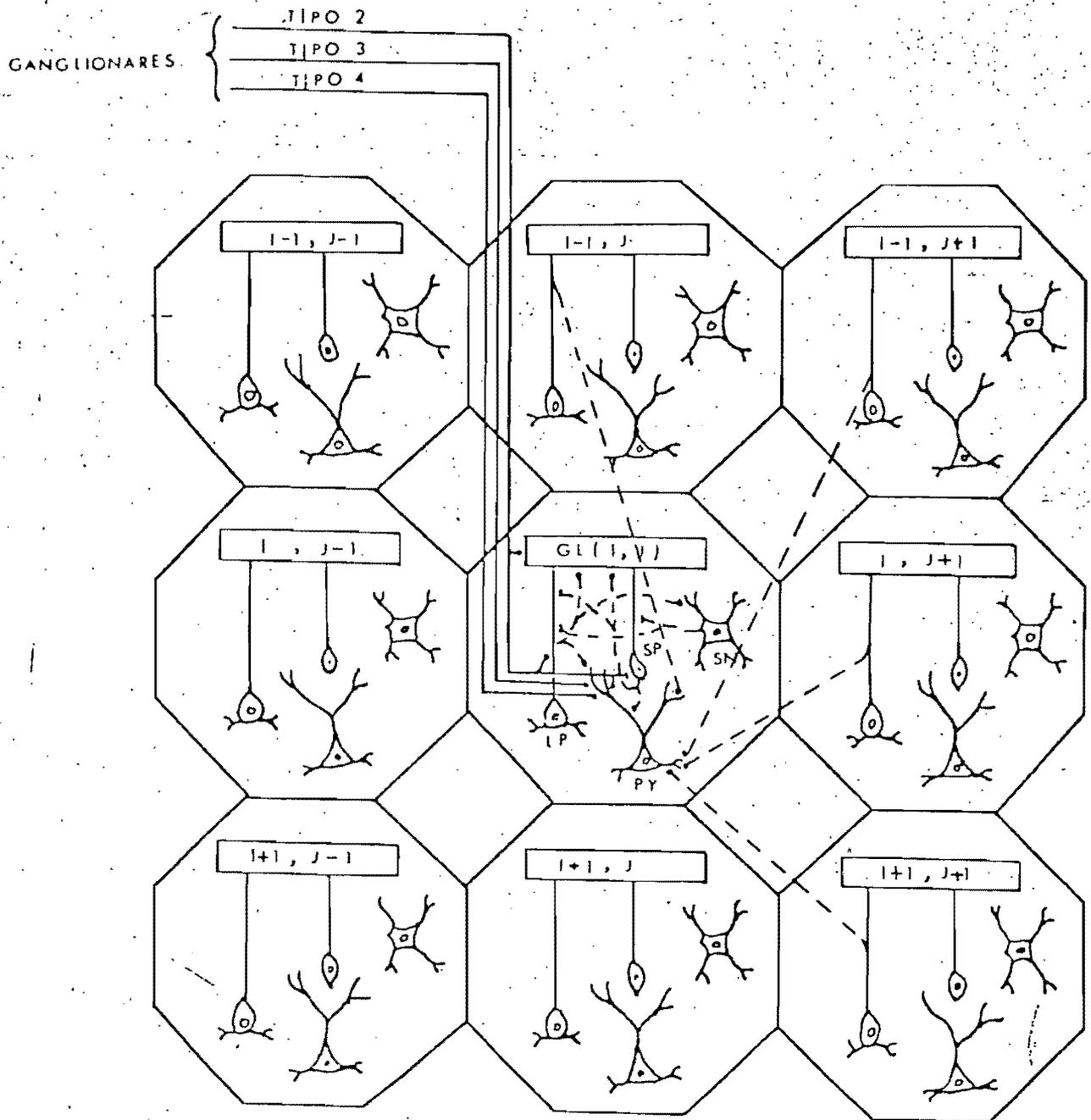


Fig. 24.- Aferentes celulares de la célula piramidal en el modelo bidimensional del tectum. Esta célula es activada por la LP y SP de su columna y por LP's de columnas vecinas y recibe aferentes ganglionares tipo 2, 3 y 4.

rulo, a las células LP, a las SP y a las PY. Las tipo 3 y 4 sólo llegan a las células PY.

MODELO BIDIMENSIONAL DEL PRETECTUM.

Para simular la acción del pretectum simplemente cambiamos los pesos de las células ganglionares tipo 3 y 4 para reproducir en forma general la respuesta del pretectum, que es sensible a estímulos tipo predador estudiada por Ewert (en el Apéndice A se puede ver su descripción matemática). Proponemos que esta célula inhibe a las LP, SP y a las PY. La configuración del pretectum con el tectum se muestra en la Fig. 25., donde se observa que cada célula del pretectum recibe la proyección retinotópica similar a la del tectum y cada zona inhibe a su correspondiente proyección en el tectum.

El diagrama de bloques de la configuración final de la interrelación retina-tectum-pretectum se puede observar en la Fig. 26.

SIMULACION EN COMPUTADORA.

Para la simulación en computadora del presente modelo elegimos tres medios para representar los resultados: gráficas que muestran la actividad de las 64 columnas del tectum, gráficas que muestran relación de la actividad del tectum o pretectum ante distintos estímulos y gráficas que muestran la capacidad de discriminación de las células ante distintos estímulos independientemente de la dirección del movimiento.

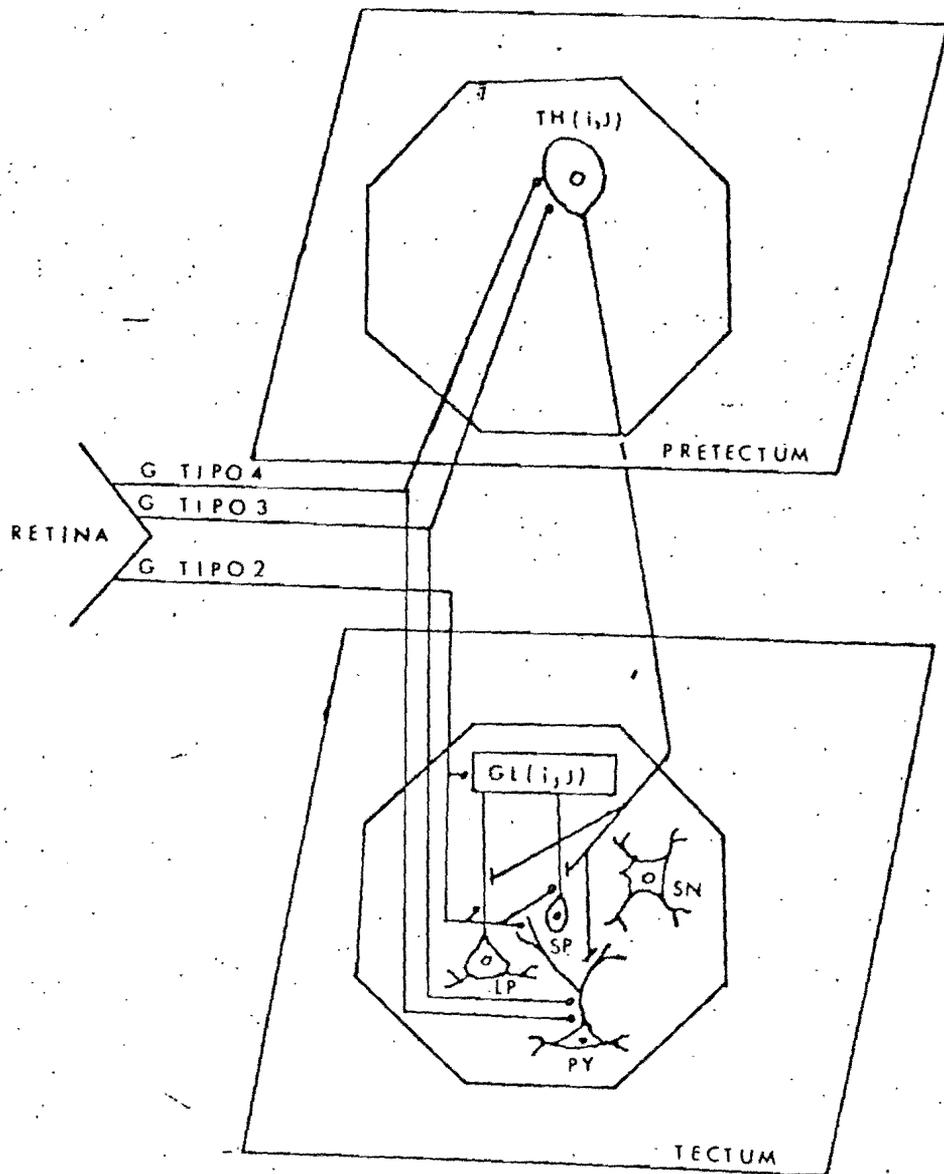


Fig. 25.- Diagrama que muestra la interacción entre las células del pretectum y la columna del tectum para el reconocimiento entre predador y presa. Las células del pretectum reciben aferentes ganglionares tipo 3 y 4 mientras que las células piramidales reciben 2, 3 y 4. La célula del pretectum inhibe a LP, SP y PY de la columna tectal.

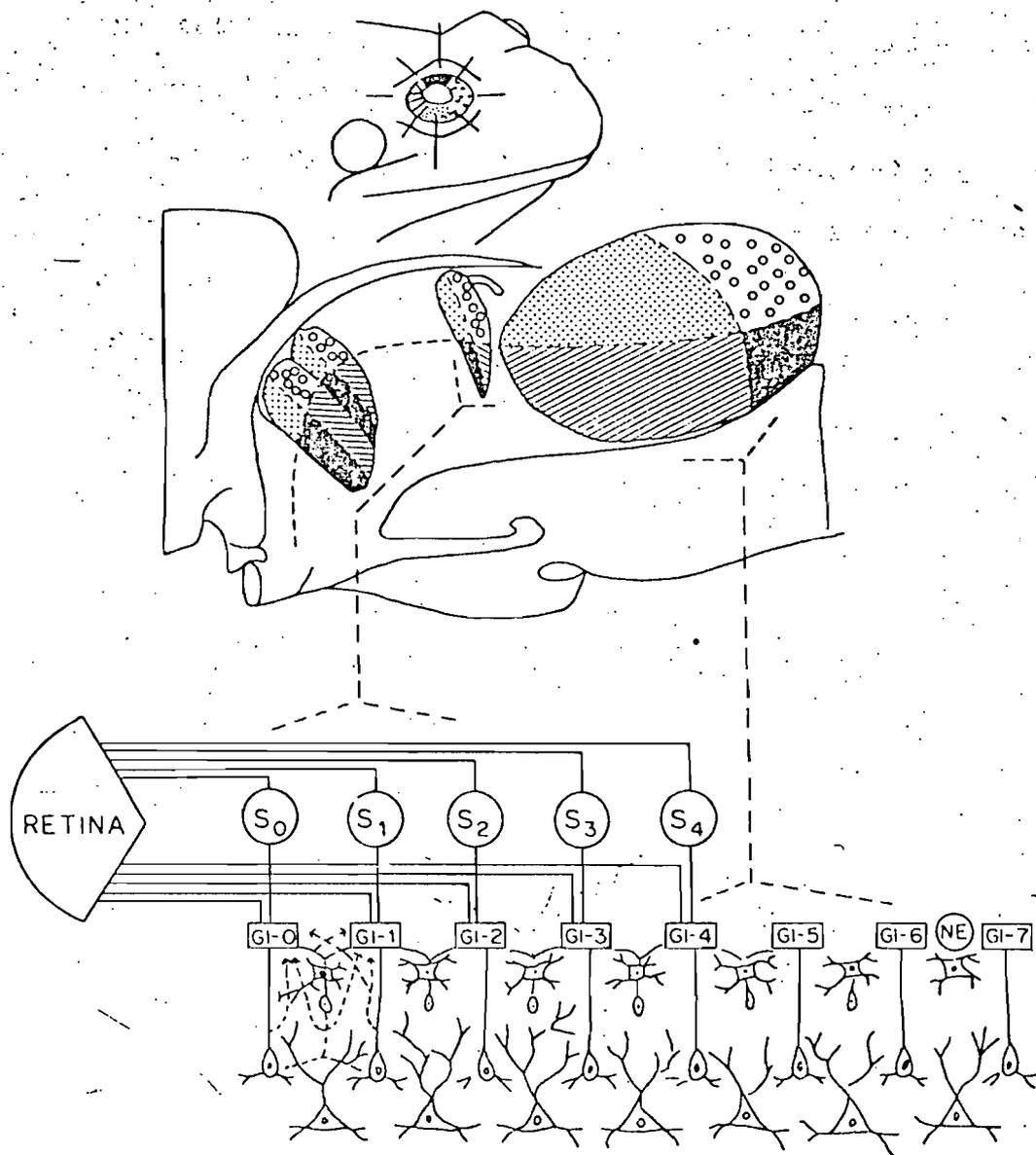


Fig. 26.- Diagrama que representa la interacción entre retina, tectum y pretectum. En la parte superior se muestra la proyección retinotópica hacia las siguientes regiones cerebrales (de izquierda a derecha): cuerpo geniculado lateral, núcleo de bellonci, pretectum y tectum óptico. En la parte inferior se muestra el modelo propuesto para simular el reconocimiento de presa o predador.

RESPUESTA DE LAS CELULAS TECTALES SIN PRETECTUM.

En esta sección simulamos la respuesta de las columnas tectales ante diversos estímulos. Hemos usado tres configuraciones básicas: rectángulos cuyo eje mayor se mueve en la dirección del movimiento (presa (a)); rectángulos cuyo eje mayor se mueve perpendicularmente a la dirección del movimiento (predador (b)); y cuadrados de diferentes dimensiones (c).

La Fig. 27 muestra que la respuesta de las células tectales a estos estímulos es mayor para estímulos tipo c, después a los tipo a y finalmente al tipo b. Esto reproduce los resultados experimentales obtenidos por Ewert y muestra que el tectum es sensible a todo tipo de estímulos cuando se elimina la acción del prepectum.

MODELO DE LA INTERACCION RETINA-TECTUM-PRETECTUM EN LA DISCRIMINACION PREDADOR-PRESA.

La Fig. 28 muestra la actividad de las células tectales ante diferentes tipos de estímulos. Las Figs. 29 A, B, C, muestran la actividad tectal ante los 3 tipos de estímulos. La Fig. 28 muestra que si el estímulo se alarga en dirección del movimiento la respuesta de las células tectales se incrementa grandemente, mientras que si el estímulo se alarga perpendicularmente a la dirección del movimiento entonces el tectum deja de responder. Con los cuadrados se observa una facilitación inicial y después una fuerte inhibición.

