

00361

2 ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO
INSTITUTO DE FISILOGIA CELULAR

ESTUDIO PILOTO SOBRE EL PROCESO DE EXTINCION DE
RESPUESTAS MOTORAS ANTE UN ESTIMULO VISUAL EN
Bufo horribilis.

Tesis que presenta

ANGEL DAVID GUEVARA POZAS

Para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I N D I C E

1.	INTRODUCCION	1
1.1.	OBJETIVOS ESPECIFICOS.	11
2.	LITERATURA: RESEÑA Y EVALUACION.	
2.1.	Estudios Conductuales.	13
2.2.	Estudios Anatómicos.	17
2.3.	Estudios Fisiológicos.	20
2.4.	Estudios Teóricos.	24
3.	MATERIAL Y METODOS.	
3.1.	Comportamientos.	30
3.2.	Procedimiento Experimental	32
3.3.	Cuantificación y Procedimientos Estadísticos	38
4.	RESULTADOS Y DISCUSION.	
4.1.	Secuencia de Eventos Durante la Estrategia de Captura de Presas	40
4.2.	Efecto de la Altura del Estímulo Sobre la Secuencia de Eventos.	48
4.3.	Reconocimiento del Estímulo y su Relación con el Tamaño.	55
4.4.	Reconocimiento del Estímulo y su Relación con la Velocidad	65
4.5.	Reconocimiento del Estímulo y su Relación con el Contraste	68

4.6.	Reconocimiento del Estímulo y su Relación con la Altura.	69
4.7.	Efecto del Período de Interestimulación Sobre el Proceso de Extinción de Respuestas Motoras. .	81
4.8.	Memoria a Largo Plazo y Capacidad de Catego- rización de Estímulos Visuales Bidimensio- nales en los anfibios	85
5.	DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES	93
6.	FUTURAS ETAPAS DE DESARROLLO DENTRO DEL CICLO TEORIA-EXPERIMENTO	110
	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	112

1. INTRODUCCION

Con el objetivo central de identificar los procesos neurales que intervienen en la relación conductual de los animales con su ambiente, la Neuroetología y los Estudios Teóricos del Cerebro son disciplinas que se han ocupado de generar paradigmas que permitan: 1) acceder al conocimiento del comportamiento de los animales ante estímulos específicos, 2) inquirir sobre la participación de diferentes regiones neurales en la regulación del comportamiento y 3) generar modelos para estudiar los posibles mecanismos que controlan la conducta del animal, reproducir los comportamientos a través de su simulación en computadora y postular nuevas hipótesis de trabajo.

Un grupo animal que posibilita alcanzar este nivel de integración respecto a un problema tan amplio es el de los anfibios debido, principalmente, a que han sido estudiados desde los puntos de vista anatómico, fisiológico y conductual.

Los trabajos experimentales han servido como sustrato empírico para el desarrollo de modelos teóricos acerca de cómo el sistema nervioso regula las interacciones del animal con su medio y algunas de las capacidades más importantes del cerebro como el aprendizaje y la memoria.

La presentación repetitiva de un estímulo visual a un animal, es un procedimiento profusamente utilizado en la consecución de los objetivos 1) y 2) y en particular se ha intentado responder a preguntas como: a) cuáles son las características del estímulo que permiten su reconocimiento como presa? y b) cómo el sistema nervioso regula este reconocimiento?

La evidencia conductual y electrofisiológica generada en los intentos empíricos para responder a estas preguntas, ha servido para formular las siguientes teorías que tratan de explicar el problema del reconocimiento de presas desde un punto de vista conceptual:

A) Ewert y sus colaboradores (Ewert & Von Seelen, 1971; Ewert, 1976, 1980, 1983; Schurg-Pfeiffer & Ewert, 1981) proponen que el reconocimiento de estímulos visuales tipo presa se lleva a cabo por medio de sistemas de comando que resultan de la interacción entre la retina, pretectum y tectum. Este sistema cuenta con una unidad fundamental para el reconocimiento de estímulos tipo presa; la neurona tectal T5(2) que ha sido propuesta como un elemento de comando. Varios de estos elementos, distribuidos en el tectum y en el pretectum, se activan simultáneamente y son los responsables de los procesos de reconocimiento (clasificación del estímulo como presa o no presa) y localización que sirven como base para el desarrollo de comportamientos tendientes a la captura del estímulo.

Inicialmente, estos autores propusieron que las neuronas tectales de la clase T5(2) tenían una gran especificidad como "detectores de gusanos" y se les asignaba un papel medular en el control neural del comportamiento de captura de presas (Ewert, 1973). Recientemente la proposición se ha hecho más inespecífica agregándose que las neuronas de la clase T5(2) son elementos de comando con propiedades de reconocimiento pero el proceso total está determinado por sistemas de comando que implican la interacción entre diversas redes neuronales y que el proceso de decisión correspondiente, respecto a que si es presa o no lo que el animal está viendo, precede a la emisión de comportamientos de depredación.

E) Roth y Jordan (1982) encuentran que más de un tipo de neuronas en el tectum responden ante un estímulo tipo presa y se oponen a la existencia de detectores específicos debido a que "es difícil postular detectores especiales para cada configuración que promueve la captura de presas" y postulan que el reconocimiento es el resultado de la interacción entre "un conjunto de células que son activadas en forma diferente por diferentes características del estímulo y su respuesta converge -directa o indirectamente- al sistema motor". De esta manera, el reconocimiento de un estímulo como presa o no-presa sería el resultado de la integración de los análisis que las neuronas hacen de cada característica del estímulo.

Aunque no se especifica explícitamente si el reconocimiento precede al comportamiento o viceversa, la interpretación del último párrafo, acotado arriba, indica que el reconocimiento ocurre antes de la acción motora.

C) En su proposición teórica, Grusser y Grusser-Cornehls (1976; 1984) se unen al cuestionamiento general sobre la importancia asignada a la actividad de un solo tipo celular (neurona T5(2)) durante el proceso de reconocimiento. Probablemente, la parte medular de su proposición quede plasmada en el siguiente párrafo: "El reconocimiento de los universales conductuales (que promueven la conducta), presa o enemigo, no depende de ninguna clase singular de unidades retinales o tectales sino que es el resultado de una red para la cual los actos motores juegan un papel esencial".

Así, en su postulación estos autores involucran a todos los tipos neuronales identificados en el tectum óptico (T1, T2, T3, T5 y T7) y asignan una correlación conductual -no siempre única- entre la actividad de neuronas aisladas o cuando ésta se presenta sincrónicamente con la de otro tipo neuronal. En el capítulo 2 reseñaremos las correlaciones más importantes que estos autores proponen entre la fisiología de las neuronas del tectum y la conducta.

En nuestro laboratorio, la evidencia conductual y fisiológica se ha utilizado para construir un conjunto de modelos matemáticos con dos propósitos generales a) la estructuración de una red neural que represente los posibles

mecanismos implicados en el reconocimiento de formas y b) en la extinción de respuestas motoras ante estímulos específicos. Inicialmente, Lara y col. (1982) simularon una columna tectal aislada que reproduce los resultados conductuales y fisiológicos obtenidos durante la facilitación del comportamiento de captura de presas. Posteriormente, Arbib y Lara (1982) analizan un arreglo de las columnas tectales que generan un modelo unidimensional del tectum. Aquí se reproduce la facilitación de la respuesta tectal cuando el estímulo se alarga en la dirección del movimiento. Por otra parte, se incorporan algunos conceptos importantes de Diddy (1976) y Amari y Arbib (1977) para la configuración de un modelo unidimensional de las interacciones entre la retina, el pretectum y el tectum durante la selección de presas. Cervantes-Perez y col. (1985) expanden este modelo hasta dos dimensiones y reproducen el reconocimiento de estímulos tipo presa y depredador así como los cambios en la latencia de la respuesta en función del estado motivacional del animal e incorporan a la dirección del movimiento como uno de los invariantes en el reconocimiento de los estímulos visuales.

En relación a la extinción de respuestas motoras ante la exposición repetitiva de un estímulo visual, Lara (1983) genera un modelo matemático a partir de la teoría de Sokolov que tiene como punto fundamental la generación de un modelo interno del estímulo que impresiona al animal y a través de una comparación entre el objeto y el modelo, el animal deja de responder cuando ambos son iguales. En una versión re-

ciente de este modelo, Lara y Arbib (1985) toman en consideración "la forma en que el sistema nervioso de los sapos codifica al estímulo presa y como su respuesta se reduce después de algunas presentaciones del estímulo" y reproducen "las siguiente propiedades: 1) habituación a la presentación repetitiva del estímulo; 2) deshabitución por descenso; 3) dependencia de la habituación sobre el intervalo entre series; 4) habituación a largo plazo después de varias series de habituación; 5) habituación a estímulos específicos; 6) deshabitución jerárquica y 7) generalización y facilitación de la habituación".

Debe destacarse que en la generación de modelos matemáticos que reproducen la extinción de respuestas motoras ante un estímulo específico, se emplea como sustrato fundamental las características de disparo de las neuronas clasificables como T5(2) y se reproducen, a nivel de comportamiento, los efectos que tienen las variaciones en los parámetros del estímulo sobre la extinción y recuperación de la respuesta neuronal.

Esto explica que en ambos trabajos se utilice el término "habituación" para referirse a un decremento en la frecuencia de conductas que un animal dirige hacia un estímulo que semeja una presa e implica un paralelo etológico con el uso del término a nivel neural en el que designa un decremento en la frecuencia de disparo de la neurona como resultado de una estimulación repetitiva.

Las acepciones neural y conductual del término "habituaación" comparten algunas características que permiten su uso en ambos casos. Referidas al contexto etológico, las similitudes entre ambos niveles son: a) esta respuesta se extingue ante un estímulo que se le presenta repetitivamente, b) la extinción de la respuesta es específica para el estímulo presentado (Ewert & Kehl, 1978; Eikmanns, 1955; Ewert & Ingle, 1971), c) si el estímulo se deja de presentar, la respuesta motora se recupera lentamente (Ewert, 1967, 1970, 1976), d) la velocidad de la habituaación depende del intervalo entre las series de estimulación (Ewert, 1967, 1970, 1976) y e) la habituaación de la respuesta motora dura más y se presenta más rápidamente dependiendo del número de veces que el animal se haya habituado a ese estímulo (Ewert, 1967, 1970, 1976, 1980).

Sin embargo, la habituaación a nivel neural, descrita a partir de preparaciones en invertebrados (Kandel, 1976; 1978), es de corta duración con respecto al estímulo que la promueve y sus principios no pueden extrapolarse a la explicación del decremento de respuestas conductuales ante un estímulo específico. Por otra parte, una de las características para que una "no respuesta" pueda considerarse como habituaación es que, al cambiar el estímulo por otro y posteriormente reestimar con el señuelo original, la respuesta se recupere. Esta condición no se ha demostrado conductualmente y, como señalamos en la sección 4.7, nuestros resultados indican que no se cumple. Finalmente, la recuperación

de la respuesta con el tiempo, anotada en el inciso c) no está demostrada contundentemente y en los trabajos citados no queda claro si se trata de una recuperación real o bien de una continuación en el proceso de aprendizaje que había sido interrumpido en un estadio temprano. Por esto, hemos adoptado la frase "extinción de respuestas motoras" (ERM) para referirnos a la disminución en la frecuencia de emisión de conductas hacia un estímulo que simula una presa. Este decremento en la respuesta nos sirve para evaluar el efecto de los parámetros del estímulo sobre los procesos de reconocimiento, aprendizaje y memoria.

El sustrato básico que modula el grupo de experimentos que presentamos en este trabajo reside en la evidencia fisiológica aportada recientemente por Roth y Jordan (1982) y Grusser-Cornehls (1984) acerca de las características de disparo de las neuronas clasificadas como T5(2) que en los modelos generados en nuestro laboratorio son considerados como elementos de comando del reconocimiento.

Sintetizando el trabajo de Roth y Jordan y el suyo propio, Grusser-Cornehls (1984, pp 237) apunta que "cuando uno analiza cuantitativamente las respuestas de las neuronas tectales, se constata que la actividad neuronal depende del contraste, velocidad angular, iluminación ambiental, tamaño, forma y otras entradas no visuales. Esto es verdad para las T5(2) que son los candidatos para detectores de gusanos".

En los modelos matemáticos generados en nuestro laboratorio, estas variables se mantienen fijas sin que exista

evidencia experimental acerca de su importancia sobre el reconocimiento de estímulos desde un punto de vista conductual. Así, este trabajo está dirigido a evaluar el efecto del tamaño, velocidad, contraste y altura del estímulo sobre su reconocimiento y sobre los procesos de aprendizaje y memoria de un conjunto de sapos.

En nuestro dispositivo experimental lo que el animal aprende es que el estímulo visual que lo impresiona no es en realidad una presa verdadera y el mecanismo para que se efectúe el aprendizaje es la emisión infructuosa de conductas tendientes a depredar al estímulo. Así, el animal aprende por experiencia.

A diferencia de otros reportes en los que se registra exclusivamente la conducta de orientación (1), en este trabajo cuantificamos el total de alternativas conductuales que los sapos utilizan para interactuar con un estímulo tipo presa.

Los objetivos específicos de esta fase experimental se anotan en la sección 1.1. Los estudios conductuales, anatómicos, fisiológicos y teóricos cuyos resultados y proposiciones se relacionan estrechamente con nuestro trabajo, se reseñan en el capítulo dos. La descripción de comportamientos y los procedimientos experimentales y estadísticos se

(1) El término "orientación" designa a la acción del animal mediante la cual el cuerpo y la cabeza son dirigidas hacia el estímulo.

reportan en el capítulo tres mientras que los resultados cuantitativos, en relación a la secuencia de eventos durante la estrategia de captura de presas (4.1.) y el efecto de los parámetros del estímulo tales como tamaño (4.3.), velocidad (4.4.), contraste (4.5.) y altura (4.2. y 4.6.) sobre el proceso de extinción de respuestas motoras, se reportan en el capítulo cuatro. En este mismo capítulo reportamos resultados sobre el efecto del período entre series de estimulación sobre el proceso de ERM (4.7.) y datos sobre el período de memoria para cada estímulo (4.8.).

En el capítulo cinco discutimos nuestros resultados en función de la evidencia aportada por otros autores y valoramos su efecto sobre las proposiciones teóricas que se han realizado en nuestro laboratorio en relación a los mecanismos neurales que regulan los procesos de reconocimiento y extinción de respuestas motoras ante un estímulo visual. Proponemos un patrón teórico de presas para anfibios que resulta de la asignación cualitativa de los valores SI-NO para cada una de las características que configuran a una presa verdadera (p.e. alas, estrangulaciones, patas, etc.) y utilizamos el concepto de "grado de libertad" que, para efectos de este trabajo, definimos como el número de elementos o dimensiones que contiene el estímulo menos uno.

En la sección seis presentamos un conjunto de hipótesis conductuales que se derivan de la existencia del patrón de presa en el acervo cognocitivo del animal e incluimos los hechos experimentales que vulnerarían esta proposición.

1.1. OBJETIVOS ESPECIFICOS

Los experimentos que reportamos en este trabajo están dirigidos hacia la consecución de los siguientes objetivos específicos:

A) Evaluar la proposición de Schneider (1954) y Hinsche (1935) acerca de que el conjunto de comportamientos que los sapos utilizan para interactuar con un estímulo tipo presa se encuentran ligados en una secuencia determinística (uno a uno).

B) Conocer el efecto del tamaño del estímulo visual sobre el tiempo de estimulación necesario para inducir una ERM en los sapos.

C) Averiguar si existe un efecto de la velocidad del estímulo sobre el proceso de reconocimiento del mismo señuelo.

D) Evaluar si el contraste entre el fondo y la figura forma parte de las invariantes de un patrón que corresponde a una presa.

E) Averiguar si la altura del estímulo influye sobre su identificación como igual o diferente.

F) Investigar si el tiempo de estimulación necesario para inducir una ERM es específico para cada estímulo.

I) Averiguar si los decrementos en la frecuencia de conductas emitidas por los sapos ante un estímulo visual son continuos.

Estos son los objetivos específicos que planteamos para este reporte pero a lo largo del trabajo nos formulamos preguntas que no están implícitas en los objetivos pero que son importantes para el trabajo mismo, por ejemplo: Cuál es el efecto de la altura del estímulo visual sobre la secuencia de comportamientos durante la estrategia de captura de presas?, cuál es el período durante el cual el animal permanece sin responder (memoria) ante un estímulo conocido?, etc.

2. L I T E R A T U R A : R E S E Ñ A Y E V A L U A C I O N .

2.1. ESTUDIOS CONDUCTUALES.

Se ha reportado que la estrategia de captura de presas en los anfibios consta de un conjunto de pautas motoras o conductas (Schneider, 1954) tipificadas como orientación, fijación binocular, ataque, deglución y limpieza (fig. 1). El estado "meta" de esta estrategia es la ingestión de la presa. Sin embargo, y suponiendo que este conjunto de comportamientos se expresan en cadena (ver secuencia de eventos), en los estudios que se han realizado sobre el reconocimiento de estímulos visuales y el proceso de extinción de respuestas motoras (ERM), ante un estímulo que se presenta repetitivamente, se cuantifica solamente la ocurrencia de la conducta de orientación (Ewert, 1976).

La consideración de un preencadenamiento entre la emisión de una conducta y otra, valida este

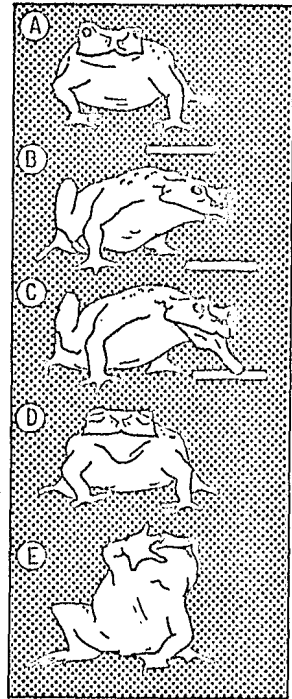


FIGURA 1. Conjunto de comportamientos que los sapos despliegan ante una presa. A) Orientación, B) Fijación, C) Ataque, D) Deglución y E) Limpieza. (Tomado de Ewert, 1980)

método de registro y produce un dispositivo experimental (figura 2) en el que se confina al animal en una cápsula de cristal y el único comportamiento que puede utilizar para interactuar con el estímulo es la orientación. En la sección 4.1, evaluamos cuantitativamente las proposiciones que validan el método, pero en este apartado nos circunscribimos a reseñar las conclusiones obtenidas de la experimentación bajo estas condiciones.

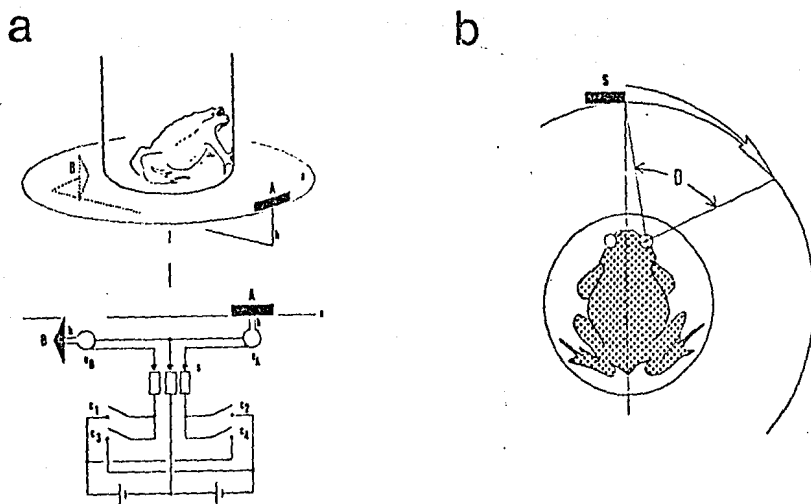


FIGURA 2. Dispositivo experimental profusamente utilizado durante experimentos sobre extinción de respuestas motoras ante estímulos visuales en sapos. A) vista lateral del dispositivo para el cambio automático de estímulos. B) vista superior. (Tomado de Ewert, 1982)

Originalmente, el propósito de la investigación sobre el reconocimiento de estímulos visuales que simulan una presa, tenía como objetivo fundamental averiguar cuáles eran las características del señuelo que permitían su reconocimiento como presa o depredador.

Al respecto se encontró que la respuesta de orientación en estos animales se facilita cuando el estímulo se alarga en la dirección del movimiento y se inhibe cuando el estímulo se mueve en un sentido perpendicular a su eje mayor. (Ewert, 1976, 1980, 1983 y 1984; Ewert et al, 1983).

Los sapos huyen ante estímulos que cubren un área mayor de 20 grados de su campo visual; la máxima respuesta de huida es a estímulos que cubren un área de 50 grados del campo visual del animal. Estos animales también reaccionan en esta forma ante las serpientes. (Ewert & Rehn, 1969; Ewert & Traud, 1979).

Durante estos experimentos se encontró que la conducta de orientación deja de emitirse cuando el estímulo se presenta en forma continua por un período prolongado. A esta extinción de la respuesta se le tituló genéricamente como 'habitación' y se relaciona con procesos de aprendizaje (Sokolov, 1975). En esta reseña mantenemos el uso del término 'habitación' con el propósito de conservar el sentido original de las proposiciones, sin embargo, reiteramos que la frase 'extinción de respuestas motoras' es más específica para referirse al decremento en la frecuencia de emisión de

conductas ante un estímulo que semeja una presa y que se presenta repetitivamente.

