



# Universidad Nacional Autónoma de México

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DE SUEÑO EN LA TORTUGA

Gopherus berlandieri

TESIS

Que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta

RUTH FRIEDMAN SAAVEDRA

1 9 8 2



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.

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

## I N D I C E

	Pág.
Introducción .....	1-8
Objetivos .....	9
Antecedentes .....	9-26
Biología de <u>G.berlandieri</u> .....	26-29
Material y Métodos .....	30-32
Resultados .....	33-39
Discusión .....	40-46
Conclusiones .....	47-48
Referencias .....	49-53

## Introducción.

Cada noche, a intervalos de aproximadamente 90 minutos, el reposo humano se ve interrumpido cuatro o cinco veces por una serie de curiosos eventos fisiológicos y mentales: las ensoñaciones.

Hasta hace unos 50 años, se pensaba que el sueño era un estado relativamente simple, uniforme y homogéneo, al desarrollo de la electroencefalografía por Berger en 1929, se reconoció que la actividad eléctrica cerebral muestra patrones típicos dependiendo del nivel de vigilancia.

En 1935 Loomis y col. describieron estados electroencefalográficos separados y distintos en el sueño; en el mismo año Bremer realizó sus experimentos ahora clásicos de cerebro y encéfalo aislados; haciendo transecciones a diferentes niveles del tallo cerebral postuló que la causa inmediata del sueño era una deaferentización funcional.

La investigación de los mecanismos neurológicos reguladores de actividad hipócnica, tiene una larga historia, dentro de ésta destacan los trabajos hechos por Moruzzi y Magoun en -- 1949, los que despertaron el interés por parte de los demás investigadores de sueño, en que éste fuese algo más que un fenómeno pasivo, producido sencillamente por un menor aflujo de información al cerebro; Moruzzi y Magoun demuestran con una serie de experimentos, la existencia de un sistema reticular activador ascendente responsable del mantenimiento de la vigilia (Moruzzi y Magoun, 1949).

Por otra parte, experimentos de estimulación en determinadas zonas cerebrales demuestran la existencia de centros activos generadores de sueño. Nauta (1946), demostró en la rata la existencia de un área hipnogénica en el hipotálamo anterior y Hess (1927;1929, citado por Bremer,1980), estimulando eléctricamente en el hipotálamo de gato encontró, entre otras cosas, una región en el área basal preóptica, la activación de la cual producía un estado adinámico al que bautizó con el nombre de adinamia hipotalámica; encontró también que la estimulación de la región media talámica inducía sueño normal y describió a la región como hipnogénica.

En 1953 Aserinsky y Kleitman reportaron la presencia de fases de sueño profundo, conocido ahora como sueño paradójico en el que, según Bremer (1980), las ensoñaciones son las manifestaciones físicas.

El trabajo inicial en este campo de estudios se centró esencialmente en la localización de centros neurológicos disparadores de actividad hípica, y en realidad no ha sido sino hasta la actualidad que se ha venido desarrollando la investigación evolutiva de la función hípica.

La mayoría de las investigaciones de sueño, se han realizado en mamíferos y en general en vertebrados homeotermos, donde ya han sido diferenciados por patrones tanto conductuales como electrofisiológicos dos etapas de sueño bien definidas, mientras que el estudio de la fisiología del sueño en vertebrados poiquilotermos no es sino en los últimos años que ha venido cobrando importancia.

Pero ¿cómo se decide si un animal duerme?. Según Allison y Van Twyver (1970), sencillamente se observaría al animal en cuestión; si está ó no activo y si tiene los ojos abiertos ó cerrados; pero, existen vertebrados que no pueden cerrar los ojos porque sencillamente no tienen párpados, como los peces y las víboras, inclusive los humanos y varios mamíferos duermen con los ojos parcialmente abiertos. Así que, resulta que la observación visual no es del todo objetiva para determinar si un animal duerme ó no.

El desarrollo del sistema nervioso central es menor conforme descendemos en la escala zoológica y cada especie ocupa un lugar determinado en el ecosistema (p.ej. presa ó predador) por lo que es necesario delimitar qué es lo que debe considerarse como sueño, teniendo en cuenta la enorme diversidad de los seres vivos.

Los criterios que se utilizan para la identificación y definición de las distintas etapas de sueño en los vertebrados homeotermos son conductuales y electrofisiológicos; dentro de estos últimos se requieren tres parámetros básicos (según Gaillard, 1980):

- a) Electroencefalograma (EEG)
- b) Electrooculograma (EOG) y
- c) Electromiograma (EMG)

Dependiendo de los propósitos de la investigación se puede incluir otra serie de variables, como el electrocardiograma (EKG), movimientos respiratorios, composición del aire espirado, muestréo bioquímico de sangre por medio de catéteres

implantados crónicamente, concentración de orina, etc.

Por otra parte, los criterios para definir el sueño en vertebrados poiquiloterms son hasta ahora básicamente conductuales, tomándose como principales parámetros:

- a) La adopción de una postura específica,
- b) Elevación del umbral para reaccionar,
- c) Inmovilidad conductual prolongada, y
- d) Reversibilidad conductual rápida producida por un estímulo.

Para trazar las líneas evolutivas del sueño dentro del reino animal, la mayoría de los autores han tomado como base de comparación criterios electrofisiológicos, y además, se le ha conducido en forma numérica, es decir, que los criterios de comparación son de orden temporal; se basan en los períodos de presentación del sueño durante el nictémero (sueño nocturno, diurno ó polifásico); en la duración y encadenamiento temporal de las diferentes fases descritas, así como porcentaje de cada una de éstas con respecto al conjunto del nictémero ó tiempo total de sueño.

Características electrofisiológicas del sueño en homeotermos:

Como ya se mencionó, dentro del sueño pueden distinguirse básicamente dos etapas bien definidas, una es la llamada sueño de ondas lentas y la otra es el sueño de ondas rápidas ó paradójico.

El sueño de ondas lentas está caracterizado por un EEG de ondas de gran amplitud y baja frecuencia (2-3 cps.), pre-



sentándose los husos de sueño, los que tienen una frecuencia que varía de 13-16 cps. y que pueden registrarse tanto a nivel cortical como en la mayor parte de las estructuras subcorticales. Los músculos posturales presentan actividad aunque el tono está disminuído; la respiración es calmada y regular, los ojos están frecuentemente cerrados y los globos oculares permanecen inmóviles; la presión arterial desciende, la frecuencia cardiaca es regular; la temperatura cerebral y en general la del cuerpo decrece así como también, el consumo total de oxígeno por el cuerpo es menor que durante la vigilia.

Durante el sueño paradójico el EEG se caracteriza por una actividad rápida y de bajo voltaje y por una serie de movimientos oculares rápidos los que pueden ser horizontales ó verticales y que dan su nombre a esta fase de sueño (fase MOR ó de movimientos oculares rápidos); el tono muscular es sumamente bajo, llegando a la atonía, presentándose mioclonias ocasionales; la frecuencia cardiaca y la respiración son relativamente altas y muy variables. Es en esta fase de sueño donde se presentan las llamadas ondas PGO (ponto-genfculo-occipitales), nombre que toma debido a las estructuras cerebrales en donde se describieron originalmente. La temperatura corporal y cerebral aumenta con respecto a la fase precedente siendo menor que en el estado de vigilia.

Electrofisiológicamente dentro del sueño paradójico se pueden distinguir dos tipos de fenómenos: Los tónicos, que consisten en la desaparición casi total del tono muscular y actividad cortical rápida y de bajo voltaje la que es muy si-

milar a la que se presenta en la vigilia; y los fásicos, representados por las ondas PGO, los movimientos oculares rápidos y las mioclonias. La característica mas conspicua de esta fase - de sueño es la presentación de actividad onírica (ensoñaciones), lo que fue demostrado por Dement y Kleitman (1955) en humanos.

En el siguiente cuadro se pueden observar las principales características electrofisiológicas de ambas fases de sueño.

Cuadro comparativo de las características fisiológicas del sueño lento y del sueño paradójico:

SUEÑO LENTO:

Sin movimientos oculares

Hipotensión

Bradycardia

Vasodilatación

Decrece la tasa respiratoria

Mecanismos termoreguladores  
funcionales

Tono muscular por debajo del  
de vigilia

Decrece el consumo total de  
oxígeno por el cuerpo

Umbral para reaccionar elevado  
con respecto a la vigilia

SUEÑO PARADÓJICO:

Movimientos oculares rápidos

Hipertensión

Taquicardia

Vasoconstricción

Aumenta la tasa respiratoria

Termorregulación alterada

Se tiende a la atonía muscular;  
mioclonias ocasionales

Aumenta el consumo total de  
oxígeno por el cuerpo

Umbral para despertar aumenta  
con respecto al sueño de ondas  
lentas

(Tomado y modificado de Orem y Barnes, 1980).

El tema de la función del sueño en vertebrados tanto homeotermos como poiquilotermos es sumamente controvertido. Algunos autores consideran que el sueño es un fenómeno restaurador, debido a que en los humanos se ha encontrado que durante el sueño de ondas lentas existen grandes cantidades de hormona de crecimiento (Karahashi et al, 1968; citado por Monnier y Gaillard, 1980); sin embargo, el papel funcional del sueño paradójico queda sin respuesta, y más aún, si es un fenómeno reparador, cabría esperar, como de hecho se postula, que existiese una activa síntesis de proteínas y un incremento en mitosis, sin embargo, los bajos índices de aminoácidos plasmáticos y la reducción del metabolismo que conlleva este estado contradice la hipótesis de restauración.

Además de considerarse al sueño como un fenómeno restaurador, algunos autores postulan que, ya que se encuentra en todos los homeotermos hasta ahora registrados, las fases de sueño lento y de sueño paradójico bien desarrolladas, este fenómeno debe ser conjuntamente el de ahorro de energía. Sin embargo, ya ha sido reportado que el sueño MOR se presenta en el grupo de los Squamata (Ayala, 1980) específicamente en la iguana Ctenosaura similis, mientras que Huntley et al (1977), lo reportan en Dipsosaurus dorsalis y otros autores como Vasilescu (1970), reportan la existencia de elementos de sueño paradójico en una especie de quelonios (Emys orbicularis).

También se ha considerado (Dement, citado por Forrest et al, 1972) que la etapa de sueño paradójico podría fungir como un factor de maduración cerebral, ya que se ha observado que

en niños y en algunos mamíferos en estadios infantiles el porcentaje de sueño paradójico llega a alcanzar hasta un 90%, en tanto que un ser humano adulto no rebasa un 20%; sin embargo, si es que está relacionado con la maduración cerebral ¿por qué se sigue presentando aún en los ancianos?.

Según Snyder (1964) la función del sueño paradójico es la de proveer a los organismos de un "centinela" dándole pequeños pero periódicos despertares para escapar de sus depredadores; ya que después de una fase MOR, se presentan pequeños períodos de vigilia espontánea; sin embargo, no explica la función misma de la fase paradójica.

Webb (1974) conceptualiza el sueño como una conducta instintiva, en la que no responder constituye una ventaja adaptativa mediante la cual los organismos ahorran energía y se ponen a cubierto de sus depredadores.

En realidad a pesar de la enorme cantidad de trabajos -- que se llevan a cabo, hasta la fecha la función del sueño permanece oscura.

En cuanto a la existencia del sueño como tal en vertebrados poiquilotermos, las opiniones se encuentran divididas; algunos autores sostienen la presencia de sueño de ondas lentas en una especie de quelonios (Hermann et al, 1964); otros -- como Vasilescu (1970) y Ayala (1980), señalan que se presentan elementos de sueño paradójico; y según Tauber (1974) todos los vertebrados tienen sueño paradójico pero éste se manifiesta en diferentes formas e implica diferentes estructuras cerebrales, por último, Walker y Berger (1973) sostienen que

es mas propio hablar de ciclos actividad-reposo que de ciclos sueño-vigilia en los reptiles.

Como se puede ver, en realidad el conocimiento actual -- que se tiene sobre el sueño, no explica su función biológica, y en el caso de la investigación filogenética del mismo, los datos y posiciones de los diversos autores son controvertidos, ya que no sólo la función del sueño está en discusión, sino -- también, su existencia como tal en los llamados vertebrados inferiores.

Con el fin de contribuir al conocimiento del sueño en -- los poiquilothermos, este trabajo describirá conductual y electrofisiológicamente los estados de vigilancia en un quelonio habitante de las zonas desérticas del norte de México, Gopherus berlandieri.

La elección de G.berlandieri para este trabajo se basó -- en que sus hábitos desérticos son favorables para los registros de largas horas de duración, por su rápida habituación a las condiciones de laboratorio y por ser representante del Orden Chelonia, uno de los grupos mas primitivos de los reptiles, los que son de particular importancia para el estudio filogenético del sueño, ya que se originaron del tronco común -- que dió origen a las aves y a los mamíferos.

#### ANTECEDENTES.

Han sido estudiadas varias especies de quelonios, en al-

gunas de las cuales se han hecho estudios de la actividad electroencefalográfica en condiciones de laboratorio, así como diversos experimentos con fármacos, durante el sueño conductual.

En este apartado, se mencionará en términos generales -- los resultados obtenidos por los diversos autores.

En 1964 Hermann, Jouvet y Klein registraron la actividad eléctrica cerebral de tres ejemplares de Testudo marginata -- así como la actividad EOG, EMG nucal y EKG. En su trabajo reportaron tres estados de vigilancia fundamentalmente que son: vigilia, somnolencia y sueño.

La actividad electromiográfica que caracteriza a los distintos estados muestra una clara tendencia a disminuirse del estado de vigilia al de sueño, así como la frecuencia cardíaca, en tanto que el electroencefalograma está caracterizado por ondas lentas, polimórficas, irregulares, de baja frecuencia y alto voltaje, lo que les llevó a concluir que en esta especie se presenta sueño lento.

En 1970, Vasilescu trabajó con 33 ejemplares de Emys orbicularis implantados en diversas regiones cerebrales (bulbo olfatorio, hemisferios cerebrales y la parte media y terminal del tallo cerebral), además se registró el EMG, el EKG y el EOG; reportando dos estados de vigilancia fundamentales: vigilia y sueño.