En forma general estos resultados reproducen los resultados fisiolo-

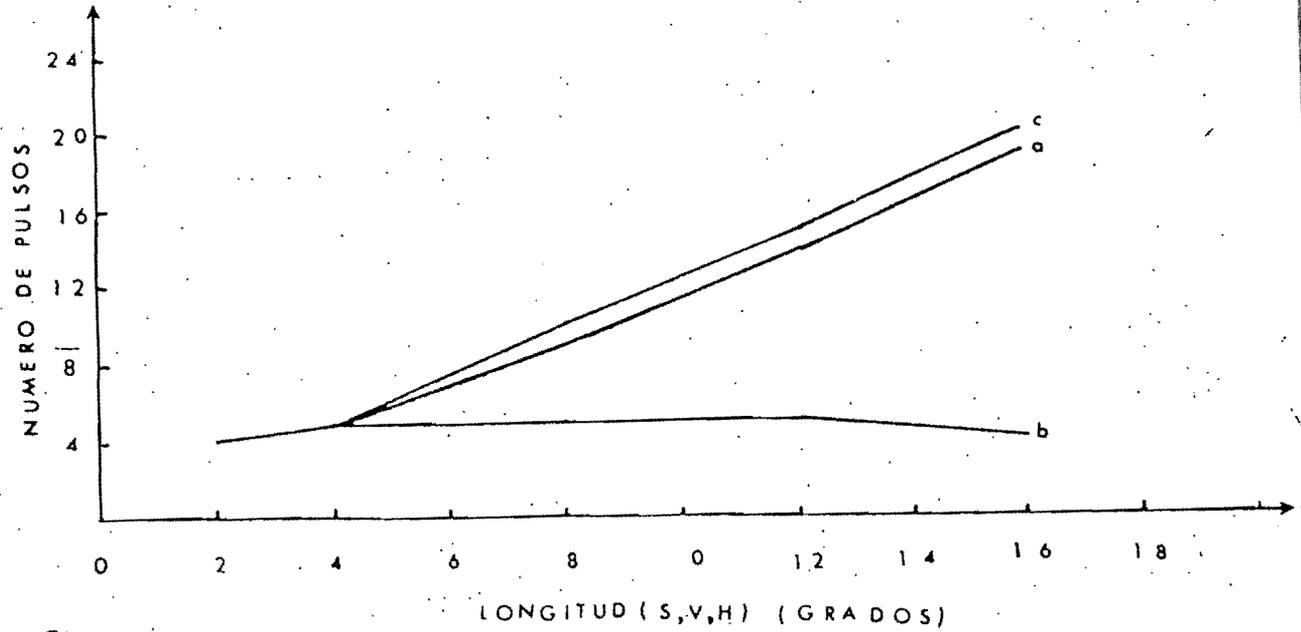
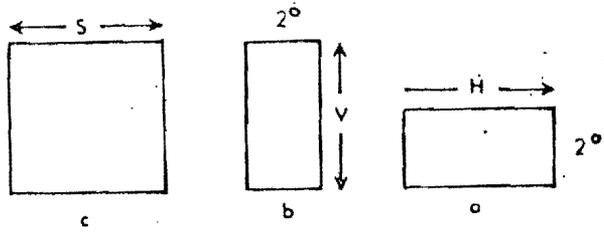


Fig. 27.- Respuesta neuronal de las células piramidales del modelo bidimensional del tectum ante estímulo que se alargan en la dirección del movimiento (tipo a) perpendiculares a la dirección del movimiento (tipo b) y cuadrados que se expanden en ambas direcciones (tipo c). La figura muestra que el tectum sin pre-tectum es más sensible a estímulos tipo c, después a los tipo a y finalmente a los b. También esta figura reproduce en forma general los resultados obtenidos experimentalmente por Ewert (ver Fig. 9C)

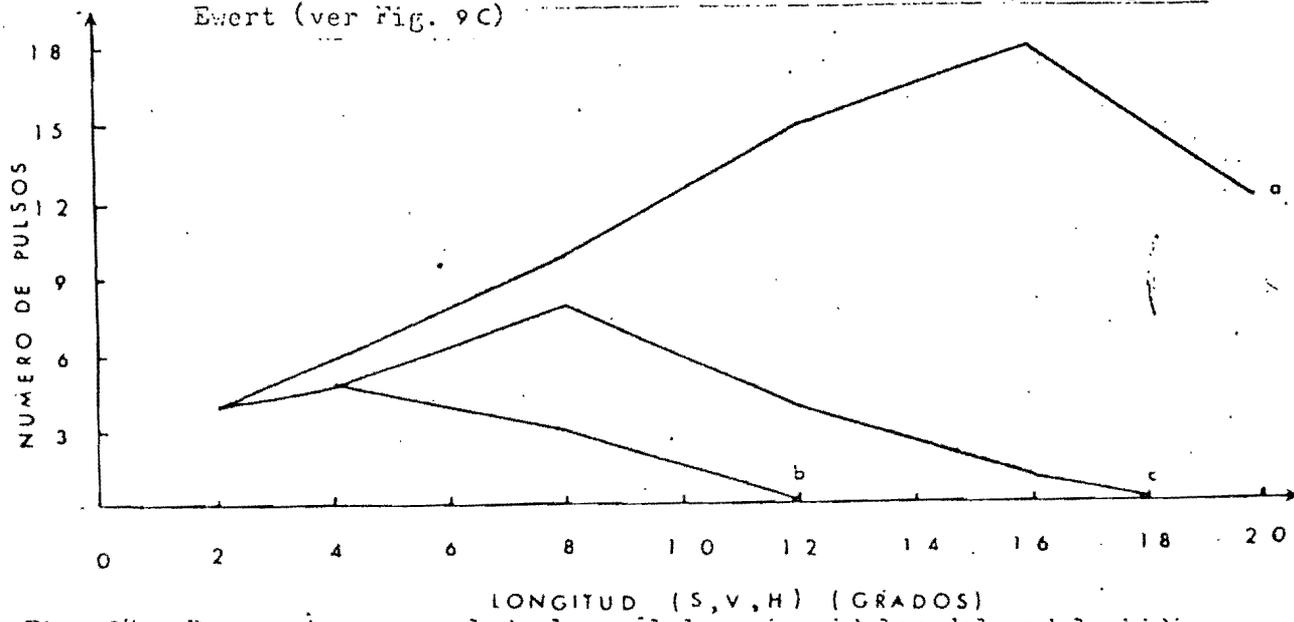


Fig. 28.- Respuesta neuronal de las células piramidales del modelo bidimensional de la intersección entre tectum y pre-tectum para el reconocimiento entre predador y presa. La figura muestra que las células tectales responden un mayor número de veces cuando se presenta un estímulo tipo a; cuando se presenta un estímulo tipo b, la respuesta se inhibe en proporción al tamaño del objeto. La respuesta se inhibe en proporción al tamaño del objeto cuando se presenta un estímulo tipo c.

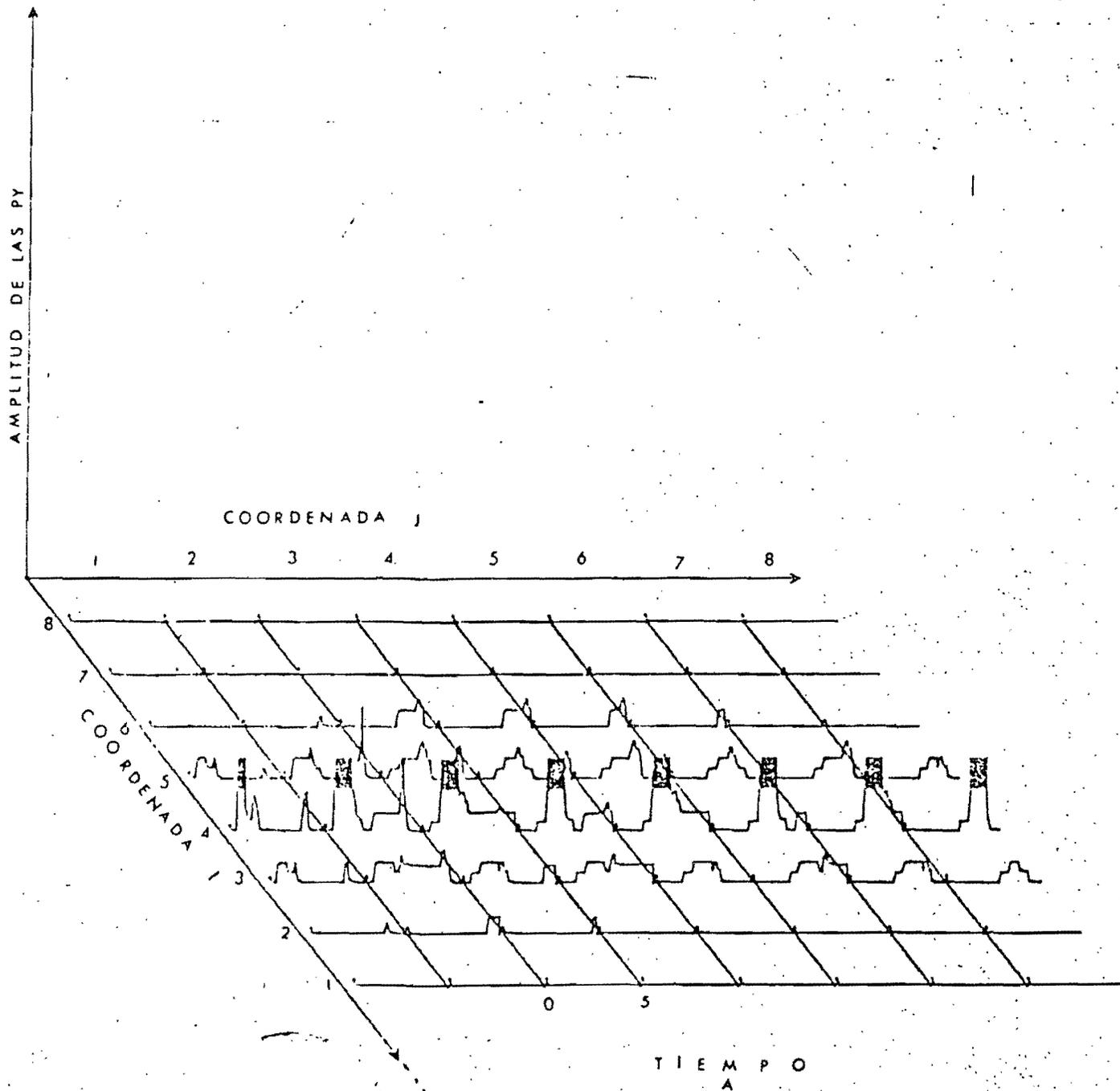
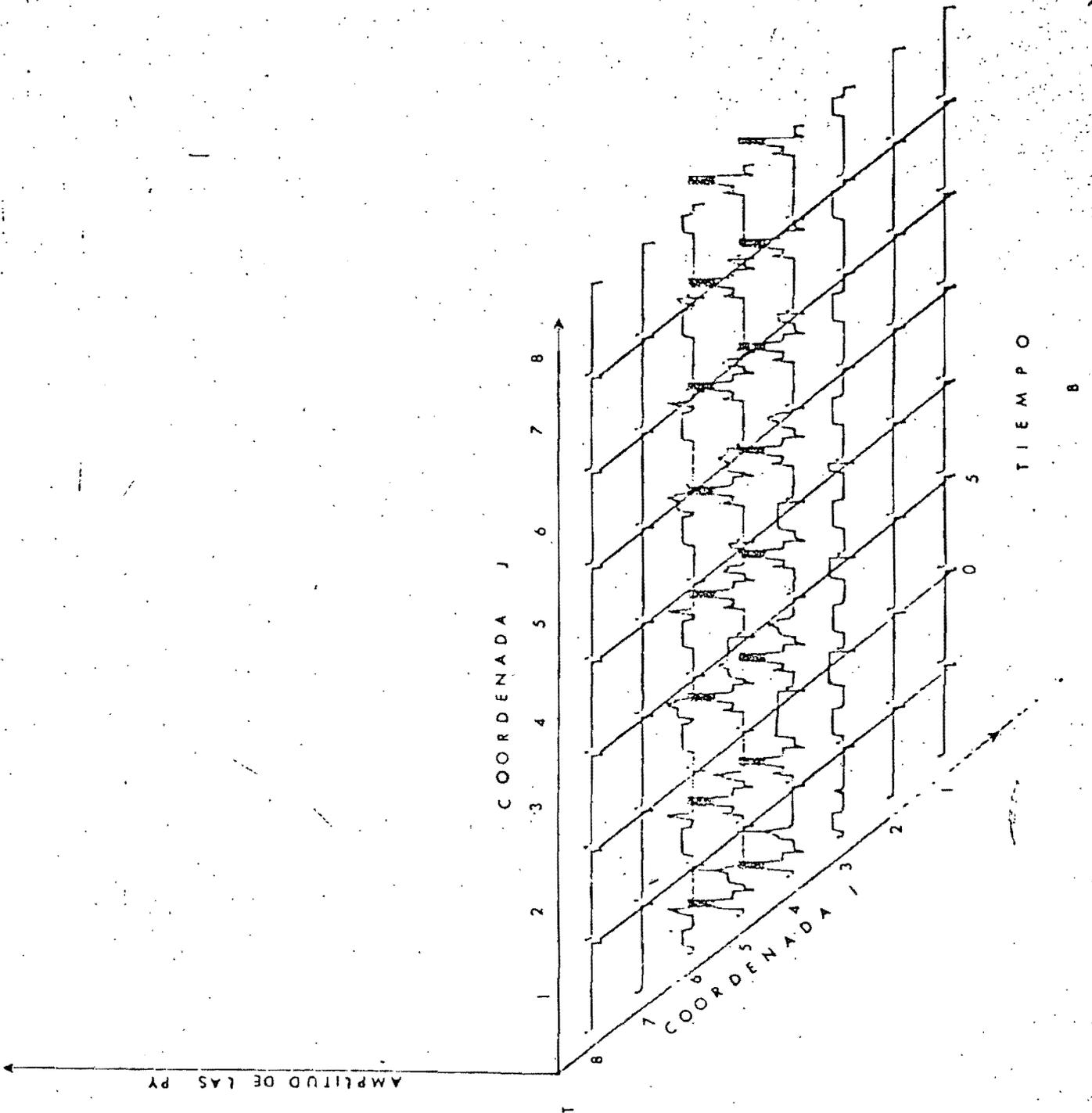
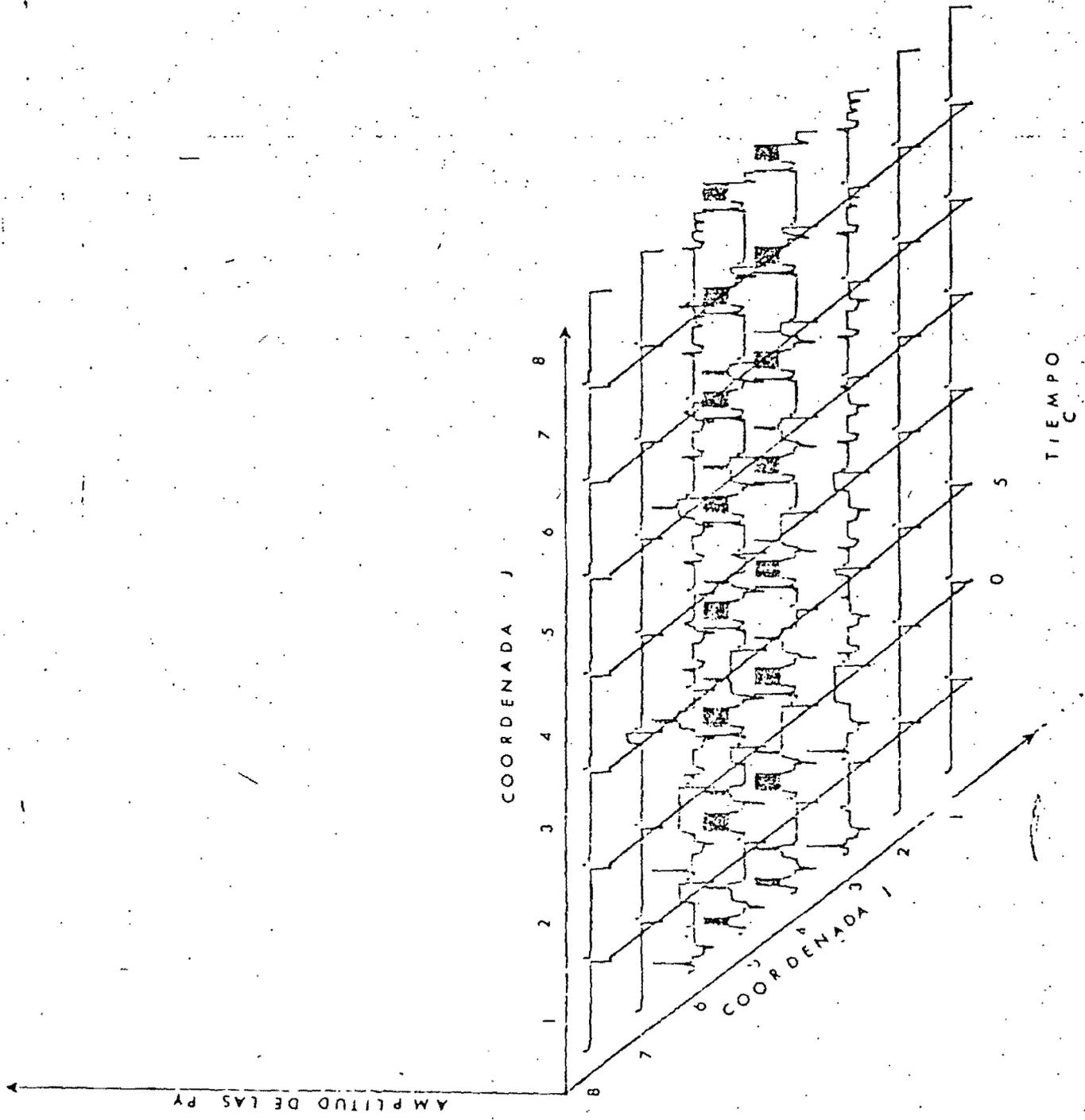


Fig. 29.- Estado de activación de las células PY de las 64 columnas en el tectum cuando se presenta un estímulo tipo a (A), tipo b (B) o tipo c (C), con longitud de-



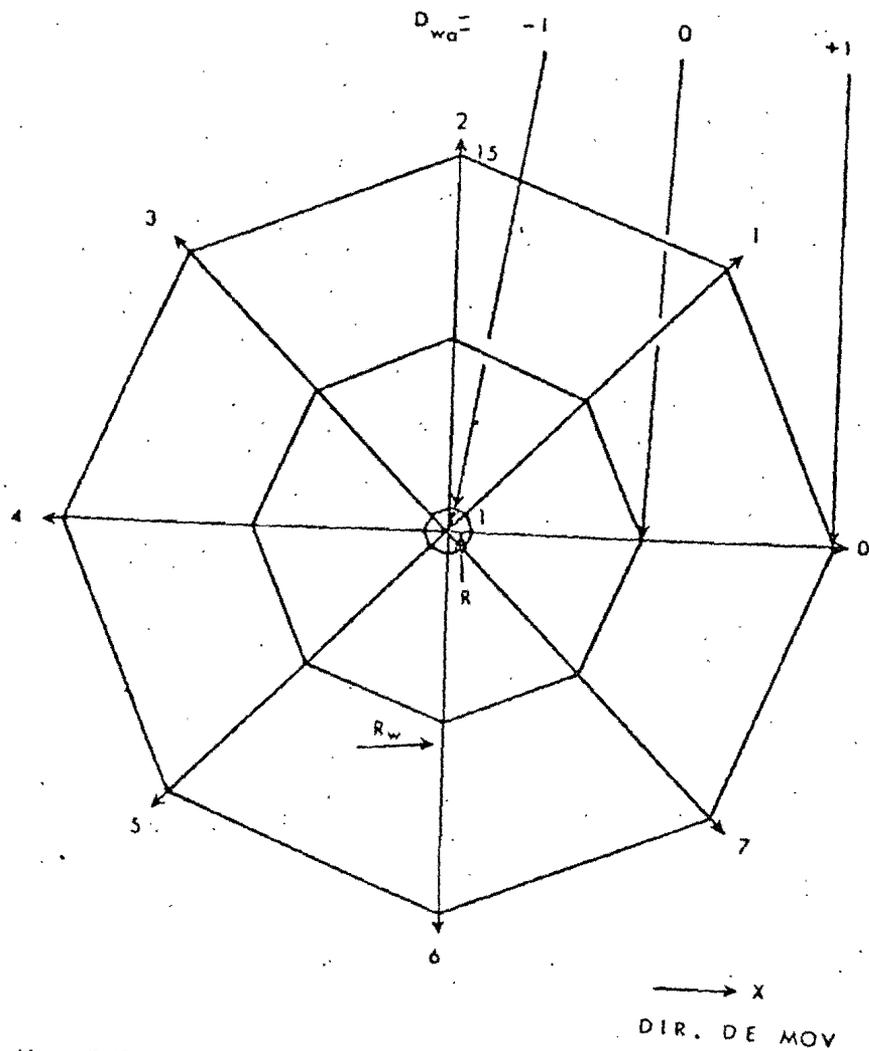


lógicos de las células tectales encontradas por Ewert; que teóricamente tienen como función el reconocimiento entre estímulos tipo predador y tipo presa. Asimismo, estos resultados nos permiten explicar el posible origen neuronal de la respuesta de orientación.