Se ha reportado que la habituación es específica para el estímulo presentado (Ewert & Kehl, 1978; Eikmanns, 1955; Ewert & Ingle, 1971). Si el estímulo se deja de presentar, la respuesta de orientación se recupera lentamente (Ewert, 1967, 1968, 1976). La velocidad de la habituación depende del intervalo entre las series de estimulación (Ewert, 1967, 1968, 1976). La habituación de la respuesta de orientación dura más y se presenta más rápidamente dependiendo del número de veces que el animal se haya habituado a ese estímulo (Ewert, 1967, 1968, 1976, 1980). La habituación es específica a un estímulo, ya que si se cambia el estímulo, el animal se deshabituó (Ewert & Kehl, 1978).

En este sentido, es probable que el término "deshabitua-
ción" no se utilice en su interpretación estricta debido a que en estos trabajos no se reportan reestimulaciones con el estímulo que originalmente produjo la extinción de la respuesta motora sino la emisión de conductas de orientación hacia un nuevo estímulo en cuyo caso no es posible calificar a esta respuesta como una deshabitua-
ción.

No obstante, la literatura indica que la recuperación de la respuesta motora en estos animales presenta una jerarquía donde solo cierto tipo de estímulos puede deshabituarse la respuesta extinguida por otro. (Ewert y Kehl, 1980).

Estos animales también se habitúan a estímulos tipo depredador, pero esta habituación dura menos tiempo que la

habituaación a un señuelo tipo press (Ewert & Rehn, 1969; Ewert & Traud, 1979).

Como puede observarse, estos estudios se ocupan tanto de estímulos tipo presa como depredador pero debido a que nuestro trabajo se refiere específicamente a los estímulos tipo presa, los resultados que reseñamos a continuación se circunscriben a esta categoría.

2.2. ESTUDIOS ANATOMICOS

Con el objetivo de configurar un cuadro de referencia general donde ubicar las proposiciones teóricas que se han realizado sobre el control neural del comportamiento de ataque, reseñamos las conclusiones más importantes de los

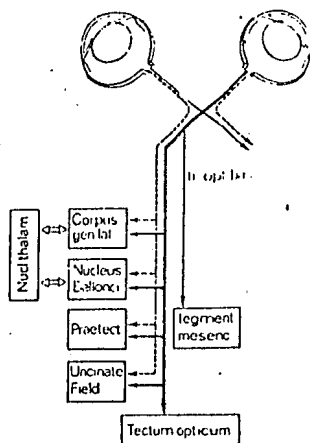


Figura 3. Diagrama de bloques de proyecciones ipsilaterales (líneas punteadas) y contralaterales (líneas continuas) de las células ganglionares en la retina hacia diversas zonas del cerebro. (Tomado de Grusser y Grusser-Cornehl, 1976).

estudios desarrollados sobre la anatomía de la vía visual en los anfibios.

Las investigaciones anatómicas demuestran que las células ganglionares de la retina proyectan retinotópicamente hacia varias regiones cerebrales del tálamo y del tectum (Scalia, 1976; Grusser y Grusser-Cornehl

1976; Fite, 1976; Szekely y Lazar, 1976) (fig. 3). El tectum forma un sistema de interacción mutua con el tálamo posterior y el pretectum (Kicliter y Ebber-

sson, 1976). Varias regiones del tálamo forman sistemas reticulares de interacción mutua con el telencéfalo. Una de estas mallas integra al tectum y al hipotálamo (Kicliter & Ebbesson, 1976; Scalia, 1976). El tectum se divide en 9 capas y se han descrito los siguientes tipos de neuronas: células estrelladas en la capa 9; células en forma de pera pequeña en la capa 8; células en forma de pera grande, piramidales y gangliónicas en la capa 6. Las células eferentes del tectum son las piramidales y las gangliónicas (Szekely & Lazar, 1976; Lazar 1984) (fig.4). A excepción de las postulaciones teóricas desarrolladas en nuestro laboratorio, no se ha reportado una relación entre los estudios fisiológicos y anatómicos en el tectum.

Algunos estudios por medio de lesiones reportan que cuando se destruye el tectum, tanto la respuesta de orientación hacia una presa como la respuesta de huida a un depredador desaparecen (Ewert, 1976; 1980).

Cuando se destruye el pretectum, la respuesta de huida hacia depredadores desaparece y estos animales atacan todo tipo de estímulos, desaparece la extinción de la respuesta de orientación, y el animal ataca estímulos que antes consideraba como nocivos (Ewert, 1976, 1980, 1982). Además, el animal es incapaz de interactuar con objetos fijos, como barreras (Ingle, 1982).

Cuando se destruye el telencéfalo, la respuesta de orientación se inhibe profundamente y su extinción es más rápida; lesiones telencefálicas completas provocan una pér-

dida total de la respuesta de orientación y de huida; si en estas condiciones se lesiona también el tálamo, entonces el animal presenta la desinhibición de la respuesta de ataque (Ewert, 1976).

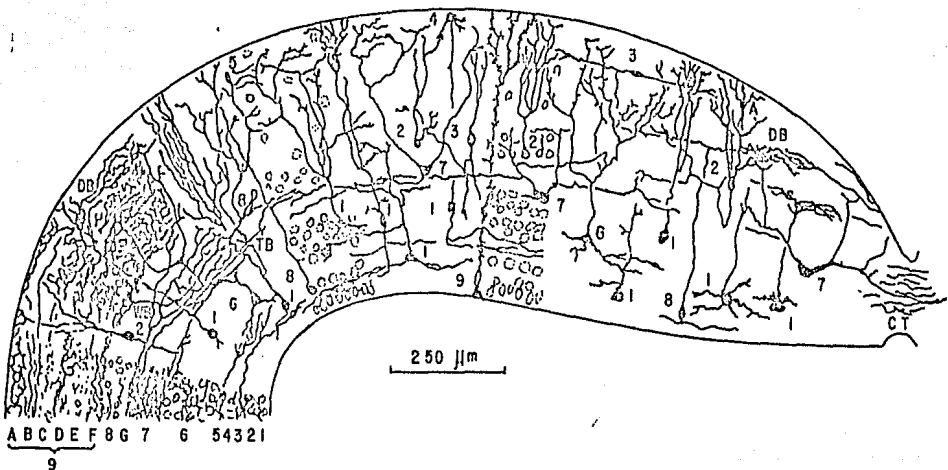


FIGURA 4. Esquema de un corte transversal del tectum óptico. Esta estructura consta de nueve capas celulares representadas con arábigos. Las letras mayúsculas representan láminas que configuran una capa. En la lámina C y E se muestran fibras retinales no mielinizadas. Los tipos celulares son: 1 células en forma de pera grande; 2 células en forma de pera pequeñas; 3 células fusiformes; 4 células estrelladas; 5 células amacrinas; 6 células piramidales; 7 gangliónicas grandes; 8 no clasificadas y 9 ependimogliales. DB, WB y TE son terminaciones ópticas. CT es la comisura tectal. (Tomado de Lazar 1984)

2.3. ESTUDIOS FISIOLÓGICOS

Existen estudios electrofisiológicos que indican que una estimulación eléctrica del tectum desencadena la respuesta de orientación hacia la zona que corresponde a su proyección retinotectal. Una estimulación eléctrica de mayor intensidad provoca también la respuesta de huida (Ewert, 1976, 1983). Estimulando eléctricamente al tálamo se desencadenan respuestas motoras relacionadas con la huida (Ewert & Traud, 1979).

En el tectum se han detectado tipos de neuronas electrofisiológicamente análogas a las células ganglionares de los tipos 2, 3, y 4, mientras que en el tálamo se han detectado principalmente las tipo 3 y 4 (Ewert, 1976). Las células ganglionares son sensibles al tamaño, velocidad y contraste del estímulo; las tipo 2 y 3 tienen campos receptivos excitadores en el centro e inhibidores en la periferia; estas células incrementan su actividad si el estímulo es de un tamaño menor que el campo receptivo excitatorio, pero cuando el estímulo ocupa simultáneamente el campo excitador y el inhibidor la respuesta de estas células se inhibe (Letlvin y col., 1959; Grusser y Grusser-Cornehls, 1976).

Roth y Jordan (1982), reportan las características de disparo ante estímulos visuales de diferente configuración (cuadrado, vertical y horizontal) de un conjunto de 110 células registradas en el tectum óptico de 80 sapos (*Bufo bufo*) adultos. Por la forma y tamaño del campo receptivo,

estas células pueden clasificarse como T5(2). En este trabajo, se destaca un efecto directo de la velocidad del estímulo sobre la frecuencia de disparo de las neuronas registradas.

En 16 de los 110 casos reportados, las neuronas disparan con mayor frecuencia ante un estímulo horizontal pero a una velocidad aproximada de 6 grados/seg. la neurona dispara con mayor frecuencia ante un estímulo cuadrado.

Así, se produce una inversión en la frecuencia de disparo de las neuronas en función de la velocidad del señuelo y de su configuración. En el mismo trabajo, Roth y Jordan (1982) reportan 22 neuronas con un máximo de respuesta ante un estímulo cuadrado -en relación a la frecuencia de disparo ante los señuelos horizontal y vertical-, pero cuando los señuelos se presentan a una velocidad de 20 grados por segundo, la frecuencia de disparo ante el estímulo horizontal, alcanza los mismos rangos que ante el estímulo cuadrado.

Finalmente, en 25 experimentos más, se encontraron células que presentan la misma frecuencia de disparo ante un estímulo horizontal y ante un cuadrado cuando ambos se mueven a 20 grados/seg. En general, las células registradas presentan un incremento en su frecuencia de disparo en proporción directa con el incremento en la velocidad de los señuelos.

Existen dos hechos que debemos remarcar por su importancia para nuestro trabajo: A) Se presenta un cambio, depen-

diente de la velocidad; en la frecuencia de pulsos que la neurona emite ante los estímulos de configuración conocida (rectángulos horizontales, verticales y cuadrados). B) La neurona T5(2) se mantiene, hasta este momento de la discusión, como el elemento comando del sistema responsable de la integración sensori-motora en los sapos. Por lo tanto, podemos esperar que una variación en la velocidad del estímulo visual que ha inducido una ERM, promueva una reemisión de comportamientos de depredación hacia el mismo estímulo.

Otros estudios electrofisiológicos en el tectum han mostrado que algunas células pueden dar una respuesta sostenida incluso cuando el estímulo se ha dejado de presentar (Ingle, 1973a, 1973b), que las células presentan varias ondas de despolarización ante la presentación de un solo estímulo (Matsumoto & Bando, 1980), una célula tectal de las denominadas T5(2), responde ante los diversos tipos de estímulos en una forma muy similar a la respuesta de orientación del animal (Ewert, 1976, 1983).

En la región talámica-pretectal también se han estudiado células que son más sensibles a estímulos tipo depredador (Ewert, 1971). Un grupo de estas células (Th-3 de Ewert) tienen un campo receptivo de 47 grados y proyectan retinotópicamente hacia el tectum (Ewert, 1983). Tanto en el tálamo como en el tectum se han encontrado células (Th-3 y T5(2)) que se habitúan a la presentación repetitiva del estímulo, pero no se han correlacionado con cambios en la conducta del animal. En el telencéfalo, por otro lado, se han encontrado

células que presentan habituación a largo plazo (Ewert, 1982, 1983).

Los cuestionamientos que, en general, hacemos a la evidencia experimental reseñada hasta este momento se resumen en los puntos siguientes: a) Se concede sin evaluar que la estrategia de depredación en los anfibios está constituida por un conjunto de comportamientos que se expresan en forma estereotipada (siempre igual). b) Se analiza exclusivamente la extinción de la respuesta de orientación sin que se investigue sobre las alteraciones que el giro continuo ejerce sobre el sistema coclear y por lo tanto sobre la emisión de este comportamiento. c) No se investiga sobre las características de extinción de los demás comportamientos tendientes a capturar una presa. d) Los registros electrofisiológicos se realizan en preparaciones con animales inmovilizados. e) Las características de disparo de las neuronas se extrapolan, injustificadamente, al comportamiento del animal. Un ejemplo de esto lo encontramos en el reporte de Roth y Jordan (1982) que dice: "en experimentos neurofisiológicos como conductuales uno tiene que tomar en consideración que a una velocidad media (1 cm/seg.) los sapos responden a cuadrados tan frecuentemente como a estímulos tipo gusano". Aquí, utilizan la palabra "sapos" en lugar de "las células en el tectum óptico de los sapos". f) Se producen modelos teóricos que reproducen los resultados electrofisiológicos de la red que se modela y se asume que el sapo se comporta de la misma manera respetando, sin evaluar, a la

T5(2) como el elemento esencial del sistema que reconoce al estímulo y regula la conducta del animal. A continuación reseñamos los modelos más recientes que se han generado al respecto.

2.4. ESTUDIOS TEORICOS.

Basados en la evidencia experimental, Ewert y von Seelen (1974) propusieron un modelo que trata de explicar como el sistema nervioso central (S.N.C.) de los anuros reconoce cuando un estímulo visual es tipo presa o tipo depredador. Estos autores postulan que el reconocimiento es realizado por las células T5-2 que funcionan como unidades de comando para reconocer estímulos tipo presa. Por otra parte, la acción conjunta entre las células T4, T5-1 y Th-3, reconoce la presencia de un depredador. Postulan que la retina, el tálamo y el tectum actúan como filtros para estímulos tipo depredador y tipo presa y que el tálamo inhibe al tectum cuando el animal se encuentra ante un estímulo tipo depredador para darle la sensibilidad exclusiva a estímulos tipo presa a través de la actividad de las células T5-2.

Recientemente (Schurg-Pfeiffer & Ewert, 1981) hacen más inespecífico al modelo a través de la implicación de "diversas redes neuronales" en el proceso de reconocimiento de estímulos visuales, mantienen al tectum como la estructura central del proceso pero destacan la importancia de otras neuronas como moduladoras de la actividad de la T5(2). Así,

la integración de la actividad de diversas neuronas desemboca en la emisión de una respuesta motora específica.

En los ejemplos siguientes se observa la importancia que se concede a la actividad de la T5(2) como un elemento de comando () inmerso en un sistema de comando < > que, a su vez, forma parte de un 'sistema de acción múltiple' { }.

NEURONAS QUE DISPARAN	CONDUCTA RESULTANTE
{ <(T4) (T5-2)>	Orientación, presa
<(T2-2) (T5-2) (T1-1)>	Aproximación
<(T5-2) (T1-2)>	Fijación binocular si el estímulo está cerca.
<(T5-2) (T1-3) (T3)> }	Fijación y ataque si el estímulo está cerca.

Lara y col. (1982), Lara (1983) y Lara y Arbib (1985), han propuesto un modelo de interacción entre la retina, telencéfalo, pretectum y tectum que permite explicar algunos de los mecanismos neuronales implicados en el reconocimiento de un estímulo como presa o depredador así como otros procesos relacionados con la extinción de respuestas motoras (aprendizaje) y memoria. El modelo está constituido por un grupo de columnas tectales sensibles a estímulos tipo presa, reciben aferentes de un conjunto de células ganglionares tipificadas como 2, 3 y 4 y la salida del sistema está representada por las T5(2). Las células tectales son inhibidas por las neuronas pretectales sensibles a estímulos tipo

depredador lo que reproduce la falta de respuesta ante estímulos de este tipo. Para completar las posibilidades de reconocimiento entre estímulos tipo presa o depredador, se postula que la célula estrellada en el tectum (equivalente a la T5-3 de Ewert), es sensible a estímulos tipo depredador y que, conjuntamente con la actividad de la Th(3) inhiben al glomérulo y a la pera pequeña para que la orientación no ocurra.

Este sistema de reconocimiento entre depredador y presa puede ser modulado por el telencéfalo dependiendo de las consecuencias que haya tenido el estímulo en la vida pasada del animal. La modulación se ejerce sobre la acción inhibitoria del pretectum al tectum que, a su vez, regula las interacciones entre las células tectales. En caso de que un estímulo tipo presa se haya asociado con una respuesta negativa (p.e. la ERM ante un estímulo que no puede atrapar), entonces se incrementa el efecto inhibitorio del pretectum sobre el tectum impidiendo que el animal ataque al estímulo que se le presenta. La naturaleza de este modelo permite predecir la serie de cambios que deben ocurrir en la actividad de las células pretectales, telencefálicas y tectales durante el proceso de ERM.

En relación específica al proceso de ERM, los modelos generados en nuestro laboratorio tienen como sustrato básico la hipótesis original de Sokolov (1975) quien utiliza la palabra 'habitación' para referirse a la extinción de respuestas motoras ante un estímulo visual y postula la

generación de un modelo interno del estímulo que impresiona al animal en un tiempo t_1 y su comparación con el estímulo que se le presenta en un tiempo t_2 como un mecanismo para que se presente la habituación.

Lara y Arbib (1985) proponen un circuito neuronal (fig. 5) que reproduce la habituación ante un estímulo visual. El modelo tiene como eferentes a las células ganglionares R2, R3 y R4. Estas neuronas establecen una sinápsis de tipo excitatorio con el generador de modelos (MO), el comparador (CO) y la unidad de habituación (H) en el telencéfalo, con la neurona TH-3 en el pretectum y con varias neuronas de la columna tectal cuya salida esté representada por las neuronas piramidales del tectum que, se propone, corresponden a la T5(2) de Ewert.

En un nivel conceptual, el funcionamiento del circuito es el siguiente: El generador de modelos (MO) recibe información directa de la retina acerca del estímulo que la está impresionando y genera un modelo. Este modelo se envía, a través de una sinápsis excitatoria, al comparador (CO) que evalúa las semejanzas entre las características del estímulo que viene de la retina y la del modelo que viene de MO. Si el modelo y el estímulo no son iguales (el resultado de la comparación es NIL), se activa la sinápsis inhibitoria con el pretectum (TH-3) para que no inhiba al tectum y la respuesta motora se presente. Pero si los objetos en comparación son iguales (el resultado es TRUE), se establece una sinápsis excitatoria con H que es la unidad llamada de

Debe destacarse que en este estadio del circuito, el animal deja de responder a través de un sistema de almacenamiento de información (aprendizaje) representado por el generador de modelos, sin embargo, cuando el estímulo es diferente, la unidad de habituación regresa a su estado basal y espera información acerca de los nuevos estímulos que impresionan a la retina. Esto hace necesario complementar al modelo para explicar la duración a largo plazo (memoria) de la ERM que en general se mantiene por períodos superiores a los 50 días.

Nosotros proponemos, y discutiremos oportunamente, que el patrón (conjunto de modelos) de presas se forma durante el desarrollo ontogenético del animal y permanece en su acervo cognitivo. Que la ERM es un proceso de aprendizaje que culmina en la extracción de las características del señuelo del patrón original y su efecto se mantiene por un período dependiente de las características del estímulo mismo.

3. MATERIAL Y METODOS

Se estudió el efecto del tamaño, velocidad, contraste y altura del estímulo sobre el reconocimiento de formas de los anfibios utilizando para ello la extinción de las respuestas motoras (ERM) ante la presentación repetitiva de un estímulo y la reemisión de respuestas motoras (RRM) cuando el estímulo es reconocido como diferente.

Al efecto se utilizaron treinta y dos animales de la especie "Bufo horribilis" colectados en el estado de Guerrero. En el laboratorio, se les mantiene en jaulas de acrílico transparente de 29 x 18.5 x 15 cm y no se les cambia de jaula para las sesiones experimentales con el objeto de no estresar a los animales con la manipulación. Los requerimientos alimenticios se suplen con tres imagos o cuatro larvas de escarabajos (*Tenebrio* sp) al día.

3.1. COMPORTAMIENTOS.

Los animales tienen total libertad de movimiento dentro de la jaula. Esto permite que sus interacciones con el estímulo sean irrestrictas tanto en número como en el tipo de comportamiento.

Los eventos conductuales registrados durante cada experimento se describen en el cuadro I.

No se cuantificaron comportamientos de tipo exploratorio antes, durante o después de las sesiones de estimulación.

Cuadro I. Descripción y código de los comportamientos que los animales utilizan para interactuar con un estímulo visual que simula una presa.

=====		
C O N D U C T A	D E S C R I P C I O N	C O D I G O
=====		
ORIENTACION	El animal dirige su eje mayor hacia el estímulo.	01
SEGUIMIENTO	El animal se traslada a través de la jaula en persecución del estímulo.	02
APROXIMACION	El animal intenta reducir la profundidad del estímulo y, en ocasiones choca con la pared de la jaula.	03
ATAQUE	El sujeto abre el hocico y lanza la lengua en dirección al estímulo.	04
FROTAMIENTO	Alguna de las extremidades anteriores se utiliza para frotar el hocico. Puede haber contacto o no.	05
SIN RESPUESTA	Cuando pasa el estímulo frente al animal sin que este reaccione aparentemente.	00
=====		

3.2. PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL.

Los estímulos se generan en un microcomputador Cromemco S-III con capacidades de graficación y se graban en un circuito cerrado de video. El programa (cuadro II) nos permite variar la forma, tamaño, velocidad, altura con respecto a la línea original y el contraste del estímulo en forma aislada o combinando dos o más parámetros simultáneamente.

La jaula con el animal se transporta del área de estancia al dispositivo experimental que consiste en una videoreproductora y un televisor a blanco y negro (fig. 6). En las primeras sesiones de estimulación, se deja al animal frente al televisor apagado durante 15 min. Este período se determinó, experimentalmente, como el mínimo necesario para que el animal se familiarice con el cambio ambiental. Hacia la tercera sesión experimental, este período es innecesario debido a que los sujetos se orientan hacia la pantalla inmediatamente después de ser colocados. La distancia entre la pared de la jaula más próxima a la pantalla y la pantalla misma es de 5.5 cm a la altura del piso de la jaula.