En el estado de vigilia el EEG se caracterizó por trazos irregulares con un ritmo dominante de 10 cps siendo menor en los lóbulos ópticos y con una amplitud de 10 a 15uV; el EMG -

se presenta activo, en el EOG se registran movimientos ocasionales y el EKG presenta un ritmo de 30 movimientos/ min. aproximadamente.

En el 70% de los animales estudiados, se observó reacción de despertar electroencefalográfica (caracterizada por una activación de la actividad eléctrica cerebral), representada por una sincronización telencefálica (bulbo olfatorio y hemisferios cerebrales), con un pequeño incremento en frecuencia de 11 cps. y una mayor amplitud. En otros casos (30%) apareció sólo un pequeño incremento en la amplitud y la frecuencia.

Durante la reacción de despertar se observaron los siguientes fenómenos:

En el EMG hubo un incremento notable en la amplitud; en el EOG se observó actividad rápida de descarga, así como actividad lenta de movimientos oculares, permaneciendo el EKG prácticamente igual.

Por otra parte, en el 12% de los animales, se observó una reacción de adaptación a la oscuridad en los lóbulos ópticos, caracterizada por un ritmo sincrónico de 12 cps. con una amplitud de 25 uV y una duración de 10 a 20 seg.; misma que se provocaba al apagar la luz.

En el estado de sueño, los animales se encontraban relajados, el EEG reveló un ritmo lento de 6 cps., siendo éste el más lento; en el sueño más profundo se observó aproximadamente la misma amplitud que en la vigilia y una tendencia a la regularización en las zonas media y terminal del tallo cere-

bral ( en el 50 % de los animales); otros cambios observados fueron: atonía nucal, actividad ocular abolida, bradicardia y el umbral a estimulación sensitiva (visual y cutánea) elevado.

En el 15% de los animales, se encontraron los siguientes elementos del sueño paradójico:

- a) Atonía nucal muy marcada, a veces interrumpida por movimientos masticatorios tanto en grupo como aislados,
- b) movimientos oculares, rápidos o lentos, tanto aislados como en grupos, y
- c) reacción de despertar telencefálica, a veces acompañada de movimientos oculares (en las otras zonas registradas persistían ritmos lentos de sueño).

En un ejemplar estas características se acompañaron de una marcada taquicardia.

Estas fases duraban aproximadamente 15 s y se presentaron irregularmente.

El autor concluyó que Emys orbicularis presenta sueño conductual y electrográfico claramente distinto al estado de vigilia y probablemente elementos conductuales y electroencefalográficos de sueño paradójico.

Churnosov en 1973 trabajó con la misma especie que Vasilescu y reportó las condiciones de iluminación, a las que se sometió a 10 ejemplares de Emys orbicularis.

Los experimentos se llevaron a cabo durante el día, simulando las distintas iluminaciones tanto diurnas como noc-



turnas, a temperatura constante.

Se encontró que las tortugas tienen una actividad diaria con tres períodos típicos. El primer estado se designó como vigilia activa, el segundo como vigilia pasiva y el --tercero como sueño.

Estos estados fueron definidos en base a la motilidad de los animales y por la reacción de orientación a estímulos externos.

El estado de vigilia activa se encontró mas frecuente - al atardecer y al amanecer (simulado a 110 lx); y el estado de sueño, se presentó en la noche (simulado a casi 0 lx).

La vigilia pasiva se presenta durante la luz del día -- (simulado por 500 lx).

La actividad diaria de las tortugas se distribuyó de la siguiente manera:

26% del tiempo en vigilia activa

45% del tiempo en vigilia pasiva

29% del tiempo en sueño.

No se reportó sueño paradójico y el autor se limitó a - concluir que el estado de vigilia pasiva tiene una similitud significativa tanto conductual como electrográfica con el estado cataléptico de las aves.

Analizando la actividad eléctrica del cerebro anterior, en base a análisis espectrales y de tiempo, caracterizó a el sueño de esta especie como similar al sueño de ondas lentas - de aves y mamíferos.

Concluyó que es probable que existan inicios de formación de mecanismos sincronizadores, el desarrollo de los cuales es acompañado por el desarrollo del sueño telencefálico en aves y en mamíferos.

En 1978 se publicaron dos trabajos más hechos sobre --- Emys orbicularis, el primero de los cuales se reportó conjuntamente con Rana temporaria, hecho por Karmanova y colaboradores quienes utilizaron 16 ejemplares de Emys orbicularis para registro de EKG, EMG, respiración e introdujeron un método -- nuevo de no contacto para estimar el tono muscular de los animales en reposo, consistente en introducir en el acuario donde se encontraba el ejemplar, varillas de carbón como electrodos, colocados en paredes opuestas.

El objetivo de los autores fue dilucidar el papel de los sistemas colinérgicos, en la generación del fenómeno de activación observado en las regiones rostrales del cerebro, durante el sueño.

Para este objetivo, utilizaron para la activación de las estructuras colinérgicas cerebrales, arecolina, un colinomimético, administrado por vía intramuscular, previa inyección -- por la misma vía de metacín para bloqueo de los colinorreceptores periféricos. El actograma se registró por espacio de una hora previo al tratamiento y después de 5 ó 10 minutos del suministro de las drogas se registró durante otra hora continua.

En los resultados previos al tratamiento se reportaron - automatismos, consistentes en movimientos excavatorios de ca-

beza y patas anteriores, los que ocupan de un 4-5 % del tiempo total de registro. La introducción de la arecolina incrementó la frecuencia de repetición de los automatismos por un factor de 2 y la duración de los automatismos por un factor de 4.

Los datos presentados en este trabajo, indican que las neuronas colinérgicas del cerebro toman parte en la generación de los movimientos fásicos.

En cuanto a la presencia de los automatismos los autores postulan que "parecen ser antiguas formas de activación. En cuanto a su significado biológico, este antiguo fenómeno de activación en poiquiloterms, evidentemente ocupa la misma función de la fase de sueño paradójico en aves y mamíferos".

El otro trabajo, hecho por Karmanova y Churnosov (1972), es un estudio electrofisiológico comparativo de los estados de vigilancia en Emys orbicularis, Varanus griseus y pollos, en este trabajo establecen que los parámetros de ondas, tales como longitud, intensidad y periodicidad, son buenos índices para diferenciar a los distintos estados de vigilancia.

Se registró en 10 ejemplares actividad hemisférica en segmentos funcionalmente conectados con los sistemas aferentes no olfatorios, el núcleo circular del tálamo y actividad ocular.

La intensidad luminosa durante el registro, fue controlada, haciéndola lo mas parecida posible a las variaciones natu

rales. En base al análisis temporal se establecieron cuatro rangos de frecuencias, dependiendo de los períodos de las ondas, dichos rangos son: 1<sup>o</sup> rango, ondas de frecuencias entre 3 y 7 cps.; 2<sup>o</sup> rango, ondas de frecuencias entre 4 y 7 cps.; 3<sup>o</sup> rango, ondas de frecuencias entre 8 y 12 cps. y 4<sup>o</sup> rango, ondas de frecuencias entre 8 y 22 cps.

En vigilia quieta existe un ritmo cerebral regular, del 3 rango, al que se superpone periódicamente una actividad fusiforme en forma irregular, decrece agudamente la actividad motora y se intensifica el tono de "reflejo plástico".

Conductualmente, la retención prolongada de la misma postura es típica y por regla general los animales permanecen -- con los ojos abiertos y frecuentemente se observan movimientos oculares. Este estado se observó en su mayoría durante el día.

En la vigilia activa se presentó una actividad eléctrica sincronizada, con predominancia de componentes de baja frecuencia.

En la etapa de sueño se presenta un EEG de espectro comprimido, en este período el número de ondas del 1<sup>o</sup>, 3<sup>o</sup>, y 4<sup>o</sup> rango decrecen, en tanto que el número de ondas del 2<sup>o</sup> rango no muestran cambios.

En este trabajo se encontró en base a estudios comparativos electrofisiológicos una gran similitud entre el estado cataléptico de las aves y el estado de vigilia pasiva de las tortugas.

En estudios previos hechos en pollos, tortugas y lagar--

tos se demostró que las ondas de 8-12 cps. están conectadas con el sistema hemisférico-hipotalámico de integración. Es precisamente este sistema el responsable de la aparición de los estados oniriformes del tipo cataléptico. Las manifestaciones características de estos estados es la inhibición de la actividad motora que sucede simultáneamente con la retención de la postura natural del animal y una leve intensificación del reflejo de plasticidad del tono muscular".

Mencionan que la dinámica diaria del ciclo sueño-vigilia en las tortugas, el 45% del tiempo lo ocupa el estado de vigilia pasiva y el 29% el sueño.

Finalmente, consideran a los estados de estupor ó cataléptico como arqueosueño, y como neosueño a los estados de sueño de ondas lentas y paradójico.

Walker y Berger en 1973 implantaron 7 ejemplares adultos de Testudo denticulata para registro de actividad cerebral en las siguientes estructuras: Bulbos olfatorios, hemisferios cerebrales y lóbulos ópticos; así como actividad EMG, EKG y EOG.

Los animales se mantuvieron a un fotoperíodo de 12 hrs.-luz y 12 hrs. oscuridad, a temperaturas de 25°C y 23°C respectivamente.

Después de los primeros registros, se colocó a los animales en otra cámara a temperatura constante de 23°C por períodos de 4-6 hrs., y se registró un parámetro más, la tasa de

consumo de oxígeno. Finalmente se sometió a dos ejemplares a las siguientes temperaturas: 7, 10, 13, 16, 24 y 30°C durante las 12 hrs. de obscuridad. El último parámetro medido en 3 animales fue el umbral de despertar.

Se observaron dos estados electrofisiológicos, con las siguientes características:

a) EMG de alta tonicidad y/o fásico, asociado con una actividad EEG rápida y de bajo voltaje (6-10 cps ; 40 $\mu$ V) y un EKG de 20 a 30 pulsos/min. Se presentaron también, ciertos componentes lentos en el registro EEG (1-3 cps), así como actividad mas rápida (10-20 cps). El EOG presentó movimientos lentos, tanto conjugados como individuales, con ojos abiertos y cerrados. Conductualmente se consideró como vigilia, ya que se observaron a los animales parados en sus cuatro extremidades sin tocar el piso con el plastron, sin movimientos, pero en igual postura y con movimientos ocasionales, limitados a cabeza y cuello, con el plastron en contacto con el piso.

b) Este estado se caracterizó por una reducción de la actividad EMG tanto de base como fásica, el EEG se presentó con espigas aperiódicas de alto voltaje (60-150 $\mu$ V ; 200 ms), superpuestas a la actividad rápida de bajo voltaje, presentándose una disminución en la frecuencia cardiaca (10-20 pulsos/min.). Las espigas se registraron en las tres regiones cerebrales y se presentaron tanto aisladas como en descargas irregulares - polifásicas, en una sola región ó sincronicamente en dos ó en

todas las regiones. También se observaron ondas dentadas aisladas, usualmente de manera simultánea con espigas correspondientes en otra región cerebral. Esta actividad no se correlacionó con ningún cambio conductual y podía presentarse en el primer estado descrito.

Aunque la tasa de espigas variaba, la actividad de fondo rápida y de bajo voltaje permanecía relativamente constante. También se presentaron movimientos oculares no conjugados y frecuentes (aproximadamente 1/ min), tanto lentos como sacádicos.

La actividad fásica se acompañaba por una gran variedad de posturas en presencia de movimientos oculares, estando los ojos tanto abiertos como cerrados. El único parámetro que fue posible asociar con las espigas, fue la tonicidad muscular en estado de reposo, en ausencia de movimientos manifiestos y actividad fásica del EMG. Las espigas cesan con el despertar conductual y reaparecen gradualmente al decrecer la tonicidad muscular.

En las pruebas efectuadas para estimar el umbral de despertar no se observó diferencia significativa entre un estado y otro.

Los parámetros tomados, tales como frecuencia y amplitud de las espigas, actividad base, EKG, y la actividad tónica y fásica del EMG, fueron relacionados directamente con los cambios de temperatura ambiental.

Con el decremento de la temperatura los animales se hicieron progresivamente menos activos, llegando a quedar completamente inmóviles a partir de los 16°C, con desaparición de las espigas, siendo las de los lóbulos ópticos las últimas en desaparecer, indicando con esto, la posibilidad de que sea éste su sitio generador, ó bien, la parte baja del tallo cerebral. El despertar espontáneo solo se presentaba raras veces, conforme decrecía la temperatura, sin embargo, se evocaba por estimulación aún a los 10°C. A temperaturas mas elevadas se observó que la tasa de espigas se incrementa, así como la cantidad de conducta espontánea. Por lo tanto, la temperatura elevada disminuye la latencia entre espigas, pero también el tiempo total ocupado en el estado fásico (espigas).

Se concluyó que es mas propio hablar de ciclos actividad - reposo en los reptiles, debido a que éstos presentan una clara dependencia de la temperatura.

Flanigan y col. en 1974 implantaron 11 ejemplares de Terrapene carolina para registro de cortezas dorsolaterales anterior y posterior, tectum óptico, EOG, EMG y EKG. Los experimentos se llevaron a cabo a luz constante y a temperatura que osciló entre los 26° y 29°C; se registró de manera continua con el método de muestreo de 1 min. de registro por 5 min. de intervalo. Las observaciones conductuales se efectuaron por medio de binoculares, y se tomaron fotografías cada 2 o 10 min.



También se mantuvieron tres animales en vigilia forzada durante 48 hrs. mediante estimulación eléctrica intermitente y manipulación por parte del investigador. Se hicieron también estimaciones del umbral de despertar.