INVARIANCIA A LA DIRECCION DE MOVIMIENTO EN EL RECONOCIMIENTO PREDADOR-PRESA.

Para simular que el reconocimiento entre predador-presa es independiente de la dirección de movimiento simplemente usamos un estímulo de dimensiones $12^{\circ} \times 2^{\circ}$ y lo movemos en diferentes direcciones, primero en la configuración tipo presa y después en la configuración tipo predador. En cada dirección anotamos la actividad de las células tectales lo cual nos da origen a un círculo donde el círculo externo define la respuesta hacia la presa y el círculo interno la respuesta al predador, y los ejes nos definen la dirección a la cual el estímulo ha sido aplicado.

Los resultados se pueden observar la Fig. 30 donde se observa que el reconocimiento entre predador y presa es independiente de la dirección del movimiento. En las Figs. 31 A, B, C, D, mostramos la respuesta de las 64 columnas ante un estímulo tipo predador, mientras que en las Fig. 32 A, B, C, D, mostramos los correspondientes a un estímulo tipo presa, ambos estímulos se mueven en diferentes direcciones, lo cual nos indica que el patrón de respuesta es igual en todas las direcciones.



w - presa
 p - predador

$$D_{wa} = \frac{R_w - R}{R_w + R}$$

Fig. 30.- Invariencia de la respuesta de las células piramidales del modelo bidimensional del tactum ante estímulos tipo presa y tipo predador que se mueven en 8 distintas direcciones. La fórmula indica cómo se ha cuantificado la invariencia del reconocimiento independientemente de la dirección. R_w es el número de disparos de una célula piramidal ante la presentación de un estímulo tipo presa (a); y R es la respuesta de la célula piramidal a una célula tipo predador (b). La fórmula del contraste nos define D_{wa} que puede ir de +1 a -1, el círculo intermedio corresponde a $D_{wa}=0$.

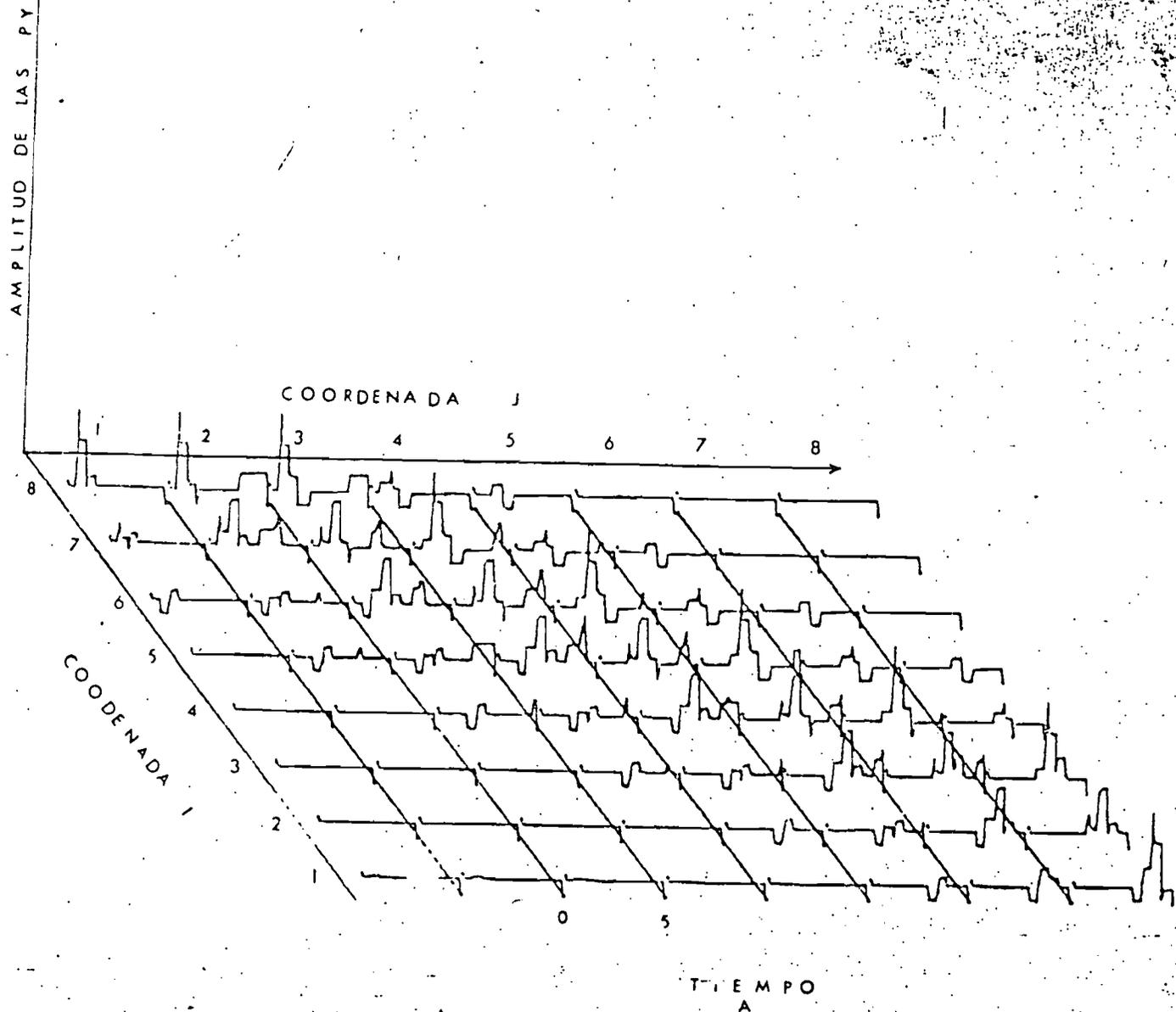
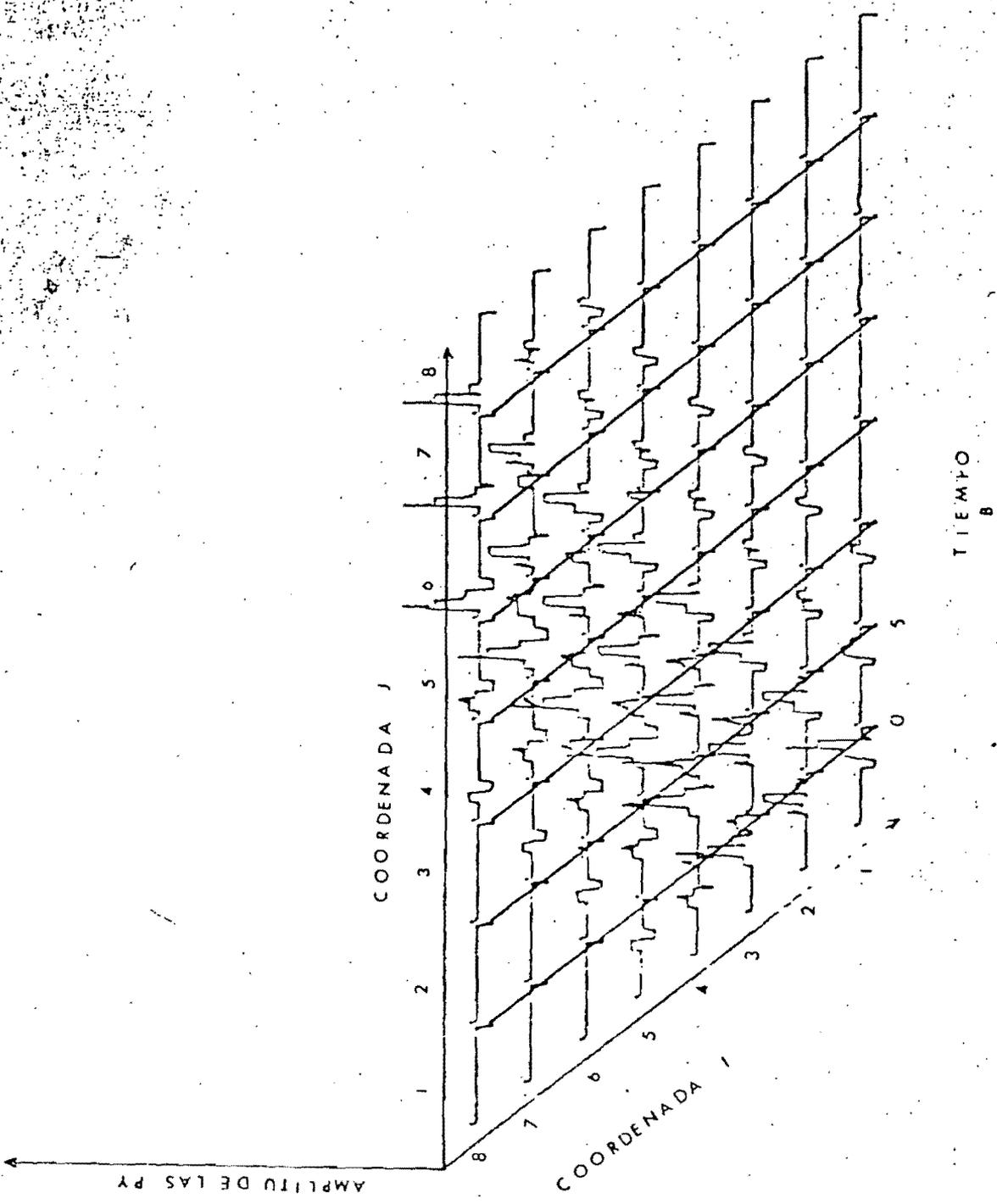
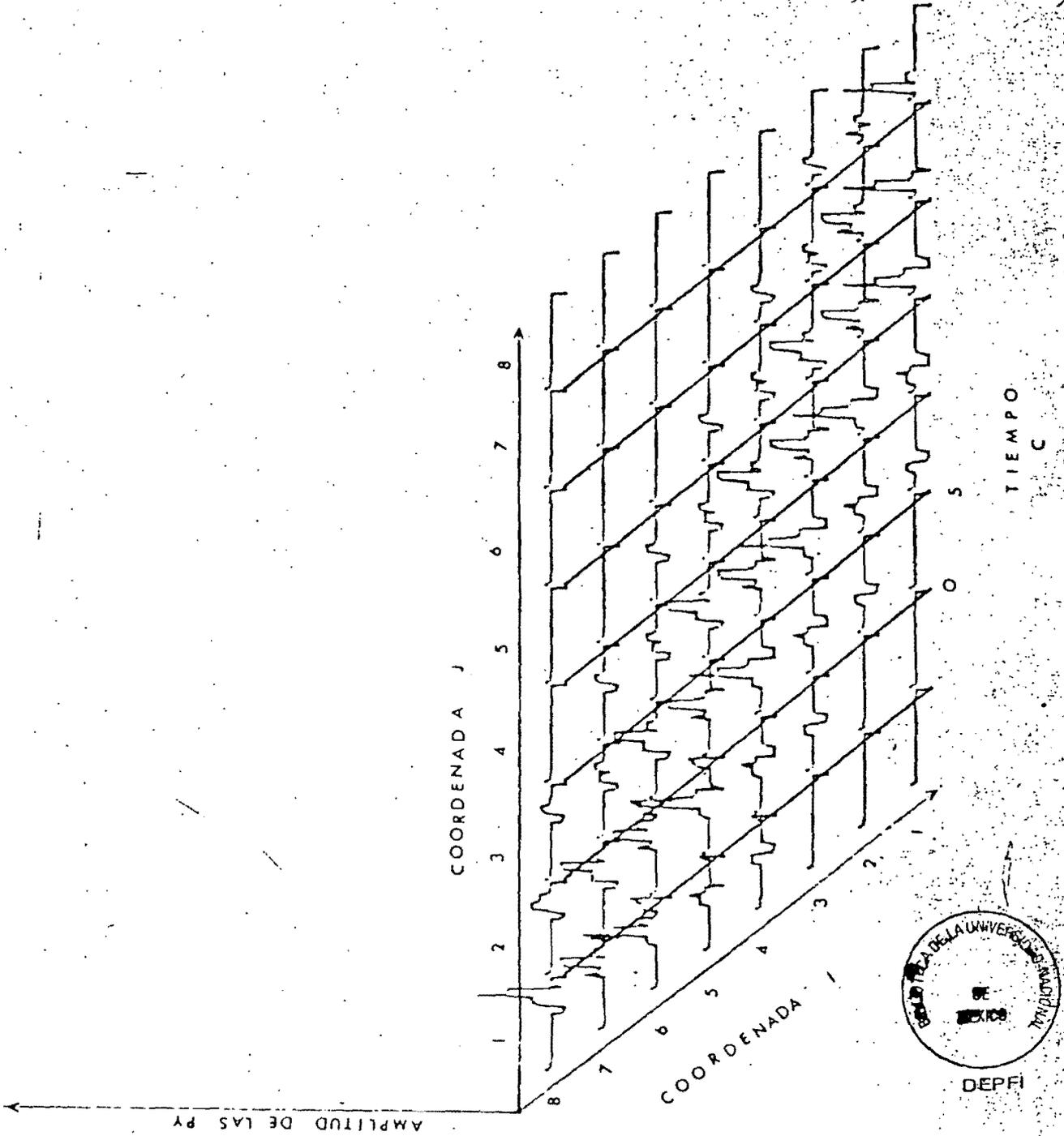


Fig. 31.- Estado de activación de las células piramidales de las 64 columnas cuando presentamos un estímulo predador (tipo b) de $12^{\circ} \times 2^{\circ}$ en la dirección 1 (A), 3 (B), 5 (C) y 7 (D) (ver Fig. 13 B para las direcciones). En estas figuras podemos ver que el patrón de respuesta es el mismo en todas las direcciones.