En total se probaron nueve estímulos de diferente tamaño y forma (cuadro III). Todos fueron negros sobre fondo blanco y de contraste constante excepto en los experimentos que se ocupan de este parámetro específico. Se desplazan siempre horizontalmente y en ambas direcciones a una altura de dos centímetros sobre la base de la jaula. Las velocidades fluctúan entre 3.0 y 5.0 cm/seg pero se mantiene una velocidad

fija para cada estímulo excepto en los experimentos que se ocupan de esta variable y en cuyo caso los cambios se indican oportunamente.

CUADRO II. Programa de computación utilizado para generar los estímulos.

```

=====
30 Print "Tiempo de cambio" : Input Tiempo
40 Print "Ancho del objeto" : Input Ancho
50 Print "Largo del objeto" : Input Largo
60 Print "Velocidad inicial" : Input E
70 Print "Altura del objeto" : Input Altu
80 Print "Fondo del Objeto" : Input Col
90 Print "Incremento en la velocidad" Input Incr
100 Print "Incremento en el ancho" : Input Incan
110 Print "Incremento en el largo" : Input Inclcr
120 Print "Incremento en la altura" : Input Incalt
130 Print "Cambio en el fondo" : Input Col2
140 Q=Usr(316,68)
150 Q=Usr(316,80,1)
160 Q=Usr(316,84,15,0,0,0,)
170 Q=Usr(316,84,0,Col,Col,Col)
180 For I=0 To 100
190   If Binand(Inp(0),%0040%)=0 Then Do
200     E=E
210     If Conta>Tiempo Then Conta=1 : Goto 240
220     Else
230       E=E+Incr
240       C=C+Incan
250       D=D+Inclcr
260       Col=Col-Col2
270       E=E+Incalt
280       Character=Inp(1)
290       Character=Binand(Character,%007FX)
300       If Character=%001BX Then Goto 430
310     Enddo
320   $ E
330   Q=Usr(316,84,0,Col,Col,Col)
340   Q=Usr(316,73)
350   S=S+A
360   For Loop=Altu+E To Altu+Ancho+E+C
370     Q=Usr(316,0,S,Loop,Largo+S+D,Loop,15)
380   Next Loop
390   If S>325 Then A=-E : I=0
400   If S<5 Then A=E : I=0 : Conta=Conta+1
410   $ Conta
420   Next I
430 End
=====

```

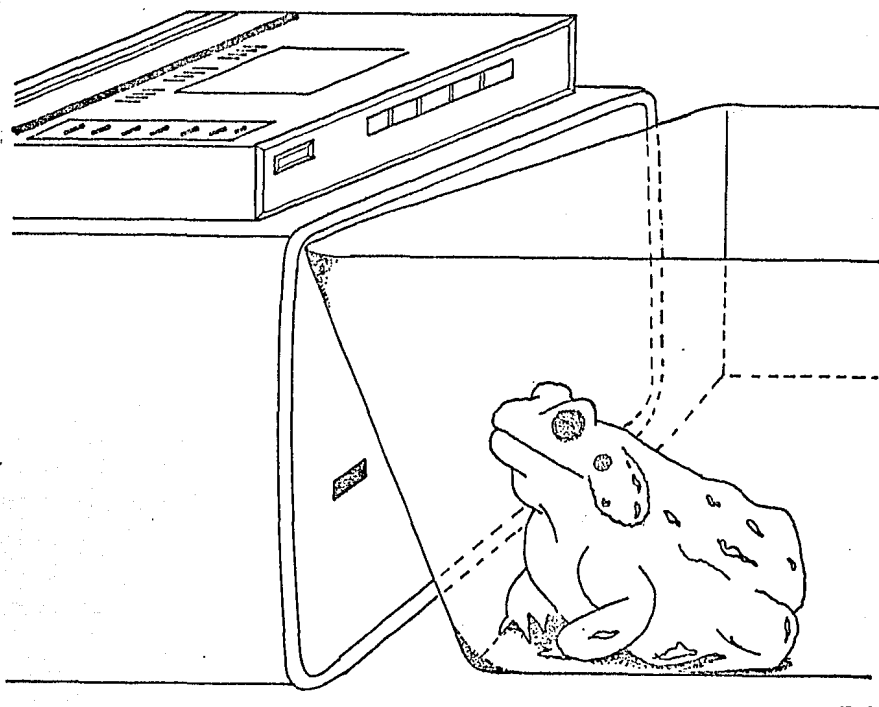


FIGURA 6. Los estímulos visuales se presentan al animal a través de una videogradora en un televisor a blanco y negro. Los animales tienen total libertad de movimiento para interactuar con el estímulo.

Reconocimiento del Estímulo y su Relación con el Tamaño.








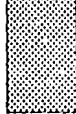
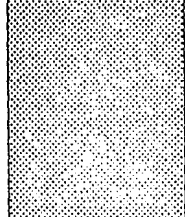
Se presenta un estímulo de 1.5×0.4 cm. Inicialmente el animal se orienta y persigue al estímulo intentando atraparlo. Cuando las respuestas motoras dejan de presentarse (30 minutos de estimulación sin respuesta) se considera que el animal ha aprendido que ese estímulo no es una presa real. Debe puntualizarse que cuando el animal distrae su atención del estímulo, es reorientado mecánicamente hacia la pantalla tratando de promover la respuesta. De esta manera se produce lo que se ha denominado 'habitación a largo plazo' y que nosotros llamamos 'extinción total de respuestas motoras'.

Cuando la ERM es total, cambiamos el tamaño del estímulo y observamos si el animal presenta algún comportamiento. Si esto ocurre, indica que el estímulo es considerado como diferente. En total se probaron cuatro estímulos que fueron reconocidos como presas por los animales.

Reconocimiento del Estímulo y su Relación con la Velocidad.

Con el mismo procedimiento descrito anteriormente, se estudió el efecto de la velocidad del estímulo sobre la reemisión de respuestas motoras (RRM). Al efecto, presentamos a los animales el estímulo de 1.5×0.4 cm con una velocidad de 4.1 cm/seg. Cuando se obtiene la ERM total, cambiamos la velocidad a 8.6 cm/seg. y observamos si se produce una RRM. Esto mismo se realiza para el estímulo de 5.5×0.4 cm con un cambio de velocidad de 4.2 a 6.5 cm/seg.

CUADRO III. Diferentes estímulos utilizados durante la investigación. Se anota el significado para el animal en función de la respuesta emitida. La mayoría de los experimentos se realizaron con los estímulos de 1.5×0.4 y 5.5×0.4 cm por lo contrastante del tamaño y por que todos los animales intentan capturarlos. Los valores para el área están en centímetros y la velocidad se reporta en centímetros por segundo.

FORMA	AREA	VELOCIDAD	SIGNIFICADO
	0.4×0.4	4.3	PRESA
	1.5×0.4	4.1	PRESA
	1.2×0.5	3.7	PRESA
	1.8×0.6	3.5	PRESA
	5.5×0.4	4.1	PRESA
	0.4×3.0	4.1	---
	0.4×10.0	4.1	---
	1.6×2.5	3.0	---
	7.0×8.4	5.0	---

Reconocimiento y su Relación con el Contraste.

Con el mismo procedimiento estudiaremos si el animal presenta una RRM, es decir, interpreta al estímulo como diferente al cambiar el contraste entre fondo y figura mientras se mantienen los demás parámetros constantes. El contraste inicial es de 0.95 y se cambia hasta valores de 0.2 en el que el estímulo se hace prácticamente imperceptible.

Reconocimiento y su Relación con la Altura del Estímulo sobre la Base de la Jaula

Con un estímulo moviéndose a dos centímetros sobre la base de la jaula, se produce una ERM. Inmediatamente después, se cambia la altura del estímulo a 7 o 15 cm y se observa si el animal presenta una RRM. En tres grupos de experimentos se siguió el orden de abajo-arriba para valorar la importancia de este parámetro sobre la identificación del estímulo y en dos grupos más, el orden se invirtió estimulando inicialmente con los estímulos a 15 centímetros y posteriormente a dos.

En todos los casos, los cambios en los parámetros se realizaron en la misma sesión de estimulación de forma que cada animal es su propio control y se evita la posibilidad de una RRM inducida por el tiempo entre sesiones de estimulación.

Memoria a Largo Plazo.

Se induce una ERM con los estímulos reportados anteriormente y se reexpone a los animales al mismo estímulo en períodos variables. El tiempo que el animal permanece sin responder, es considerado como un indicador de su capacidad de memoria.

CUADRO IV. Ejemplo de la hoja de registro utilizada durante la captura de datos conductuales.

```

=====
Sapo: 1A                                     Fecha: 23-mayo-85
Estímulo: 1.5 x 0.4 cm                       Hora: 10:30
Localización: Dos del primer cassette.
Altura: Dos centímetros.
-----
  2      3      4      minuto      1      2      3
  3      1      2      2      4      3      5
  3      3      3      4      3      4      1
  2      3      1      2      2      4      3
  4      2      2      3      1      4      1
  3      3      3      1      5      minuto  minuto
  3      minuto  3      2      3      4      1
  3      3      3      3      1      1      2
  3      3      4      4      3      2      3
  2      1      4      3      4      2      5
  3      3      3      3      2      2      3
  3      5      2      1      3      4      1
  3      3      4      3      4      3      4
  3      3      4      4      2      3      1
  2      4      5      2      1      5      minuto
=====

```

3.3. Cuantificación y Procedimientos Estadísticos.

Los registros cuantitativos consisten en una lista codificada y secuencial de todas las interacciones del animal con el estímulo (cuadro IV). Los resultados que se presentan

implican la suma total de la frecuencia de los comportamientos (orientación, seguimiento, aproximación, ataque, frotamiento y sin actividad) en intervalos de cinco minutos. Para la representación gráfica de los resultados se iguala la frecuencia mayor -de los períodos de cinco minutos- al 100% y el resto de los porcentajes se calculan en consecuencia.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1. SECUENCIA DE EVENTOS DURANTE LA ESTRATEGIA DE CAPTURA DE PRESAS.

En relación a la secuencia de eventos durante la captura de presas, Ewert (1976 pp 143; 1980 pp 69 y 1983b pp 416), dice que: "En sapos, el comportamiento de captura de presas involucra secuencias fijas de patrones motores (Schneider, 1954): (1) movimientos de orientación hacia la presa por medio de una torsión de la cabeza y del cuerpo; (2) seguimiento de la presa; (3) fijación y ataque; (4) deglución; y (5) limpieza del hocico con las patas anteriores. Esta secuencia conductual consiste en una cadena estímulo-respuesta en la cual cada reacción actúa como un estímulo disparador de la respuesta siguiente (Ewert, 1967). Por ejemplo, la fijación binocular estimula el ataque; por estimulación mecánica dispara la deglución y la limpieza. Todos estos patrones conductuales, sin embargo, estén de alguna forma 'conectados' vía el sistema nervioso central. Cuando, por ejemplo, el objeto presa es rápidamente eliminado durante el momento de la fijación, entonces los patrones motores siguientes -ataque, deglución y limpieza- continúan independientemente de la situación vacía (Hinsche, 1935)."

La idea generalizada -en estos reportes- de la existencia de secuencias conductuales (ataque-deglución-limpieza) que se expresan rigidamente ante un estímulo y que no se modifican ante la desaparición del estímulo que los desencadenan, implica un esfuerzo físico excedente que contraviene los marcos de referencia adaptativos que, en general, regulan la investigación del comportamiento animal.

Por otra parte, nos obliga a pensar que el animal es incapaz de modificar su conducta en función del resultado de sus acciones (V.gr. ataque fallido) y, por lo tanto, la captura de presas en los sapos es una secuencia ritualizada del comportamiento.

Con el objeto de evaluar cuantitativamente la validez de estas hipótesis y de identificar las secuencias de comportamientos que (en nuestras condiciones experimentales) los sapos utilizan para interactuar con un estímulo tipo presa, calculamos la frecuencia y cadenas markovianas de primer orden entre 2506 parejas de comportamientos (cuadros V y VI).

Los datos corresponden a tres animales que fueron estimulados con un señuelo de 1.5×0.4 cm hasta obtener la ERM en una sola sesión de estimulación. No se utilizaron los datos de un mayor número de sapos debido a que la probabilidad condicionada permanece constante a pesar de la agregación de comportamientos dentro de la matriz.

En términos de probabilidad condicionada, la suposición de que un comportamiento esté asociado a uno y sólo uno de

los comportamientos restantes tiene la siguiente notación: $P_{b/a} = 100\%$. Es decir: el comportamiento 'b' siempre aparece después del comportamiento 'a'. Sin embargo, nuestros resultados (cuadro VI) demuestran que los sapos relacionan secuencialmente cualquier pareja de comportamientos en nuestro etograma.

El hecho de que la matriz de cadenas markovianas (cuadro VI) esté llena en su totalidad, demuestra la variabilidad que caracteriza al comportamiento animal y transforma la secuencia de eventos -que inicialmente se propone como lineal y rígida- en un árbol de probabilidades (fig. 7) que muestra los ajustes conductuales que realiza el animal en función de su experiencia inmediata y de su relación posicional con el señuelo. Con el propósito de hacer más fluida la presentación de resultados, hemos agregado observaciones no cuantificadas acerca de la distribución de las pautas conductuales en el tiempo.

Los resultados del cuadro VI muestran que en ninguno de los casos existe una probabilidad de 100% asociada a la aparición de un comportamiento subsecuente ante ningún antecedente.

Los datos particulares demuestran la gran flexibilidad de la estrategia de captura de presas en los sapos. Al inicio del período de estimulación, el animal presenta un período refractario de duración muy variable (3 seg.- 18 min) que codificamos como 'sin actividad'. En esta fase, el comportamiento con mayor probabilidad de ocurrencia es una orientación ($p = 0.467$) (cuadro VI, Fig. 7).

CUADRO V. Matriz de transición entre 2506 secuencias de primer orden de los comportamientos que los sapos utilizan durante la estrategia de captura ante un estímulo de 1.5 x 0.4 cm a dos centímetros de altura. (n = 3).

		S U B S E C U E N T E						
		S/A	O	S	AP	A	F	SUMA
A	S/A		14	4	11	1		30
N	O	4	100	276	200	61	8	649
T	S	3	119	190	291	59	3	665
E	AP	15	323	115	299	94	29	875
C	A	7	72	75	59	41	4	258
E	F	1	21	5	15	2	7	51
S/A = sin actividad				AP = Aproximación				
O = orientación				A = Ataque				
S = seguimiento				F = Frotamiento				

CUADRO VI. Cadenas de Markov entre los comportamientos que los sapos utilizan durante la estrategia de captura de presas bajo nuestras condiciones experimentales (n = 3).

		S U B S E C U E N T E						
		S/A	O	S	AP	A	F	SUMA
A	S/A		0.467	0.133	0.367	0.033		1.000
N	O	0.006	0.154	0.425	0.308	0.094	0.012	0.999
T	S	0.005	0.179	0.286	0.438	0.089	0.005	1.002
E	AP	0.017	0.369	0.131	0.342	0.107	0.033	0.999
C	A	0.027	0.279	0.291	0.229	0.159	0.016	1.001
E	F	0.020	0.412	0.098	0.294	0.039	0.137	1.000
S/A = sin actividad				AP = Aproximación				
O = orientación				A = Ataque				
S = seguimiento				F = Frotamiento				

Cuando el período sin actividad se presenta durante el período de estimulación o en un lapso cercano a la ERM, se puede presentar como subsecuente una aproximación ($p = 0.367$), un seguimiento ($p = 0.133$) o un ataque ($p = 0.033$). La elección de alguno de estos comportamientos está en función de la relación espacial entre el estímulo y el animal; hacia el final del proceso de ERM y cuando el estímulo pasa frente al sapo, se produce una aproximación. El seguimiento tiene lugar cuando el estímulo está por llegar al nivel del hocico del sapo o bien, lo ha rebasado. Solamente en una ocasión (cuadro V) se presentó un ataque después de un período de inactividad.

Cuando se ha presentado una orientación, la secuencia conductual puede estar constituida por un seguimiento ($p=0.425$), aproximación ($p=0.308$), otra orientación ($p=0.154$) un ataque ($p=0.094$), frotamiento ($p=0.012$) o un período sin actividad ($p=0.006$).

El efecto de la posición del estímulo sobre el ajuste conductual del animal, se remarca por la probabilidad de que a una aproximación le siga una orientación ($p=0.369$). En este punto debemos conjugar el comportamiento más probable después de un seguimiento (aproximación $p=0.438$) con la probabilidad más alta después de una orientación que, como reportamos anteriormente, corresponde a un seguimiento. Esto nos indica que inicialmente el animal identifica al estímulo como una presa potencial, se orienta hacia el para posibilitar el ataque pero, por su movimiento horizontal uniforme,

el estímulo se aleja del sapo y éste lo sigue, disminuyendo la distancia depredador-presa en el eje X, para posteriormente intentar hacerlo en el eje Z por medio de una aproximación.

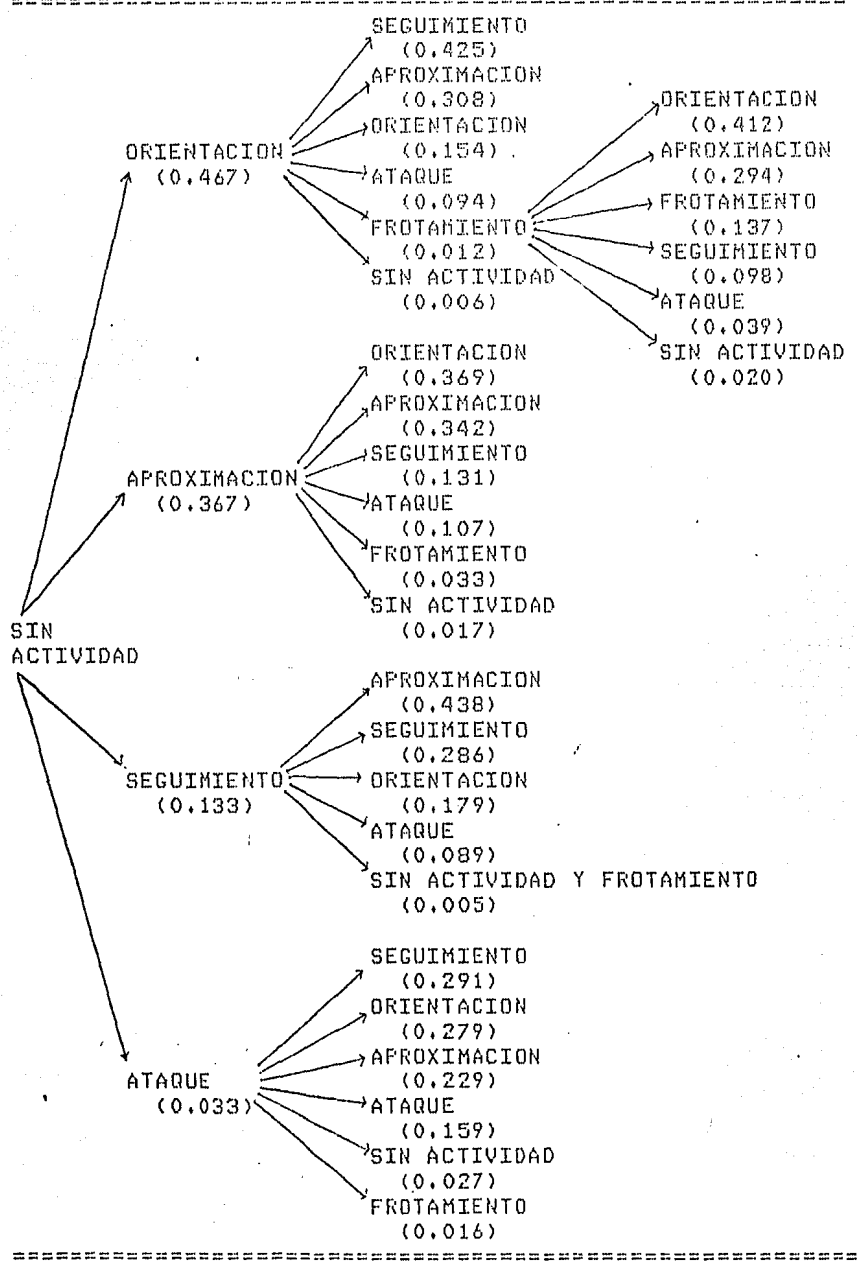
En el segundo medio del período de estimulación se incrementa la frecuencia de una aproximación después de otra ($p=0.342$) que también puede tener como subsecuente un seguimiento ($p=0.131$), ataque ($p=0.107$), frotamiento ($p=0.033$) o un período sin actividad ($p=0.017$).

No obstante que la probabilidad condicionada más alta después de un seguimiento corresponde a una aproximación, es frecuente observar dos seguimientos consecutivos ($p=0.286$) o que se presente una orientación ($p=0.179$) o un ataque ($p=0.089$). Tanto el frotamiento como la inactividad presentan la misma probabilidad (0.005) de ocurrencia cuando el sapo ha seguido al estímulo.

Después de lanzar un ataque, el animal puede optar por seguir al estímulo ($p=0.291$), orientarse ($p=0.279$), aproximarse ($p=0.229$), lanzar otro ataque ($p=0.159$), dejar de responder ($p=0.027$) o frotarse ($p=0.016$).