Conductualmente los animales presentaron 4 posturas específicas; a las que designaron y caracterizaron como sigue:

- P 1.- Vigilia activa, caracterizada por un EKG de 34.6 pulsos por minuto llegando a ser de 70 pulsos/min.; frecuencia respiratoria de 1.8 a 9/min. y palpitaciones de la garganta de 10 a 20/ min.
- P 2.- Vigilia "quieta", caracterizada por un EKG de 25.1 pulsos/min.; frecuencia respiratoria de 1.2/min.,- las palpitaciones de la garganta se reducen y son irregulares.
- P 3.- Reposo (con subdivisiones de acuerdo al número de patas relajadas), caracterizado por un EKG de 19.4 pulsos/min. con taquicardia durante los movimientos respiratorios; frecuencia respiratoria de 1/min.;- los movimientos de las patas asociados con la respiración se hacen menos frecuentes y las palpitaciones de garganta se encuentran virtualmente ausentes.
- P 4.- Reposo profundo (definido así, cuando las 4 extremidades se encuentran paralelas al cuerpo y la cabeza se halla en completa relajación), todos los paráme

tros permanecen igual que en el estado anterior -- excepto las palpitaciones de garganta que en este estado se abolen.

Usualmente se observó el siguiente patrón de conducta:  $P 3^0 : P 3^1 : P 3^2 : P 4 : P 3^3 : P 3^2 : P 3^1 : P 3^0 : P 2 : P 3^0$ . (los subíndices en  $P 3$  denotan el número de extremidades relajadas), -- siendo este patrón irregular y de manera cíclica: en ciertos animales de  $P 3^1$  se pasaba a la postura 1. La frecuencia y duración de las posturas varió según los animales, sin embargo, las posturas  $P 3$  y  $P 4$  comprendieron de un 78.9 a un 91.2% del tiempo total de registro.

El EEG se mostró polimórfico y de frecuencia irregular; durante el reposo fue en cierto grado menor en amplitud y frecuencia.

El EEG se caracterizó por la presencia de espigas arrítmicas de amplitud tanto moderada como alta (33.4-89  $\mu$ V y 122-269 ms), y por ondas agudas, presentándose ambos fenómenos de manera bifásica y alcanzando sus niveles pico solo durante el sueño conductual, disminuyendo ó bien declinando dramáticamente con el estado de vigilia; y la respiración a la que se correlacionó con una actividad fusiforme acompañada de artefactos en el canal de registro de EKG.

Los autores también mencionan que la actividad miográfica disminuye substancialmente durante las posturas 3 y 4 llegando en algunos animales casi a la isoelectricidad. En cuanto a

los umbrales discuten que: "parece ser que las mas altas latencias de respuesta y mas bajas frecuencias de respuesta en las posturas 3 y 4 son consistentes con el grupo de quelonios y se presentaron en todos los animales probados". Finalmente, basándose en los criterios que definen al sueño conductual concluyeron que en esta especie está presente.

Flanigan en 1974, implantó 5 ejemplares hembras y machos de Geochelone carbonaria, con electrodos crónicos en el cerebro anterior, medio, cavidades orbitales, músculos nucales y en caparazón para registro de EKG. Los animales estuvieron de 6 a 12 meses en el laboratorio antes de llevarse a cabo los experimentos ( de un grupo de 10 ejemplares se escogieron 5).-- Los experimentos se efectuaron a luz constante y a temperaturas de 27°-29°C; se estimaron umbrales de despertar y se hicieron pruebas con P.C.P.A. (para-cloro-fenil-alanina), nialamida y reserpina. El registro electrográfico se acompañó de uno fotográfico, por espacio de 7 a 10 días contínuos, con el método de registro de 1 min. de registro por 5 de intervalo, además se efectuó la observación conductual por medio de binoculares.

En el trabajo se describen 4 posturas que corresponden a:

P 1 Vigilia activa, EKG de 38.1 latidos/min. llegando a 59 la tidos/min.

P 2 Vigilia quieta, EKG de 27.1 latidos/min. con vocalizaciones.

P 3 Reposo, con un EKG de 20.4 latidos/min., presentando taquicardia y bradicardia, y palpitaciones de garganta virtualmente ausentes.

P 4 Reposo profundo, con un EKG de 20.4 latidos/min.; en general igual que en el estado anterior pero las palpitaciones de garganta estan abolidas.

Las dos últimas posturas comprendieron un 88-94.4% del tiempo total de registro.

El registro EEG se presentó polimórfico y de frecuencia mixta durante el estado de vigilia, siendo la amplitud y la frecuencia algo menor durante el sueño conductual.

Los fenómenos que caracterizan el registro EEG de las tortugas son: espigas y ondas agudas las que alcanzan sus valores pico solo durante el sueño conductual y disminuyen ó bien declinan drásticamente con la vigilia, incrementándose substancialmente después de la vigilia forzada.

La P.C.P.A. redujo la actividad fásica, y los ejemplares tratados (2) permanecieron mas relajados en las posturas 3 y 4; la nialamida parece que no ejerció ningun efecto, en tanto que la reserpina redujo sustancialmente la actividad fásica.- En cuanto al umbral de despertar, el autor reporta que éste se eleva en las posturas 3 y 4, siendo en ésta última mas elevado.

Concluyó que las posturas 3 y 4 denotan sueño conductual ya que éstas cumplen con los criterios que lo definen.

El comportamiento de las espigas y de las ondas agudas - ante la vigilia forzada y el tratamiento farmacológico indujo al autor a homologar los mecanismos generadores de éstas con los mecanismos generadores que caracterizan el sueño lento de aves y mamíferos.

En esta misma especie Hartse y Rechtschaffen trabajaron en 1974, implantando 10 animales crónicamente en telencéfalo y en caparazón para registro de EKG. Todos los experimentos se hicieron a luz constante y a temperatura que osciló de 26.5°C a 29.4°C, y en forma continua por espacio de 48 hrs.

Se hicieron los siguientes experimentos:

- a) Inyección de sulfato de atropina, vía intraperitoneal.
- b) Solución salina misma vía, como control.
- c) Registro control de actividad EEG pretratamiento.
- d) Inyección de metil-nitrato de atropina, misma vía.

Durante las primeras 4 a 12 hrs. después de la inyección de sulfato de atropina, se observó un dramático incremento en el número de espigas; con respecto al número de éstas en la solución control (sol. salina), después de las 37-48 hrs. de registro la diferencia no fue significativa.

El metil-nitrato de atropina (bloqueador colinérgico periférico), no tuvo ningún efecto significativo en las primeras 12 hrs. de registro, pero después de las 37-48 hrs. de registro post-inyección el número de espigas fue significativamen-

te mayor en la condición control que en la experimental.

El sulfato de atropina (bloqueador colinérgico central), incrementa el sueño lento en mamíferos, por lo tanto, se homologó a las espigas reptilianas con el sueño de ondas lentas de los mamíferos, que era el objetivo del trabajo, y se concluyó que ambos fenómenos son mediados centralmente.

La disociación de la actividad EEG y la conducta que ha sido observada en mamíferos no se observó en estos animales, y los despertares que se presentaron bajo tratamiento de sulfato de atropina tenían un efecto bloqueador sobre las espigas.

#### BIOLOGIA DE Gopherus berlandieri.

La tortuga Gopherus berlandieri es una de las cuatro especies vivas del género, con una distribución que abarca desde el sur de Texas (E.U.A.), cerca de los 28° de latitud norte de la costa del golfo a los 29° hacia el oeste, y de aquí al sur através del oriente de Coahuila, hacia los 102° de longitud oeste; hacia el oriente através de Nuevo León y Tamaulipas, norte y sur de la Sierra Oriental, el extremo oriental de San Luis Potosí y el extremo meridional de Tamaulipas. Posiblemente se distribuya en el extremo norte de Veracruz, Querétaro é Hidalgo, pero no existen registros (Grant, 1960 ; figura 1).

Esta tortuga perfectamente adaptada a su medio ambiente

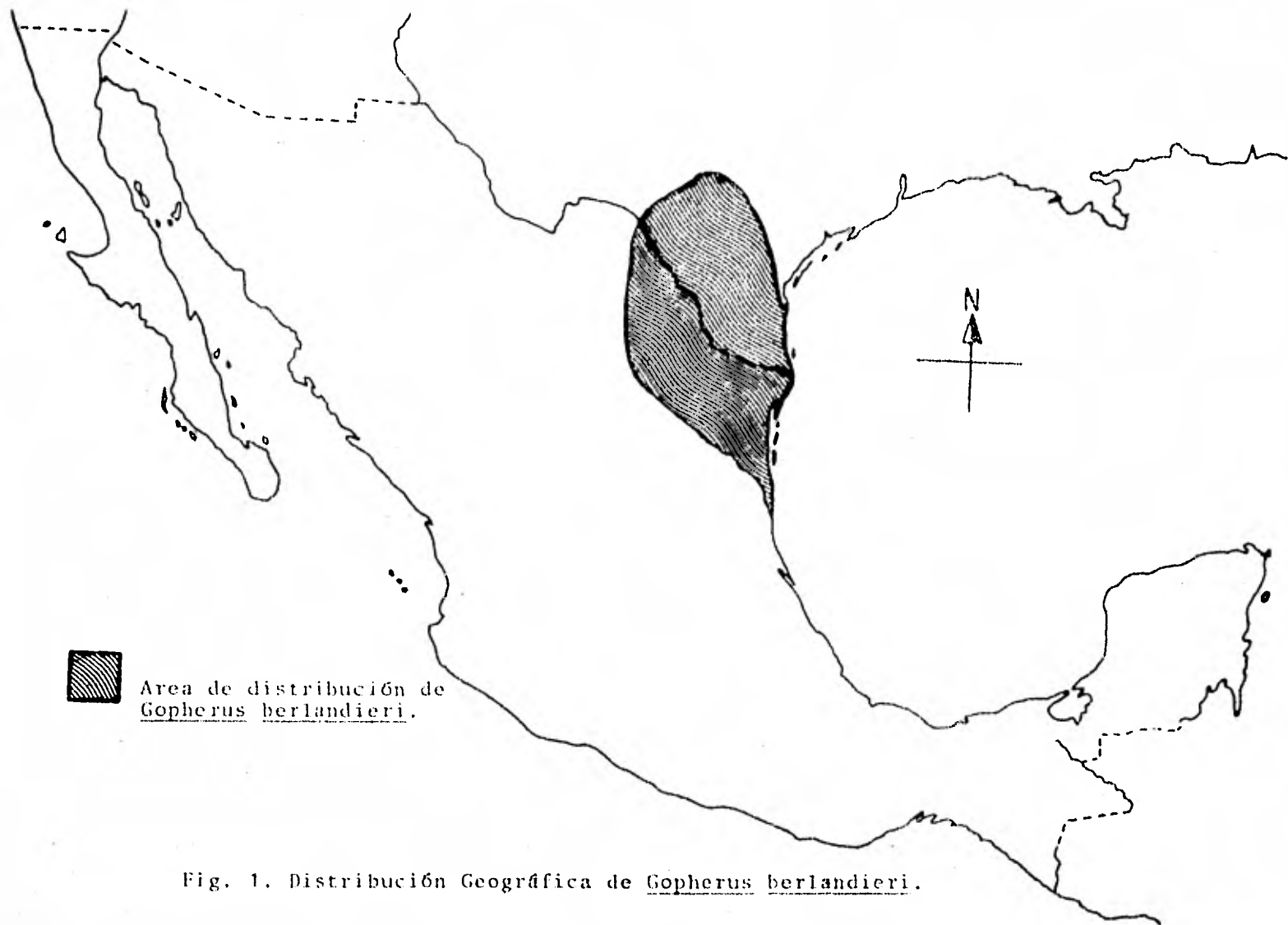


Fig. 1. Distribución Geográfica de Gopherus berlandieri.

desértico, se alimenta básicamente de frutos, particularmente del género Opuntia, y se ha reportado que su área de distribución está confinada a sitios en donde se encuentra este -- género de plantas (Grant, 1960).

Esta especie está limitada a un rango de actividad relativamente pequeño, debido a la escasez de agua de las zonas desérticas que habita; por la misma razón, su fuente principal de agua es la que toma de sus alimentos que, como ya se mencionó, son plantas suculentas, sin embargo, cuando encuentra agua la bebe abundantemente, llegando en algunos casos a incrementar su peso hasta en un 40%. Durante los veranos cálidos y secos, el alimento principal consiste en pastos secos y en frutos de cactos (Auffenberg, 1969).

Se ha reportado que la temperatura óptima para esta especie va de 28.8 a 34.8 °C (Grant, 1960), así como que también presenta dos periodos de actividad, uno en la mañana y otro en la tarde, sin encontrarse diferencias significativas entre talla y sexo-- (Auffenberg y Weaver, 1969).

Estos animales, presentan una serie de adaptaciones interesantes a la vida desértica, en especial para la retención de agua, problema que parecen haber resuelto según Auffenberg (1969), por medio de su amplia vejiga bilobulada la que contiene una cantidad de sólidos en suspensión. El agua de la vejiga parece actuar como vehículo para detener los desperdicios urinarios. Los desperdicios son almacenados en la vejiga en forma de ácido úrico ---



insoluble, en contraste con la uréa excretada por los mamíferos la que es sumamente tóxica y debe eliminarse mediante un gasto importante de agua, antes de que se concentre en la orina; el ácido úrico, es casi insoluble, menos tóxico y es evacuado como un semisólido, con un mínimo de pérdida de agua. También a causa de la gran vascularización de las membranas de la vejiga se piensa que existe una activa reabsorción de agua por los capilares. La estructura de la vejiga, larga y bilobulada, parece proveer al animal de una "botella de agua caliente", para su termorregulación; los lóbulos alargados se disponen bilateralmente através del cuerpo, descansando sobre la superficie interna de la concha, extendiéndose hacia adelante a la conexión entre plastron y caparazón, lo que permite que sea calentada fácilmente por los rayos solares y el calor sea transmitido por energía radiante a otras partes del cuerpo (Auffenberg, 1969).

Por otra parte, se ha reportado (Grant, 1960) que G. berlandieri tiene visión cromática, siendo el color rojo el más atractivo; el amarillo, el azul y el blanco parece que no son distinguidos.