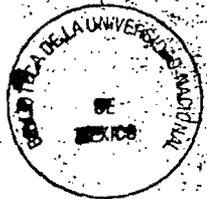


AMPLITUD DE LAS PY

COORDENADA J

COORDENADA I

TIEMPO C



DEPFI

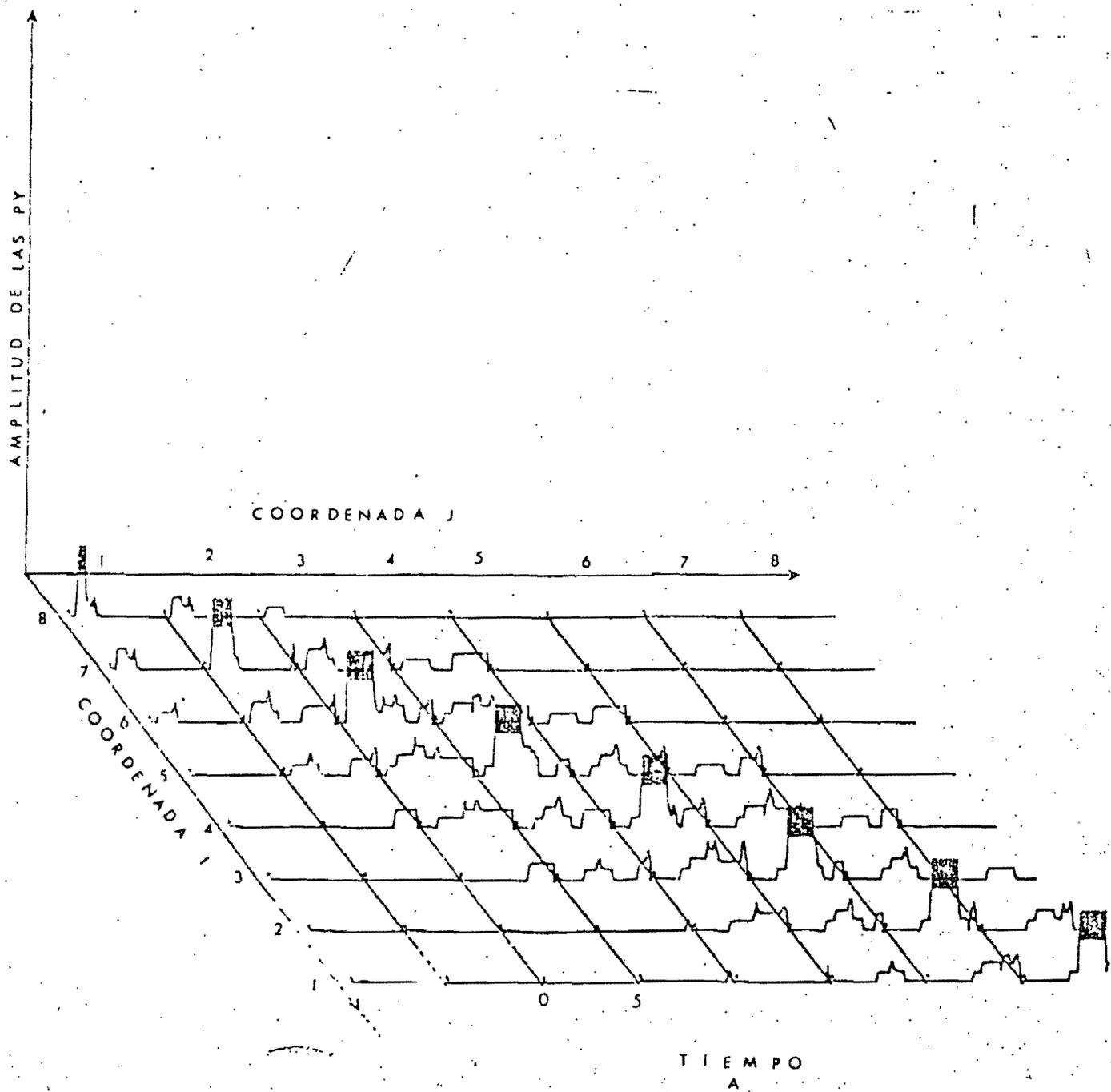
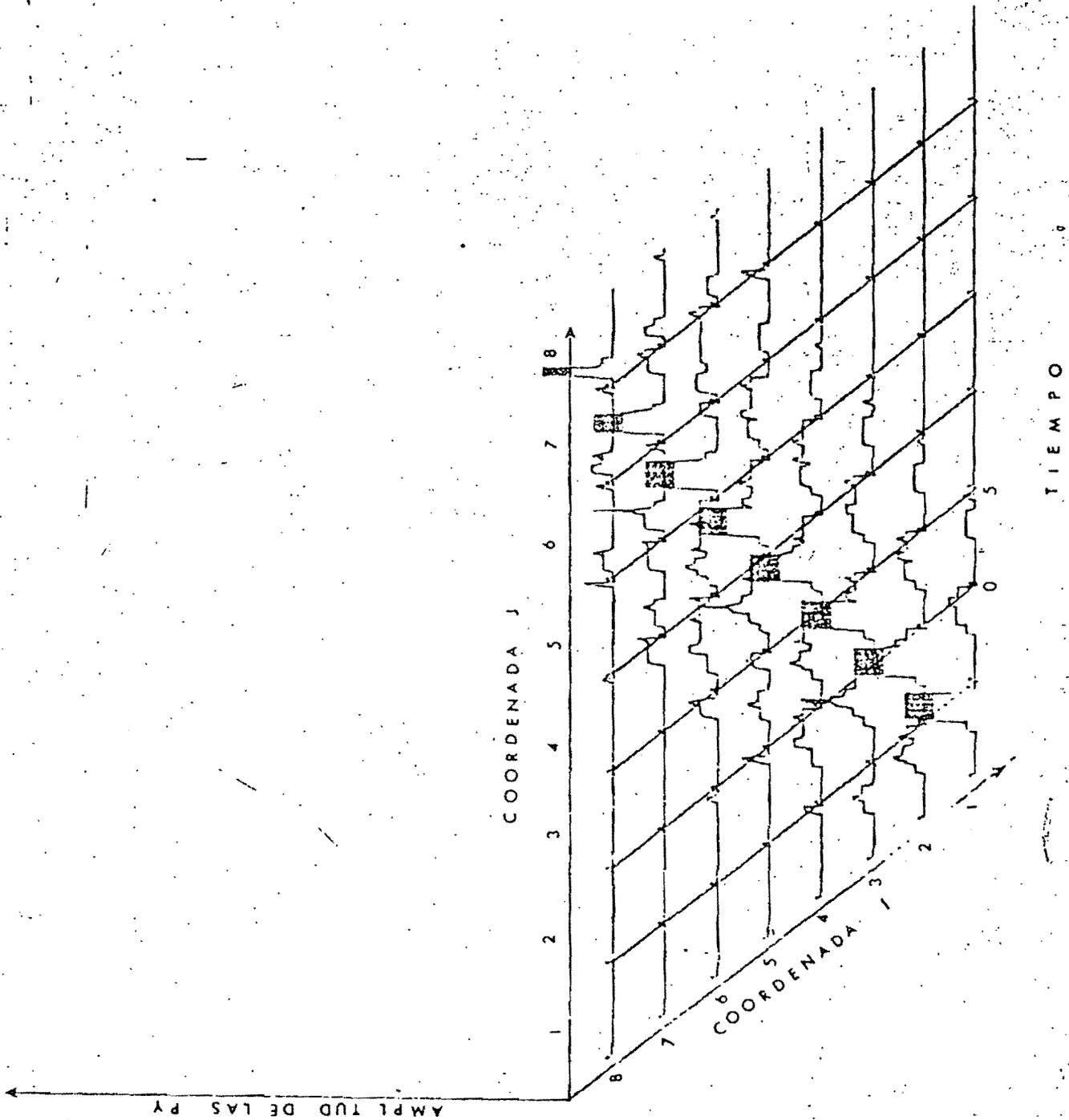
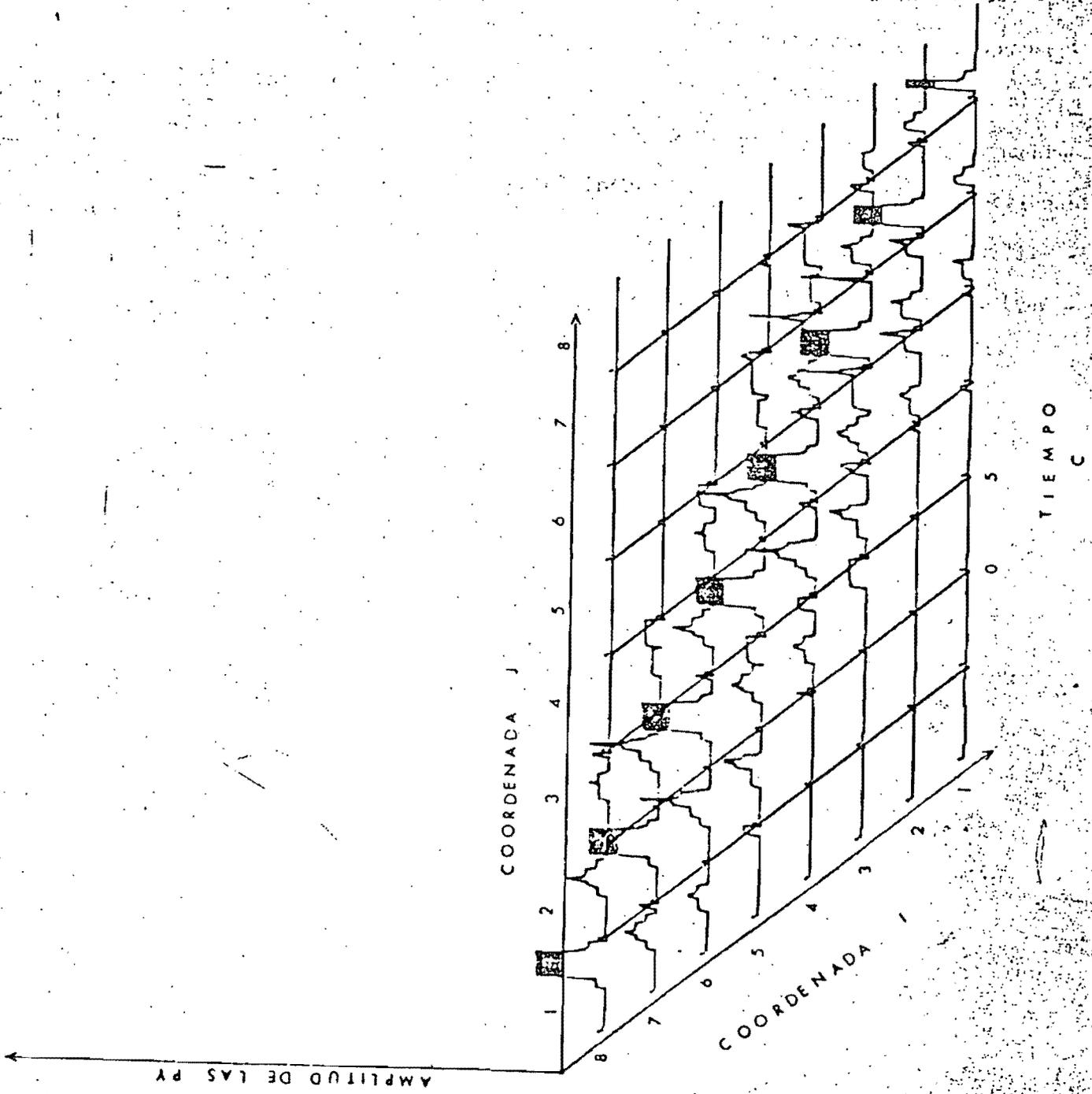


Fig. 32.- Estado de actividad de las células piramidales de las 64 columnas cuando presentamos un estímulo presa (tipo a) de $12^{\circ} \times 2^{\circ}$ en las mismas direcciones que el tipo predador (ver Fig. 31). Aquí podemos notar también que el patrón de respuestas es el -





RESPUESTA DE LAS CÉLULAS PRETECTALES.

Finalmente, en la Fig. 33 podemos observar el comportamiento de la respuesta de las células del pretectum. En esta Fig. podemos observar que si el estímulo se alarga en dirección del movimiento (a) la respuesta de estas neuronas permanece casi constante, mientras que si el alargamiento es perpendicular a la dirección del movimiento (b), la respuesta se facilita grandemente. Si el incremento se hace en ambas direcciones, esto es, cuando se presentan cuadrados, se observa una fuerte facilitación. Estas curvas son muy similares a las obtenidas por Ewert. (ver Fig. 9.A).

95 A

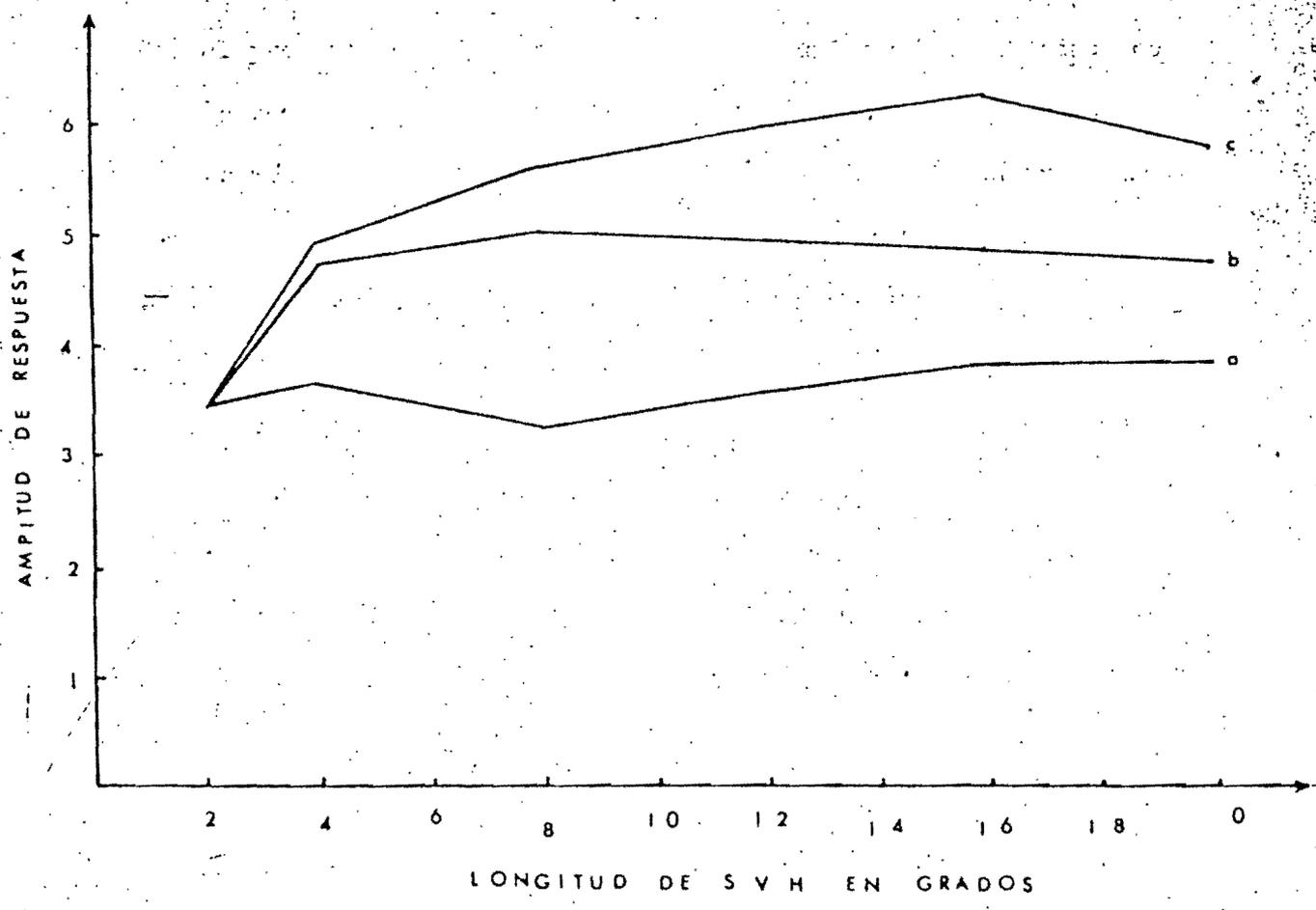
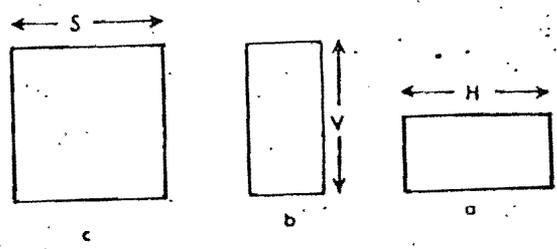


Fig. 33.- Respuesta neuronal de las células del modelo bidimensional del pretectum ante estímulos que se alargan en la dirección del movimiento (tipo a), en la dirección perpendicular al movimiento (tipo b) y cuadrados que se expanden en ambas direcciones. La figura muestra que el pretectum es sensible a objetos que se alargan perpendicularmente al eje de movimiento y a cuadrados. Esta figura reproduce los resultados obtenidos experimentalmente por Ewert. (ver Fig. 9.A).

DISCUSION GENERAL

Con el presente modelo hemos podido simular como la actividad conjunta de la retina, tectum y pretectum controlan la respuesta de orientación del animal y le permiten reconocer estímulos tipo predador y tipo presa independientemente de la dirección del movimiento.

El presente modelo es el primer intento de estudiar como la organización anatómica del tectum y sus relaciones con otras zonas cerebrales controla la respuesta de orientación en los anfibios ante diversos tipos de estímulos.

Con este modelo, además, hemos estudiado la facilitación ante la segunda presentación del estímulo, la sensibilidad a estímulos dobles que se mueven en la dirección del movimiento y la selección de la presa más adecuada.

Los resultados obtenidos en este modelo apoyan los postulados que definen la interacción entre las diversas células tectales, la organización columnar del tectum, la interacción entre diferentes columnas y la interacción del tectum con otras zonas cerebrales.

Es importante notar también que el presente modelo está fundamentado en los estudios fisiológicos, anatómicos y conductuales obtenidos en anfibios y que nos permite explicar una gran gama de observaciones en estos tres niveles.

El presente modelo en forma general corrobora la hipótesis de Ewert y Von Seelen de que el tectum es una estructura sensible a estímulos tipo presa, que el pretectum es sensible a estímulos tipo predador y que el pretectum inhibe la actividad tectal para el reconocimiento entre pre

dador y presa. La gran diferencia entre nuestro modelo y el de Ewert y Von Seelen es que el nuestro toma en consideración los estudios anatómicos y fisiológicos sobre el tectum y que en base a la interacción celular propuesta reproduce los resultados observados tanto en las células del tectum como en las del pretectum. Asimismo, debido a que nuestro modelo parte de la actividad celular, no tiene las limitaciones que indica la linealidad del modelo de Ewert y Von Seelen. Por este hecho, nuestro modelo propone hipótesis específicas sobre la actividad de las células tectales ante diferentes estímulos que podrían ser probadas experimentalmente.