En la figura 7 los comportamientos subsecuentes al frotamiento se presentan en una cuarta columna debido a que esta conducta nunca se emite inmediatamente después de un período sin actividad. Así: tras un frotamiento se puede presentar una orientación ($p=0.412$), aproximación ($p=0.294$), otro frotamiento ($p=0.137$), un seguimiento ($p=0.098$), ataque ($p=0.039$) o un período sin actividad ($p=0.020$).

FIGURA 7. Arbol de probabilidades condicionadas entre los comportamientos que los sapos utilizan durante la captura de presas a dos centímetros de altura.



Debe destacarse que el ataque y el frotamiento tienen la frecuencia más baja en relación al resto de conductas registradas y que aparecen como antecedentes o subsecuentes de cualquier comportamiento incluso de si mismas. Esto implica que la emisión de ambas conductas se encuentra en función de la relación espacial entre el sujeto y el estímulo sin que exista ningún mecanismo que determine su aparición en secuencia con otro.

Es probable que la secuencia de eventos que Ewert destaca haya sido observada ante una presa verdadera en cuyo caso cualquier observación repite el resultado; es decir, el animal ingiere a la presa. Sin embargo, aún en estas circunstancias, los animales jamás se frotan. Por otra parte, la presa verdadera se mueve muy lentamente y no es necesario que se traslade de un lugar a otro para promover el ataque pero en condiciones experimentales y ante un señuelo estrictamente visual, la secuencia no tiene sentido porque el estímulo nunca está fijo.

Nuestros resultados demuestran que la estrategia de ataque de un sapo hacia una presa potencial es totalmente dinámica; es decir, se implica a un conjunto de comportamientos que se expresan probabilísticamente en función de la relación física entre el sapo y el señuelo y del estadio de avance en el proceso de ERM.

4.2. EFECTO DE LA ALTURA DEL ESTIMULO VISUAL SOBRE LA SECUENCIA DE COMPORTAMIENTOS QUE LOS SAPOS UTILIZAN DURANTE LA CAPTURA DE PRESAS.

Mas adelante demostraremos cuantitativamente que la altura es un parámetro que ejerce un efecto directo sobre el reconocimiento de los estímulos visuales y los resultados presentados en la sección anterior indican que la secuencia de eventos durante la estrategia de captura de presas es continuamente ajustada en función de la relación espacio-temporal entre el animal y el estímulo. En este apartado nos proponemos averiguar si el cambio de altura del estímulo afecta la dependencia probabilística entre los eventos que conforman la estrategia de captura de presas.

Al efecto, construimos la matriz de transición (cuadro VII), cadenas markovianas (cuadro VIII) y árbol de probabilidades condicionadas (figura 8) entre 1149 conductas secuenciales que corresponden a cuatro animales expuestos al estímulo de 1.5×0.4 cm a 15 cm de altura. El número de animales se determinó cuando la agregación de datos al interior de la matriz no altera la probabilidad condicionada entre los comportamientos.

Para evitar el posible efecto de la variabilidad inter-individual sobre la secuencia de eventos, los resultados que reportamos a continuación pertenecen a los mismos sujetos experimentales que se utilizaron en la identificación de la secuencia de eventos a dos centímetros de altura.

CUADRO VII. Matriz de transición de 1149 secuencias entre parejas de comportamientos durante la estrategia de captura ante un estímulo visual de 1.5 x 0.4 cm a 15 cm de altura y bajo nuestras condiciones experimentales (n = 4).

		S U B S E C U E N T E						
		S/A	O	S	AP	A	F	SUMA
A	S/A		35	6		4	1	46
N								
T	O	14	60	124	7	120	3	328
E								
C	S	8	52	54	13	169	2	298
E								
D	AP		10	3	4	22		39
E								
N	A	23	165	108	15	111	5	427
T								
E	F	1	6	3		1		11

S/A = Sin actividad AP = Aproximación
 O = Orientación A = Ataque
 S = Seguimiento F = Frotamiento

Las probabilidades condicionadas que mostramos en el cuadro VIII muestran que cuando ha pasado el estímulo frente al sapo, al menos una vez, sin que este haya presentado alguna conducta (S/A) la probabilidad de ocurrencia más alta corresponde a una orientación ($p=0.761$). En orden decreciente de probabilidad se puede presentar un seguimiento ($p=0.130$), un ataque ($p=0.087$), o un frotamiento ($p=0.022$).

La primera diferencia importante con los datos reportados en el cuadro VI, es que la aproximación en el eje z desaparece como alternativa secuencial ante un período sin actividad. Esto puede explicarse debido a que el estímulo se encuentra por encima de la cabeza del animal y un acercamiento hacia la presa que involucre exclusivamente al eje z,

no aumenta las posibilidades de su captura. En consecuencia, se incrementan las frecuencias de orientación y ataque que a dos centímetros de altura son de 14 y 1 respectivamente (cuadro V) mientras que a quince centímetros son de 35 y 4 (cuadro VII).

El cuadro VIII muestra que el frotamiento aparece como una alternativa secuencial después de un período S/A sin embargo, la baja probabilidad asociada (0.022) minimiza su importancia.

Cuando se ha presentado un orientación, el comportamiento secuencial más probable es un seguimiento ($p=0.378$) en concordancia con lo reportado en el cuadro VI. Sin embargo, se observa que el ataque ($p=0.366$) adquiere importancia y ocupa el segundo nivel de magnitud como alternativa secuencial. Consistentemente con el apartado anterior, se observa que pueden presentarse dos orientaciones sucesivas ($p=0.183$) o un período sin actividad ($p=0.043$), aproximación, ($p=0.021$) o frotamiento ($p=0.009$).

— Cuando ocurre un seguimiento existe una alta probabilidad de que se presente un ataque ($p=0.567$), otro seguimiento ($p=0.181$), una orientación ($p=0.174$), aproximación ($p=0.044$), período sin actividad ($p=0.027$) o un frotamiento (0.007).

Cuando el ataque se constituye en antecedente, el comportamiento subsecuente con mayor probabilidad es la orientación ($p = 0.386$) aunque puede presentarse otro ataque ($p=0.260$), un seguimiento ($p=0.253$), un período sin actividad ($p=0.054$), aproximación ($p=0.035$) o frotamiento ($p=0.012$).

CUADRO VIII. Cadenas de Markov entre los comportamientos que los sapos utilizan durante la estrategia de captura de presas a 15 cm. de altura ($n = 4$).

		S U B S E C U E N T E						
		S/A	O	S	AP	A	F	SUMA
A	S/A		0.761	0.130		0.087	0.022	1.000
N	O	0.043	0.183	0.378	0.021	0.366	0.009	1.000
T	S	0.027	0.174	0.181	0.044	0.567	0.007	1.000
E	AP		0.256	0.077	0.103	0.564		1.000
C	A	0.054	0.386	0.253	0.035	0.260	0.012	1.000
E	F	0.091	0.545	0.273		0.091		1.000

S/A = Sin actividad

AP = Aproximación

O = Orientación

A = Ataque

S = Seguimiento

F = Frotamiento

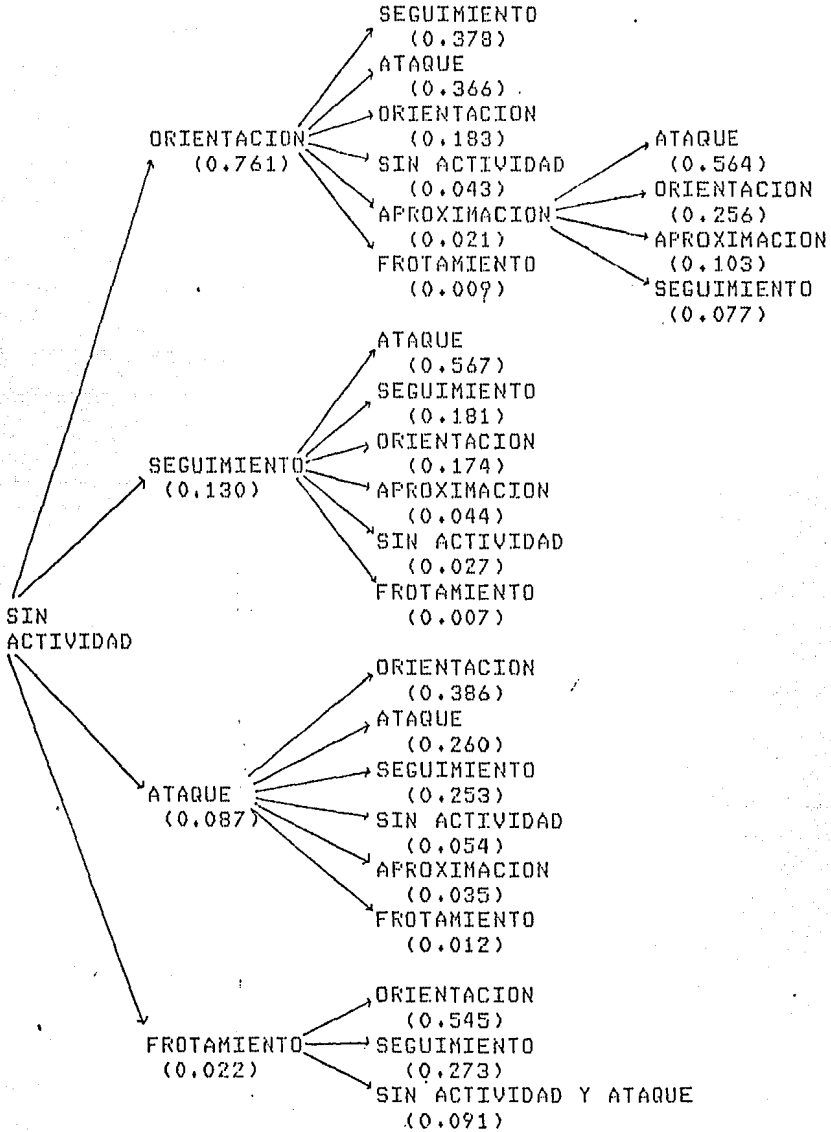
Después del frotamiento se presenta una orientación ($p=0.545$), seguimiento ($p=0.273$) y, con la misma probabilidad, un período sin actividad o un ataque ($p=0.091$).

Debido a que la aproximación no se presenta inmediatamente después de un período sin actividad, en la figura 8 se presentan sus comportamientos subsecuentes en una cuarta columna.

En términos generales, la ocurrencia de aproximaciones a 15 cm es muy baja en comparación con la frecuencia registradas a dos centímetros (cuadro V). Sólo se presenta esta conducta cuando el animal se levanta sobre sus patas traseras y se apoya en la pared de la jaula.

FIGURA 8. Arbol de probabilidades condicionadas entre los comportamientos que los sapos utilizan durante la captura de presas a 15 cm de altura.

=====



=====

Cuando ha ocurrido una aproximación, las conductas subsiguientes pueden ser el ataque ($p=0,564$), orientación ($p=0,256$), otra aproximación ($p=0,103$), o seguimiento ($p=0,077$).

El efecto más importante del cambio de altura del estímulo sobre la secuencia de eventos en la estrategia de captura de presas, es que el ataque es emitido con una frecuencia mucho mayor a 15 cm que a dos (427/1149 y 258/2506 respectivamente). Esto puede significar que, para el sapo, la captura de una presa que vuela es más aleatoria que la de una presa que se arrastra o camina de manera que una alternativa para asegurar la ingestión del alimento es la emisión de ataques frecuentes a costa de un incremento en el esfuerzo físico. Por otra parte, los ataques son cualitativamente más vigorosos a 15 cm que a dos. El animal lanza la lengua desde una distancia mayor y sincrónicamente salta hacia la presa.

De esta manera mostramos que la estrategia de captura de presas en los sapos: a) no constituye una secuencia fija de acción; b) no constituye una secuencia ritualizada del comportamiento debido a que, por definición, la ritualización del comportamiento adquiere importancia cuando pautas aparentemente neutras adquieren un valor de comunicación al ser expresadas en serie. En este caso nos encontramos ante una relación depredador-presa y la idea de comunicación, en el contexto que hemos mencionado, carece de sentido; c) La emisión de una pauta conductual con respecto a otra es

decidida por el animal en función del tipo de presa (aérea o terrestre) y de su relación espacio-temporal con la misma.

No contamos, en la literatura, con otro trabajo reciente que se ocupe de la identificación de las secuencias conductuales durante la captura de presas ni de alguno que valore la importancia de la altura del estímulo sobre esta estrategia, por lo que nuestras conclusiones al respecto no pueden confrontarse con otros reportes.

4.3. RECONOCIMIENTO DEL ESTIMULO Y SU RELACION CON EL TAMAÑO.

Los datos reportados en el cuadro IX y la figura 9, muestran el perfil de extinción de actividad de ocho animales ante un estímulo de 1.5 x 0.4 cm. Como puede observarse, el número de interacciones del animal con el estímulo no presenta decrementos continuos sino que se caracteriza por extinciones y recuperaciones sucesivas. Usualmente, las extinciones son cada vez más profundas y las recuperaciones más débiles; sin embargo, en algunos individuos el período de actividad con mayor número de interacciones hacia el estímulo se encuentra cercano al período de ERM total. Las extinciones y recuperaciones sucesivas en la frecuencia de comportamientos emitidos por estos animales durante el período de estimulación, nos impide considerar a su cerebro como un contador de exposiciones al estímulo.

Debe destacarse la gran variabilidad interindividual en cuanto al período total de estimulación necesario para que un animal alcance la ERM total. En la figura 9 y en el cuadro IX se observa que algunos animales necesitan entre 60 y 80 minutos de interacción con el estímulo para aprender que este no es una presa real mientras que otros requieren más de 190 minutos con un tiempo promedio para los ocho animales de 92.4 minutos.

CUADRO IX. Frecuencia de conductas emitidas por cada animal en periodos de cinco minutos ante un estímulo de 1.5 x 0.4 cm.
Velocidad: 4.1 cm/seg. Altura: 2 cm sobre la base de la jaula. Contraste: 0.95.

=====									
TIEMPO	I N D I V I D U O								
(min)	2	3	3B	4	4B	8B	9B	10B	13B

5	97	101	153	91	223	170	210	176	183
10	76	110	166	84	161	97	203	134	80
15	60	85	169	55	172	109	192	132	147
20	59	119	153	26	166	87	185	113	174
25	72	130	146	37	110	72	187	123	166
30	66	116	115	57	121	62	217	121	164
35	87	107	100	86	107	57	161	100	158
40	63	112	117	89	103	46	170	66	152
45	57	130	98	15	90	31	151	33	166
50	67	133	79	5	81	15	184	0	156
55	34	115	76	36	66	34	168	29	87
60	24	112	66	88	48	1	160	15	105
65	56	100	11	59	67	5	171	0	107
70	24	120	0	74	50	18	149	0	120
75	0	75	0	134	35	10	352		89
80	0	44		26	20	37	203		87
85		6		0	15	0	164		95
90		0		0	20	0	167		47
95		30			12		157		97
100		60			0		154		85
105		30			0		105		73
110		13					93		54
115		0					95		67
120		0					53		64
125							0		65
130							0		48
135									43
140									49
145									52
150									37
155									13
160									0
165									14
170									39
175									24
180									22
185									0
190									25
195									29
200									0
205									0
=====									

ESTIMULO: 

A=1.5 X 0.4 cm

H=2 cm

V=4.1 cm/seg

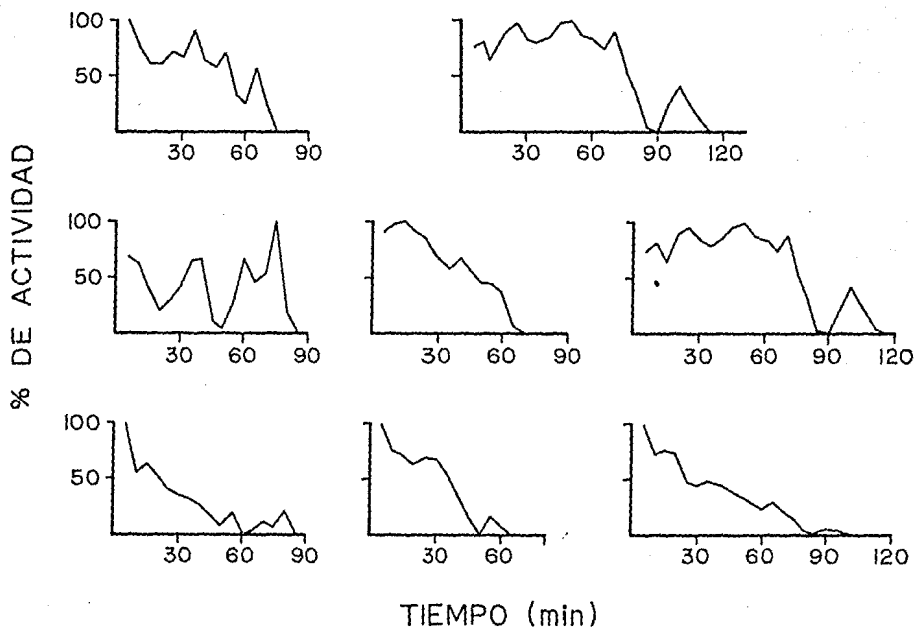


FIGURA 9. Perfil de extinción de respuestas motoras ante un estímulo que semeja una presa. Cada gráfica corresponde a un animal y cada punto al % de todas las conductas emitidas en cinco minutos con respecto a la frecuencia mayor. Se destacan las fluctuaciones en la frecuencia de comportamientos que el animal emite hacia el estímulo durante el proceso de ERM y la gran variabilidad interindividual. (A = área; V = velocidad; H = altura).

Sobre el efecto del tamaño del estímulo en la conducta de estos depredadores Ewert (1972) puntualiza que "incrementos en el tamaño del estímulo en la dirección del movimiento, durante experimentos sucesivos, incrementan el comportamiento de captura de presas". Sin embargo, y como se observa en la fig. 10, el último incremento en el tamaño del estímulo horizontal (curva a) ya no presenta un incremento en el número de respuestas por minuto sugiriendo la existencia de un umbral a partir del cual los incrementos en el tamaño del estímulo, aún cuando estos ocurran en la dirección del movimiento, disminuyen el grado de interés que despiertan en el animal.

Por otra parte, demuestra que existe un tamaño crítico en el señuelo para producir la respuesta máxima en el animal tanto en tiempo como en el número de interacciones que el sapo tiene con el estímulo. Es probable que nuestro estímulo de 1.5 x 0.4 se encuentre muy cercano a ese tamaño crítico. Sin embargo, carecemos de datos contundentes al respecto debido a que el siguiente estímulo más largo que utilizamos, sin variar el ancho, es de 5.5 x 0.4 cm.

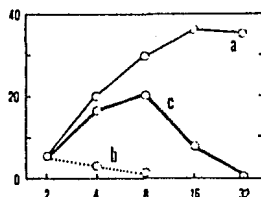
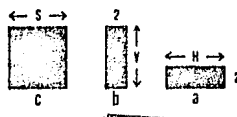



FIGURA 10. Efecto del incremento en el tamaño del estímulo sobre la conducta de orientación (Tomado de Ewert 1976).

CUADRO X. Frecuencia de conductas emitidas por cada animal en períodos de cinco minutos ante un estímulo de 5.5 x 0.4 cm. Velocidad: 4.2 cm/seg. Altura: 2 cm sobre la base de la jaula. Contraste: 0.95.

TIEMPO	I N D I V I D U O							
(min)	1A	2	3	3B	4	8B	11B	12B
5	120	83	66	127	104	77	94	117
10	125	52	43	116	134	83	127	79
15	106	71	48	85	136	81	121	87
20	65	8	11	93	55	60	95	68
25	85	12	0	65	54	60	95	56
30	68	4	0	64	62	64	94	38
35	44	0		55	42	61	116	2
40	73	0		26	66	27	94	0
45	17			50	44	28	82	0
50	0			11	50	20	75	
55	0			0	9	1	63	
60				0	2	63	56	
65					0	52	42	
70					0	12	43	
75						12	25	
80						27	24	
85						29	7	
90						10	0	
95						15	0	
100						18		

Los datos reportados en el cuadro X y representados gráficamente en la figura 11, muestran la frecuencia total de interacciones de ocho animales con el estímulo de 5.5 x 0.4 cm en cinco minutos y el perfil de actividad de cada animal hasta alcanzar la ERM total. Como puede observarse: a) se mantienen los decrementos e incrementos sucesivos b) la variabilidad interindividual en cuanto al período de estimulación es muy marcada con un rango entre 25 y 105 minutos y un tiempo promedio de 53.1.