En esta especie, a diferencia de G. flavomarginatus y G. polyphemus, no cava madriguera, excepto bajo determinadas circunstancias ambientales, en su lugar, y utilizando al efecto la placa gular y las patas anteriores las que son aplanadas con dígitos inmóviles y robustos, similares en cierta forma, a las

del topo, "barre" el suelo para formar una pequeña concavidad en la que a menudo regresa a descansar. Esta concavidad es usualmente construida en la base de matorrales o en la orilla de un grupo de cactus; normalmente es poco profunda, apenas lo suficiente para que el animal quede cubierto, quedando fuera la parte superior del caparazón (Auffenberg, 1969).

En condiciones de laboratorio, se ha reportado que las frutas de cualquier especie de Opuntia son fácilmente aceptadas, y que es preferible que éstas se proporcionen enteras, en vez de molidas y que también no aceptan el alimento diariamente, pasando uno o dos días sin comer (Grant, 1960), condición que en el curso de los presentes experimentos, se ha verificado sin deterioro aparente de los ejemplares; igualmente se observó que aceptan alimentación a base de lechuga entre otros vegetales que se presentaron a elección.

## Material y Métodos.

Se utilizaron 9 ejemplares machos adultos de Gopherus berlandieri, de 18 a 22 cm. de longitud y de 900 a 1200 g. de peso, de los cuales sobrevivieron 7 a los que se les implantó 10 electrodos crónicamente para el registro de actividad cerebral (EEG), de electro-oculograma (EOG) y de electrocardiograma (EKG).

La implantación de los electrodos se llevó a cabo bajo anestesia de Nembutal (25 mg/kg. de peso), con un taladro de dentista para trepanar el cráneo. Se colocaron dos electrodos esféricos de plata supraorbitalmente en el ojo derecho en sentido antero-posterior y uno de las mismas características sobre la órbita izquierda para el registro de EOG; para el registro de EKG se colocaron dos electrodos de tornillo de acero inoxidable, monopolares, sobre el primero y cuarto escudos costales. El electrodo indiferente se colocó sobre el hueso frontal (tornillo de acero inoxidable).

Para registrar la actividad cerebral se colocaron cuatro electrodos monopolares de acero inoxidable con un diámetro de 2 mm. y aislados eléctricamente con barniz excepto en la punta; dos electrodos se implantaron sobre el hueso parietal del lado izquierdo y otros dos sobre el mismo hueso del lado derecho; los dos electrodos más rostrales tenían 7 mm. de longitud y se introdujeron con un ángulo de  $90^\circ$  y los dos posteriores, de 14 mm. , se introdujeron en un ángulo aproximado de  $30^\circ$ . En ----

tres ejemplares los electrodos de registro de actividad cerebral fueron bipolares, de alambre de acero inoxidable aislados electricamente con barniz excepto en la punta y trenzados, con una separación entre punta y punta de 0.5 mm, con el fin de reducir el área de registro.

Después de la intervención quirúrgica, se les dió un período de recuperación mínimo de una semana, al término del cual, se les sometió a un período de habituación de tres días en una cámara de registro sonoamortiguada y aislada electricamente, y se inició el registro en un polígrafo marca Grass mod. III D de manera continua por un término de 48 a 80 hrs. y con observación visual directa, anotándose sobre el papel de registro cualquier cambio conductual que se presentase.

Todos los experimentos se llevaron a cabo a luz constante y a una temperatura que osciló entre los 24° y 32°C; los registros unicamente se interrumpieron para la alimentación y aséu de los ejemplares. A cada animal se le designó con una letra G. (Gopherus) y con un número para su identificación.

Se estimó el umbral para reaccionar a estímulos visuales, colocando un objeto en el campo visual del animal (generalmente la mano de una persona del laboratorio) y también se les aplicó estímulos dolorosos en las patas anteriores y posteriores con una pinza hemostática. Se consideró como respuesta la retracción de la cabeza dentro de la concha.

El análisis de los registros se llevó a cabo correlacio-

nando la conducta de los animales con los patrones electrofisiológicos correspondientes.

## Resultados.

Desde el punto de vista conductual, todos los animales - presentan tres estados de vigilancia bien definidos, que son: vigilia activa, vigilia pasiva y reposo.

### Vigilia:

Vigilia activa.- Durante la vigilia activa, los animales permanecían con los ojos abiertos presentando parpadéos ocasionales, el cuerpo permanece totalmente levantado, sostenido por las cuatro patas, ó sea que el plastron no hace contacto - con la superficie de soporte; caminan, comen y en general se -- muestran muy activos (Fig. 2).

Electrofisiológicamente no fue posible caracterizar a -- este estado, debido al gran número de artefactos que se producian a causa del movimiento de los animales (Fig. 3).

Vigilia pasiva.- En el estado de vigilia pasiva todos los animales se encuentran parcialmente relajados, con los ojos abiertos y el plastron apoyado sobre la superficie que soporta al animal; presentan movimientos ocasionales de cabeza y patas, así como parpadéos, y dan en general la apariencia de somnolencia (Fig. 4).

El estado de vigilia en general, ocupa menos del 11% del tiempo total de registro y no tiene una distribución específica

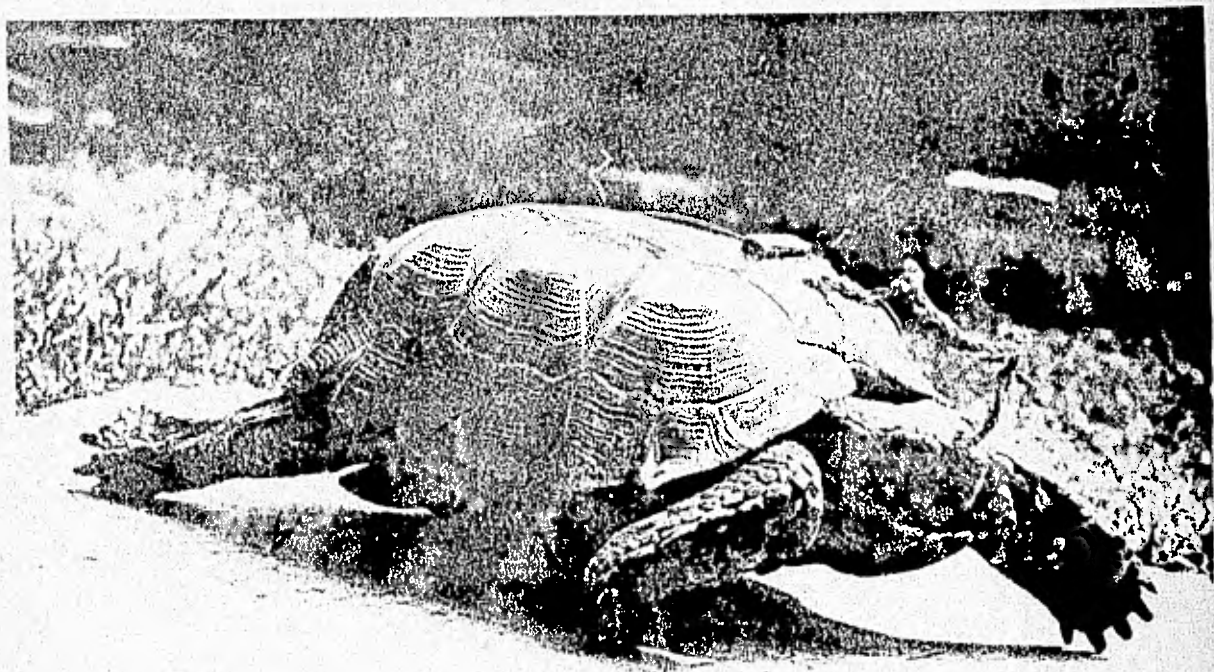


Figura No. 3.

Fotografía de G. berlandieri durante un estado típico de vigilia activa.

Nótese que el ejemplar durante este estado no apoya el plastrón sobre la superficie que lo sostiene, sino que se apoya en sus cuatro extremidades y que además mantiene los ojos abiertos (en este caso la fotografía corresponde a un animal que presenta movimientos de marcha).



Figura No. 2.

Fotografía de G. berlandieri durante un estado típico de vigilia activa.

Nótese que el ejemplar durante este estado no apoya el plastron sobre la superficie que lo sostiene, sino que se apoya en sus cuatro extremidades y que además mantiene los ojos abiertos (en este caso la fotografía corresponde a un animal que presenta movimientos de marcha).



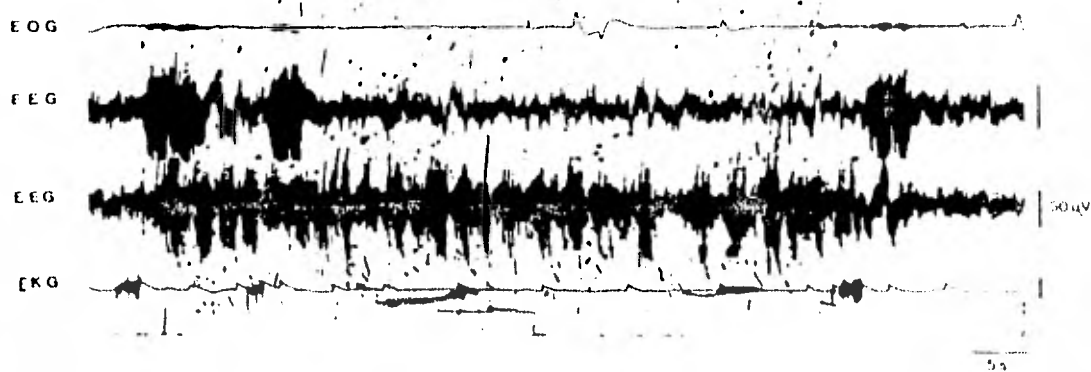


Figura No. 3.

Trazo correspondiente a un estado de vigilia activa en el que el ejemplar tiene movimientos de marcha.

EOG Registro de electro-oculograma

EEG Registro de electroencefalograma

EKG Registro de electrocardiograma

(Siglas que se utilizarán para denotar el mismo significado en todas las figuras de este trabajo).

Como se puede observar en la figura, los movimientos oculares son escasos en tanto que la actividad eléctrica cerebral se ve contaminada por un gran número de artefactos, producidos por los movimientos del animal. El electrocardiograma durante este estado a pesar de los artefactos muestra una alta frecuencia.

ca de acuerdo a la hora del día. Este estado conjuntamente con el estado de vigilia activa, como se puede observar en la columna 1 de la Tabla No. 1, generalmente ocupa menos del 11% -- del tiempo total de registro continuo de 24 horas, ya que sólo un ejemplar (G.7) presentó el porcentaje máximo registrado, correspondiente a un 10.88% , en tanto que el resto de las tortugas registradas estaban por debajo de este porcentaje, inclusive una de ellas (G.6) presentó un porcentaje del 0.0% de vigilia, es decir estuvo permanentemente " dormida ". Con respecto a la distribución de este estado, como ya se mencionó no es específico de una hora del día en especial como se puede observar en las figuras 14, 15, 16 y 17, en donde se puede apreciar la distribución de los distintos estados conductuales en un registro continuo de 24 horas de duración.

Durante la vigilia pasiva el umbral para reaccionar a los estímulos externos es relativamente bajo, ya que los animales pueden responder a éstos rápidamente.

Electroencefalográficamente este estado se caracteriza por un ritmo polimórfico y de frecuencia mixta (Fig. 5), es decir, que la actividad cerebral de base está constituida tanto de ondas de baja como de alta frecuencia, ya que, como se puede observar en la columna 2 de la Tabla 2 las frecuencias de la actividad eléctrica cerebral tienen un margen de variación bastante amplio, encontrándose las frecuencias más lentas en el ejemplar G.5 y las frecuencias máximas en la mayoría de -- los ejemplares llega a los 30 cps, con la excepción del animal



Figura No. 4.

Fotografía de G. berlandieri en un estado típico de vigilia - pasiva.

En esta fotografía se puede observar que durante el estado de vigilia pasiva el ejemplar apoya el plastron sobre la superficie que lo sostiene y que las patas anteriores se sitúan hacia atrás paralelas al eje del cuerpo. Los ojos permanecen abiertos y se presentan cerrados a ocasionales.



Figura No. 4.

Fotografía de G. berlandieri en un estado típico de vigilia - pasiva.

En esta fotografía se puede observar que durante el estado de vigilia pasiva el ejemplar apoya el plastron sobre la superficie que lo sostiene y que las patas anteriores se sitúan hacia atrás paralelas al eje del cuerpo. Los ojos permanecen abiertos y se presentan parpadeos ocasionales.

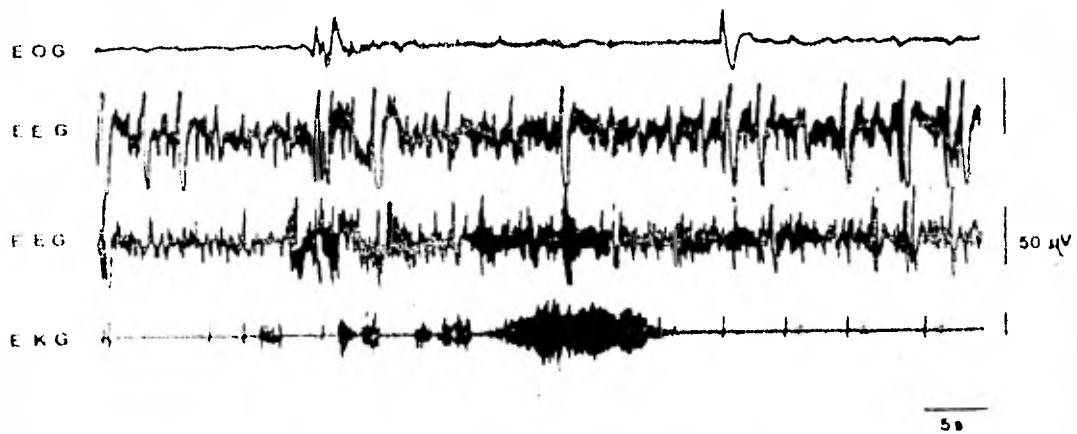


Figura No. 5.