Asimismo, por la naturaleza realista del presente modelo, podemos usarlo como base para el estudio de otros fenómenos conductuales observados en estos animales, de los cuales podríamos mencionar los siguientes:

- 1) motivación y conducta, es decir el animal puede modificar la rapidez de ^{su} respuesta así como al tamaño del estímulo más apetitivo dependiendo de su estado motivacional. Estos procesos parece que están modulados por la interacción del cerebro anterior, el pretectum y el tectum;
- 2) selección del estímulo más interesante dependiendo de su configuración, velocidad y dirección de movimiento;
- 3) habituación de la respuesta de orientación a estímulos específicos que parece que también está controlada por el cerebro anterior, pretectum y tectum; y
- 4) respuesta de huida del animal cuando un estímulo predador este presente en el campo visual.

Todos estos datos proveen un reto continuo a la interacción teórico-experimental que determinará la evolución futura del presente modelo.

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

- 1.- Barlow, H.B. Action potentials from the frog's retina. J. Physiol. (London) 119, 58-68 (1953A).
- 2.- Barlow, H.B. Sumation and inhibition in the frog's retina. J. Physiol. (Lond.) 119, 6-88 (1953B).
- 3.- Brown, W.T., Ingle, D. Receptive field changes produced in frog thalamic units by lesions of the optic tectum. Brain Res. 59, 405-409 (1973).
- 4.- Dowling, J.E. Synaptic organization of the frog retina: An electron microscopic analysis comparing the retinas of frog and primates. Proc. Roy. Soc. B170, 205-228 (1968)
- 5.- Dowling, J.E. Organization of vertebrate retinas. Invest. Ophthalmol. 9, 655-680 (1970).
- 6.- Eccles, J.C. The understanding of the brain. McGraw Hill, New York, 1973.
- 7.- Ewert, J.P. Neural mechanisms of prey-catching and avoidance behavior in the toad (*Bufo Bufo* L.). Brain Behav. Evol. 3, 36-56 (1970).
- 8.- Ewert, J.P. Single unit response of the toad' (*Bufo Americanus*) caudal thalamus to visual objects. Z. Vergl.
- 9.- Ewert, J.P. and Ingle, D. Excitatory effects following habituation of prey-catching activity in frogs and toads. J. Comp. Physiol. Psychol. 3, 369-374, 1971.
- 10.- Ewert, J.P. The visual system of the toad: Behavioral and physiological studies on a pattern recognition system. In: The amphibian visual system. (Fite, K. Ed). Academic Press, 1976. pp. 142-202.

- 11.- Fite, K. The visual fields of the frog and toad. A comparative study. *Behav. Biol.* 9, 707-718 (1973).
- 12.- Fite, K., Scalia, F. Central visual pathways in the frog. In: *The Amphibian Visual System.* (Fite, K. Ed) Academic Press, 1976.
- 13.- Gaze, R.M., Jacobson, M. The projection of binocular visual field on the optic tecta of the frog. *Quart. J. Exp. Physiol.* 47, 273-280 (1962).
- 14.- Grusser, O.J., Grusser-Cornehls, U. Neurophysiology of the anuran visual system. In: *Frog Neurobiology.* Llinás, R. and Precht, W. Eds. Springer Verlag, 1976, pp 297-385.
- 15.- Hartline, H.K. The response of single optic nerve fibers of the vertebrate retina. *Amer. J. Physiol.* 133, 59-60 (1935).
- 16.- Hartline, H.K. The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve. *Amer. J. Physiol.* 130, 700-711 (1940).
- 17.- Ingle, D. Spatial vision in anurans. In: *The Amphibian Visual System.* (Fite, K. Ed.) Academic Press, New York, PP 119-141, 1976B.
- 18.- Lara, R, Arbib, M., y Cromarty, A. The role of the tectal column in facilitation of amphibian prey-catching behavior: A neural model. COINS Technical Report 21-2, University of Mass. (1981).
- 19.- Lara, R. y Arbib M. A neural model of the interaction of tectal columns in prey-catching behavior. COINS Technical Report 81-3, University of Mass. (1981).
- 20.- Lettvin, J.Y., Maturana, H.R., McCulloch, W.S., Pitts, W.H. Two remarks on the visual system of the frog. In: *Sensory Communication* (W.A. Rosenblith. Ed. p. 757-776, Cambridge, Mass. M.I.T. Press, 1961.
- 21.- Lettvin, J.Y., Maturana, H.R., McCulloch, W.S., Pitts, W.H. What the frog's eye tells the frog's brain. *Proc. I.R.E.* 47, 1940-1951 (1959).

- 22.- Maturana, H.R., Lettvin, J.Y., McCulloch, W.S., Pitts, W.H. Anatomy and physiology of vision in the frog. (*R. pipiens*). *J. Gen. Physiol.* 43, 129-175 (1960).

A P E N D I C E A

* DESCRIPCION MATEMATICA DEL MODELO GENERAL DE LA RELACION RETINA-TECTUM-PRETECTUM.*

Nosotros representamos la conducta de las neuronas tectales y pre-tectales por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales simultáneas que nos permite modelar el potencial local (de la membrana somática), la función umbral, y el potencial de acción de las células. Debido a la falta de información fisiológica adecuada con respecto a las constantes de membrana de las diferentes neuronas, usaremos valores aproximados de las constantes de membrana de células para las cuales estos parámetros han sido determinados (6).

El modelo matemático de la interacción retina-tectum-pretectum es definido en terminos de las diferentes células descritas anatómicamente para estas estructuras cerebrales. En este modelo hemos tratado la tasa de respuesta de las neuronas (SN) proporcional a su potencial de membrana (cuando rebasa el umbral) porque parece ser que estas células pueden ejercer efectos que incrementan como su estado de activación aumenta (26). Por otro lado, la tasa de respuesta de las células pre-tectales (TH) cuando su potencial de membrana no alcanza el umbral es igual a un valor constante que representa una inhibición tónica ejercida por el pretectum sobre el tectum, mientras que cuando el potencial de membrana rebasa el umbral su efecto es similar al descrito para las células SN. Las entradas al tectum son las fibras ópticas provenientes de la retina (ganglionares tipo 2, 3 y 4) y fibras diencefálicas, mientras que su

respuesta esta dada por la actividad de las células piramidales (PY).

En el caso del pretectum su entrada esta dada unicamente por fibras ópticas (ganglionares tipo 3 y 4) y su salida por la actividad de las neuronas PT.

Aquí, asociamos con cada elemento un potencial de membrana (denotado con letras minúsculas) y, con excepción del glomerulo, una tasa de respuesta (denotada con letras mayúsculas).

La ecuación fundamental que describe la dinámica de cada potencial de membrana $m(t)$ será de la siguiente forma:

$$\tau m(t) = -m(t) + I(t)$$

Donde τ es la constante de membrana $I(t)$ representa la suma algebraica de las entradas excitatorias e inhibitorias.

La tasa de disparo será relacionada al potencial de membrana por medio de una función de transferencia, $F(m - \theta)$, donde θ es un valor umbral definido, y F puede ser de cualquiera de las tres formas siguientes:

$$f(x) = \begin{cases} 1 & \text{si } x > 0 \\ 0 & \text{si no} \end{cases}$$

o;

$$h(x) = \begin{cases} x & \text{si } x > 0 \\ 0 & \text{si no} \end{cases}$$

o;

$$g(x) = \begin{cases} x & \text{si } x > 0 \\ c & \text{si no} \end{cases}$$

Los valores de umbral elegidos se muestran en la Tabla 1.

C 1. GLOMERULO:

El glomerulo es considerado como una unidad funcional que recibe como entradas las fibras ópticas y axones recurrentes de células LP y SP. Hemos simulado la actividad dendrodendrítica de esta estructura simplemente por la constante de bajada del estado de actividad del glomerulo.

Usamos $gl_{ij}(t)$ ($i=1, 2, \dots, 8; j=1, 2, \dots, 8$) para representar el potencial de membrana en el tiempo t del glomerulo de la columna colocada en el i th renglón y la j th columna del arreglo bidimensional que estamos simulando. La ecuación básica para la dinámica de cada $gl_{ij}(t)$ es:

$$\tau_{gl} \dot{gl}_{ij}(t) = -Kl gl_{ij}(t) + U_{ij}(t) + I_{ij}(t)$$

Donde: τ_{gl} y Kl son constantes, U es la entrada óptica e $I_{ij}(t)$ es la entrada recurrente de las células LP y SP. De acuerdo a las interconexiones mencionadas en el capítulo III, $I_{ij}(t)$ toma la forma:

$$\begin{aligned} I1(t) &= W_{gl.sp} (SP_{i-1,j-1}(t) + SP_{i,j-1}(t) + SP_{i,j}(t) + SP_{i+1,j-1}(t) + SP_{i+1,j}(t)) \\ I2(t) &= LP_{i-1,j-1}(t) + LP_{i-1,j}(t) + LP_{i-1,j+1}(t) + LP_{i,j-1}(t) + LP_{i,j}(t) + LP_{i,j+1}(t) \\ I_{ij}(t) &= I1(t) + W_{gl.lp} (I2(t) + LP_{i+1,j-1}(t) + LP_{i+1,j}(t) + LP_{i+1,j+1}(t)) \end{aligned}$$

Donde los diferentes valores de W , los factores de peso, son dados en la Tabla 2.

C 2. NEURONAS ESTRELLADAS:

Dentro del modelo cada neurona estrellada inhibe la columna tectal a través de una realimentación inhibitoria cuando es estimulada por las-

células LP. La dinámica de estas células esta expresada como sigue:

$$A = LP_{i-1 j}(t) + LP_{i-1 j+1}(t) + LP_{ij}(t) + LP_{i j+1}(t) + LP_{i+1 j+1}$$

$$\tau_{sn} \frac{dsn_{ij}(t)}{dt} = -k_2 sn_{ij}(t) + W_{sn.lp}$$

Los valores de $W_{sn.lp}$ y τ_{sn} se encuentran en las Tablas 2 3 respectivamente. Estos valores son elegidos para simular la gran hiperpolarización descrita por este tipo de células.

C 3. CELULAS CON FORMA DE PERA GRANDE:

Estas células reciben entradas excitatorias del glomerulo y de las células SP, y son inhibidas por las neuronas SN y la entrada talámica (TH). Las ecuaciones que definen la dinámica de estas células queda expresada como sigue:

$$A1 = SN_{i-1 j-1}(t) + SN_{i j-1}(t) + SN_{ij}(t) + SN_{i+1 j-1}(t) + SN_{i+1 j}(t)$$

$$A2 = SP_{i-1 j-1}(t) + SP_{i j-1}(t) + SP_{ij}(t) + SP_{i+1 j-1}(t) + SP_{i+1 j}(t)$$

$$\tau_{lp} \frac{dlp_{ij}(t)}{dt} = -lp_{ij}(t) - W_{lp.sn} * A1 + W_{lp.th} * TH_{ij}(t) + W_{lp.sp} * A2 + g1_{ij}(t) + U2_{ij}(t)$$

Donde la constante de membrana τ_{lp} es elegida para lograr la respuesta deseada en las células LP a los estímulos del glomerulo y la entrada óptica. Los valores de los pesos $W_{lp.sp}$, $W_{lp.sn}$ y $W_{lp.th}$ se muestran en la Tabla 3.

C 4. CELULAS CON FORMA DE PERA PEQUEÑA:

Como se mencionó anteriormente, las células SP integran el estado de actividad del glomerulo y la neurona SN. Estas neuronas también reciben un efecto inhibitorio del pretectum y de las células SN. Las ecuaciones que definen su conducta son expresadas como sigue:

$$A3 = GL_{i-1 j}(t) + GL_{i-1 j+1}(t) + GL_{ij}(t) + GL_{ij+1}(t) + GL_{i+1 j+1}(t)$$

$$\tau_{sp} \frac{dsp_{ij}(t)}{dt} = -sp_{ij}(t) + A3 - W_{sp.sn} SN_{ij}(t) - W_{sp.th} (TH_{ij}(t)) + U2_{ij}(t)$$

Donde la constante de membrana τ_{sp} es baja en comparación con otras células para simular el proceso largo de integración propuesto para esta neurona. Los factores de peso, W , se muestran en la Tabla 3, donde puede verse que el efecto inhibitorio de SN sobre SP es fuerte, controlando de esta manera el estado general de excitación de la columna.

C 5. CELULAS PIRAMIDALES:

Estas son las células que integran el estado de actividad de la columna, y recibe entradas de las células LP y SP. Por otro lado, recibe un efecto inhibitorio de las células pretectales TA. La conducta dinámica de esta célula puede ser expresada por la siguiente ecuación:

$$A4 = LP_{i-1 j}(t) + LP_{i-1 j+1}(t) + LP_{ij}(t) + LP_{ij+1}(t) + LP_{i+1 j+1}(t)$$

$$A5 = W_{py.u2} U2_{ij}(t) + W_{py.u3} U3_{ij}(t) + W_{py.u4} U4_{ij}(t)$$

$$\tau_{py} \frac{dpy_{ij}(t)}{dt} = -py_{ij}(t) + w_{py.sp} * SP_{ij}(t) + w_{py.lp} * A4 - w_{py.th} * TH_{ij}(t) + A5$$

El valor τ_{py} , fue elegido para simular una rápida respuesta cuando la columna tectal este altamente excitada. Las células piramidales responden sólo cuando el estímulo este presente en su campo receptivo.

C 6. CELULAS PRETECTALES:

Estas células reciben un efecto excitatorio de las células ganglionares tipo 3 y 4, cuyos pesos fueron escogidos para reproducir las curvas obtenidas experimentalmente por Ewert et al. (10). Su conducta puede ser expresada mediante la siguiente ecuación:

$$\tau_{th} \frac{dth_{ij}(t)}{dt} = -th_{ij}(t) + w_{th.u3} * U3_{ij}(t) + w_{th.u4} * U4_{ij}(t)$$

La constante de membrana τ_{th} , se eligió para una rápida respuesta cuando se presente el estímulo en el campo receptivo de la neurona pretectal.

T A B L A 1

FUNCIONES UMBRAL:

$$LP = f (l_p - 1.0)$$

$$SP = f (s_p - 2.0)$$

$$SN = h (s_n - 0.2)$$

$$PY = h (p_y - 5.559)$$

$$TH = g (t_h - 3.7)$$

T A B L A 2

CONSTANTES DE MEMBRANA:

$$\tau_{gl} = 0.35 , K1 = 0.15$$

$$\tau_{sn} = 0.65 , K2 = 0.4$$

$$\tau_{lp} = 0.3$$

$$\tau_{sp} = 0.9$$

$$\tau_{py} = 0.12$$

$$\tau_{th} = 1 , K3 = 7$$

T A B L A 3

PESOS W:

$W_{gl.lp} = 1.0$	LP a GL
$W_{gl.sp} = 0.1$	SP a GL
$W_{lp.sp} = 0.8$	SP a LP
$W_{lp.sn} = 8.0$	SN a LP
$W_{lp.th} = 1.0$	TH a LP
$W_{sp.sn} = 20.0$	SN a SP
$W_{sp.th} = 0.5$	TH a SP
$W_{sn.lp} = 2.1$	LP a SN
$W_{py.lp} = 0.8$	LP a PY
$W_{py.sp} = 1.0$	SP a PY
$W_{py.th} = 0.65$	TH a PY
$W_{py.u3} = 0.3$	U3 a PY
$W_{py.u4} = 6.0$	U4 a PY
$W_{py.u2} = 4.5$	U2 a PY
$W_{th.u3} = 0.3$	U3 a TH
$W_{th.u4} = 5.0$	U4 a TH