ESTIMULO: 
 A=5.5 X 0.4 cm
 H=2 cm
 V=4.2 cm/seg

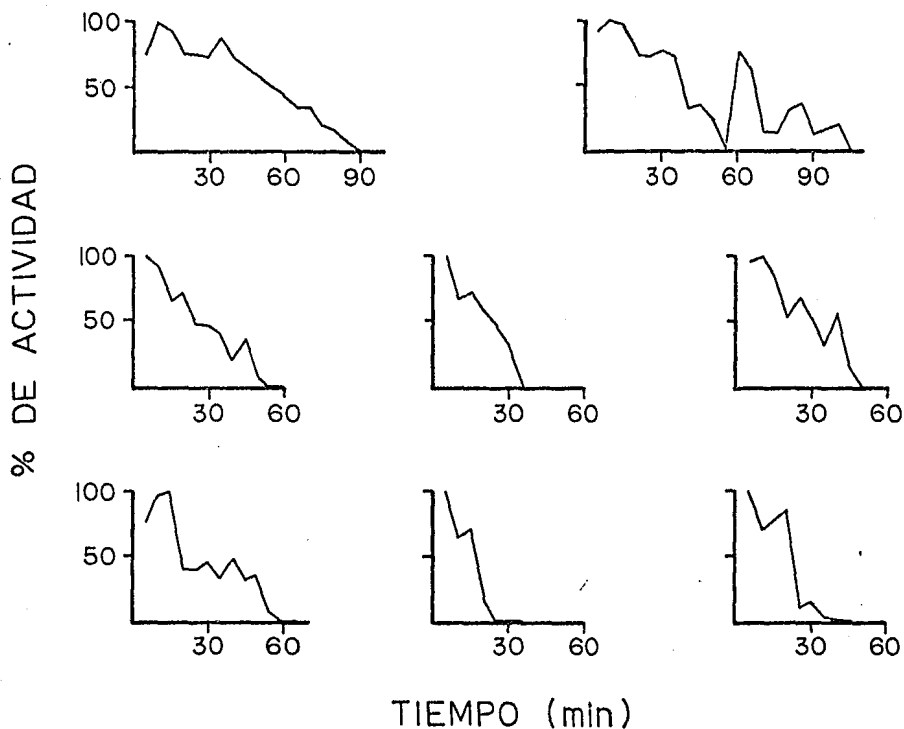


FIGURA 11. Perfil de extinción de respuestas motoras ante un estímulo que semeja una presa. Cada gráfica corresponde a un animal y cada punto al % de todas las conductas emitidas en cinco minutos con respecto a la frecuencia mayor. (A = área; H = altura; V = velocidad).

La concordancia en cuanto a las fluctuaciones representadas en los perfiles de actividad de los animales ante ambos estímulos, nos permite desechar al proceso de ERM como un proceso lineal, de pendiente negativa constante y nos obliga a inquirir con mayor agudeza, y bajo un marco causal multivariado, sobre las interacciones entre las diferentes regiones del sistema nervioso central que participan en la regulación del comportamiento de captura de presas.

En relación al grado de atracción que cada señuelo ejerce sobre los animales, se destaca que la duración del período de exposición necesario para alcanzar la ERM ante el estímulo de 5.5×0.4 cm en comparación con los obtenidos para el estímulo de 1.5×0.4 cm demuestran que: a) el estímulo más largo es el menos atractivo y b) el grado de atracción que el señuelo ejerce sobre los animales puede medirse a partir del tiempo de estimulación necesario para obtener la ERM.

Otro parámetro que puede utilizarse para medir el grado de atracción de un estímulo, es el número de comportamientos que el animal emite hacia cada uno de ellos en el mismo período. La hipótesis en forma de regla que puede enunciarse en este sentido es: Si un estímulo es más atractivo que otro, el número de conductas emitidas por unidad de tiempo debe ser mayor.

En el cuadro XI se demuestra que el promedio de interacciones por unidad de tiempo (5 min.) es marcadamente menor

para el estímulo de 5.5 x 0.4 cm con respecto a los obtenidos para el de 1.5 x 0.4 cm de donde se concluye que el número de comportamientos emitidos en un tiempo fijo, así como el período necesario para producir una ERM, son función del tamaño del estímulo y reflejan el grado de atracción que ejercen sobre el animal.

CUADRO XI. Frecuencias promedio de interacciones de los animales hacia los diferentes estímulos por unidad de tiempo (5 min.).

TIEMPO (min)	E S T I M U L O (centímetros)	
	1.5 x 0.4	5.5 x 0.4
5	156	99
10	123	95
15	125	92
20	120	57
25	116	53
30	115	49
35	107	32
40	102	34
45	86	28
50	80	20
55	73	9
60	69	15
65	64	12
70	62	7
75	77	5
80	46	6
85	31	5
90	26	2
95	33	2
100	33	2
105	23	0
110	18	0

Una hipótesis alternativa a estos resultados y que debilitaría nuestra proposición acerca de que un estímulo tan largo como 5.5 cm es menos atractivo que uno de 1.5 es que

exista una facilitación hacia la ERM (generalización de estímulos) ante un segundo estímulo cuando el animal ha sido expuesto a otro con características físicas semejantes (ambos son rectangulares y negros sobre fondo blanco).

Para evaluar esta posibilidad involucramos, en los datos reportados en los cuadros IX y X, las siguientes manipulaciones: los individuos 4B, 9B, 10B y 13B solo fueron expuestos al estímulo de 1.5×0.4 cm.; los animales 2, 3, 3B, 4 y 8B fueron estimulados inicialmente con el señuelo de menor área y después con el de 5.5×0.4 cm. y finalmente, los animales 1A, 11B y 12B solamente fueron estimulados hasta la ERM con el señuelo de 5.5×0.4 .

En el cuadro XII presentamos los tiempos de estimulación necesarios para alcanzar la ERM. Evidentemente, no esperamos ningún efecto en el caso de los animales estimulados únicamente con el señuelo de menor área por lo que centraremos nuestra atención en los animales que fueron estimulados con ambos señuelos y en los que se utilizó únicamente el señuelo de 5.5×0.4 cm.

Los animales 2, 3, 3B y 4 presentan tiempos para la ERM relativamente cortos (30, 20, 50 y 60 min. respectivamente) ante el estímulo de 5.5×0.4 cm. Sin embargo, debe destacarse el caso del animal 8B que presenta el tiempo mayor para este estímulo (100 min.) no obstante haber sido previamente estimulado con el señuelo de 1.5×0.4 cm. Este incremento en el período de respuesta es un indicador de que no existe una generalización entre ambos estímulos y se

comprueba con los registros de los animales 1A, 11B y 12B que fueron expuestos exclusivamente al estímulo de 5.5×0.4 y cuyos tiempos para alcanzar la ERM total (45, 85 y 35 min respectivamente) son similares a los obtenidos para los animales que fueron inicialmente estimulados con el señuelo de 1.5×0.4 cm.

CUADRO XII. Tiempo total de estimulación necesario para producir una ERM a largo plazo en individuos expuestos a: A) Únicamente al señuelo de 1.5×0.4 ; B) Ambos señuelos (1.5×0.4 y 5.5×0.4 sucesivamente) y C) Exclusivamente al señuelo de 5.5×0.4 cm.

INDIVIDUO	E S T I M U L O (Área en cm)	
	1.5 x 0.4	5.5 x 0.4
(A)		
4B	95	
9B	120	
10B	60	
13B	195	
(B)		
2	70	30
3	110	20
3B	65	50
4	80	60
8B	80	100
(C)		
1A		45
11B		85
12B		35

Esto no implica la inexistencia de procesos de generalización relacionados con el reconocimiento de estímulos visuales sino que demuestra que la forma (rectángulo), el

ancho (0.4 cm) y el contraste (negro sobre fondo blanco) no se generalizan cuando el largo es diferente.

4.4. RECONOCIMIENTO DEL ESTIMULO Y SU RELACION CON LA VELOCIDAD.

Una pregunta que se puede formular sobre los trabajos, previos a éste, que se han ocupado de evaluar el efecto de la velocidad sobre el comportamiento de los anfibios es : Qué velocidad del estímulo es la que promueve una mayor frecuencia de comportamientos por unidad de tiempo? Las conclusiones de estos trabajos indican a) que existe una velocidad óptima para promover el mayor número de respuestas (Ewert & Harter, 1969) y b) que un incremento en la velocidad del estímulo no produce un cambio significativo en el número de repuestas por unidad de tiempo (Himstedt, 1982; Burghagen & Ewert 1983; Finkenstadt & Ewert 1983). Sin embargo, no se ha evaluado la participación de este parámetro sobre el reconocimiento del estímulo como igual o diferente y, en cambio, se concluye en general que la velocidad del estímulo afecta a la frecuencia de comportamientos emitidos por unidad de tiempo (Ewert, 1983; 1984).

En relación a nuestros resultados, la figura 12 A, muestra el decremento en la frecuencia de respuestas (promedio de 9 animales) con respecto al tiempo ante un estímulo de 1.5×0.4 cm. La flecha indica el tiempo promedio en que se obtuvo la ERM total. La estimulación se continúa durante 30 minutos después de la ERM con el objeto de asegurar que la

respuesta de ha extinguido por completo. Inmediatamente después se varía la velocidad del estímulo de 4.1 a 8.6 cm/seg (la línea punteada representa el momento del cambio en la velocidad) y el resto de los parámetros se mantienen constantes. Como puede observarse, el cambio en la velocidad no promueve una ERM por lo que inferimos que las variaciones en este parámetro, no afectan al reconocimiento del estímulo.

El mismo resultado se obtuvo al variar la velocidad de 4.2 a 6.5 cm/seg después de haber obtenido la ERM ante un estímulo de 5.5×0.4 cm (fig. 12 B; promedio de ocho animales) lo que demuestra que la velocidad es un parámetro invariante del patrón de press y que el comportamiento de estos depredadores no se afecta independientemente de que las neuronas en la retina (Grusser & Grusser-Cornehls, 1976) y en el tectum (Ewert & Hock, 1972) modifiquen -cuando la neurona no se ha habituado y responde como si fuera un estímulo nuevo- o recuperen -cuando se ha inducido habituación neuronal- su frecuencia de disparo.

Estos resultados nos obligan a revelar las posibilidades de mapeo entre la respuesta de las neuronas ganglionares de la retina y T5 del tectum sobre la conducta de los anfibios.

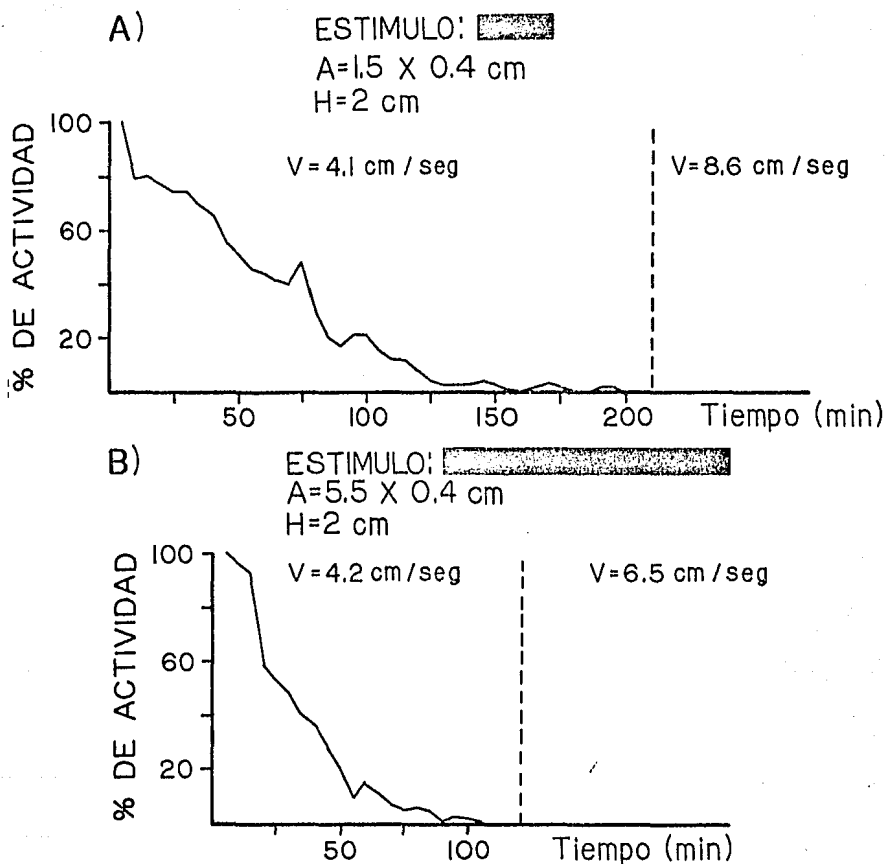


FIGURA 12. El cambio en la velocidad de un estímulo no modifica el comportamiento de los animales después de una ERM. La gráfica (A) corresponde al promedio de nueve animales ante un estímulo de 1,5 x 0,4 cm. La gráfica (B) al promedio de ocho animales ante un estímulo de 5,5 x 0,4 cm. El tiempo promedio de ERM se señala con una flecha y el cambio de velocidad con una línea punteada.

4.5. RECONOCIMIENTO DEL ESTIMULO Y SU RELACION CON EL CONTRASTE.

Los experimentos sobre el efecto del contraste entre el fondo y la figura se realizaron directamente sobre la pantalla del computador. Se probaron cuatro diferentes niveles de contraste que fluctúan entre el contraste total (blanco y negro $C=0.95$) y dos niveles de gris ($C=0.51$ y $C=0.20$) cuando el contraste es de 0.2, el estímulo se puede distinguir del fondo con dificultad. No reportamos datos cuantitativos debido a que, una vez que se ha inducido la ERM, las variaciones en el contraste no ejercen ningún efecto sobre la conducta del animal.

Debemos destacar la diferencia de concepto en cuanto a lo que significa "contraste" para nosotros y lo que se ha reportado en otros trabajos. Ewert reporta un cambio drástico en el estímulo. Inicialmente el señuelo es negro sobre fondo blanco y los resultados se comparan con los obtenidos con un señuelo blanco que se mueve sobre un fondo negro. Por otra parte, el objetivo de Ewert es evaluar la importancia del contraste como uno de los componentes del estímulo que promueven la captura de presas. En nuestro caso, inducimos variaciones graduales en el contraste hasta que la figura y el fondo adquieren, casi, el mismo tono y nuestro objetivo es averiguar si estas variaciones promueven una RRM.

Los resultados obtenidos en ambos casos son complementarios debido a que Burghagen e Ewert (1983) reportan que el

cambio de blanco a negro entre fondo y figura no modifican el número de orientaciones por minuto y nuestros datos muestran que las variaciones en el contraste no afectan el reconocimiento del estímulo.

4.6. RECONOCIMIENTO DEL ESTIMULO Y SU RELACION CON LA ALTURA.

La evaluación de la altura de estimulación como un parámetro participante en el proceso de ERM ha quedado reducido a la discusión del fenómeno denominado como "especificidad de locus" (Eikmanns, 1955; Ewert, 1965, 1967; Ewert & Ingle, 1971) en el que se relaciona la ERM con la habituación de las neuronas en un área específica de la retina que es continuamente estimulada. Estos estudios se realizan en preparaciones inmovilizadas y quedan fuera de nuestros objetivos.

Nuestros animales se encuentran en libre movimiento y ajustan el enfoque sobre la retina elevando el torso y arqueando, en lo posible, la región cervical de la columna. En esta forma, aseguramos que el efecto de las variaciones en la altura del estímulo sobre la conducta del animal se deben a procesos de reconocimiento y no a una deshabitación de la red neural.

Con este propósito expusimos a ocho animales al señuelo de 1.5×0.4 cm con una velocidad de 4.1 cm/seg. hasta obtener la ERM a una altura de 2 cm sobre el piso de la

jaula en que se encuentra colocado el animal. En el cuadro XIII y en la figura 13 se muestran los últimos tres períodos de actividad de cada animal antes de la ERM en estas condiciones. En la misma sesión incrementamos la altura hasta 15 cm (la línea punteada representa el momento del cambio). Nuestros resultados demuestran que, no obstante que el estímulo conserva sus características de área, velocidad y contraste, se produce una intensa recuperación de la respuesta motora con frecuencias hasta de 114 eventos en cinco minutos (cuadro XIII).

En la figura 13 se muestra que el perfil de ERM a 15 cm conserva las características reportadas por nosotros como típicas de este proceso de aprendizaje, es decir, a) existe una gran variabilidad interindividual en cuanto al tiempo de estimulación necesario para alcanzar la ERM y en la frecuencia de comportamientos que cada animal emite en un período fijo; b) la frecuencia de respuestas motoras presenta decrementos y recuperaciones sucesivas y c) no siempre el período de mayor actividad se encuentra al inicio del cambio en la altura.

CUADRO XIII. Número de comportamientos emitidos en cinco minutos por cada animal A) Durante los tres últimos períodos de estimulación antes de la ERM a dos centímetros de altura y B) Cuando se cambia la altura del estímulo a 15 centímetros mientras se mantiene fija el área (1.5 x 0.4 cm), la velocidad (4.1 cm/seg.) y el contraste (C=0.95).

TIEMPO (min)	I 1A	N 5B	D 4B	V 8B	I 1	D 3B	U 2	O 13B
(A)								
	24	12	15	18	26	16	56	0
	7	16	20	10	9	13	53	25
	1	14	12	37	14	2	22	29
(B)								
5	103	9	82	106	30	37	63	114
10	136	31	95	98	23	10	61	38
15	160	35	106	7	3	22	62	0
20	142	21	16	49	0	3	21	84
25	135	23	3	16	17	0	0	31
30	104	1	0	30	4	0	0	24
35	116	5	0	4	0			0
40	113	18		5	0			0
45	55	0		0				59
50	29	0		6				30
55	12			25				0
60	27			1				0
65	10			2				73
70	17			2				8
75	10			0				0
80	5			8				0
85	0			10				
90	0			0				
95				0				

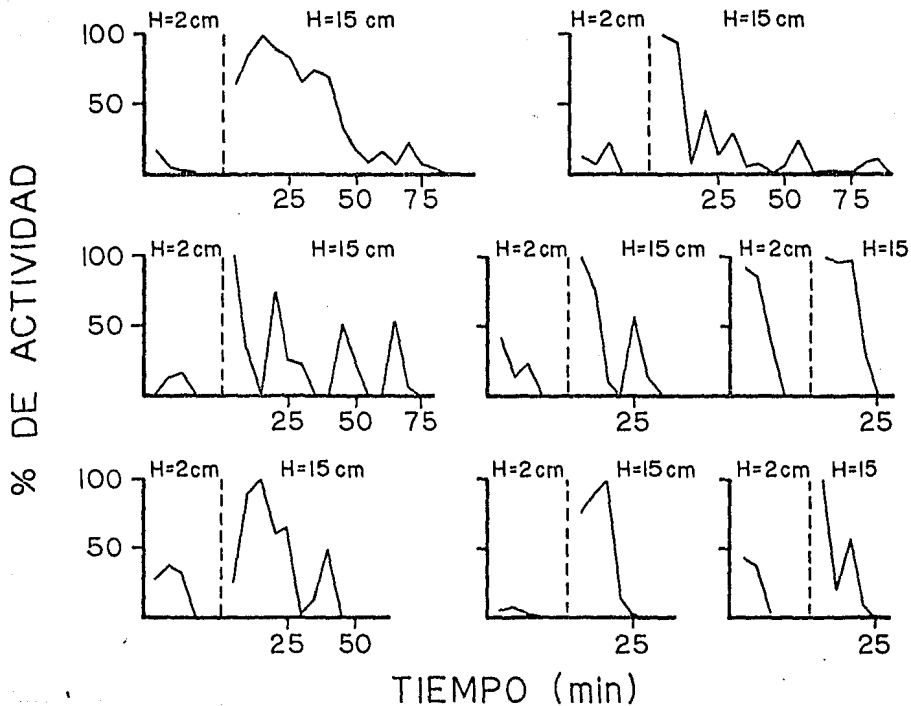
Esta recuperación de la respuesta motora (RRM) ante un estímulo que conserva sus características físicas implica un cambio en la interpretación que el animal hace del señuelo; es decir, cuando el señuelo se mueve a dos centímetros de altura, el animal lo identifica como una presa potencial, intenta capturarlo hasta que aprende que el estímulo es una casi presa y lo excluye del patrón correspondiente. Cuando se incrementa la altura hasta 15 cm el estímulo se convierte

FIGURA 13. El cambio en la altura promueve una RRM que se constituye en un indicador de que el estímulo es interpretado como diferente a pesar de conservar sus características de área y velocidad. Se muestran los tres últimos periodos de actividad previos a la ERM con el estímulo a dos centímetros de altura y el perfil correspondiente a un nuevo proceso de ERM tras el cambio a 15 cm. El cambio se señala con la línea punteada y cada gráfica corresponde a un animal.

ESTIMULO 

A=1.5 X 0.4

V=4.1 cm/seg



en una presa voladora, se produce la RRM porque el cambio de altura hace que el estímulo sea identificado como diferente; el animal ajusta su secuencia de eventos en la estrategia de captura de presas y finalmente, después de un intervalo de tiempo, lo identifica como una "casi presa" y se produce una nueva ERM.

Existe la posibilidad de que el animal aprenda que el dispositivo experimental impide su acceso a la presa y por esto deje de responder ante el estímulo. Sin embargo, los cambios en los parámetros del estímulo que evaluamos en este trabajo ocurren en la misma sesión en la que se induce la ERM en condiciones iniciales. Es decir; las condiciones de experimentación no han variado, el animal no tiene la oportunidad de "olvidar" la existencia de una pared que le impide el acceso a la presa y sin embargo, la respuesta se reestablece.

Lo sistemático en el cambio de interpretación del estímulo al variar su altura en este rango, se comprueba con los datos reportados en el cuadro XIV y representados gráficamente en la figura 14. Estos resultados corresponden al estímulo de 5.5×0.4 cm y en todos los individuos se observa una RRM cuando se cambia la altura. En la mayoría de los casos la respuesta motora presenta decrementos y recuperaciones sucesivas hasta alcanzar la extinción total y sólo en tres casos el reconocimiento es casi lineal y en períodos muy breves. La frecuencia promedio en los primeros 5 minutos

después del cambio es de 42 y el tiempo promedio para la ERM es de 36 minutos.