Trazo correspondiente a un estado típico de vigilia pasiva en G. berlandieri.

Como se puede observar, este estado se caracteriza por un EEG polimórfico y de frecuencia mixta. A este ritmo cerebral de base se superponen espigas de gran amplitud (mayores de 60  $\mu$ V). El electrocardiograma durante este estado se presenta arritmico y de mayor frecuencia que en el estado de reposo.

G.7, en quien se obtuvieron las frecuencias máximas de 35 cps, aunque es importante hacer notar que en este ejemplar las frecuencias mínimas (10 cps), al igual que las máximas están por arriba de los valores registrados en el resto de los animales. Por lo que respecta a la amplitud de la actividad cerebral de base durante este estado, como se puede ver en la Tabla 2 columna No.1, es bastante variable de animal a animal.

A el ritmo cerebral de base, se superponen espigas de frecuencia variable y de gran amplitud, llegando en ciertos casos a presentarse en forma de ráfagas.

Al igual que la actividad cerebral de base, la amplitud de la actividad fásica, representada por las espigas, varía de animal a animal, sin embargo, en todos los casos la amplitud de las espigas era mayor de los  $60 \mu V$ , llegando a obtenerse un promedio máximo de  $110.26 \mu V$  en el ejemplar G.1 (Tabla 3, columna No.1). En cuanto a la amplitud de las espigas que se presentaban en ráfaga (Tabla 3, columna No.3), si bien se observó variabilidad, ésta fué menor que en las espigas aisladas, oscilando de  $72.64 \mu V$  en el ejemplar G.3 a  $101.65 \mu V$  en el ejemplar G.1.

En consideración a la duración de las espigas, también se observaron marcadas diferencias entre algunos animales, como se observa en la misma Tabla 3, columna No.2. Por lo que concierne a la duración de las espigas en ráfaga los datos obtenidos -- fueron insuficientes para sacar alguna conclusión (Misma Tabla, columna No.4).

Las espigas pueden ser tanto simples como compuestas --- (Fig.No.6),y no están correlacionadas con un estado de vigilancia en especial, ya que se presentan durante todo el tiempo de registro, independientemente del estado de vigilancia. Esta actividad física, se presentó en todos los ejemplares tratados, variando solo en cuanto a la amplitud y duración de las espigas, como ya se mencionó. Sin embargo, las descargas en ráfaga -- solo se observaron en los ejemplares G.1, G.3, G.5 y en G.6, -- estando ausentes en G.2, G.4 y en G.7 (Tabla 3, columnas No.3 y 4).

El electrocardiograma durante este estado se presentó -- arritmico y de mayor frecuencia que en el estado de reposo, en las figuras No.7, 8 y 9 se puede observar que el rango de frecuencia durante este estado varía desde los 7.5 pulsos/min. -- hasta los 20 pulsos/min. en el caso de G.4, en tanto que en G.5 los valores de la frecuencia cardiaca fluctúan de los 7 a los 21 pulsos/min.

#### Reposo.

Durante el estado de reposo, los animales exhiben una relajación completa de la cabeza, la que puede quedar apoyada sobre la primera placa gular. ó bien, sobre la superficie que sostiene al animal (Fig.No.10), además presentan las cuatro extremidades relajadas y se observan movimientos ocasionales de reacomodo. Por otra parte, los ojos permanecen cerrados y no se observan movimientos oculares, salvo ciertos "guiños" ocasionales ; las --

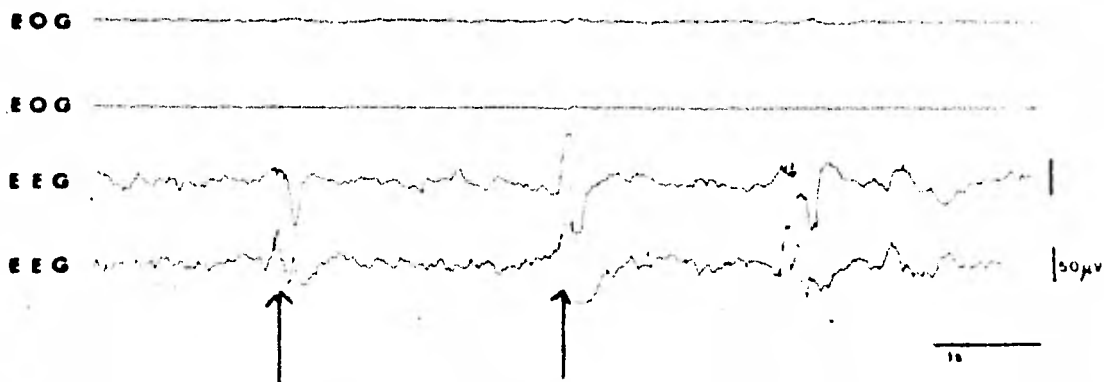


Figura No. 6.

Actividad fásica en G. herlandieri.

En los canales de registro de la actividad eléctrica cerebral (EEG) se puede observar como se superponen al ritmo cerebral de base espigas de gran amplitud. En el primer señalamiento se muestra una espiga compuesta y en el segundo una espiga simple (para mayor información ver texto).



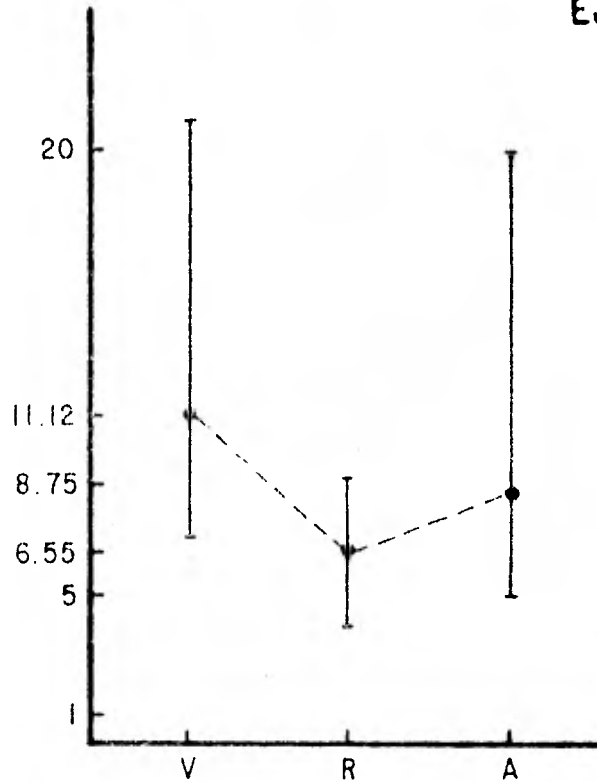


Fig. 7

Gráfica que muestra las variaciones en la frecuencia cardíaca en el ejemplar G.4 durante los distintos estados de vigilia.

R corresponde a reposo

V corresponde a vigilia

A corresponde a movimientos automáticos durante el reposo

Nótese que los valores máximos se registran durante el estado de vigilia y que el rango varía entre los 7.5 lat/min. a los 20 lat/min., en tanto que los valores más bajos corresponden al estado de reposo en el que los valores presentan un menor grado de variación el que va de los 4 a los 7.5 lat/min. Durante los movimientos automáticos la frecuencia cardíaca se eleva por encima de los valores del estado de reposo y tiene un grado importante de variación (de 4 a 15 lat/min.).

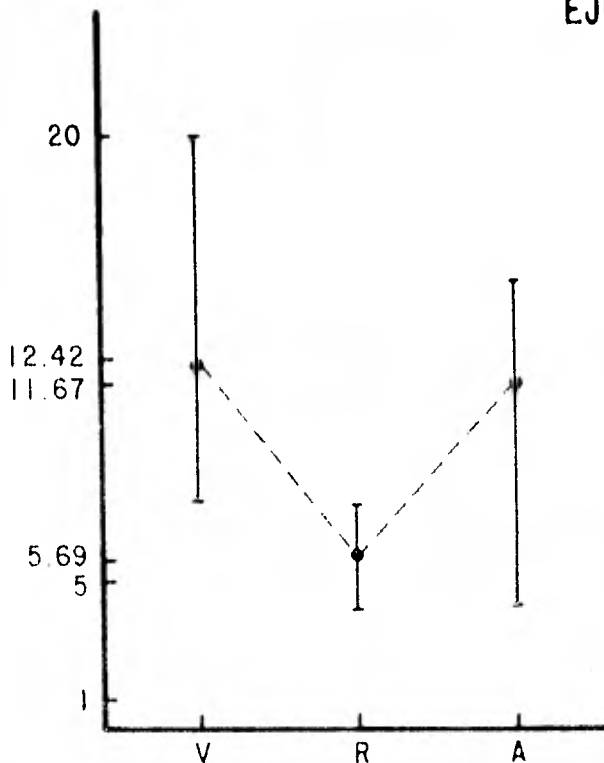


Fig. 8

Gráfica que muestra las variaciones de la frecuencia cardíaca durante los distintos estados de vigilancia en el ejemplar G.5.

R corresponde al estado de reposo

V corresponde al estado de vigilia

A corresponde a los movimientos automáticos durante el reposo

Nótese que los valores máximos se registran durante el estado de vigilia y el rango varía entre los 7 y 21 lat/min., en tanto que los valores más bajos corresponden al estado de reposo en el que presentan un menor grado de variación, el que va de los 4 a los 9 lat/min. Durante los movimientos automáticos la frecuencia se eleva por encima de los valores de reposo llegando a ser del rango de los 5 a los 20 lat/min.

EJEMPLAR G<sub>6</sub>

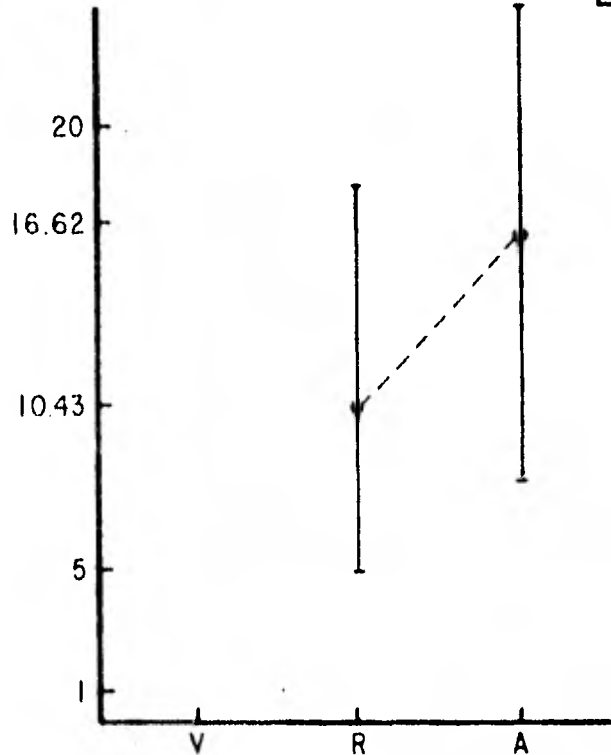


Fig. 9

Gráfica que muestra la frecuencia cardíaca de un animal que no presentó períodos de vigilia.

R corresponde a reposo

V corresponde a vigilia

A corresponde a movimientos automáticos durante el reposo.

Como se puede observar en este animal (G.6) el rango de frecuencia oscila entre los 5 y los 18 lat/min. durante el reposo, en tanto que durante los movimientos automáticos el rango va de 8 a 24 lat/min.

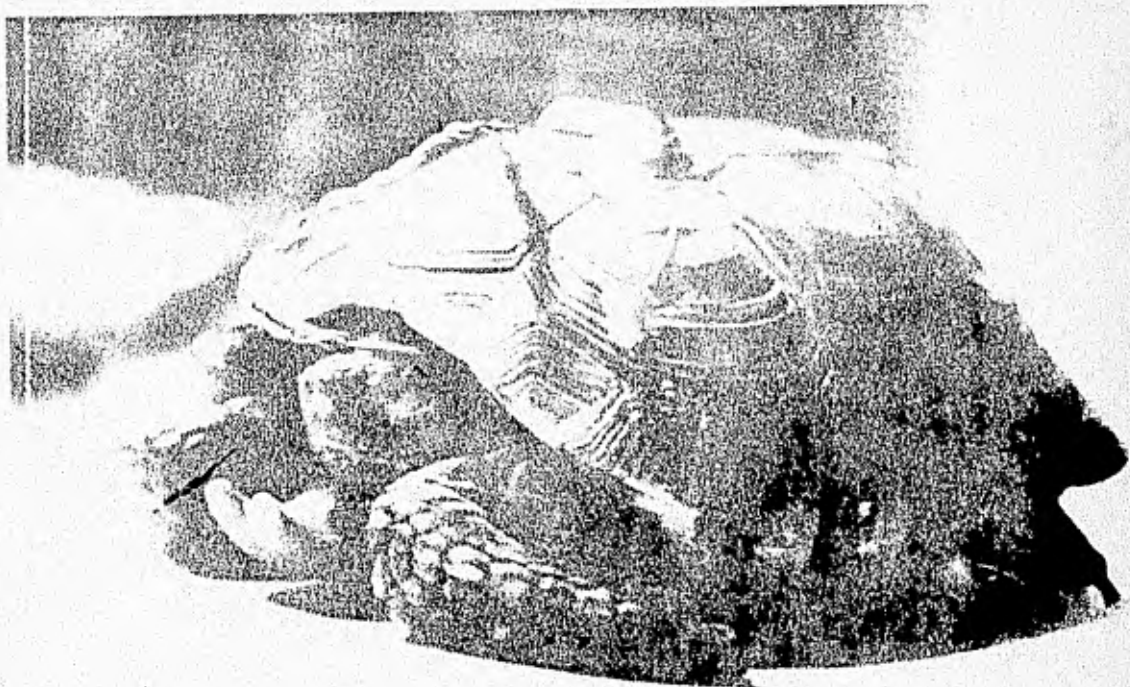


Figura No. 10.

Fotografía de un ejemplar durante un estado típico de reposo.