A P E N D I C E B

* LISTADO DEL PROGRAMA QUE SIMULA LA RETINA*

7/RETINA (08/31/81)

```

10  FILES INDATA
20  SCRATCH R1
30  REM
40  REM ESTE PROGRAMA SIMULA LA RETINA DE ANFIBIOS, EN --
50  REM FORMA DE CAJA NEGRA (CONVIERTE UN GRUPO DE ENTRADA --
60  REM CAS EN LA RESPUESTA DE LAS GANGLIONARES TIPO II, --
70  REM III Y IV DE LA RETINA) TOMANDO EN CUENTA LA FORMA --
80  REM , POSICION Y LA VELOCIDAD DEL ESTIMULO QUE SE PRE --
90  REM SENTA. GENERA COMO SALIDA MATRICES DE AMPLITUDES, --
100 REM DE TIEMPOS INICIALES Y FINALES DE DOS ESTIMULOS --
110 REM QUE ESTEN PRESENTES EN EL CAMPO RECEPTIVO DE UNA --
120 REM SUPERFICIE TECTAL DE 6 POR 3 COLUMNAS. ESTE PRO --
130 REM GRAMA FUE DESARROLLADO POR F. CERVANTES (1981).
140
150  DIM T1(3,3), T2(3,3)
160
170  REM
180  REM ***** PARAMETROS *****
190
200  LET B9=0
210  LET C1=0
220  LET G4=1
230  LET G6=0
240  LET G7=0
250  LET V7=0
260  LET V8=0
270
280  REM
290  REM ***** ENTRADA Y VERIFICACION DE DATOS *****
300
310  PRINT NO, "TECLEE LAS DIMENSIONES DEL ESTIMULO; HORIZONTAL Y"
320  PRINT NO, " " VERTICAL CON RESPECTO AL EJE DE MOVIMIENTO"
330
340  INPUT NO, V1, V2
350  IF V1 LT 0 THEN 4020
360  IF V2 LT 0 THEN 4020
370  IF V1 GT 8 THEN 4020
380  IF V2 GT 8 THEN 4020
390  LET G5=V1+V2
400  IF G5 EQ 0 THEN 420
410  IF V1 EQ 0 THEN 4220
420  IF V2 EQ 0 THEN 4220
430  GO TO 480
440  IF G7 GT 0 THEN 4690
450  IF G6 GT 0 THEN 4680
460  LET B1=0
470  LET V5=1
480  LET G6=G6+1
490  GO TO 1500
500  PRINT NO, "TECLEE LAS COORDENADAS (I, J) DEL EXTREMO SUPERIOR"
510  PRINT NO, " " INFERIOR"
520  INPUT NO, V3, V4
530  IF V3 LT 0 THEN 4060
540  IF V4 LT 0 THEN 4060
550  IF V3 GT 8 THEN 4060
560  IF V4 GT 8 THEN 4060
570  PRINT NO, "TECLEE LA VELOCIDAD EN COLUMNAS POR SEGUNDO"
580  PRINT NO, " "
590  INPUT NO, V5
600  IF V5 LT 1 THEN 4180
610  PRINT NO, "TECLEE LA DIRECCION DEL MOVIMIENTO CONSIDERANDO QUE"
620  PRINT NO, " "
630  PRINT NO, "S I TECLSEA UN 0 EQUIVALE A 0 GRADOS"
640  PRINT NO, "S I TECLSEA UN 1 EQUIVALE A 45 GRADOS"

```

```

6 40 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 3 EQUIVALE A 90 GRADOS"
6 50 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 3 EQUIVALE A 135 GRADOS"
6 60 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 4 EQUIVALE A 180 GRADOS"
6 70 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 5 EQUIVALE A 225 GRADOS"
6 80 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 6 EQUIVALE A 270 GRADOS"
6 90 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 7 EQUIVALE A 315 GRADOS"
7 00 PRINT NO. "3 I T CLEA UN 7 EQUIVALE A 315 GRADOS"
7 10 INPUT NO. V5
7 20 IF V6 LT 0 THEN 4100
7 30 IF V6 GT 7 THEN 4100
7 40 IF V6 GT 9 THEN 780
7 50 LET B7=V4+V1-1
7 60 LET B8=V3+V2-1
7 70 GO TO 840
7 80 IF V6 GT 3 THEN 820
7 90 LET B7=V4+V2-1
8 00 LET B8=V3+V1-1
8 10 GO TO 840
8 20 IF V6 GT 5 THEN 750
8 30 GO TO 750
8 40 IF B7 GT 8 THEN 4220
8 50 IF B8 GT 8 THEN 4220
8 60 REM
8 70 REM
8 80 REM
8 90 REM
9 00 IF V2 GT V1 THEN 1110
9 10 IF V2 EQ V1 THEN 1300
9 20 IF V2 GT 1 THEN 370
9 30 LET B=1.04-0.02*V1*4
9 40 LET F1=0.55+0.06*V1*4
9 50 LET F2=0.33+0.02*V1*4
9 60 GO TO 1480
9 70 IF V1 GT 2 THEN 1020
9 80 LET B=0.76+0.03*V1*4
9 90 LET B1=0.84-0.01*V1*4
10 00 LET F2=0.43-0.01*V1*4
10 10 GO TO 1430
10 20 IF V1 GT 4 THEN 1070
10 30 LET B=1.2-0.005*V1*4
10 40 LET B1=0.2-0.005*V1*4
10 50 LET F2=0.32+0.01*V1*4
10 60 GO TO 1480
10 70 LET B=1.2272-0.0067*V1*4
10 80 LET B1=0.5133+0.0067*V1*4
10 90 LET F2=0.5333-0.0033*V1*4
11 00 GO TO 1480
11 10 IF V2 GT 1 THEN 1160
11 20 LET B=0.64+0.18*V2*4
11 30 LET B1=0.35+0.15*V2*4
11 40 LET F2=0.15+0.12*V2*4
11 50 GO TO 1430
11 60 IF V2 GT 2 THEN 1210
11 70 LET B=1.63-0.08*V2*4
11 80 LET B1=0.6+0.1*V2*4
11 90 LET F2=0.6+0.01*V2*4
12 00 GO TO 1480
12 10 IF V2 GT 4 THEN 1260
12 20 LET B=1.68-0.08*V2*4
12 30 LET B1=2.12-0.09*V2*4
12 40 LET F2=0.63-0.0*V2*4
12 50 GO TO 1430
12 60 LET B=0.752-0.022*V2*4
12 70 LET B1=1.1867-0.0267*V2*4
12 80 LET F2=0.7867-0.0067*V2*4
12 90 GO TO 1480

```

***** CALCULO DE LAS MATRICES DE *****
 *** AMPLITUDES ***

```

1300 IF V1 GT 1 THEN 1350
1310 LET B=0.6+0.2*V1*4
1320 LET B1=0.4+0.14*V1*4
1330 LET F2=0.12+0.14*V1*4
1340 GO TO 1480
1350 IF V1 GT 2 THEN 1400
1360 LET B=1.28-0.12*V1*4
1370 LET B1=0.35+0.1*V1*4
1380 LET F2=0.55+0.03*V1*4
1390 GO TO 1480
1400 IF V1 GT 4 THEN 1450
1410 LET B=1.48-0.07*V1*4
1420 LET B1=1.83-0.065*V1*4
1430 LET F2=0.64+0.02*V1*4
1440 GO TO 1480
1450 LET B=0.712-0.022*V1*4
1460 LET B1=1.4257-0.0367*V1*4
1470 LET F2=1.3344-0.0234*V1*4
1480 IF V8 GT 0 THEN 1740
1490 LET C7=1
1500 LET Y=B
1510 LET Y1=B1
1520 LET F=F2
1530 LET Y2=INT(V1+0.5)
1540 LET Y3=INT(V2+0.5)
1550 LET Y4=V3
1560 LET Y5=V4
1570 LET Y6=V5
1580 LET Y7=V6
1590 LET Y8=1
1600 PRINT 20,"QUIERE METER LOS DATOS DE GIRO ESTIMULO?"
1610 INPUT 20," "
1620 LET AS="SI"
1630 LET AB="NO"
1640 IF VS EQ AS THEN 290
1650 IF VS EQ AB THEN 1690
1660 GO TO 1440
1670 LET C6=C6+1
1680 LET Y8=0
1690 LET Y9=0
1700 LET F1=0
1710 LET V7=1
1720 GO TO 1300
1730 LET Y8=9
1740 LET Y9=91
1750 LET F1=F2
1760 REM
1770 REM
1780 REM
1790 REM
1800 REM
1810 REM
1820 REM
1830 REM
1840 REM
1850 REM
1860 REM
1870 REM
1880 REM
1890 REM
1900 REM
1910 REM
1920 REM
1930 REM
1940 REM
1950 REM

```

***** CALCULO DEL EFECTO DE LA VELOCIDAD *****

```

1800 LET C2=0.7*LOG(Y6+4)
1810 LET C2=EXP(C2)
1820 LET Y=0.23326*Y*C2
1830 LET C2=1.1*LOG(Y6+4)
1840 LET C2=EXP(C2)
1850 LET Y1=0.191532*Y1*C2
1860 LET F=0.101532*F*C2
1870 LET C2=0.7*LOG(V3+4)
1880 LET C2=EXP(C2)
1890 LET Y8=0.23326*Y8*C2
1900 LET C2=1.1*LOG(V3+4)
1910 LET C2=EXP(C2)
1920 LET Y9=0.191532*Y9*C2
1930 LET F1=0.101532*F1*C2
1940 REM
1950 REM

```

***** IMPRESION DE LOS DATOS DE ESTIMULOS *****

```

1960 REM
1970 IF EQ 0 THEN 2000
1980 WRITE #1, Y2, Y3, Y4, Y5, Y6, Y7
1990 GO TO 2010
2000 WRITE #1, 0, 0, 0, 0, 0, 0
2010 IF Y8 EQ 0 THEN 2040
2020 WRITE #1, V1, V2, V3, V4, V5, V6
2030 GO TO 2050
2040 WRITE #1, 0, 0, 0, 0, 0
2050 REM
2060 REM          **** IMPRESION DE LOS VALORES DE          ****
2070 REM          ***          LAS AMPLITUDES          ***
2080 REM
2090 FOR I=1 TO 8
2100 FOR J=1 TO 8
2110 LET T1(I, J)=99
2120 LET T2(I, J)=99
2130 NEXT J
2140 NEXT I
2150 :NN.NNN NN.NNN NN.NNN NN.NNN NN.NNN NN.NNN
2160 WRITE #1 USING 2150, Y1, Y2, Y3, Y4, Y5, Y6, Y7, Y8, Y9, F1
2170 REM
2180 REM          **** CALCULO DE LAS MATRICES DE TIEMPOS          ****
2190 REM          ***          INICIALES Y FINALES          ***
2200 REM
2210 IF C5 EQ 1 THEN 3470
2220 IF C6 EQ 2 THEN 3750
2230 LET B2=0.5
2240 LET B4=B2+1/Y6
2250 IF Y7 GT 0 THEN 2370
2260 LET B3=Y5+Y2-1
2270 FOR J=Y5 TO 8
2280 FOR I=Y4 TO Y4+Y3-1
2290 LET T1(I, J)=B2
2300 LET T2(I, J)=B4
2310 NEXT I
2320 IF J LT B3 THEN 2340
2330 LET B2=B2+1/Y6
2340 LET B4=B4+1/Y6
2350 NEXT J
2360 GO TO 3470
2370 IF Y7 GT 1 THEN 2550
2380 LET I=Y4
2390 LET B5=Y5
2400 LET B6=B5+Y3-1
2410 FOR J=B5 TO B6
2420 LET T1(I, J)=B2
2430 LET T2(I, J)=B4
2440 NEXT J
2450 LET I=I-1
2460 IF I LT 1 THEN 3470
2470 IF I GE Y4-Y2+1 THEN 2490
2480 LET B2=B2+1/Y6
2490 LET B4=B4+1/Y6
2500 LET B5=B5+1
2510 LET B6=B6+1
2520 IF B6 LE 8 THEN 2410
2530 LET B6=B
2540 GO TO 2410
2550 IF Y7 GT 2 THEN 2570
2560 LET I=Y4+Y2-1
2570 FOR J=Y5 TO Y5+Y3-1
2580 LET T1(I, J)=B2
2590 LET T2(I, J)=B4
2600 NEXT J
2610 LET I=I-1

```

```

2620 IF I LT 1 THEN 3470
2630 IF I GE Y4 THEN 2650
2640 LET B2=B2+1/Y6
2650 LET B4=B4+1/Y6
2660 GO TO 2670
2670 IF Y7 GT 3 THEN 2850
2680 LET I=Y4+Y2-1
2690 LET B5=Y5+Y2-1
2700 LET B6=B5+Y3-1
2710 FOR J=B5 TO B6
2720 LET T1(I,J)=B2
2730 LET T2(I,J)=B4
2740 NEXT J
2750 LET I=I-1
2760 IF I LT 1 THEN 3470
2770 IF I GE Y4 THEN 2790
2780 LET B2=B2+1/Y6
2790 LET B4=B4+1/Y6
2800 LET B5=B5-1
2810 LET B6=B6-1
2820 IF B5 GE 1 THEN 2710
2830 LET B5=1
2840 GO TO 2710
2850 IF Y7 GT 4 THEN 2970
2860 LET J=Y5+Y2-1
2870 FOR I=Y4 TO Y4+Y3-1
2880 LET T1(I,J)=B2
2890 LET T2(I,J)=B4
2900 NEXT I
2910 LET J=J-1
2920 IF J LT 1 THEN 3470
2930 IF J GE Y5 THEN 2950
2940 LET B2=B2+1/Y6
2950 LET B4=B4+1/Y6
2960 GO TO 2870
2970 IF Y7 GT 5 THEN 3150
2980 LET I=Y4+Y2+1
2990 LET B5=Y5+Y2-1
3000 LET B6=B5+Y3-1
3010 FOR J=B5 TO B6
3020 LET T1(I,J)=B2
3030 LET T2(I,J)=B4
3040 NEXT J
3050 LET I=I+1
3060 IF I GT 8 THEN 3470
3070 IF I LE Y4 THEN 3090
3080 LET B2=B2+1/Y6
3090 LET B4=B4+1/Y6
3100 LET B5=B5-1
3110 LET B6=B6-1
3120 IF B5 GE 1 THEN 3010
3130 LET B5=1
3140 GO TO 3010
3150 IF Y7 GT 6 THEN 3260
3160 FOR I=Y4 TO 8
3170 FOR J=Y5 TO Y5+Y3-1
3180 LET T1(I,J)=B2
3190 LET T2(I,J)=B4
3200 NEXT J
3210 IF I LT Y4+Y2-1 THEN 3230
3220 LET B2=B2+1/Y6
3230 LET B4=B4+1/Y6
3240 NEXT I
3250 GO TO 3470
3260 LET I=Y4
3270 LET B5=Y5

```

```

32 80 LET B6=35+Y3-1
32 90 FOR J=B5 TO B6
33 00 LET T1(I,J)=B2
33 10 LET T2(I,J)=B4
33 20 NEXT J
33 30 LET I=I+1
33 40 IF I GT 8 THEN 3470
33 50 IF I LE Y4+Y2-1 THEN 3370
33 60 LET B2=32+1/Y6
33 70 LET B4=34+1/Y6
33 80 LET B5=35+1
33 90 LET B6=36+1
34 00 IF B6 LE 8 THEN 3290
34 10 LET B5=8
34 20 GO TO 3290
34 30 REM
34 40 REM ***** IMPRESION DE LAS MATRICES DE *****
34 50 REM *** TIEMPOS INICIALES Y FINALES ***
34 60 REM
34 70 FOR I=1 TO 8
34 80 REM FOR J=1 TO 3
34 90 WRITE N1 USING 2:150,T1(I,1);T1(I,2);T1(I,3);T1(I,4);
35 00 WRITE N1 USING 2:150,T1(I,5);T1(I,6);T1(I,7);T1(I,8)
35 10 REM NEXT J
35 20 NEXT I
35 30 FOR I=1 TO 8
35 40 REM FOR J=1 TO 8
35 50 WRITE N1 USING 2:150,T2(I,1);T2(I,2);T2(I,3);T2(I,4);
35 60 WRITE N1 USING 2:150,T2(I,5);T2(I,6);T2(I,7);T2(I,8)
35 70 REM NEXT J
35 80 NEXT I
35 90 IF B9 GT 0 THEN 3390
36 00 IF V7 GT 7 THEN 3760
36 10 LET B9=1
36 20 LET Y2=INT(V1+0.5)
36 30 LET Y3=INT(V2+0.5)
36 40 LET Y4=V3
36 50 LET Y5=V4
36 60 LET Y6=V5
36 70 LET Y7=V6
36 80 FOR I=1 TO 8
36 90 FOR J=1 TO 8
37 00 LET T1(I,J)=99
37 10 LET T2(I,J)=99
37 20 NEXT J
37 30 NEXT I
37 40 GO TO 2239
37 50 LET C4=3
37 60 IF C1 GT C4 THEN 3890
37 70 FOR I=1 TO 8
37 80 REM FOR J=1 TO 8
37 90 WRITE N1 USING 2:150,99;99;99;99;
38 00 WRITE N1 USING 2:150,99;99;99;99
38 10 REM NEXT J
38 20 NEXT I
38 30 LET C1=C1+1
38 40 GO TO 3760
38 50 REM
38 60 REM ***** IMPRESION DEL SELECTOR DE *****
38 70 REM *** RESULTADOS ***
38 80 REM
38 90 PRINT NO,"CUANDO CORRA EL PROGRAMA FCP/PRETEC O TECTUM"
39 00 PRINT NO,"QUIERE VER EL ESTADO DEL TECTUM O DEL PRETECTUM??"
39 10 PRINT NO,"?"
39 20 PRINT NO,"TECLEZ O PARA EL PRETECTUM O : PARA EL TECTUM"
39 30 PRINT NO,"?"