CUADRO XIV. Número de comportamientos emitidos en cinco minutos por cada animal a) Durante los tres últimos períodos de estimulación a dos centímetros de altura sobre la base y b) Cuando se cambia la altura del estímulo a 15 centímetros mientras se mantiene fija el área (5.5×0.4 cm), la velocidad (4.2 cm/seg.) y el contraste ($C=0.95$).

TIEMPO (min)	I	N	D	I	V	I	D	U	O
	1A	3E	8E	11E	12E	13E	14E		
(A)									
10	0	26	10	25	56	66	90		
22	16	50	15	24	38	58	81		
5	9	11	18	7	2	35	10		
(B)									
5	29	18	24	52	84	10	81	40	
10	34	21	11	22	87	2	73	1	
15	20	7	2	18	80	0	64	0	
20	2	24	0	11	50	0	56	0	
25	7	37	0	4	30		52		
30	34	36		10	40		14		
35	21	43		2	0		0		
40	13	23		3	41		0		
45	10	33		6	13				
50	28	23		2	0				
55	6	20		0	0				
60	0	2		0					
65	9	0							
70	0	0							
75	0								

Un aspecto importante de nuestros resultados es la diferencia entre los períodos de estimulación necesarios para producir la ERM en ambas alturas debido a que, en forma sistemática, el tiempo para la ERM y el número de comportamientos por unidad de tiempo, durante la estimulación en la segunda altura, se mantienen en niveles inferiores a los registrados en la primer altura de estimulación

y se constituye en el único parámetro, de los que evaluamos en este trabajo, que nos permite inferir acerca de las capacidades de generalización de estímulos visuales en estos animales.

ESTIMULO: XXXXXXXXXX
 A=5.5 X 0.4 cm
 V=4.2 cm/seg

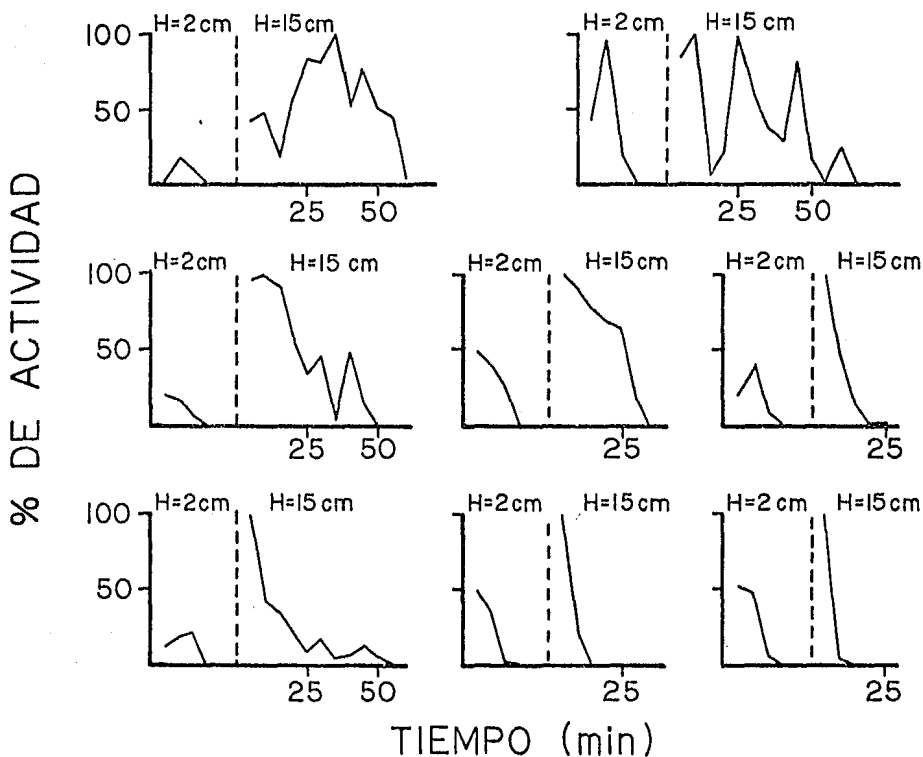


FIGURA 14. Efecto del cambio de altura de un estímulo de 5.5 x 0.4 cm sobre la conducta de los sapos. En concordancia con lo observado con el estímulo de 1.5 x 0.4 cm, el cambio promueve una RRM. Se muestran los tres últimos períodos de actividad previos a la ERM con el estímulo a dos centímetros de altura y el perfil correspondiente a un nuevo proceso de ERM tras el cambio a 15 cm. El cambio se señala con la línea punteada y cada gráfica corresponde a un animal.

En el cuadro XV reportamos el tiempo total y la frecuencia promedio de comportamientos emitidos en cinco minutos durante el proceso de ERM en ambas alturas.

Se observa que en el 75% de los experimentos el período de estimulación y la frecuencia de comportamientos a 15 centímetros de altura son mucho menores que los registrados a dos cm. El tiempo promedio a 15 cm para el estímulo de 1.5 x 0.4 cm representa el 53% del obtenido a dos centímetros mientras que, para el señuelo de 5.5 x 0.4 cm, la caída en el tiempo para la ERM es hasta el 47%.

CUADRO XV. Tiempo total de estimulación necesario para inducir la ERM ante ambos estímulos y frecuencia promedio de comportamientos emitidos en cinco minutos. (Área en centímetros; P = período en minutos; F = frecuencia)

INDIVIDUO	1.5 x 0.4				5.5 x 0.4			
	2 cm		15 cm		2 cm		15 cm	
	P	F	P	F	P	F	P	F
1	120	22	30	13	25	15	65	16
1A	65	59	80	73	155	36	60	24
2	45	51	20	52				
3B	65	111	20	18	50	69	15	12
4B	95	88	25	60				
5B	20	21	40	18				
8B	80	53	85	22	100	40	50	13
11B					85	74	45	47
12B					35	64	10	6
13B	195	82	70	33	115	80	30	57
14B					50	114	10	21

Los datos de frecuencia son totalmente congruentes con estos resultados debido a que las obtenidas a 15 cm repre-

sentan el 59 y 40% del promedio de respuestas a dos centímetros para el señuelo de 1.5 x 0.4 y 5.5 x 0.4 cm respectivamente.

En el caso de los animales 1A, 5B y 8B con el señuelo de 1.5 x 0.4 y 1 con el de 5.5 x 0.4 cm, se observa que registran tiempos y frecuencias mayores a 15 cm que a dos. Estos resultados pueden deberse a que los animales fueron previamente estimulados con el señuelo de 1.5 x 0.4 cm a 2 cm de altura con el objeto de valorar su capacidad de memoria. Por esto, al ser utilizados en el bloque de experimentos para evaluar el efecto de la altura, los animales aún recuerdan el estímulo en esa situación y presentan pocas respuestas en un lapso comparativamente breve con respecto a los registros obtenidos cuando se cambia la altura de estimulación a 15 cm en la que el estímulo es totalmente novedoso y el sujeto responde con mayor intensidad durante un período mayor.

En el cuadro XVI calculamos el porcentaje de caída del tiempo para la ERM (P) y el número de conductas por período (F) registrados a 15 cm con respecto a las obtenidas a 2 cm sin considerar los registros de los animales involucrados en experimentos sobre memoria. Este manejo solo sirve

CUADRO XVI. Explicación en el texto.

AREA	P	F
1.5 x 0.4	68%	51%
5.5 x 0.4	63%	62%

para hacer más evidentes las diferencias entre ambas alturas para los dos estímulos lo que demuestra que existe una facilitación hacia la ERM que se produce por la

generalización del estímulo entre una altura y otra.

En este trabajo no reportamos otros ejemplos de generalización pero deseamos puntualizar que: a) un cambio de esta magnitud en la altura (13 cm) promueve una interpretación diferente del señuelo (rastreada a dos centímetros y aérea a 15) y b) no obstante el cambio de significado, un estímulo se generaliza a sí mismo; es decir, el animal identifica las dimensiones (largo y ancho) del estímulo, e independientemente de considerarlo diferente, este reconocimiento promueve una reducción en la frecuencia y tiempo de respuesta del animal hacia el estímulo en la nueva altura.

Con el objetivo de corroborar ambas conclusiones, expusimos a cinco animales al experimento inverso; fueron estimulados inicialmente con el señuelo de 1.5 x 0.4 cm moviéndose a una altura de 15 cm, cuando se obtiene la ERM, la altura de estimulación se disminuye hasta 2 cm y se estimula hasta inducir una nueva ERM.

En el cuadro XVII reportamos la frecuencia de comportamientos emitidos por los animales en ambas condiciones.

Si las conclusiones destacadas anteriormente son verdaderas, entonces: a) se debe presentar una RRM ante la disminución de la altura; b) el tiempo necesario para obtener la ERM a dos centímetros debe ser menor que el registrado a 15 y c) la frecuencia de comportamientos emitidos en cinco minutos debe ser menor a 15 que a dos centímetros.

Los datos del cuadro XVII representados en la figura 15 apoyan la validez de estas proposiciones e indican que la

altura es uno de los parámetros que regulan el reconocimiento de estímulos visuales en los sapos y ejerce un efecto directo sobre su comportamiento.

CUADRO XVII. Frecuencias de comportamientos emitidos en cinco minutos durante la ERM ante un estímulo de 1.5 x 0.4 cm que se mueve inicialmente a 15 cm de altura y, posteriormente, se disminuye este parámetro hasta dos centímetros.

=====												
I N D I V I D U O												
8B		11B		12B		15B		13C				

TIEMPO (MIN)	A L T U R A (cm)											
	15	2	15	2	15	2	15	2	15	2	15	2

5	10	40	102	61	27	14	59	36	178	29		
10	27	2	76	47	40	30	60	51	157	152		
15	19	0	61	34	44	21	21	16	163	128		
20	50	3	56	0	32	4	0	0	158	131		
25	18	41	33	18	25	28	0	0	137	107		
30	27	31	25	39	21	2			117	105		
35	47	6	2	24	2	0			81	103		
40	8	0	0	12	0	0			100	88		
45	22	0	14	0	0				87	103		
50	4		20	0					44	112		
55	0		16						64	71		
60	0		18						51	113		
65			9						48	84		
70			0						23	125		
75			0						118	122		
80									105	101		
85									3	99		
90									102	4		
95									72	0		
100									46	0		
105									23			
110									55			
115									41			
120									36			
125									6			
130									0			
=====												

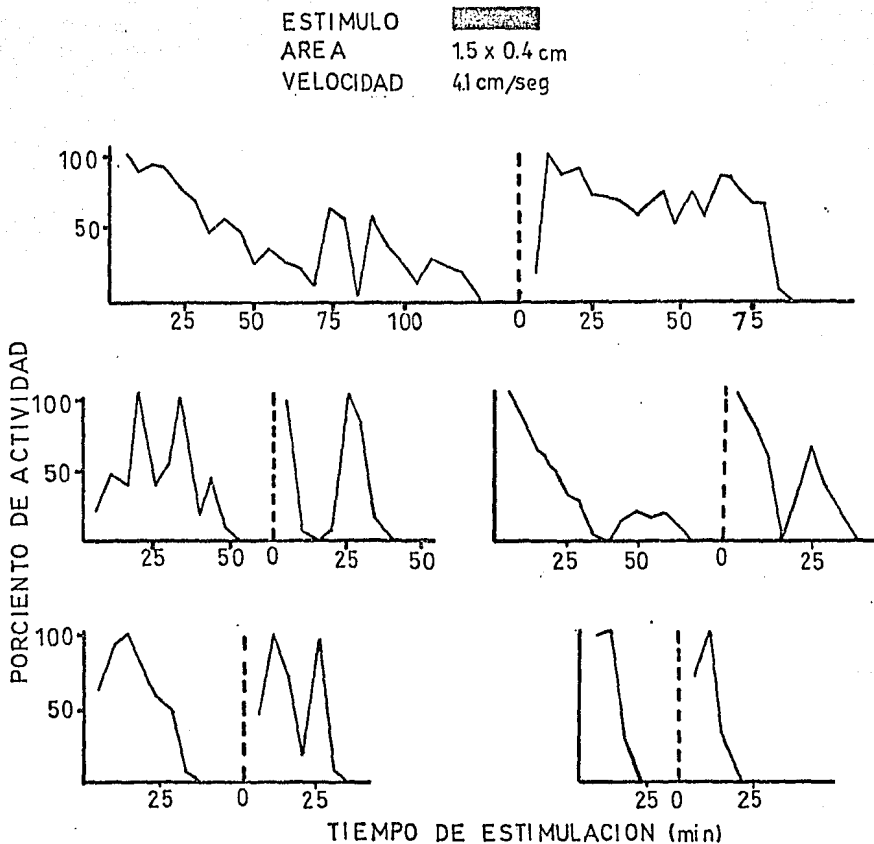


FIGURA 15. Muestra el perfil de actividad de cinco animales durante la ERM ante un estímulo de 1.5×0.4 cm a 15 cm de altura, la RRM cuando el estímulo se mueve a dos centímetros y la nueva ERM. Estos animales no habían sido estimulados antes de este experimento.

4.7. EFECTO DEL PERIODO DE INTERESTIMULACION SOBRE EL PROCESO DE EXTINCION DE LA RESPUESTA MOTORA.

Durante los experimentos para acceder a los objetivos que planteamos en la introducción de este trabajo, surgieron dos nuevos cuestionamientos: a) El proceso de extinción de respuestas motoras ante un estímulo visual, es dependiente del número de sesiones de estimulación y/o b) del tiempo transcurrido entre sesiones?

Ewert (1976) reporta a la habituación conductual como un proceso muy delicado (sensible a variaciones en las condiciones ambientales) y dependiente del tiempo. Algunos de sus resultados indican que períodos de descanso de duración variable entre 10 y 40 minutos, promueven una recuperación de la respuesta motora y que cuando un animal es estimulado hasta la habituación cada 24 horas, las respuestas por unidad de tiempo van disminuyendo en cada ocasión pero el animal responde hasta en 20 sesiones.

Nosotros consideramos que si bien la extinción de respuestas motoras es dependiente del tiempo de estimulación, los datos citados arriba minimizan la eficiencia del almacenamiento y recuperación de la información visual en el sistema nervioso central de estos animales. Por otra parte, nuestros propios datos indican que la estimulación repetitiva con un estímulo visual produce períodos prolongados de no respuesta en el animal cuando se le reexpone al estímulo que indujo la ERM.

El conjunto de experimentos que reportamos a continuación está dirigido a evaluar la siguiente hipótesis: El proceso de extinción de las respuestas motoras ante un estímulo visual es independiente del número de sesiones que se utilicen para inducirla y del tiempo transcurrido entre cada sesión.

Con este objetivo, realizamos tres tipos de experimentos:

A.- Con cuatro animales empleamos más de tres sesiones de estimulación antes de que se presentara la ERM. En todos los casos el período entre sesiones se varía aleatoriamente.

B.- En dos experimentos utilizamos dos sesiones de estimulación para permitir que el animal alcance la ERM.

C.- En dos más, se estimuló a los animales hasta que dejaron de responder en una sola sesión.

Como puede observarse en el cuadro XVIII, cuando se emplea más de una sesión de estimulación para inducir la ERM, el 90% de los períodos de estimulación subsecuentes presentan una ocurrencia por minuto menor que el período antecedente y solo uno de los períodos subsecuentes tuvieron una ocurrencia por minuto mayor que su antecedente. Este último resultado únicamente indica que los datos fueron capturados en coincidencia con una fase de recuperación de la respuesta motora que ya ha sido discutida y reafirman la ciclicidad en la frecuencia de respuesta de estos animales ante un señuelo tipo press.

CUADRO XVIII. Efecto del número de sesiones de estimulación y del período entre sesiones sobre el proceso de ERM. En A se emplearon tres o más sesiones de estimulación para inducir la ERM. En B se estimuló al sapo en dos sesiones y en C se estimuló a los animales hasta la ERM en una sola sesión.

ESTIMULO	SUJETO	SESION 1		SESION 2		SESION 3		TIEMPO TOTAL
		oc/min	iP/S&	oc/min	iP/S&	oc/min		
(A)								
1.5 x 0.4	2	14.4	1	11.6	11	5.3		68
	4	16.7	7	11.1	7	3.7		77
5.5 x 0.4	4	25.2	7	9.4	7	10.8		52
	13	18.3	5	8.1	3	7.4		47
(B)								
5.5 x 0.4	2	13.4	1	0.94				26
	1A	18.6	3	9.4				44
(C)								
1.5 x 0.4	1A	12.5						75
5.5 x 0.4	3	9.9						17

Dimensiones de los estímulos en centímetros.

Tiempo total para ERM en minutos.

oc/min= frecuencia promedio de conductas emitidas en un minuto.

iP/S&= período entre sesiones de estimulación en días.

Deseamos destacar los resultados del segundo período de estimulación para los animales 2 y 4 ante el estímulo de 1.5 x 0.4 cm. No obstante la diferencia de los períodos entre sesiones (un día para el sapo dos y siete para el cuatro), la ocurrencia por minuto registrada no presenta diferencias significativas entre ambos (0.5 oc/min).

En el tercer período de estimulación, la independencia del proceso de ERM con respecto al intervalo entre sesiones

es aún más evidente debido a que el sujeto dos fue estimulado 11 días después del segundo período y presentó 5.3 comportamientos por minuto mientras que al animal cuatro, se le estimuló solo siete días después del segundo período y la ocurrencia por minuto registrada es menor que la del sapo anterior (3.7 oc/min).

En la última columna del cuadro XVIII, reportamos en minutos el tiempo total de estimulación para cada animal. Como puede observarse, los animales dos y cuatro, se estimularon en más de tres sesiones para extinguir su respuesta con el señuelo de 1.5×0.4 cm y ocuparon 68 y 77 minutos de estimulación respectivamente mientras que el sapo 1A -que dejó de responder en una sola sesión- tardó 75 minutos en el mismo proceso.

En el caso del sapo 3, la ERM tuvo lugar exactamente en las tres sesiones que se reportan y el período total es de 108 min. para el mismo estímulo. Resultados totalmente similares se presentan para el estímulo de 5.5×0.4 cm.

A pesar del reducido número de experimentos que reportamos en este trabajo, nuestros resultados indican que el proceso de extinción de la respuesta motora ante un estímulo es independiente del tiempo total que se emplee para producirlo y del tiempo que transcurra entre una sesión de estimulación y otra para períodos menores de 11 días.

4.8. MEMORIA A LARGO PLAZO Y CAPACIDAD DE CATEGORIZACION DE ESTIMULOS VISUALES BIDIMENSIONALES EN LOS ANFIBIOS.

Hemos mostrado que el proceso de aprendizaje en los anfibios es producto de un sólido procesamiento de información en su sistema nervioso central. La pregunta que surge en este momento es: Por cuanto tiempo un animal recuerda que un señuelo no es una presa verdadera?

La herramienta de que disponemos para saber si un sapo reconoce como igual a un estímulo y medir su período de memoria es la reexposición, en intervalos variables, a un estímulo que ya había producido la extinción de la respuesta motora.

Nuestro objetivo es probar que estos animales cuentan con un eficiente sistema de almacenamiento y recuperación de información que proviene del exterior y su eficiencia se demostrará en función de la magnitud del período durante el cual el individuo permanece sin responder ante un estímulo conocido.

Los resultados reportados en el cuadro XIX demuestran que para el estímulo de 1.5 x 0.4 cm el período de identificación como "conocido" es, en general, superior a los 60 días posteriores a la primera sesión de estimulación. La recuperación de la respuesta en el tiempo es, en promedio, de 127.5 días tras los cuales, nuestros animales emitieron 7.65 respuestas por minuto durante 63.6 minutos. Estos datos representan el promedio de todos los experimentos con el estímulo de 1.5 x 0.4 cm de área.

CUADRO XIX. Períodos durante los cuales los individuos reconocen a un estímulo como no press despues de haber sido estimulados hasta la ERM. El tiempo que el animal recuerda al estímulo es dependiente del grado de stracción del señuelo. (El período entre ERM-Reestimulación se anota en días)

ESTIMULO	PERIODO ENTRE ERM - REESTIMULACION	RESULTADO	FREC. POR MIN.	TIEMPO TOTAL (min)
1.5 x 0.4	11	No resp.		
	13	No resp.		
	20	No resp.		
	45	No resp.		
	49	Respuesta	22	28
	56	No resp.		
	58	No resp.		
	64	Respuesta	1	10
	95	No resp.		
	95	Respuesta	1.8	45
	133	Respuesta	7	115
	141	Respuesta	4	30
	169	Respuesta	5	106
1.2 x 0.5	172	Respuesta	12	75
	197	Respuesta	8.4	100
	92	Respuesta	1	10
	96	Respuesta	5	10
5.5 x 0.4	171	Respuesta	10	45
	173	Respuesta	1	10
	11	No resp.		
	11	No resp.		
	20	No resp.		
30	No resp.			
35	No resp.			
69	Respuesta	8	50	
84	No resp.			
84	Respuesta	2	10	
183	Respuesta	9	140	
232	Respuesta	3	30	
382	Respuesta	13	45	

La eficiencia del sistema de almacenamiento y recuperación de información visual en estos animales se puede evaluar a partir de la comparación entre los valores promedio anotados arriba y los promedios calculados para 10 animales

durante el primer período de estimulación hasta la ERM en los que se obtuvo una frecuencia promedio de 20 conductas por minuto y un tiempo promedio de respuesta de 92.4 minutos. A partir de una extrapolación sobre la curva ajustada a ojo en la figura 16 (A) se observa que nuestros animales requieren de más de 210 días para presentar la frecuencia promedio (línea punteada en la gráfica) por minuto mientras que el tiempo promedio de respuesta se alcanza hacia los 170 días (fig. 17 (A)).