Nótese que durante este estado el plástron hace contacto con la superficie que sostiene al animal y que las patas permanecen paralelas al eje del cuerpo, los ojos se mantienen cerrados y la cabeza se apoya en el inicio de la placa gular, dando en general la apariencia de somnolencia.

patas permanecen paralelas al cuerpo como regla general, pero también pueden situarse una ó mas extremidades hacia adelante, tanto anteriores como posteriores .

De acuerdo a los porcentajes obtenidos del estado de reposo, donde se incluyó el tiempo que duran los automatismos (los cuales se describirán posteriormente) ya que éstos tenían una duración sumamente pequeña como para obtener su porcentaje -- en una forma independiente; se puede observar en la columna No. 2 de la Tabla No.1, que los animales pasaban la mayor parte del tiempo de registro "durmiendo" , ya que el porcentaje mínimo - presentado por la tortuga G.7 fue de 89.12 % llegándose al caso extremo como el del ejemplar G.6, donde se obtuvo el porcentaje de " sueño " del 100 % .

En este estado el umbral para reaccionar está mas elevado con respecto al estado de vigilia, ya que era posible acercar objetos frente a los ejemplares y a veces inclusive se les podía tocar sin que reaccionasen.

Electroencefalograficamente, durante este estado la amplitud del ritmo cerebral de base decrece con respecto al del -- estado anterior, así como la frecuencia como se puede observar en la Tabla 2 columnas No.3 y 4, y en la figura No.11.

Con respecto a la actividad cerebral fue posible observar la aparición de ondas mas lentas que las registradas durante la vigilia, aunque también se pudieron registrar algunas ondas tan rápidas como las del estado anteriormente mencionado. También se presenta la misma actividad física, con las mismas

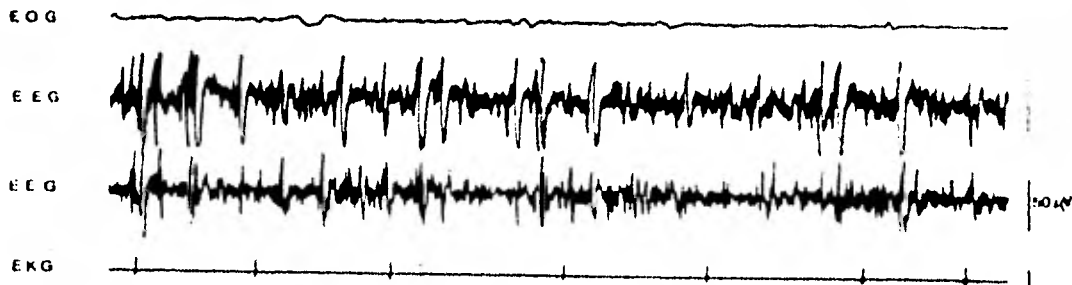


Figura No.11.

Traza de un estado típico de reposo en G. berlandieri.

En este trazo se puede observar como la actividad eléctrica cerebral es al igual que durante el estado de vigilia, poli-mórfica y de frecuencia mixta, sin embargo, también se puede observar un decremento en la amplitud y frecuencia con respecto al estado de vigilia. A este ritmo se superponen espigas de gran amplitud. Nótese que los movimientos oculares (EOG) es tan virtualmente ausentes y que la frecuencia cardiaca (EKG), es menor que durante el estado de vigilia y que se presentan arritmias (ver figura No. 5 para comparar los trazos de vigilia con los de este estado).

características que presentaba durante la vigilia, excepcionalmente como sucedió en el animal G.1, esta actividad se presentó de manera continua por espacio de 24 horas seguidas (Fig.12).

Por lo que respecta al electrocardiograma, éste se sigue presentando arrítmico, pero la frecuencia disminuye en comparación al estado anterior, como se puede observar en las figuras 7, 8 y 9, el EKG muestra una clara tendencia a disminuir de frecuencia en los animales G.3, G.4, G.5 y en G.6.

#### Automatismos.

Durante el curso del estado de reposo, se presentan una serie de movimientos automáticos, consistentes en movimientos de cabeza y patas así como masticatorios. Estos automatismos en ciertos animales tomaban la modalidad de "meecedora", la que consiste en un movimiento pendular ocasionado por el impulso de las patas posteriores del animal, dando como resultado un balanceo rítmico.

Desde el punto de vista electrofisiológico, durante los automatismos se registra un incremento en la amplitud y frecuencia del electroencefalograma, con respecto a los valores de reposo (Fig.No.13, Tabla No.2 columnas 5 y 6).

La presencia de los movimientos automáticos no parece concentrarse en una hora del día en especial (Figs.No.14, 15 y 16), pero a diferencia de la actividad física únicamente se presentan durante el estado de reposo. Durante estos automatismos

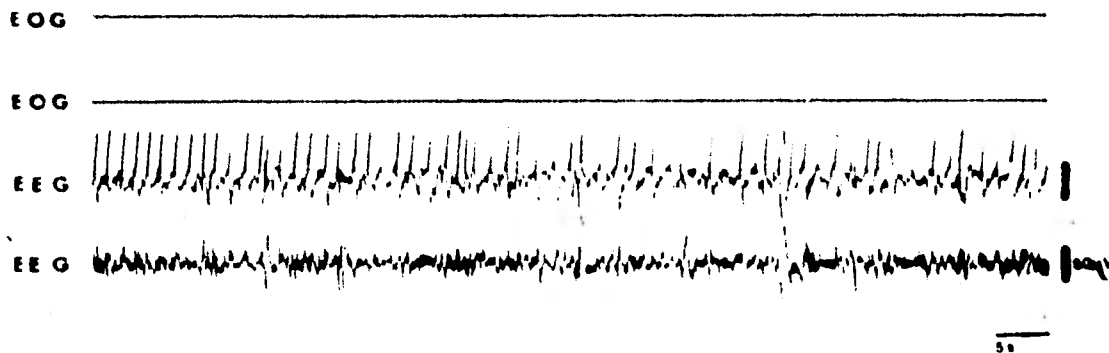


Figura No.12

Actividad fásica en ráfaga.

En este caso se muestran espigas descargando en ráfaga, las - que como se puede observar varían de frecuencia y no se acompañan de movimientos oculares. El trazo corresponde a un estado de reposo.



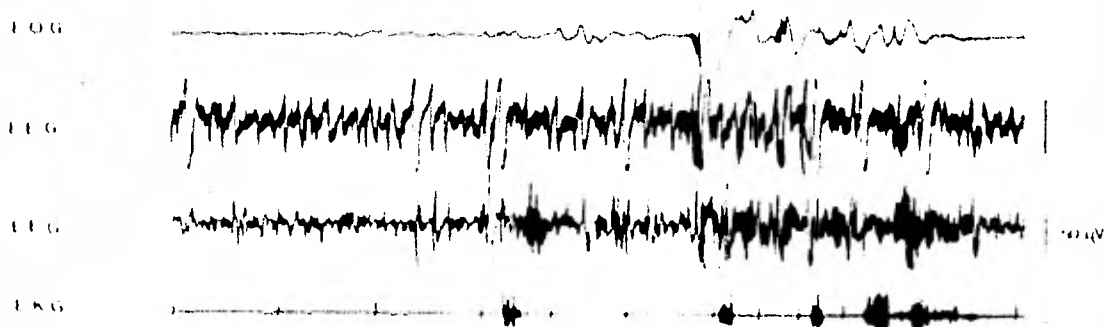


Figura No.13.

Actividad automática durante el estado de reposo.

En esta figura se puede observar como aumenta la amplitud y -  
 la frecuencia de la actividad eléctrica cerebral (EEG), así -  
 como la frecuencia cardíaca (EKG), y la presencia de movimientos  
 oculares (EOG) con respecto al estado de reposo que le --  
 precede, coincidiendo con movimientos involuntarios del animal.

Figuras No.14, 15, 16, 17 y 18.

Hipnogramas que muestran la distribución de los estados de vigilancia en 5 ejemplares de G. berlandieri en un registro contínuo de 24 hrs.

V corresponde a vigilia

R corresponde al estado de reposo

A corresponde a movimientos automáticos durante el repose  
t tiempo

Observese como predomina el estado de reposo en todos los e--  
jemplares interrumpido sólo por períodos ocasionales de vigi-  
lia que no sobrepasan de dos horas (G.1). En cuanto a los mo-  
vimientos automáticos se refiere, éstos no se distribuyen de  
manera significativa a una hora del día en específico y la --  
frecuencia de aparición varía de animal a animal.