```

```

3940 INPUT NO,73
3950 IF Z8 LT 0 THEN 4270
3960 IF Z8 GT 1 THEN 4270
3961 REM
3962 REM          ***** SELECTOR DE SIMULACION DE LA *****
3963 REM          ***          DEL PRETECTUM          ***
3964 REM
3965 PRINT NO,"QUIERE SIMULAR LA LESION DEL PRETECTUM ??? "
3966 PRINT NO,"TECLEE 0-CON LESION, O 1-SIN LESION"
3967 PRINT NO," "
3968 INPUT NO,0)
3969 IF D9 LT 0 THEN 4291
3970 IF D9 GT 1 THEN 4291
3971 WRITE RL USING 2150,0,73,09
3980 GO TO 4310
3990 REM
4000 REM          ***** IMPRESION DE LETREROS DE ERROR *****
4010 REM
4020 PRINT NO,"          E R R O R"
4030 PRINT NO," "
4040 PRINT NO,"          EL RANGO DE VALORES PERMITIDO ES DE 0-8"
4050 GO TO 310
4060 PRINT NO,"          E R R O R"
4070 PRINT NO," "
4080 PRINT NO,"          EL RANGO DE VALORES PERMITIDO ES DE 0-8"
4090 GO TO 500
4100 PRINT NO,"          E R R O R"
4110 PRINT NO," "
4120 PRINT NO,"          EL RANGO DE VALORES PERMITIDO ES DE 0-7"
4130 GO TO 700
4140 PRINT NO,"          E R R O R"
4150 PRINT NO," "
4160 PRINT NO,"          SOLO TECLEE SI O NO"
4170 GO TO 1010
4180 PRINT NO,"          E R R O R"
4190 PRINT NO," "
4200 PRINT NO,"          EL VALOR DE LA VELOCIDAD DEBE SER MAYOR QUE 0"
4210 GO TO 570
4220 PRINT NO,"          E R R O R"
4230 PRINT NO," "
4240 PRINT NO,"          VALORES FUERA DE RANGO, INICIE OTRA VEZ EL PROCESO"
4250 PRINT NO," "
4260 GO TO 290
4270 PRINT NO,"          E R R O R"
4280 PRINT NO," "
4290 PRINT NO,"          TECLEE SOLO 0-PRETECTUM, O 1-TECTUM"
4300 PRINT NO,"          E R R O R"
4310 PRINT NO," "
4320 PRINT NO,"          TECLEE SOLO 0-CON LESION, O 1-SIN LESION"
4330 GO TO 3980
4340 GO TO 3930
4350 ENCL

```

A P E N D I C E C

* LISTADO DEL PROGRAMA QUE SIMULA LA INTERACCION RETINA-TECTUM-PRETECTUM*

CHIFA (08/31/81)

8:

```

10 FILES INDATA; OUTFIL
20 SCRATCH N2
30 REM ESTE PROGRAMA SIMULA EL MODELO BIDIMENSIONAL DE LA INTER-
40 ACCION RETINA-TECTUM-PRETECTUM EN EL PROCESAMIENTO DE
50 INFORMACION VISUAL EN ANFIBIOS PARA EL RECONOCIMIENTO DE
60 PREJADOR PRESA, EL MODELO SE BASA EN EL MODELO BIDIMENSIO-
70 NAL DEL TECTUM ELABORADO POR CERVANTES Y LARA (1981), QUE
80 A SU VEZ SE BASA EN EL MODELO DE UNA COLUMNA DEL TECTUM -
90 PROPUESTO POR LARA, ARBIS Y CROMARTY (1980-81).
100 REM ESTE MODELO FUE DESARROLLADO POR CERVANTES Y LARA ---
110 REM ( 1981 ).
120 REM
130 DIM E(8,8), E1(6,2), E2(8,8), E5(12,12), G(8,8)
140 DIM G2(3,8), G3(3,8), G6(3,8), L(8,8), L4(8,8), L5(8,8), L6(8,8)
150 DIM N(8,8), N3(3,3), N6(8,8), P(8,8), P5(8,8), P6(8,8), R1(8,8)
160 DIM R2(8,8), S(3,8), S3(8,8), S5(3,8), T1(8,8), T2(8,8), T3(8,8)
170 DIM T4(8,8), T5(8,8), T6(3,2), T7(3,3), T8(8,8), T9(8,8), U1(8,8)
180 DIM U2(3,8), U3(3,8), U4(3,8), J5(3,8)
190 REM
200 REM ***** PARAMETROS *****
210 REM
220 LET D5=1.5
230 LET D6=1
240 LET D7=7
250 LET D9=0.3
260 LET F1=1.2
270 LET F4=5
280 LET F5=0.5
290 LET F7=1.2
300 LET G1=0.35
310 LET K1=0.15
320 LET K2=0.4
330 LET L1=0.3
340 LET L2=1.0
350 LET N1=0.65
360 LET N2=0.2
370 LET P1=0.12
380 LET P2=5.17
390 LET Q1=2
400 LET Q2=0.3
410 LET S1=0.9
420 LET S2=2.8
430 LET W1=0.002
440 LET W2=2
450 LET W3=0.7
460 LET W4=0
470 LET W5=2.1
480 LET W6=1.0
490 LET W7=20
500 LET W8=0
510 LET W9=0.1
520 LET Z1=1.2
530 LET Z2=1
540 LET Z3=0.8
550 LET Z4=3.8
560 LET Z5=0
570 LET Z6=5
580 LET Z7=10
590 LET Z9=3.5
600 REM
610 REM ***** CONDICIONES INICIALES *****
620 REM
630 FOR I=1 TO 2

```

```

6100 FOR J=1 TO 2
6110 LET G(I,J)=0
6120 LET L(I,J)=0
6130 LET P(I,J)=0
6140 LET N(I,J)=0
6150 LET S(I,J)=0
6160 LET Y3(I,J)=0
6170 LET E2(I,J)=F7
6180 NEXT J
6190 NEXT I
7000 FOR I=1 TO 12
7010 FOR J=1 TO 12
7020 LET E5(I,J)=0
7030 NEXT J
7040 NEXT I
7500 REM *****
7510 REM          ESPECIFICACIONES DE LA CORRIDA          *****
7520 REM          D=0.1
7530 REM          L3=5.0
7540 REM          TS=0.0
8100 REM *****
8110 REM          LEE LOS DATOS DE LOS ESTIMULOS          *****
8120 REM          READ N1,V1,V2,V3,V4,V5,V6,V7,V8,V9,F1,F2,F3
8130 REM *****
8140 REM          CONSTANTES DE ESTIMULACION          *****
8150 REM          MAGNITUDES DE LAS CELULAS          ***
8160 REM          GANGLIONARES TIPO II          ***
8170 REM          TIPO III Y IV          ***
9100 REM *****
9110 REM          TIEMPOS INICIALES DE ESTIMULACION          *****
9120 REM          DEL PRIMER ESTIMULO          ***
9130 FOR I=1 TO 2
9140 FOR J=1 TO 2
9150 READ N1,T1(I,J)
9160 NEXT J
9170 NEXT I
10100 REM *****
10110 REM          TIEMPOS FINALES DE ESTIMULACION          *****
10120 REM          DEL PRIMER ESTIMULO          ***
10130 FOR I=1 TO 2
10140 FOR J=1 TO 2
10150 READ N1,T2(I,J)
10160 NEXT J
10170 NEXT I
11100 REM *****
11110 REM          TIEMPOS INICIALES DEL SEGUNDO ESTIMULO          *****
11120 FOR I=1 TO 2
11130 FOR J=1 TO 2
11140 READ N1,R1(I,J)
11150 NEXT J
11160 NEXT I
12100 REM *****
12110 REM          TIEMPOS FINALES DEL SEGUNDO ESTIMULO          *****
12120 FOR I=1 TO 2
12130 FOR J=1 TO 2
12140 READ N1,R2(I,J)
12150 NEXT J
12160 NEXT I

```



```

1850 LET R2=Y2
1860 IF T5 GE R1 (I,J) THEN 1890
1870 LET E3=0
1880 GO TO 1900
1890 LET E3=Y4
1900 IF T5 GE R2 (I,J) THEN 1930
1910 LET E4=0
1920 GO TO 1940
1930 LET E4=Y4
1940 LET E(I,J)=E1+E2+E3+E4
1950 NEXT J
1960 NEXT I
1970 REM
1980 REM ***** MATRIZ DE ESTIMULACION *****
1990 REM *** GANGLIONARES TIPO III ***
2000 REM *** PARA EL TECTUM ***
2010 REM
2020 FOR I=3 TO 10
2030 FOR J=3 TO 10
2040 LET E5(I,J)=E(I-2,J-2)
2050 NEXT J
2060 NEXT I
2070 FOR I=3 TO 10
2080 FOR J=3 TO 10
2090 LET E5(I,J)=E5(I-1,J-1)+E5(I-1,J)+E5(I-1,J+1)
2100 LET E5(I,J)=E5(I,J)+E5(I,J-1)+E5(I,J+1)
2110 LET E5(I,J)=E5(I,J)+E5(I+1,J-1)+E5(I+1,J)+E5(I+1,J+1)
2120 LET U1(I-2,J-2)=E5/(Z6+1)+E5(I,J)
2130 NEXT J
2140 NEXT I
2150 REM
2160 REM ***** MATRIZ DE ESTIMULACION *****
2170 REM *** GANGLIONARES TIPO III ***
2180 REM *** PARA EL PRETECTUM ***
2190 REM
2200 FOR I=3 TO 10
2210 FOR J=3 TO 10
2220 LET E5=E5(I-2,J-2)+E5(I-2,J-1)+E5(I-2,J)+E5(I-2,J+1)+E5(I-2,J+2)
2230 LET E5=E5(I+2,J-2)+E5(I+2,J-1)+E5(I+2,J)+E5(I+2,J+1)+E5(I+2,J+2)
2240 LET E5=E5(I-1,J-2)+E5(I-1,J-1)+E5(I-1,J)+E5(I-1,J+1)+E5(I-1,J+2)
2250 LET E5=(E5+E5(I+1,J+2))/(Q1+2)
2260 LET E5=(E5(I-1,J-1)+E5(I-1,J)+E5(I-1,J+1)+E5(I,J-1)+E5(I,J+1)
2270 LET E5=(E5(I+1,J-1)+E5(I+1,J)+E5(I+1,J+1))/(Q1+1)
2280 LET U3(I-2,J-2)=E5+E6+E5(I,J)
2290 NEXT J
2300 NEXT I
2310 REM
2320 REM ***** GENERA EL ESTADO DE ESTIMULACION *****
2330 REM *** GANGLIONARES TIPO IV ***
2340 REM
2350 FOR I=1 TO 3
2360 FOR J=1 TO 8
2370 IF T5 GE T1 (I,J) THEN 2400
2380 LET E1=0
2390 GO TO 2410
2400 LET E1=Y2
2410 IF T5 GE T2 (I,J) THEN 2440
2420 LET E2=0
2430 GO TO 2450
2440 LET E2=Y2
2450 IF T5 GE R1 (I,J) THEN 2480
2460 LET E3=0
2470 GO TO 2490
2480 LET E3=Y5
2490 IF T5 GE R2 (I,J) THEN 2520
2500 LET E4=0

```

```

2510 GO TO 2530
2520 LET E4=Y5
2530 LET U2(I,J)=E1-E2+E3-E4
2540 NEXT J
2550 NEXT I
2560 REM ***** MATRIZ DE ESTIMULACION *****
2570 REM *** GANGLIONARES TIPO IV ***
2580 REM *** PARA EL TECTUM ***
2600 FOR I=3 TO 10
2610 FOR J=3 TO 10
2620 LET E5(I,J)=E(I-2,J-2)
2630 NEXT J
2640 NEXT I
2650 FOR I=3 TO 10
2660 FOR J=3 TO 10
2670 LET E5=E5(I-1,J-1)+E5(I-1,J)+E5(I-1,J+1)
2680 LET E5=E5+E5(I,J-1)+E5(I,J+1)
2690 LET E5=E5+E5(I+1,J-1)+E5(I+1,J)+E5(I+1,J+1)
2700 LET U5(I-2,J-2)=E5/(Z6+1)+E5(I,J)
2710 NEXT J
2720 NEXT I
2730 REM *****
2740 REM ***** MATRIZ DE ESTIMULACION *****
2750 REM *** GANGLIONARES TIPO IV ***
2760 REM *** PARA EL PRETECTUM ***
2770 FOR I=3 TO 10
2780 FOR J=3 TO 10
2790 LET E5(I,J)=E(I-2,J-2)
2800 NEXT J
2810 NEXT I
2820 FOR I=3 TO 10
2830 FOR J=3 TO 10
2840 LET E5=E5(I-2,J-2)+E5(I-2,J-1)+E5(I-2,J)+E5(I-2,J+1)+E5(I-2,J+2)
2850 LET E5=E5+E5(I+2,J-2)+E5(I+2,J-1)+E5(I+2,J)+E5(I+2,J+1)+E5(I+2,J+2)
2860 LET E5=E5+E5(I-1,J-2)+E5(I-1,J+2)+E5(I,J-2)+E5(I,J+2)+E5(I+1,J-2)
2870 LET E5=(E5+E5(I+1,J+2))/CO1+2)
2880 LET E6=E5(I-1,J-1)+E5(I-1,J)+E5(I-1,J+1)+E5(I,J-1)+E5(I,J+1)
2890 LET E6=(E6+E5(I+1,J-1)+E5(I+1,J)+E5(I+1,J+1))/CO1+1)
2900 LET U4(I-2,J-2)=E5+E6+E5(I,J)
2910 NEXT J
2920 NEXT I
2930 REM *****
2940 REM ***** NORMALIZACION DE LA MATRIZ DE *****
2950 REM *** ESTIMULACION DE LAS CELULAS ***
2960 REM *** GANGLIONARES TIPO II Y III ***
3000 IF Y GT Y3 THEN 3030
3010 LET Y6=Y3
3020 GO TO 3040
3030 LET Y6=Y
3040 IF Y1 GT Y4 THEN 3070
3050 LET Y7=Y4
3060 GO TO 3080
3070 LET Y7=Y1
3080 IF Y2 GT Y5 THEN 3110
3090 LET Y8=Y5
3100 GO TO 3120
3110 LET Y8=Y2
3120 FOR I=1 TO 8
3130 FOR J=1 TO 8
3140 IF U2(I,J) LE Y6 THEN 3170
3150 LET U2(I,J)=Y6
3160 GO TO 3180

```

```

3170 LET U2(I,J) = U2(I,J)
3180 IF U1(I,J) LE Y7 THEN 3200
3190 LET U1(I,J) = Y7
3200 IF U3(I,J) LE Y7 THEN 3220
3210 LET U3(I,J) = Y7
3220 IF U4(I,J) LE Y8 THEN 3240
3230 LET U4(I,J) = Y8
3240 IF U5(I,J) LE Y8 THEN 3260
3250 LET U5(I,J) = Y8
3260 NEXT J
3270 NEXT I
3280 REM
3290 REM ***** GRUPO DE ECUACIONES AUXILIARES *****
3300 REM ***** ECUACIONES AUXILIARES DE LOS *****
3310 REM *** GLOMERULOS ***
3320 REM
3330 LET G2(1,1) = W9*T9(2,1)+Z1*Z2*T6(2,1)
3340 LET G3(1,1) = W9*T9(1,1)+Z1*(T6(1,1)+Z2*(T6(1,2)+T6(2,2)))
3350 FOR J=2 TO 7
3360 LET G4 = W9*(T9(1,J-1)+T9(2,J-1)+T9(2,J))
3370 LET G2(1,J) = G4+Z1*Z2*(T6(1,J-1)+T6(2,J-1)+T6(2,J))
3380 LET G3(1,J) = W9*T9(1,J)+Z1*(T6(1,J)+Z2*(T6(1,J+1)+T6(2,J+1)))
3390 NEXT J
3400 LET G4 = W9*(T9(1,7)+T9(2,7)+T9(2,8))
3410 LET G2(1,8) = G4+Z1*Z2*(T6(1,7)+T6(2,7)+T6(2,8))
3420 LET G3(1,8) = W9*T9(1,8)+Z1*T6(1,8)
3430 FOR J=2 TO 7
3440 LET G2(I,1) = W9*T9(I+1,1)+Z1*Z2*T6(I+1,1)
3450 LET G4 = Z1*(T6(I,1)+Z2*(T6(I-1,1)+T6(I-1,2)+T6(I,2)+T6(I+1,2)))
3460 LET G3(I,1) = W9*T9(I,1)+G4
3470 FOR J=2 TO 7
3480 LET G4 = W9*(T9(I-1,J-1)+T9(I,J-1)+T9(I+1,J-1)+T9(I+1,J))
3490 LET G2(I,J) = G4+Z1*Z2*(T6(I-1,J-1)+T6(I,J-1)+T6(I+1,J-1)+T6(I+1,J))
3500 LET G5 = W9*T9(I,J)+Z1*T6(I,J)
3510 LET G3(I,J) = G5+Z1*Z2*(T6(I-1,J)+T6(I-1,J+1)+T6(I,J+1)+T6(I+1,J+1))
3520 NEXT J
3530 LET G4 = W9*(T9(I-1,7)+T9(I,7)+T9(I+1,7)+T9(I+1,8))
3540 LET G2(I,8) = G4+Z1*Z2*(T6(I-1,7)+T6(I,7)+T6(I+1,7)+T6(I+1,8))
3550 LET G3(I,8) = W9*T9(I,8)+Z1*(T6(I,8)+Z2*T6(I-1,8))
3560 NEXT I
3570 LET G2(8,1) = Z5
3580 LET G3(8,1) = W9*T9(8,1)+Z1*(T6(8,1)+Z2*(T6(7,1)+T6(7,2)+T6(8,2)))
3590 FOR J=2 TO 7
3600 LET G2(8,J) = W9*(T9(7,J-1)+T9(8,J-1))+Z1*Z2*(T6(7,J-1)+T6(8,J-1))
3610 LET G3(8,J) = W9*T9(8,J)+Z1*(T6(8,J)+Z2*(T6(7,J)+T6(7,J+1)+T6(8,J+1)))
3620 NEXT J
3630 LET G2(8,8) = W9*(T9(7,7)+T9(8,7))+Z1*Z2*(T6(7,7)+T6(8,7))
3640 LET G3(8,8) = W9*T9(8,8)+Z1*(T6(8,8)+Z2*T6(7,8))
3650 REM
3660 REM ***** ECUACIONES AUXILIARES DE LAS *****
3670 REM *** PERAS GRANDES ***
3680 REM
3690 LET L4(1,1) = Z3*(T9(1,1)+T9(2,1))
3700 LET L5(1,1) = -D5*T4(1,1)-Z4*(T8(1,1)+T8(2,1))
3710 FOR J=2 TO 8
3720 LET L4(1,J) = Z3*(T9(1,J)+T9(1,J-1)+T9(2,J-1)+T9(2,J))
3730 LET L5(1,J) = -D5*T4(1,J)-Z4*(T8(1,J)+T8(1,J-1)+T8(2,J-1)+T8(2,J))
3740 NEXT J
3750 FOR I=2 TO 7
3760 LET L4(I,1) = Z3*(T9(I,1)+T9(I+1,1))
3770 LET L5(I,1) = -D5*T4(I,1)-Z4*(T8(I,1)+T8(I+1,1))
3780 FOR J=2 TO 8
3790 LET L4(I,J) = Z3*(T9(I,J)+T9(I-1,J-1)+T9(I,J-1)+T9(I+1,J-1)+T9(I+1,J))
3800 LET F3 = -D5*T4(I,J)
3810 LET L5(I,J) = F3-Z4*(T8(I,J)+T8(I-1,J-1)+T8(I,J-1)+T8(I+1,J-1)+T8(I+1,J))