Consideramos importante destacar la variabilidad inter-individual que se presenta en los períodos de memoria. Así, nuestros datos muestran que uno de los animales respondió ante el estímulo de 1.5×0.4 cm después de un período de 49 días mientras que otro animal, estimulado a los 95 días después de la primera ERM, no emitió ningún comportamiento.

Desafortunadamente, para el estímulo de 1.2×0.5 cm no contamos con registros en períodos lo suficientemente cortos como para que no se presenten respuestas motoras. Sin embargo, nuestros datos indican que el período de memoria se ubica hacia los 90 días tras los cuales, uno de nuestros animales emitió un comportamiento en promedio durante 10 minutos. En la figura 16 (B) se observa que extrapolando sobre la curva ajustada a ojo, los sapos requieren de 250 días sin estimulación para alcanzar los valores de frecuencia promedio durante el primer proceso de ERM mientras que el tiempo promedio de respuesta se alcanza hacia los 220 días (fig. 17 (B)).

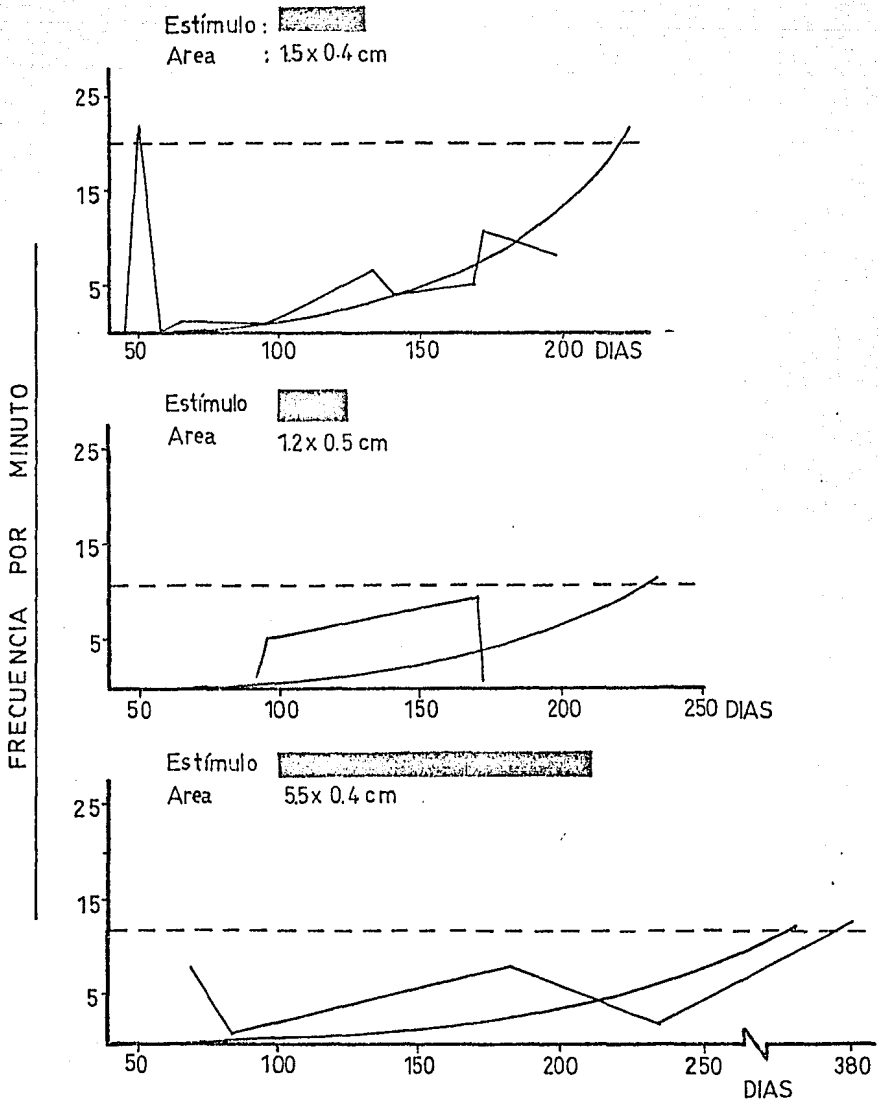


FIGURA 16. Muestra la frecuencia por minuto de los comportamientos emitidos hacia tres estímulos en diferentes intervalos posteriores al primer proceso de ERM. La línea continua representa el polígono de frecuencia con respecto al tiempo. La línea gruesa es un ajuste a ojo sobre los valores experimentales y la línea punteada representa el valor promedio de comportamientos emitidos en un minuto durante la primera estimulación hasta la ERM. La altura de estimulación es de dos cm, velocidad = 4.1 cm/seg. y contraste = 0.95.

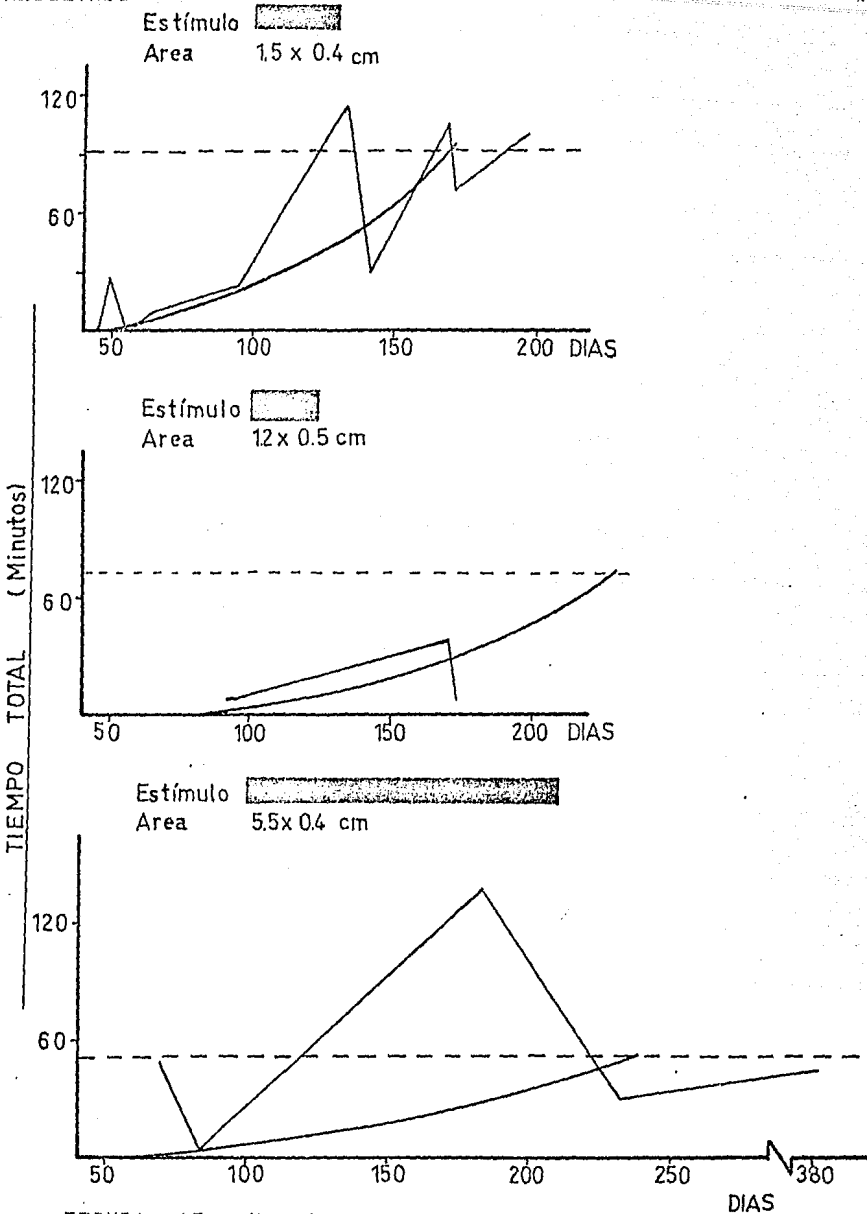


FIGURA 17. Muestra el tiempo de respuesta de los sapos ante tres estímulos conocidos y en diferentes intervalos de estimulación posteriores al primer proceso de ERM. La línea continua representa el polígono de frecuencia con respecto al tiempo. La línea gruesa es un ajuste a ojo y la línea punteada representa el valor promedio del tiempo de respuesta de estos animales durante la primera estimulación hasta la ERM.

En el caso del estímulo de 5.5 x 0.4 cm, los datos del cuadro XIX muestran que, en promedio, nuestros animales emiten siete conductas por minuto durante 55 minutos después de un período de 190 días posteriores a la primer ERM. Una extrapolación sobre la curva ajustada a ojo en la gráfica 16 (C), muestra que son necesarios más de 300 días después de la primera ERM para que estos animales recuperen la frecuencia de respuesta original (11.7 oc/min).

En relación al tiempo de respuesta, el valor promedio (53 min) puede alcanzarse dentro de los 200 días de intervalo interestimulaciones.

Así, podemos decir que: A) Los anfibios cuentan con un eficiente sistema de memoria a largo plazo que les permite identificar estímulos visuales por períodos prolongados. B) El período de recuperación de la respuesta ante un estímulo es dependiente del grado de atracción que ejerce sobre los individuos. C) Los estímulos más gruesos son menos atractivos para un mismo largo mientras que D) los más largos son menos atractivos para un mismo grueso.

Sin embargo, estos resultados sólo nos hablan de la capacidad de los sapos para recordar una configuración específica es decir, de la recuperación de las características físicas del estímulo y el reconocimiento de éstas como iguales a las que ya había identificado como no presa, pero no nos proveen información acerca de si estos animales son capaces de categorizar estímulos visuales.

La capacidad para categorizar estímulos visuales ha sido profusamente estudiada en monos rhesus (Sands et al, 1982), chimpancés (Hayes & Hayes, 1953) y otros primates no humanos (Poole & Lander, 1971; Mallot & Siddall, 1972). Experimentos sencillos sobre el reconocimiento de imágenes icónicas como iguales o diferentes, han demostrado que los primates categorizan estímulos visuales, no sólo a partir de sus características físicas, sino incluso en función del concepto que la imagen representa.

En este momento, las preguntas que nos interesan discutir son: a) los anfibios cuentan con la capacidad de categorizar estímulos visuales? y b) cuál es la o las dimensiones que conforman una categoría?

Para poder averiguar si existe alguna capacidad de categorización del estímulo, es necesario demostrar que el animal no responde a un estímulo novedoso (al que nunca había sido expuesto) cuando comparte características con otro que ya había inducido una ERM.

Tanto los datos reportados por Ewert (1976, 1980 y 1983) como los mostrados en el cuadro III, demuestran que los animales no responden a estímulos que se mueven en sentido perpendicular a su eje mayor mientras que consideran como presas a estímulos que se mueven paralelamente a este eje.

Desde este nivel, se comprueba que los sapos realizan un cierto nivel de categorización de los estímulos visuales en función del sentido de movimiento, así, los estímulos que se mueven en relación a su eje mayor se categorizan como

presas y los que presentan un movimiento perpendicular al mismo eje se categorizan como no presas.

Los resultados de nuestros experimentos sobre categorización demuestran que siete animales identificaron como iguales a dos estímulos de características físicas (largo y ancho) diferentes. Se estimuló a cuatro animales inicialmente con el señuelo de 1.8×0.6 cm hasta la ERM, cuando se les expuso -por primera vez- al estímulo de 1.2×0.5 cm, no respondieron.

El experimento inverso se realizó con tres animales; estos fueron inicialmente estimulados hasta la ERM con el estímulo de 1.2×0.5 cm y permanecieron transparentes al estímulo de 1.8×0.6 cm.

Estos resultados nos permiten proponer la siguiente hipótesis de trabajo: Los sapos categorizan los estímulos visuales en función de la proporción entre el largo y el ancho. En este momento de nuestra investigación desconocemos los parámetros que regulan la categorización pero contamos con las herramientas suficientes para realizar estudios sistemáticos al respecto y poder averiguar, en base a análisis de agrupamiento sobre matrices bidimensionales, que estímulos pertenecen a una categoría y cuales son las dimensiones definitorias de cada categoría. En la literatura, la categorización de estímulos visuales está referida como "generalización".

5. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES .

Uno de los objetivos generales de nuestra investigación es mostrar como la interacción directa entre los estudios teóricos y los experimentales (ciclo teoría-experimento), que se desarrollan sobre la coordinación visuomotora en los anfibios, puede acelerar la obtención de conocimientos sobre los mecanismos neuronales que se involucran en dicho proceso.

En general, la teoría utiliza para sus postulaciones un conjunto de datos que aporta la investigación experimental y, con un enfoque integrativo, propone modelos (conceptuales algunos y formales otros) que engloban evidencias anatómicas, fisiológicas y conductuales para explicar la regulación neural de diversas estrategias conductuales. Un ejemplo concreto lo constituyen los comportamientos de depredación y la extinción de respuestas motoras ante un señuelo que simula una presa y que se expone al animal en forma continua durante un cierto período.

En sus trabajos teóricos Lara y colaboradores (Lara et al, 1982; Arbib y Lara, 1982; Lara, 1983; Lara y Arbib, 1985) postulan que el reconocimiento de un estímulo tipo presa ocurre a través de la interacción retina-tectum-pre-tectum (ver sección 2.4) y proponen que las células piramidales (equivalentes a las T5-2 de Ewert, 1976) del tectum

participan en forma preponderante sobre la emisión de comportamientos de depredación.

En estos modelos se incluyen las aportaciones experimentales que sobre la electrofisiología de las células tectales T5(2) hacen Roth y Jordan (1982), Gruesser y Gruesser-Cornehls (1976) y Gruesser-Cornehls (1984) y reproducen los procesos de 1) habituación neuronal ante la presentación repetitiva del estímulo; 2) deshabituación por descanso; 3) dependencia de la habituación sobre los intervalos interestimulaciones; 4) habituación a largo plazo después de varias series de habituación; 5) habituación a un estímulo específico; 6) deshabituación jerárquica y 7) generalización y facilitación de la habituación. Sin embargo, no se formulan hipótesis que correlacionen los cambios en la frecuencia de disparo de estas neuronas con el comportamiento global del animal ante variaciones en la velocidad del estímulo y en el contraste entre figura y fondo.

La necesidad de esta información conductual para complementar nuestros modelos teóricos, hace que los objetivos específicos de este trabajo (sección 1.1), estén dirigidos hacia la valoración conductual del efecto que las variaciones en las características del estímulo (tamaño, velocidad, contraste y altura de estimulación) pudieran tener sobre su reconocimiento.

Para involucrar al paradigma de la ERM con procesos de reconocimiento es necesario considerar que, en este trabajo, el término "reconocimiento" no implica procesos de discrimi-

nación entre tipos de estímulos (p.e. el reconocimiento de un estímulo tipo presa con respecto a otro no presa) sino procesos de identificación de las características de un señuelo que el animal aprende, a través de la emisión infructuosa de conductas de depredación, que no es una presa verdadera.

Otro de nuestros objetivos está dirigido a averiguar, a través del cálculo de la probabilidad condicionada entre conductas, si existen dos o más comportamientos que se expresen siempre en la misma secuencia.

En nuestro dispositivo experimental estimulamos en forma continua a un animal con un señuelo tipo presa, el sujeto intenta capturarlo durante un cierto periodo hasta que finalmente se presenta una ERM.

En esta investigación, consideramos que se establece la ERM cuando el sujeto se torna transparente al estímulo (no obstante que lo percibe, no hay una respuesta aparente) y formulamos tres hipótesis alternativas para explicar por que un depredador deja de responder ante una presa potencial.

La primera de ellas implica una correlación entre conducta y fisiología; un animal deja de responder ante una presa cuando su necesidad de alimento ha sido satisfecha. En nuestro laboratorio hemos observado a un animal consumir 26 larvas de Tenebrio sp. con un tamaño promedio de 3 x 0.3 cm en 15 minutos. La larva 27 fue rehusada. El animal cayó en un estado de sopor y no respondió al estímulo visual. Sin embargo, dos días después, el mismo animal ingirió 18 larvas

en cinco minutos (la larva 19 no fue ofrecida) lo que demuestra la corta inhibición temporal que la sociedad ejerce sobre el comportamiento, y prueba que esta hipótesis es inadecuada para explicar los largos períodos (ver memoria) durante los cuales un animal deja de responder ante una presa potencial.

Una segunda hipótesis implica restricciones en la capacidad física del individuo para mantener una respuesta continuada; el animal no responde porque se ha cansado de perseguir a una presa (potencial) que nunca ingiere. La recuperación de la respuesta, ante cambios en el tamaño o altura del estímulo en una misma sesión de estimulación, demuestra que el animal no presenta restricciones en su capacidad de respuesta que puedan involucrarse en el establecimiento de la ERM. El mismo hecho nos permite excluir a un reforzamiento negativo (dolor por traumatismos durante la estimulación) y al posible aprendizaje de las condiciones experimentales (la existencia de una barrera física que impide el acceso a la presa) como factores causales de la ERM y, por lo tanto, desechar estas hipótesis.

La tercera hipótesis involucra a los procesos de aprendizaje y memoria en el sistema nervioso central de estos animales; Ante la reiterada e infructuosa emisión de comportamientos tendientes a capturar a un estímulo visual que semeja una presa, el animal aprende que no es verdadera y su respuesta se extingue por períodos cuya amplitud depende del grado de atracción que el señuelo ejerce sobre el animal.

La comprobación de esta hipótesis constituye el objetivo principal de nuestro trabajo. A lo largo del mismo hemos discutido la confrontación entre nuestros resultados y los datos reportados por otros investigadores por lo que a continuación formulamos, en forma sucinta, nuestras conclusiones acerca de la secuencia de eventos durante la captura de presas y el efecto del tamaño del estímulo, su velocidad, contraste entre figura y fondo y la altura de estimulación sobre el reconocimiento del estímulo:

-- El conjunto de pautas conductuales que un animal utiliza durante la captura de presas no constituye una secuencia rígida del comportamiento si no una libre emisión de conductas cuya probabilidad de ocurrencia se modifica en función de la relación espacio-temporal entre el depredador y la presa.

-- El tamaño del estímulo es uno de los parámetros que lo definen y, por tanto, regulan su reconocimiento.

-- La configuración geométrica de un estímulo que induce una ERM, no altera la frecuencia ni el tiempo de respuesta del animal ante un estímulo de la misma configuración pero con un área diferente. Es decir, no existe generalización entre estímulos de forma semejante cuando se utiliza a la ERM para valorarla.

-- Variaciones en la altura promueven un cambio radical en la interpretación del mismo estímulo entre rastrero y aéreo.

-- La secuencia de conductas que los sapos utilizan para capturar una presa rastrera es diferente a la empleada durante la captura de una presa aérea.

-- Después de una ERM inicial y ante un cambio en la altura de estimulación, se produce una RRM pero se reduce la frecuencia de comportamientos por unidad de tiempo y la magnitud del período de respuesta del animal en forma independiente del sentido del cambio.

-- La velocidad del estímulo y el contraste entre figura y fondo son variables que pueden alterarse en el señuelo sin que se afecte su reconocimiento.

Estas conclusiones indican que el cambio en el patrón de disparo de un tipo específico de neuronas en el tectum óptico de los anfibios sería necesario pero no suficiente para explicar procesos complejos como la ERM ante un estímulo visual.

Así, hacemos énfasis en que la evidencia experimental que presentamos en este trabajo, no ha sido aplicada sobre las predicciones y postulados incluidos en las proposiciones teóricas de Lara y col. sobre los posibles mecanismos neurales implicados en el reconocimiento de estímulos visuales y la habituación, pero genera un conjunto de datos que sirven para refinar el modelo de manera que las proposiciones sobre el papel que juegan las células implicadas en la coordinación visuomotora de los anfibios se modifique en forma acorde con la nueva evidencia. Así mismo, el modelo debe contemplar la importancia de las diferentes áreas del SNC

que participan en este procesamiento de información para que el circuito final no cambie su frecuencia de disparo ante variaciones en la velocidad del estímulo o del contraste entre figura y fondo y reproduzca el cambio en la interpretación del señuelo ante una variación en la altura de estimulación. Este es uno de nuestros objetivos a futuro en la continuidad del ciclo teoría-experimento y la implementación del nuevo modelo nos permitirá formular nuevas hipótesis sobre las características electrofisiológicas de la respuesta de las neuronas -ahora implicadas en la explicación del proceso- que puedan ser evaluadas experimentalmente.

Lara (1983), en la parte conceptual del modelo que explica la ERM (referida como habituación por este autor), utiliza la hipótesis de Sokolov (1975) para proponer una columna de habituación (fig. 18) en la que el estímulo impresiona a la retina (U), ésta excita simultáneamente a un generador de modelos (MO), a un comparador (CO), a la unidad de habituación (H) y al efector de la columna (OUT).

El generador de modelos establece una sinapsis excitatoria con el CO que evalúa las semejanzas entre las características del estímulo que viene de la retina y el modelo que viene de MO. Si el modelo y el estímulo no son iguales (el resultado de la comparación es NIL), se activa la sinapsis excitatoria con OUT y se produce una respuesta motora. Pero si los objetos en comparación son iguales (el resultado es TRUE, se establece una sinapsis excitatoria con H que inhibe a OUT y, de esta manera, la respuesta motora es inhibida.