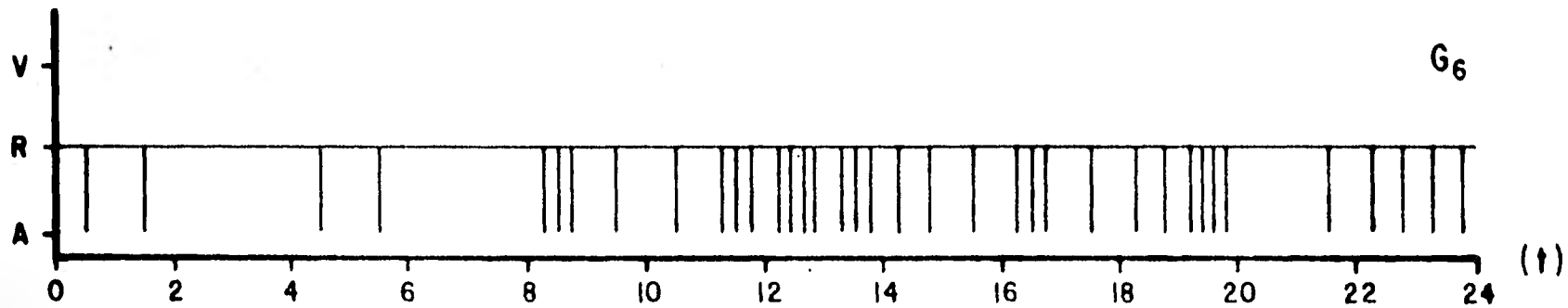


Fig. 14

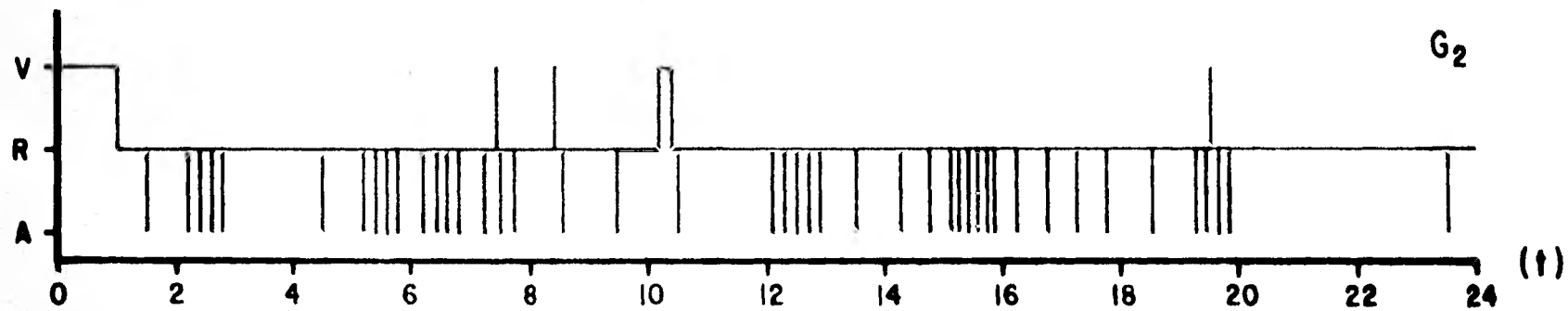


Fig. 15

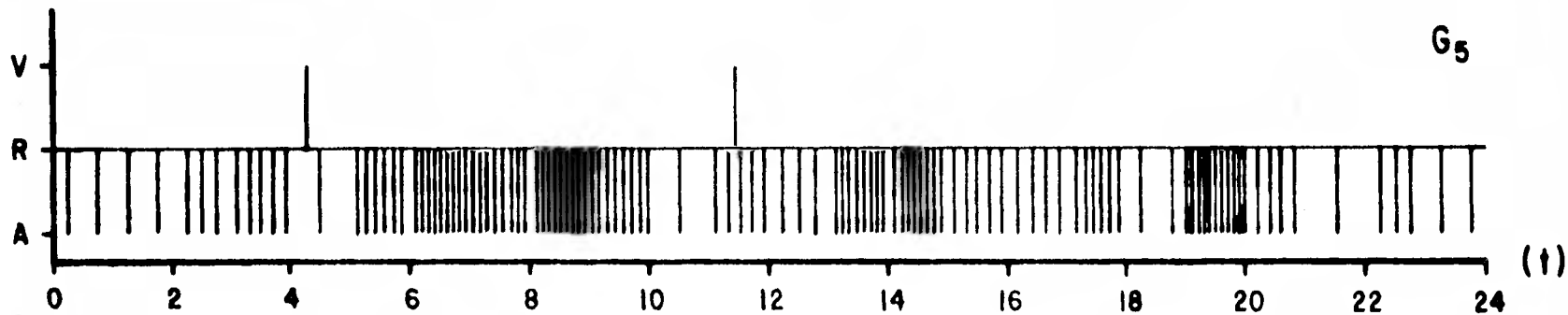


Fig. 16

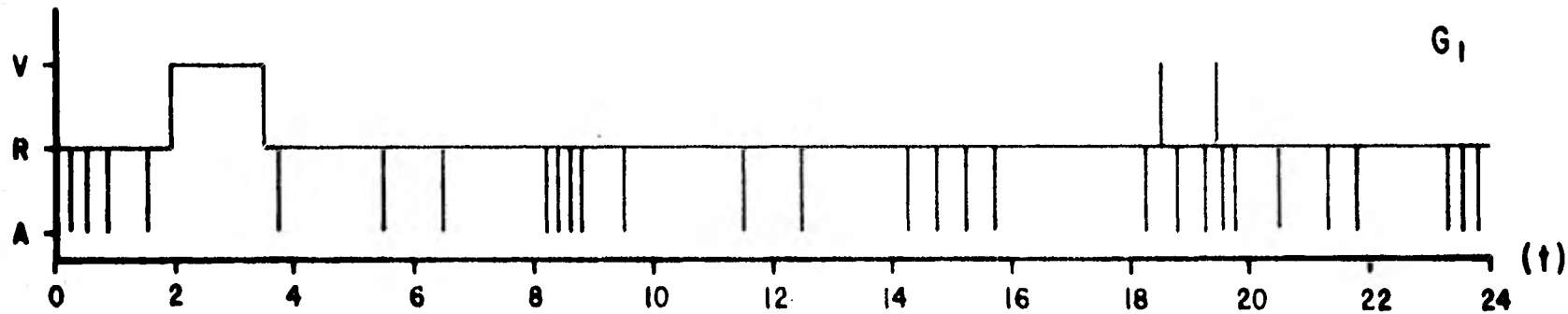


Fig. 17

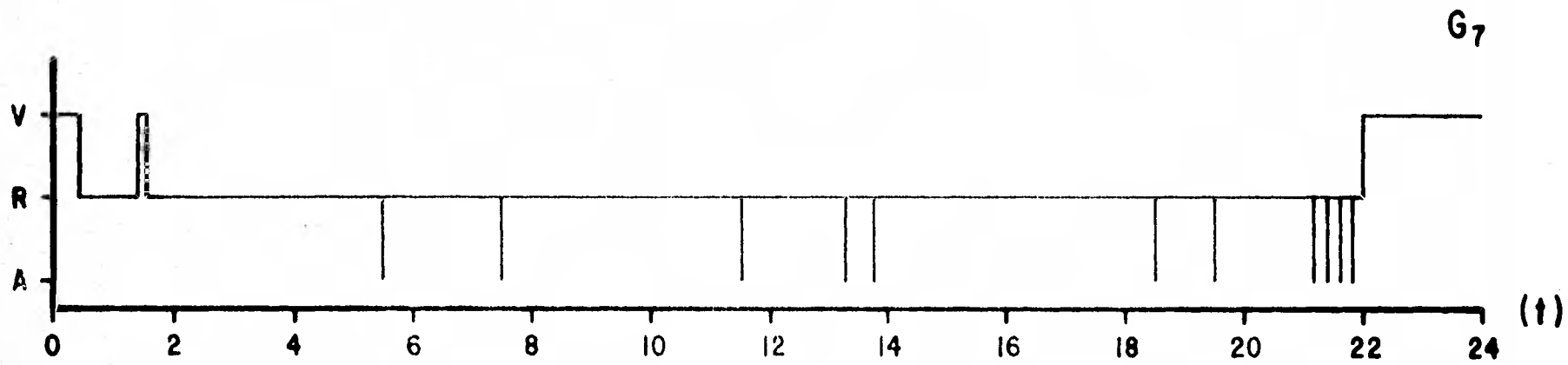


Fig. 18

mos, en ciertos casos se registraban ondas en el EOG, indicando la presencia de movimientos oculares.

Por lo que respecta a la frecuencia cardiaca, ésta se elevaba con respecto a los valores de reposo e inclusive tomaba valores de los registrados durante el estado de Vigilia, como se muestra en las figuras 7, 8, y 9, en las que se puede observar que el rango de variación de la frecuencia cardiaca oscila entre los 5 y 20 pulsos/min. en el caso del animal G.5; y de 8 a 24 pulsos/min. en el caso del animal G.6, en tanto que en el ejemplar G.4 los valores van de 4 a 15 pulsos/min.

Otro signo electroencefalográfico característico registrado en todos los animales tratados, fué la presencia de una actividad que en algunos de los animales era fusiforme (Fig. No. 19), mientras que en otros tal actividad no mostraba la forma de un huso típico, pero sí conservaba la frecuencia, la que varió de -- los 12 a los 18 cps. Esta actividad era precedida por artefactos registrados en el canal del EKG, originados posiblemente -- por la expansión torácica durante los movimientos respiratorios.

Coincidiendo con esta actividad, que se superponía al ritmo cerebral de base, había manifestaciones motoras consistentes en movimientos hacia arriba y hacia abajo de las patas anteriores.

Esta serie de fenómenos que se acaban de describir, podían presentarse en cualquiera de los estados de vigilancia.

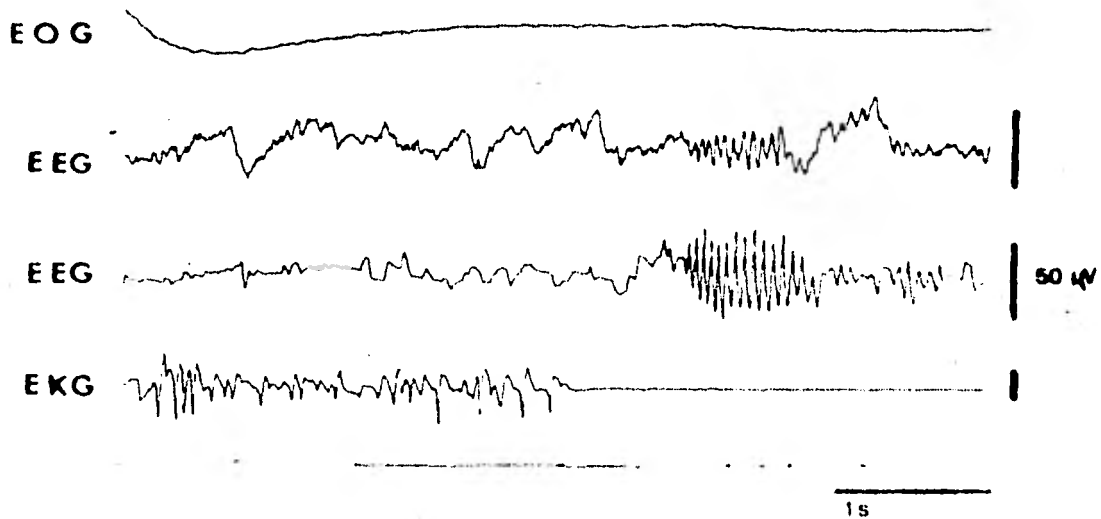


Figura No.19.

Actividad fusiforme de G. berlandieri.

En esta figura se puede observar como se presenta un artefacto en el canal de registro del electrocardiograma (EKG) que precede a la aparición de la actividad fusiforme que se superpone al ritmo cerebral de base (EEG). (Ver texto para información adicional).

Tabla No.1

Ejemplar No.	% de Vigilia	% de Reposo
G.1	6.75	93.25
G.2	1.22	98.78
G.3	10.68	89.32
G.4	2.91	97.09
G.5	0.37	99.63
G.6	0.0	100.00
G.7	10.88	89.12

Porcentajes de los estados de vigilia y reposo en G. berlandieri en un período de registro continuo de 24 horas (Para explicación ver texto).



Tabla No. 2

Ejemplar No.	Vigilia		Reposo		Automatismos	
	Columna 1 Amplitud $\bar{X}$ EEG ( $\mu V$ )	Columna 2 Frecuencia $\bar{X}$ EEG (cps)	Columna 3 Amplitud $\bar{X}$ EEG ( $\mu V$ )	Columna 4 Frecuencia $\bar{X}$ EEG (cps)	Columna 5 Amplitud $\bar{X}$ EEG ( $\mu V$ )	Columna 6 Frecuencia $\bar{X}$ EEG (cps)
G.1	30-35	7-30	1.8-28.5	1.49-30	22.5	12-30
G.2	15.38-26.92	5.53-30	15.62-21.07	2.5-30	*	12-30
G.3	20.83-25	*	7.48-25	4.94-30	6.66-32	17-30
G.4	8.57-42.83	8-30	6.43-18.57	4.54-30	9.28-18.57	14-30
G.5	24.37	1-30	20.45	1.2-30	*	12.50-18.57
G.6	No hay	Vigilia	25	1-30	*	*
G.7	**	10-35	**	0.75-23.33	**	**

\* No hay muestra.

\*\* Error en calibración del aparato.

Cuadro comparativo de la amplitud y la frecuencia de la actividad eléctrica cerebral durante los diferentes estados de vigilancia en G. berlandieri (para explicación ver texto).

Tabla No. 3

Ejemplar No.	Espigas aisladas		Espigas en ráfaga	
	Columna 1	Columna 2	Columna 3	Columna 4
	Amplitud $\bar{X}(\mu V)$	Duración (ms) $\bar{X}$	Amplitud $\bar{X}(\mu V)$	Duración (ms) $\bar{X}$
G.1	110.26	158.12	101.65	218.63
G.2	64.33	134.78	No presentó	ráfagas
G.3	61.49	63.21	72.64	*
G.4	66.56	80.50	No presentó	ráfagas
G.5	103.83	140.37	80.1-113.63	99.00
G.6	82.10	56.76	84.41	44.08
G.7	**	149.33	No presentó	ráfagas

\* No hay muestra

\*\* Error en calibración del aparato

Cuadro comparativo que muestra la amplitud y la duración de la actividad física de G. berlandieri en descargas simples (columnas 1 y 2) y en ráfagas (columnas 3 y 4). (Explicación detallada en el texto).

## Discusión.

La mayoría de los autores que han trabajado en el grupo de los quelonios analizando los estados de vigilancia, reportan solamente un estado de vigilia, sin separarlo ó distinguir lo de un estado de vigilia activa y pasiva, Ésto posiblemente se deba a las dificultades que presenta el análisis electroencefalográfico de la vigilia activa, por la gran cantidad de artefactos que se producen a causa del movimiento de los animales y que pueden enmascarar a la actividad eléctrica cerebral. Sin embargo, conductualmente es posible distinguir los dos estados e inclusive en ciertas porciones del registro se puede obtener un EEG sin artefactos que permite distinguir claramente las características de las ondas.

Hablando en general del estado de vigilia, solamente pocos autores reportan las frecuencias del EEG, como Hermann y col. (1964), en experimentos llevados a cabo en la tortuga -- Testudo marginata, y Walker y Berger (1973) en Testudo denticulata .Las frecuencias reportadas por estos autores son completamente diferentes entre sí, a pesar de que tales experimentos se llevaron a cabo en el mismo género de Chelonia (Testudo). Por otra parte, las frecuencias EEG registradas en este trabajo experimental llevado a cabo en Gopherus berlandieri , también difieren de los datos reportados por los autores antes mencionados. Estas discrepancias no deben de extrañarnos, puesto que se registraron estructuras cerebrales diferentes.

Independientemente de las frecuencias reportadas, la mayoría de los autores (Vasilescu, 1970; Walker y Berger, 1973, y Flanigan, 1974), coinciden al señalar que durante la vigilia se presenta una actividad electroencefalográfica polimórfica y de frecuencia mixta, hecho que también se observó en nuestros sujetos experimentales.

Por lo que respecta a la actividad fásica, representada por las espigas de alto voltaje, que en este trabajo se presentaron de manera significativa durante la vigilia, Walker y Berger (1973) reportan su presencia durante este estado, aunque Flanigan (1974) también las observó, pero indicando que estaban casi ausentes.

Ahora bien, estas espigas también han sido observadas en otros órdenes de reptiles diferentes de los Quelonios, tales como en Caiman latirostris registrado por Peyrethon y Dusan-Peyrethon en 1969; en Alligator mississippiensis registrado por Van Twyver en 1973; y en Ctenosaura pectinata registrada por Tauber y col. en 1968.

Por lo que se refiere a la actividad ocular en Gopherus berlandieri, sí bien permanecen los ojos abiertos, los movimientos oculares son poco frecuentes, hecho que parece ser característico de este orden de reptiles, como lo señalan también otros autores (Vasilescu, 1970; Walker y Berger, 1973). Ya que el Orden de los Squamata presenta una actividad ocular bastante activa durante la vigilia, como ha sido observado por Tauber y col. (1966) en Chameleo melleri y en Chameleo jacksoni; Peyrethon y Dusan-Peyrethon (1969) en Iguana iguana y por Tauber y col.

(1968) en la iguana Ctenosaura pectinata, es importante señalar que las diferencias existentes en el aparato oculomotor entre ambos grupos de reptiles, estando más desarrollado éste en el Orden de los Squamata.

Sorprendentemente, la frecuencia cardiaca observada en G.berlandieri está por debajo de las reportadas para la mayoría de los quelonios, hecho para el cual no encontramos todavía una posible explicación ya que existen muy pocos datos en lo referente a trabajos experimentales sobre la fisiología de esta -- tortuga, y éstos son insuficientes para dar una posible explicación a esta diferencia observada. Sin embargo, es pertinente señalar que G.berlandieri es una tortuga habitante de los desiertos mientras que las otras tortugas estudiadas hasta el momento son de habitat anfibio ó bien, de climas templados, y bien pudiera ésto explicar las diferencias encontradas en cuanto a la frecuencia cardiaca. Es decir, que la frecuencia cardiaca baja, fuera un signo característico de los quelonios que habitan zonas de -- temperatura extrema y que este fenómeno sea una de las tantas adaptaciones fisiológicas como respuesta a un medio extremo, sin embargo, hay que esperar a la obtención de más datos provenientes de estudios fisiológicos, para obtener una explicación precisa.

Como ya se indicó en los resultados, G.berlandieri presenta claramente sueño conductual, según los parámetros que lo definen, situación que está de acuerdo con la mayoría de los autores que

han hecho este tipo de estudios, tanto en los quelonios como en los otros órdenes de reptiles estudiados (Flanigan, 1974; Hartse y Rechtschaffen, 1974; Vasilescu, 1970; Flanigan, 1973; Tauber, 1966-1968; Peyrethon y Dusan-Peyrethon, 1969).

Por otra parte, cuando se hace el análisis electrofisiológico, surgen varias controversias acerca de la presencia de sueño en este grupo de animales, por una parte, algunos autores no se atreven a asegurar la presencia del sueño, considerando, en este caso que es más conveniente señalar una alternancia de ciclos actividad-reposo dependientes de las variaciones medioambientales, en vez de un ciclo sueño-vigilia (Walker y Berger, 1973). Sin embargo, otros investigadores sí reportan la presencia de sueño, tomando en cuenta la actividad eléctrica cerebral manifestada por estos animales, así Hermann y col. en 1964, refieren que se presenta sueño lento en Testudo marginata, mientras que Vasilescu en 1970 reporta ciertos elementos que pudieran ser considerados como componentes de una fase paradójica de sueño en vías de desarrollo.