```

```

3820 NEXT J
3830 NEXT I
3840 LET L4(8,1) = Z3 * T9(8,2)
3850 LET L5(8,1) = -D5 * T4(8,1) - Z4 * T8(8,1)
3860 FOR J = 2 TO 3
3870 LET L4(8,J) = Z3 * (T9(8,J) + T9(7,J-1) + T9(8,J-1))
3880 LET L5(8,J) = -D5 * T4(8,J) - Z4 * (T8(8,J) + T8(7,J-1) + T8(8,J-1))
3890 NEXT J
3900 REM
3910 REM ***** ECUACIONES AUXILIARES DE LAS *****
3920 REM *** CELULAS PIRAMIDALES ***
3930 REM
3940 FOR J = 1 TO 7
3950 LET F8 = D7 * J5(1,J) + D8 * U1(1,J)
3960 LET P5(1,J) = F * (T6(1,J+1) + T6(2,J+1)) + F8 - W1 * T3(1,J) - F6 * T4(1,J)
3970 NEXT J
3980 LET P5(1,8) = D7 * U5(1,8) + D8 * U1(1,8) - W1 * T3(1,8) - F6 * T4(1,8)
3990 FOR I = 2 TO 7
4000 FOR J = 1 TO 7
4010 LET F8 = D7 * J5(I,J) + D8 * U1(I,J) - W1 * T3(I,J) - F6 * T4(I,J)
4020 LET P5(I,J) = F * (T6(I-1,J) + T6(I-1,J+2) + T6(I,J+1) + T6(I+1,J+1)) + F8
4030 NEXT J
4040 LET P5(I,8) = F * T6(I-1,8) + D7 * U5(I,8) + D8 * U1(I,8) - W1 * T3(I,8) - F6 * T4(I,8)
4050 NEXT I
4060 FOR J = 1 TO 7
4070 LET F8 = D7 * U5(8,J) + D8 * U1(8,J) - W1 * T3(8,J) - F6 * T4(8,J)
4080 LET P5(8,J) = F * (T6(7,J) + T6(7,J+1) + T6(8,J+1)) + F8
4090 NEXT J
4100 LET P5(8,8) = F * T6(7,8) + D7 * U5(8,8) + D8 * U1(8,8) - W1 * T3(8,8) - F6 * T4(8,8)
4110 REM
4120 REM ***** ECUACIONES AUXILIARES DE LAS *****
4130 REM *** NEURONAS ESTRELLADAS ***
4140 REM
4150 FOR J = 1 TO 7
4160 LET N3(1,J) = W5 * (T6(1,J+1) + T6(2,J+1))
4170 NEXT J
4180 LET N3(1,8) = Z5
4190 FOR I = 2 TO 7
4200 FOR J = 1 TO 7
4210 LET N3(I,J) = W6 * (T6(I-1,J) + T6(I-1,J+1) + T6(I,J+1) + T6(I+1,J+1))
4220 NEXT J
4230 LET N3(I,8) = W6 * T6(I-1,8)
4240 NEXT I
4250 FOR J = 1 TO 7
4260 LET N3(8,J) = W6 * (T6(7,J) + T6(7,J+1) + T6(8,J+1))
4270 NEXT J
4280 LET N3(8,8) = W6 * T6(7,8)
4290 REM
4300 REM ***** ECUACIONES AUXILIARES DE LAS *****
4310 REM *** PERAS PEQUENAS ***
4320 REM
4330 FOR J = 1 TO 7
4340 LET S3(1,J) = -D6 * T4(1,J) - W1 * T3(1,J) + G(1,J+1) + G(2,J+1)
4350 NEXT J
4360 LET S3(1,8) = -D6 * T4(1,8) - W1 * T3(1,8)
4370 FOR I = 2 TO 7
4380 FOR J = 1 TO 7
4390 LET F8 = -D6 * T4(I,J)
4400 LET S3(I,J) = F8 - W1 * T3(I,J) + G(I-1,J) + G(I-1,J+1) + G(I,J+1) + G(I+1,J+1)
4410 NEXT J
4420 LET S3(I,8) = -D6 * T4(I,8) - W1 * T3(I,8) + G(I-1,8)
4430 NEXT I
4440 FOR J = 1 TO 7
4450 LET S3(8,J) = -D6 * T4(8,J) - W1 * T3(8,J) + G(7,J) + G(7,J+1) + G(8,J+1)
4460 NEXT J
4470 LET S3(8,8) = -D6 * T4(8,8) - W1 * T3(8,8) + G(7,8)

```

```

44 10 REM
44 20 REM          ***** ECUACIONES AUXILIARES DEL *****
44 30 REM          ***          PRETECTUM I          ***
45 10 LET F5=0
45 20 FOR I=1 TO 3
45 30 FOR J=1 TO 3
45 40 LET F5=F5+E1(I,J)
45 50 NEXT J
45 60 NEXT I
45 70 REM
45 80 REM          ***** ECUACIONES DE FLUJO *****
45 90 REM
46 10 FOR I=1 TO 3
46 20 FOR J=1 TO 3
46 30 LET G6(I,J)=(-K1*G(I,J)+G2(I,J)+G3(I,J)+U2(I,J)-W9*T3(I,J))/G1
46 40 LET L6(I,J)=(-L(I,J)+S(I,J)+U2(I,J)+L4(I,J)+L5(I,J)-W1*T3(I,J))/L1
46 50 LET P6(I,J)=(-P(I,J)+W2*T9(I,J)+W3*(T6(I,J))+P5(I,J)+U2(I,J)*Z9)/P1
46 60 LET N6(I,J)=(-K2*N(I,J)+W4*T3(I,J)+W5*(T6(I,J)+N3(I,J)))/N1
46 70 LET S6(I,J)=(-S(I,J)+G(I,J)-W7*F8(I,J)+U2(I,J)+S3(I,J))/S1
46 80 LET T5(I,J)=Z7*(F4*U4(I,J)+Q2*U3(I,J)+F7-E2(I,J))
46 90 NEXT J
47 10 NEXT I
47 20 REM
47 30 REM          ***** ECUACIONES DE NIVEL *****
47 40 REM
47 50 FOR I=1 TO 3
47 60 FOR J=1 TO 3
47 70 LET G(I,J)=G(I,J)+D*G6(I,J)
47 80 LET L(I,J)=L(I,J)+D*L6(I,J)
47 90 LET P(I,J)=P(I,J)+D*P6(I,J)
48 10 LET N(I,J)=N(I,J)+D*N6(I,J)
48 20 LET S(I,J)=S(I,J)+D*S6(I,J)
48 30 LET E2(I,J)=E2(I,J)+D*T5(I,J)
48 40 NEXT J
48 50 NEXT I
48 60 REM
48 70 REM          ***** RESPUESTA DE LAS NEURONAS EN EL *****
48 80 REM          ***          TIEMPO ACTUAL          ***
48 90 REM
49 10 FOR I=1 TO 3
49 20 FOR J=1 TO 3
49 30 LET T3(I,J)=F5-E1(I,J)
49 40 IF L(I,J) GE L2 THEN 4930
49 50 LET T6(I,J)=0.0
49 60 GO TO 4940
49 70 LET T6(I,J)=1.0
49 80 IF P(I,J) GE P2 THEN 4930
49 90 LET T7(I,J)=P(I,J)
49 10 LET E1(I,J)=0
49 20 GO TO 5000
49 30 LET T7(I,J)=10.0
49 40 LET E1(I,J)=P(I,J)
50 10 IF N(I,J) GE N2 THEN 5030
50 20 LET T8(I,J)=0.0
50 30 GO TO 5040
50 40 LET T8(I,J)=N(I,J)
50 50 IF S(I,J) GE S2 THEN 5070
50 60 LET T9(I,J)=0.0
50 70 GO TO 5030
50 80 LET T9(I,J)=1.0
50 90 IF E2(I,J) GE 3.7 THEN 5083
50 11 LET T4(I,J)=F7
50 12 GO TO 5084
50 13 LET T4(I,J)=E2(I,J)
50 14 NEXT J

```

```

50 50 NEXT I
51 10 REM
51 20 REM ***** RESULTADOS DE LA SIMULACION *****
51 30 REM ***** ENCABEZADO Y CONDICIONES INICIALES *****
51 40 REM
51 50 IF T5 GT 0.0 THEN 5390
51 60 REM ***** LEE EL SELECTOR DE RESULTADOS *****
51 70 REM
51 80 READ N1,S9,Z8
52 10 IF S9 GT 0 THEN 5360
52 20 PRINT N2," " IMPRESION DE LAS SESENTA Y CUATRO COLUMNAS"
52 30 PRINT N2," "
52 40 PRINT N2," " 1(" ; V1 ; " ; V2 ; " ) , C1 ( " ; V3 ; " ; V4 ; " ) , V1 = " ; V5 ; " S1 = " ; V6 ;
52 50 PRINT N2," " 2(" ; V7 ; " ; V8 ; " ) , C2 ( " ; V9 ; " ; V10 ; " ) , V2 = " ; F2 ; " S2 = " ; F3 ;
52 60 IF Z8 GT 0 THEN 5280
52 70 PRINT N2," " P R E T E C T U M"
52 80 GO TO 5390
52 90 PRINT N2," " T E C T U M"
53 10 IF S9 GT 1 THEN 5360
53 20 PRINT N2," " TIEMPO TPC11 TPC12 TPC13 TPC14 TPC15 TPC16"
53 30 PRINT N2," " PC17 TPC18"
53 40 PRINT N2," "
53 50 GO TO 5390
53 60 IF S9 GT 2 THEN 5420
53 70 PRINT N2," " TIEMPO TPC41 TPC42 TPC43 TPC44 TPC45 TPC46"
53 80 PRINT N2," " PC47 TPC48"
53 90 PRINT N2," "
54 10 GO TO 5390
54 20 IF S9 GT 3 THEN 5480
54 30 PRINT N2," " TIEMPO TPC81 TPC82 TPC83 TPC84 TPC85 TPC86"
54 40 PRINT N2," " PC87 TPC88"
54 50 PRINT N2," "
54 60 GO TO 5390
54 70 IF S9 GT 4 THEN 5540
54 80 PRINT N2," " TIEMPO TPC11 TPC21 TPC31 TPC41 TPC51 TPC61"
54 90 PRINT N2," " PC71 TPC81"
55 10 PRINT N2," "
55 20 GO TO 5390
55 30 IF S9 GT 5 THEN 5600
55 40 PRINT N2," " TIEMPO TPC14 TPC24 TPC34 TPC44 TPC54 TPC64"
55 50 PRINT N2," " PC74 TPC84"
55 60 PRINT N2," "
55 70 GO TO 5390
55 80 IF S9 GT 6 THEN 5660
55 90 PRINT N2," " TIEMPO TPC18 TPC28 TPC38 TPC48 TPC58 TPC68"
56 10 PRINT N2," " PC78 TPC88"
56 20 PRINT N2," "
56 30 GO TO 5390
56 40 IF S9 GT 7 THEN 5720
56 50 PRINT N2," " TIEMPO TPC11 TPC22 TPC33 TPC44 TPC55 TPC66"
56 60 PRINT N2," " PC77 TPC88"
56 70 PRINT N2," "
56 80 GO TO 5390
56 90 IF S9 GT 8 THEN 5780
57 10 PRINT N2," " TIEMPO TPC13 TPC27 TPC36 TPC45 TPC54 TPC63"
57 20 PRINT N2," " PC72 TPC81"
57 30 PRINT N2," "
57 40 PRINT N2," "

```

```

5750 PRINT N22, " "
5760 PRINT N22, " "
5770 GO TO 5890
5780 IF S9 GT 9 THEN 5840
5790 PRINT N22, "IEMPO TPC17 TPC27 TPC35 TPC46 TPC55 TPC65",
5800 PRINT N22, "PC74 TPC83"
5810 PRINT N22, " "
5820 PRINT N22, " "
5830 GO TO 5990
5840 PRINT N22, " "
5850 GO TO 6440
5860 REM
5870 REM ***** IMPRESION DE RESULTADOS *****
5880 REM
5890 :NN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN
5900 :NN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN NNN.NNN
5910 IF S9 GT 0 THEN 6070
5920 IF S9 GT 0 THEN 6000
5930 PRINT N22 USING 5890, T5, T4(1,1), T4(1,2), T4(1,3), T4(1,4), T4(1,5),
5940 PRINT N22 USING 5890, T4(1,6), T4(1,7), T4(1,8)
5950 FOR I=2 TO 8
5960 PRINT N22 USING 5900, T4(I,1), T4(I,2), T4(I,3), T4(I,4), T4(I,5),
5970 PRINT N22 USING 5890, T4(I,6), T4(I,7), T4(I,8)
5980 NEXT I
5990 GO TO 6440
6000 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,1), T7(1,2), T7(1,3), T7(1,4), T7(1,5),
6010 PRINT N22 USING 5890, T7(1,6), T7(1,7), T7(1,8)
6020 FOR I=2 TO 8
6030 PRINT N22 USING 5900, T7(I,1), T7(I,2), T7(I,3), T7(I,4), T7(I,5),
6040 PRINT N22 USING 5890, T7(I,6), T7(I,7), T7(I,8)
6050 NEXT I
6060 GO TO 6440
6070 IF S9 GT 1 THEN 6110
6080 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,1), T7(1,2), T7(1,3), T7(1,4), T7(1,5),
6090 PRINT N22 USING 5890, T7(1,6), T7(1,7), T7(1,8)
6100 GO TO 6440
6110 IF S9 GT 2 THEN 6150
6120 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(4,1), T7(4,2), T7(4,3), T7(4,4), T7(4,5),
6130 PRINT N22 USING 5890, T7(4,6), T7(4,7), T7(4,8)
6140 GO TO 6440
6150 IF S9 GT 3 THEN 6190
6160 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(8,1), T7(8,2), T7(8,3), T7(8,4), T7(8,5),
6170 PRINT N22 USING 5890, T7(8,6), T7(8,7), T7(8,8)
6180 GO TO 6440
6190 IF S9 GT 4 THEN 6230
6200 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,1), T7(2,1), T7(3,1), T7(4,1), T7(5,1),
6210 PRINT N22 USING 5890, T7(6,1), T7(7,1), T7(8,1)
6220 GO TO 6440
6230 IF S9 GT 5 THEN 6270
6240 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,4), T7(2,4), T7(3,4), T7(4,4), T7(5,4),
6250 PRINT N22 USING 5890, T7(6,4), T7(7,4), T7(8,4)
6260 GO TO 6440
6270 IF S9 GT 6 THEN 6310
6280 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,8), T7(2,8), T7(3,8), T7(4,8), T7(5,8),
6290 PRINT N22 USING 5890, T7(6,8), T7(7,8), T7(8,8)
6300 GO TO 6440
6310 IF S9 GT 7 THEN 6350
6320 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,1), T7(2,2), T7(3,3), T7(4,4), T7(5,5),
6330 PRINT N22 USING 5890, T7(6,6), T7(7,7), T7(8,8)
6340 GO TO 6440
6350 IF S9 GT 8 THEN 6390
6360 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,8), T7(2,7), T7(3,6), T7(4,5), T7(5,4),
6370 PRINT N22 USING 5890, T7(6,3), T7(7,2), T7(8,1)
6380 GO TO 6440
6390 PRINT N22 USING 5890, T5, T7(1,7), T7(2,7), T7(3,6), T7(4,6), T7(5,5),
6400 PRINT N22 USING 5890, T7(6,5), T7(7,4), T7(8,3)
6410 IF T5 GE 13 THEN 6440
6420 LET T5=T5+1
6430 GO TO 1349
6440 END

```