Por otra parte, la escuela rusa representada por Karmanova, Churnosov, Schiling, etc. señala la presencia de sueño; extrayendo por medio de filtros electrónicos del patrón EEG general algunas ondas que según ellos pudieran corresponder a un estado de sueño electroencefalográfico, el que se desarrollará completamente en los animales superiores, encontrándose todavía en estado intermedio en los reptiles.

Sin embargo, cuando se trata de estudiar de manera comparativa los distintos patrones electroencefalográficos relacionados con los estados de vigilancia, se hace necesario, más que analizar los patrones de onda, tales como: amplitud, frecuencia y periodicidad de los registros electroencefalográfico, el tomar en consideración el distinto grado de desarrollo del sistema nervioso central, específicamente de los núcleos relacionados con los estados de vigilancia, consideración que la escuela rusa no toma en consideración mas que superficialmente.

Ahora bien, existen otros parámetros electrofisiológicos - que pudieran dar mas información acerca de los estados de vigilancia, ya que se comportan de una manera mas constante cuando - se compara su actividad en los diferentes grupos de vertebrados, entre estos parámetros se encuentra la frecuencia cardiaca, la - cual como regla general, tiende a disminuir cuando los animales pasan de un estado de actividad ó vigilia a uno de reposo ó -- sueño, esta misma tendencia se manifiesta en la frecuencia res--piratoria. Por lo que respecta a la actividad muscular, también - todos los autores están de acuerdo en señalar que el músculo va perdiendo su actividad conforme avanza **el reposo**. En cuanto a la actividad ocular, ésta merece una mención particular, ya que es - característica de la fase de sueño mas profunda de los animales superiores, particularmente el hombre, fase durante la cual se presentan las ensoñaciones. Este tipo de actividad ocular rápida, se presenta simultáneamente con otras manifestaciones motoras, tales

como sacudidas musculares generalizadas, ó bien, de algunos --- miembros, y además coincide con un patrón electroencefalográfico particular.

En los vertebrados poiquiloterms y particularmente en nuestro sujeto experimental, se encontraron algunas manifestaciones motoras, semejantes a las que acompañan a la fase de -- movimientos oculares rápidos de los homeoterms, aunque en este caso los movimientos oculares no fueron tan frecuentes como en los vertebrados superiores, si estuvieron presentes; lo que induce a pensar que esta fase de sueño plenamente desarrollada en los mamíferos, ya presenta algunas manifestaciones en los reptiles, ya que aparte de nuestros hallazgos, otros autores en otras especies de quelonios han observado manifestaciones semejantes durante el reposo, acompañadas de modificaciones en la frecuencia cardiaca, similares a las observadas en los homeoterms y que también se presentan en G.berlandieri. Este hecho se ve reforzado ya que este fenómeno también ha sido observado en reptiles representantes de los otros dos órdenes registrados, tales como Caiman latirostris (Peyrethon y Dusan-Peyrethon, 1969), --- Dipsosaurus dorsalis (Huntley y col., 1977) y en Ctenosaura -- similis (Ayala, 1980).

La presencia de las espigas durante el estado de reposo, parece ser un signo característico de los tres órdenes de reptiles estudiados, aunque algunos autores no las mencionan en estudios hechos en Quelonios (posiblemente éllo se deba a que en los sitios registrados por ellos, no había generadores nerviosos



de actividad fásica); otros como Flanigan (1974), consideran que esta actividad fásica es característica del estado de reposo, sin embargo, en G.berlandieri como ya se mencionó, se presenta aún durante la vigilia.

En cuanto a la naturaleza de esta actividad, de acuerdo a su morfología y a las observaciones hechas en cuanto al aumento de ésta después de la vigilia forzada, algunos autores han considerado que es similar a la actividad Ponto-Geniculo-Occipital registrada en los mamíferos, particularmente en el gato. Sin embargo, experimentos farmacológicos no han podido confirmar esta hipótesis.

Por otra parte, esta actividad también ha sido homologada con el sueño lento, conclusión a la que llegaron Hartse y Rechtschaffen (1974) y Flanigan (1974), en base a experimentos de carácter farmacológico en Geochelone carbonaria.

En cuanto a la actividad fusiforme que se superpone a la actividad cerebral de base, la mayoría de los autores la han reportado y algunos la correlacionan con la actividad respiratoria (Flanigan, 1974), sin embargo, en G.berlandieri por dificultades técnicas no fue posible corroborar su relación con la respiración.

## Conclusiones.

Por lo anteriormente expuesto, podemos decir que:

- 1) Gopherus berlandieri presenta sueño conductual definido por los patrones conductuales establecidos, ya que:  
Adopta una postura específica,  
Mantiene una inmovilidad conductual prolongada,  
Se eleva el umbral para reaccionar a estímulos externos durante este estado, y  
Cambia rápidamente de postura ante un estímulo relativamente intenso.
- 2) Se pueden distinguir claramente por patrones electrofisiológicos tres estados de vigilancia bien definidos:  
Vigilia activa,  
Vigilia pasiva, y  
Reposo.
- 3) Existe una clara tendencia, al igual que en el resto de los quelonios estudiados a la disminución de la amplitud y de la frecuencia del ritmo cerebral de base, así como un decremento en la actividad muscular y en la frecuencia cardiaca conforme avanza el reposo, y
- 4) Que los movimientos automáticos que se presentan en G.berlandieri durante el reposo, sí bien, electroencefalograficamente no pueden homologarse al sueño paradójico de las aves y mamíferos, sí es posible homologar la actividad motora que en estos sujetos se presenta, así como el incremento en la frecuen

cia cardiaca, como elementos primitivos de esta fase que a causa del distinto grado de desarrollo del sistema nervioso central, alcanza su máximo desarrollo en los vertebrados homeoo termos.

Como consideración final se puede, decir que es necesario tomar en consideración que en los grupos de vertebrados de sangre fría, no es posible encontrar patrones electroencefalográficos similares a los exhibidos por los grupos de vertebrados -- homeotermos durante los diferentes estados de vigilancia ya que se trata de animales con diferente grado de desarrollo cerebral y por tal motivo la actividad registrada necesariamente tiene que ser diferente, por lo que es más adecuado describir de manera particular desde el punto de vista electroencefalográfico - los estados de vigilancia, incluyendo el sueño para cada uno de los grupos de vertebrados.

## Referencias .

- 1.- Allison, T. y Van Twyver, H. The evolution of sleep. *Nat. Hist.*, 79:56-65, 1970.
- 2.- Auffenberg, W. Tortoise behavior and survival. BSCS. Rand Mc. Nolly E. Co. Pub., Colorado, 1969. 38pp.
- 3.- Auffenberg, W. y Weaver, W.G. Gopherus berlandieri in south eastern Texas. *Bull. Florida State Mus.*, 13:141-203, 1969.
- 4.- Aserinsky, E. y Kleitman, N. Regularly occurring periods of eye motility and concomitant phenomena during sleep. *Science*, 198:273-274, 1953.
- 5.- Ayala Guerrero, F. Fase de movimientos oculares rápidos (MOR) en la iguana Ctenosaura similis. En: Soc. Mex. de Ciencias - Fisiológicas-U.A.Q. (Editores). Programa general y resumen de las comunicaciones al XIII Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Querétaro, 1980. pag. 53.
- 6.- Ayala Guerrero, F. y Vargas Reyna, L. Efecto de la reserpina sobre la fase de movimientos oculares rápidos (MOR) de la iguana Ctenosaura similis. En: Soc. Mex. de Ciencias Fisiológicas-Universidad Veracruzana (Editores). Programa general y resumen de las comunicaciones al XXIV Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Xalapa, 1981. pag. 51.

- 7.- Berger, H. Psychol. Neurol., 40, 160, 1929.
- 8.- Bremer, F. Cerveau isolé et physiologie du sommeil. Cr. Soc. -- Biol. (Paris), 118: 1235-1241, 1935.
- 9.- Bremer, F. Introduction. En: Monnier, M. (Editor) Biology of --- Sleep. An Interdisciplinary survey. *Experientia*, 36: 1-3, 1980.
- 10.- Churnosov, I. V. Data of an electrophysiological study of -- the daily activity of swamp turtles and grey monitor lizards. Nasa. Tech. Transl. TTF., 740: 111-112, 1973.
- 11.- Dement, W. C. y Kleitman, N. Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility and dreaming. *Fed.* 14: 57, 1955.
- 12.- Dement, W. C. Proc. 45 Th. Meet. Assoc. Res. Nerv. Ment. Dis., 1965.
- 13.- Flanigan, W. F. Jr. Sleep and wakefulness in iguanid lizards - Ctenosaura pectinata and Iguana iguana. *Brain, Behav. Evol.*, - 8: 401-436, 1973.
- 14.- Flanigan, W. F. Jr., Knight, C. P., Hartse, K. M. y Rechtschaffen, A. - Sleep and wakefulness in chelonian reptiles. I. - The box turtle Terrapene carolina. *Sleep Research*, 2: 82, 1973. *Archs. Ital. Biol.*, 112: 227-252, 1974.
- 15.- Flanigan, W. F. Jr. Sleep and wakefulness in chelonian reptiles: II. - The red-footed tortoise, Geochelone carbonaria. *Archs. Ital. Biol.*, 112: 253-277, 1974.
- 16.- Forrest, R., Forrest, T. y Forrest, F. M. On the phylogenetic origin of REM sleep. *Proc. West. Pharmacol. Soc.*, 15: 184-188, 1972.
- 17.- Gaillard, J. M. Electrophysiological semeiology of sleep. En: --- Monnier, M. (Editor) Biology of sleep. An interdisciplinary survey. *Experientia*, 36: 3-6, 1980.

- 18.-Grant,C.Differentiation of the southwestern tortoise (Genus-Gopherus)with notes on their habits.Transactions of the San Diego Soc.of Nat.Hist.,12:441-448,1960.
- 19.-Hartse,K.M. y Rechtschaffen,A. Effect of atropine sulfate on the sleep related EEG spike activity of the tortoise Geochelone carbonaria .Brain Behav.Evol.,9:81-94,1974.
- 20.-Haury,P.The sleep disorders.Up John Editors,N.Y.,1981.
- 21.-Hess,W.R. Stammganglien-Reizversuche Ber.Ges.Physiol.,42:554--555,1927.
- 22.-Hess,W.R. Hirnreizversuche ueber den mechanismus des schlafes. Arch.Psychiat.,86:287-292,1929.
- 23.-Hermann,H.,Jouvet,M. y Klein,M. Analyse poligraphique du sommeil de la tortue Testudo marginata. C.R.Acad.Sci.(Paris).,258:---2175-2178,1964.
- 24.-Huntley,A.C.,Friedmann,J.K.y Cohen,H.B. Sleep in iguanid lizards,Dipsosaurus dorsalis.Sleep Res.,6:104,1977.
- 25.-Karahashi,I.,Kipnis,D.M. y Daughaday,W.H.Clin.Invest.,47:2079,1968.
- 26.-Karmanova,I.G.,Belich,A.I.,Voronov,I.B.y Schilling,N.V.Inte---raction of cholinergic and adrenergic systems during development of two forms of sleep in the frog Rana temporaria and -- the turtle Emys orbicularis.J.Evol.Biochem.Physiol.,13:506-510,1978.
- 27.-Karmanova,I.G.y Churnosov,E.V.Electrophysiological investiga---tion of natural sleep and waking in turtles and hens.J.Evol. Biochem.Physiol.,8:47-53,1972.

- 28.-Loomis,A.L.,Harvey,E.N. y Hobart,G.A. Electrical potentials of the human brain.Science,81:597-598,1935.
- 29.-Loomis,A.L.,Harvey,E.N. y Hobart,G.A.Cerebral states during sleep as studied by human brain potentials.J.Exp.Psychol.,-21:127-144,1937.
- 30.-Monnier,M. y Gaillard,J.M.Biochemical regulation of sleep.- En:Monnier,M (Editor)Biology of sleep.An interdisciplinary survey.Experientia,36:21-24,1980.
- 31.-Moruzzi,G.y Magoun,H.W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. EEG Clin.Neurophysiol.,1:455-473,1949.
- 32.-Nauta,W.Hipothalamic regulation of sleep in rats.J.Neurophysiol.,9:285-316,1946.
- 33.-Orem,J. y Barnes,D.C.(Editors).Physiology in sleep.Academic.- Press,New York,1980.
- 34.-Peyrethon,J. y Dusan-Peyrethon,D. Etude polygraphique du cycle veille-sommeil chez trois genres de reptiles. C.R.Soc.Biol. (Paris),163:181-186,1969.
- 35.-Snyder,F. Toward an evolutionary theory of dreaming. Amer.J. Psychiat.,123:121-136,1966.
- 36.-Tauber,E.S.Phylogeny of sleep.Advances in Sleep Research,1: 133-171,1974.
- 37.-Tauber,E.S.,Roffwarg,H.P. y Weitzman,E.D. Eye movements and EEG activity in the diurnal lizards.Nature (London),212:--- 1612-1613,1966.
- 38.-Tauber,E.S,Rojas-Ramiréz,J.,y Hernández-Peón,R.Electrophysiological and behavioral correlates of wakefulness and sleep in the lizard Ctenosaura pectinata.Electroenceph.Clin.Neuro

- physiol., 24:424-433, 1968.
- 39.-Van Twyver, H. Polygraphic studies of the american alligator.  
Sleep Res., 2:87, 1973.
- 40.-Vasilescu, E. Sleep and wakefulness in the tortoise (Emys -  
orbicularis). Rev. Roum. Biol. Zool., 15:177-179, 1970.
- 41.-Webb, B.W. Sleep as an adaptative response. Perceptual and -  
Motor Skills, 38:1023-1027, 1974.