Ante una presa verdadera, la estimulación visual desaparece cuando es ingerida. En esta circunstancia, el circuito regresa a las condiciones iniciales antes de que el número de exposiciones al estímulo sea suficiente para que M0 genere un modelo y de esta manera la respuesta motora no se extinga.

COLUMNA DE HABITUACION

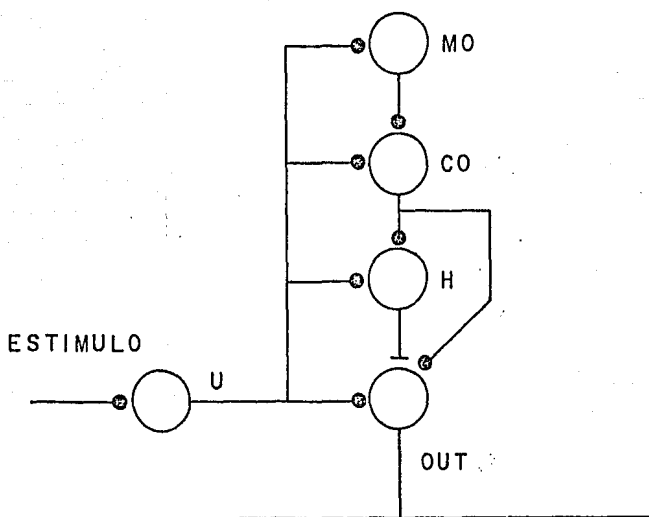


FIGURA 18. Circuito básico de habituación. El estímulo (U) activa a la neurona de salida (OUT) y a la columna de habituación que se compone de un generador de modelos (MO) que produce un modelo del estímulo (perfectible en cada exposición). El comparador (CO) confronta a U con la salida de MO; si son iguales se excita la unidad de habituación (H) que inhibe a OUT mientras que, si son diferentes, CO excita a OUT y se presenta la respuesta motora. (Reproducida de Lara, 1983)

Así, el modelo funciona como un circuito de memoria a corto plazo que reproduce adecuadamente la ERM ante la presentación repetitiva de un estímulo específico. Nuestros resultados experimentales nos plantean la necesidad de complementar esta proposición teórica para que el circuito final incluya un mecanismo que explique los largos períodos durante los cuales el animal no responde ante una reestimulación con el señuelo que indujo la ERM (memoria a largo plazo).

Para poder explicar la memoria a largo plazo es necesario considerar que el animal cuenta con una representación interna de las características que presentan las presas verdaderas. Esta representación constituye el patrón de presa de los anfibios y forma parte del acervo cognocitivo del depredador junto con otras condiciones necesarias para su adecuación (V.gr. sitios de descanso, características de sus propios depredadores, etc.).

Así, proponemos que CO realiza un doble MATCH, uno de ellos con el modelo del estímulo que genera MO y otro con las características que contiene el patrón de presa (PP).

NOTA: Las razones por las que utilizamos en este trabajo las partículas TRUE y NIL así como la función MATCH, es que no existe una equidad semántica unívoca para el español. Problemente, un intento de equivalencia para este caso concreto sean True = idéntico, Nil = diferente y Match = comparación pero estos significados no son únicos por lo que prefiero utilizar la función y los átomos con el nombre que recibieron en Inteligencia Artificial que es la disciplina que les dió origen. Utilizamos el término "patrón" como un equivalente de la palabra "pattern" y denota a un conjunto de modelos, en este caso, de presas.

Cuando el estímulo visual contiene las características requeridas en PP, el resultado del MATCH es TRUE y sólo si es TRUE se presentan las respuestas motoras que posibilitan al animal para ingerir a la presa, lo que indica que el reconocimiento tiene lugar antes de la emisión de una conducta de captura de presa. Cuando el resultado del MATCH entre U y PP es NIL, entonces la columna de habituación continua operando hasta que se produce la ERM.

A lo largo de este trabajo hemos reiterado que la ERM es un proceso mediante el cual el animal aprende que un estímulo visual específico no es una presa real.

A continuación discutimos una serie de datos y proposiciones teóricas acerca de las características del PP y de un posible mecanismo para que este aprendizaje perdure en la memoria del animal.

Los análisis del contenido estomacal de estos anfibios han demostrado que se alimentan de oligoquetos, gasterópodos, coleópteros, dípteros, miriápodos, lepidópteros, himenópteros y, prácticamente, de todos los invertebrados terrestres. Estos hábitos alimenticios los catalogan como cazadores generalistas y demuestran que reconocen como presas a una amplia combinación de caracteres anatómicos lo que nos permite proponer que el patrón de presa de estos depredadores es tan amplio que reconocen como presas a estímulos estrictamente visuales en base a su configuración geométrica bidimensional.

En el acervo cognitivo del sujeto el patrón de presa está constituido por el conjunto de características que tipifican a sus presas verdaderas (alas, patas, etc.). En el patrón, la combinación de los elementos que constituyen a una presa da lugar a dos áreas de diferente densidad (Fig. 19.A).

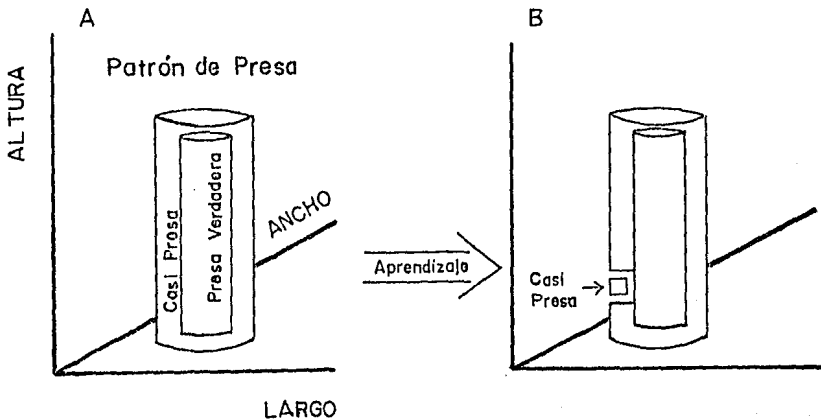
A medida que el estímulo visual incrementa sus grados de libertad ($gl = \text{Número de elementos que conforman un estímulo menos uno}$), su posición en el patrón es más central. Mientras que en la periferia el patrón es muy laxo y contiene elementos hasta de un grado de libertad. Constituyendo el área de estímulos "casi presa".

En nuestra proposición, la línea limítrofe del PP es el movimiento; todos los estímulos con características de presa y que se muevan, pertenecen al patrón y son reconocidos como presas. En cambio, los estímulos visuales que no se mueven quedan excluidos del patrón de presa no obstante que contengan todos los elementos que tipifican a una presa verdadera.

La memoria a largo plazo la explicamos como un proceso paralelo a la ERM a través del cual, la emisión infructuosa de comportamientos de depredación culmina en la exclusión de las características específicas del estímulo visual de la configuración original del patrón (Fig. 19.B). La integración formal de esta proposición al circuito de habituación de Lara es uno de nuestros objetivos inmediatos posteriores a este trabajo por lo que, a continuación, nos ocupamos de describir las características generales del patrón teórico de presa que proponemos así como su importancia para explicar el efecto del tamaño del estímulo sobre el tiempo de

estimulación necesario para inducir una ERM y los períodos de memoria para cada estímulo específico.

FIGURA 19. Modelo teórico del proceso de aprendizaje por ERM ante un estímulo visual. El diagrama (A) representa al patrón de presa para los sapos. Las características que definen a las presas verdaderas se ubican hacia la parte central del patrón mientras que los señuelos extrictamente geométricos permanecen localizados en la periferia. La distancia entre la posición del estímulo y el centro del patrón es inversamente proporcional al grado de atracción que ejerce sobre el animal y al tiempo de estimulación necesario para que se promueva una ERM. Durante el proceso de ERM (B) el animal aprende que ese estímulo es una casi presa y extrae sus características físicas del patrón correspondiente.



El patrón de presa en el cerebro del animal es multidimensional pero por restricciones en su representación sobre un plano, utilizamos en la figura 19 sólo los tres ejes que, en nuestros resultados, muestran una ingerencia directa en el reconocimiento de las presas potenciales.

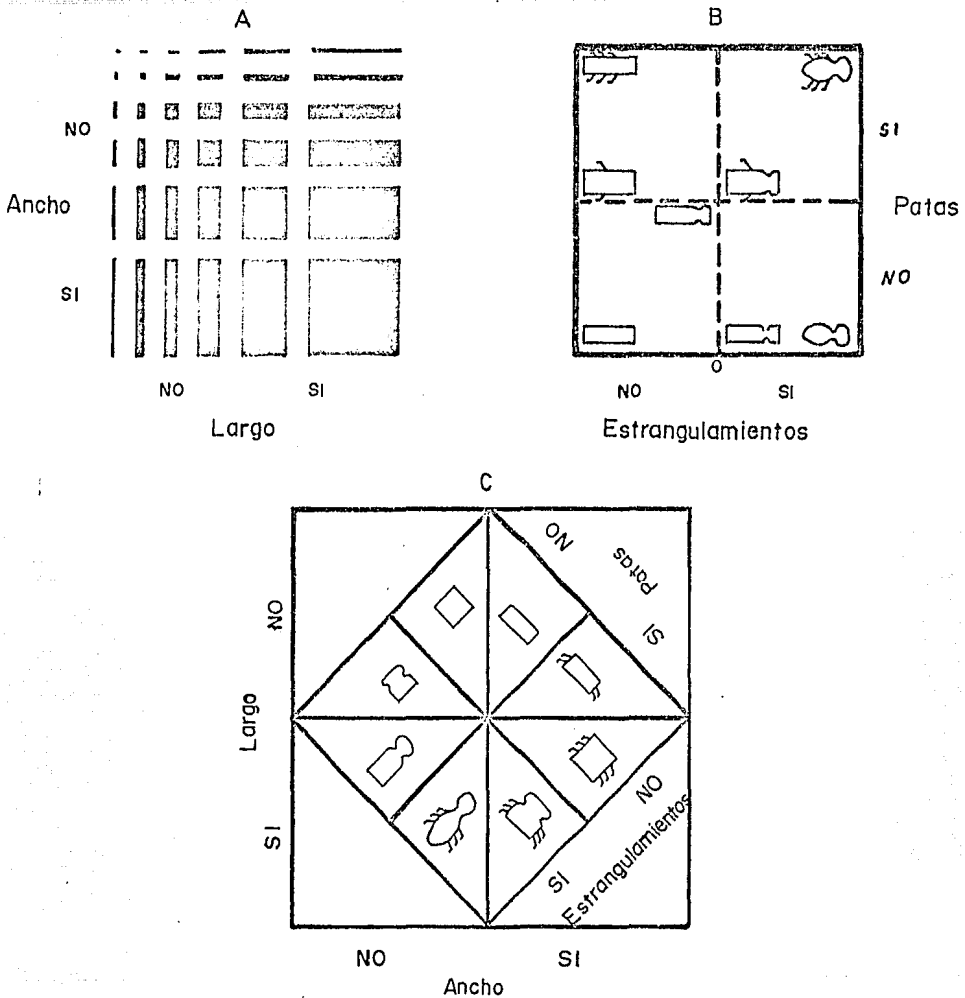


FIGURA 20. Matrices bidimensionales que ejemplifican las variaciones cuantitativas en las características de los modelos. En A un estímulo incrementa paulatinamente lo largo o lo ancho. En B se muestra un incremento en el número de patas o de estrangulamientos hacia los extremos de la matriz. En C se sobreponen las matrices de largo-ancho y estrangulamientos-patas. Por restricciones en la representación se asignan los valores cualitativos de SI-NO para cada dimensión. Las combinatorias resultantes son un buen acercamiento a los diferentes estímulos que los sapos reconocen como presas pero no podemos representar combinaciones como llargo, no ancho, no estrangulaciones, no patas. Por convención, la propiedad de largo se representa en la horizontal y el ancho en la vertical.

Los estímulos visuales que impresionan a los anfibios en forma espontánea (estímulos ambientales) presentan variaciones cuantitativas en cada una de las dimensiones que los conforman. En la figura 20 A, mostramos que en la dimensión de largo, un estímulo puede adquirir valores de incremento o decremento continuos y nuestros resultados indican que los sapos distinguen diferencias hasta de dos milímetros en esta dimensión lo que demuestra la importancia de las variaciones cuantitativas sobre el reconocimiento de los estímulos visuales. Esto mismo ocurre con el ancho, las estrangulaciones en el cuerpo y el número de patas (fig. 20 B). Sin embargo, para poder representar las posibles combinaciones de estas características sobre una matriz plana, asignamos los valores cualitativos SI, NO a cada dimensión que conforma a un invertebrado que usualmente es depredado por estos animales (largo, ancho, estrangulaciones, anillamientos corporales, patas y alas). Aún en estas circunstancias, sobre el plano sólo podemos representar hasta cuatro características (fig. 20 C) mientras que nosotros consideramos seis elementos como alternativas de configuración para una presa.

En la figura 21 mostramos el resultado de la combinatoria entre los valores SI, NO para las seis dimensiones. Como se observa, se genera un patrón teórico de presa en el que los modelos con mayor número de gl se ubican en el centro (área de mayor densidad) y en la periferia los estímulos más simples. Estas configuraciones muestran que el conocimiento obtenido de la investigación en este campo

durante los últimos 20 años queda circunscrito al efecto de las variables y parámetros que regulan el reconocimiento de las configuraciones más externas del patrón.

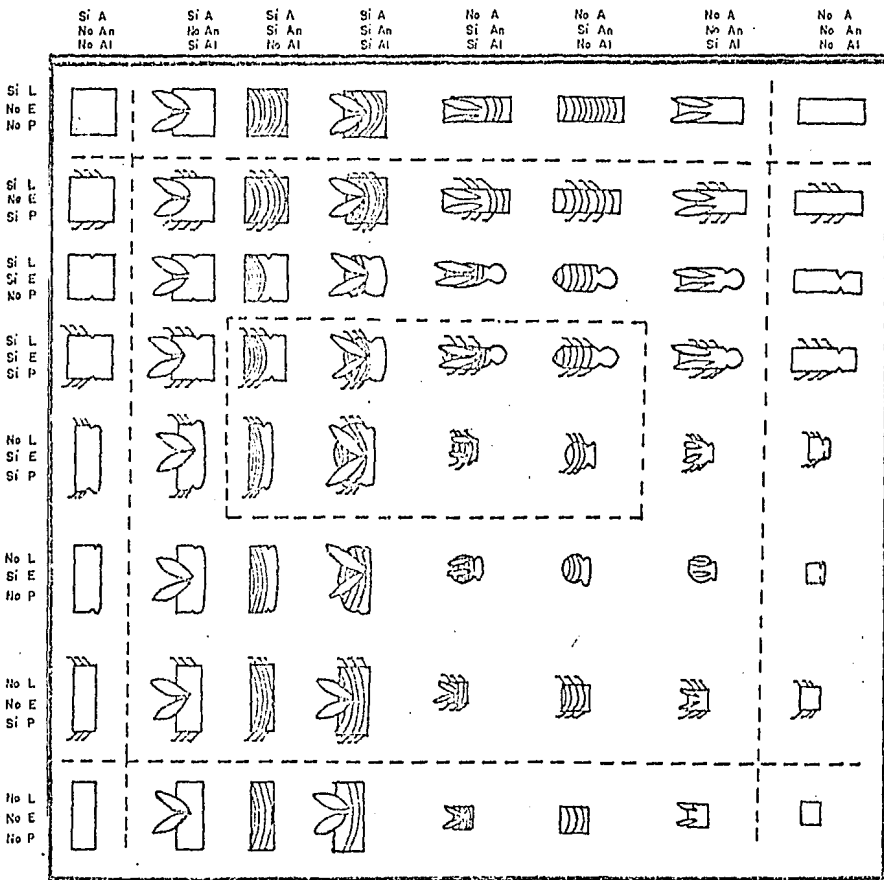


FIGURA 21. Patrón teórico de presa construido a partir de la combinación entre los valores SI-NO de las dimensiones L=largo; A=ancho; E=estrangulamientos; AN=anillamientos; Papatás y AL=alas. Los estímulos visuales con mayor número de grados de libertad -y por lo tanto más parecidos a una presa real- se encuentran en el centro originando una zona de mayor densidad de donde es más difícil extraer al estímulo y que sea considerado como casi presa y en caso de lograrlo, el período de memoria es menor. Hacia la periferia la densidad del área es menor hasta que, en los vértices, se encuentran a los estímulos más simples.

Nuestros resultados experimentales muestran que altura de estimulación es uno de los parámetros que regulan el reconocimiento del estímulo y que, en la forma que explicamos a continuación, sobre este eje un estímulo se generaliza a sí mismo. (fig. 22).

De nuestras conclusiones previas sabemos que el largo, ancho y altura son tres de los parámetros que definen al patrón. Cuando la primera ERM se establece con el estímulo a una altura determinada, se produce un área de generalización total en la que el estímulo es reconocido como igual y un área en la que, a pesar del cambio en la interpretación del estímulo, este se autogeneraliza y el número de respuestas por unidad de tiempo así como el tiempo total de respuesta son menores con respecto a cuando el animal es estimulado por primera vez a esta altura (fig. 22).

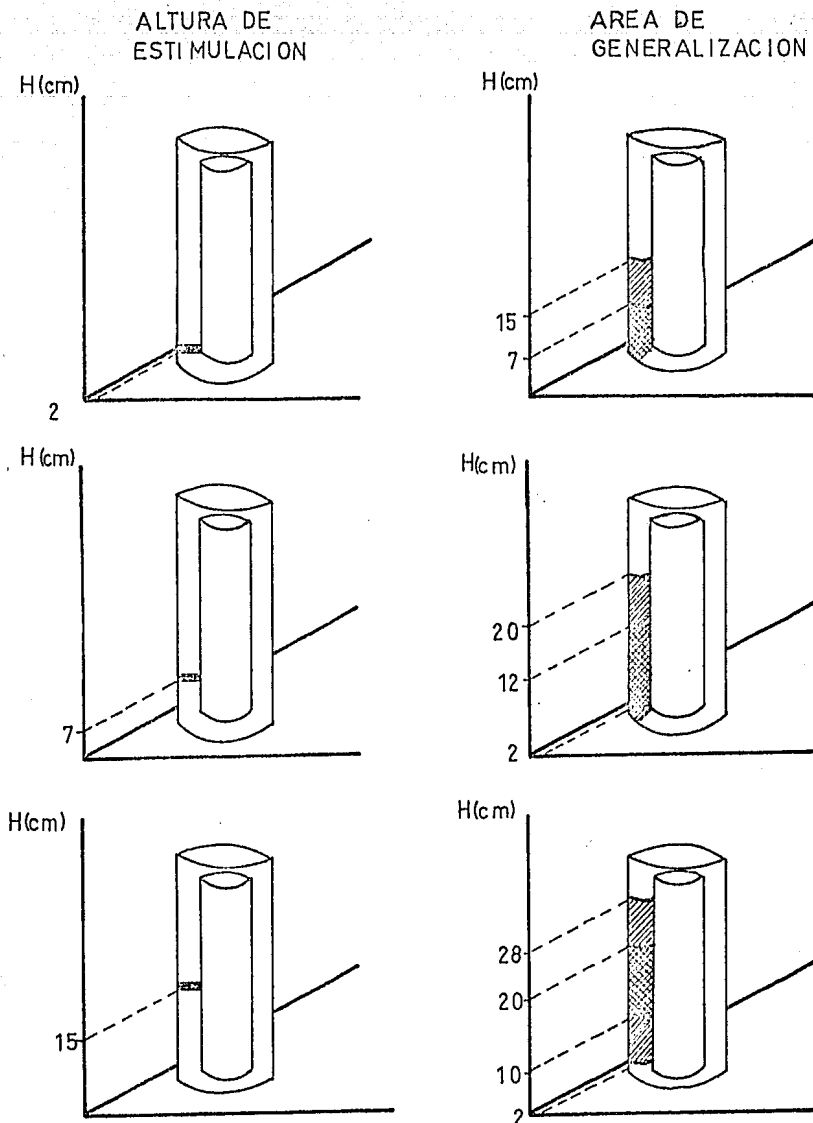


FIGURA 22. Areas de autogeneralización del estímulo en la altura. Dependiendo del punto de estimulación inicial, se establecen dos áreas de generalización; una donde el reconocimiento del estímulo es total y que se extiende aproximadamente a 5 cm de cada lado del sitio de estimulación (doble trama) y una en la que el cambio de altura del estímulo induce un cambio en su interpretación (aéreo o terrestre) pero en la que el número de comportamientos y el tiempo de respuesta es menor. Se extiende hasta trece centímetros del punto de estimulación.

6. FUTURAS ETAPAS DE DESARROLLO DENTRO DEL CICLO TEORIA-EXPERIMENTO.

A partir de nuestros resultados y conclusiones, nos planteamos los siguientes objetivos que inciden sobre la parte teórica de nuestro trabajo: 1) Aplicar la nueva evidencia experimental sobre el modelo de reconocimiento de estímulos visuales formulado por Lara y Arbib (1985) de manera que el circuito final no cambie su frecuencia de disparo ante variaciones en la velocidad o del contraste entre figura y fondo y que identifique como diferente a un estímulo cuando se cambia la altura de estimulación. 2) Complementar el modelo de la columna de habituación descrita por Lara (1983) y Lara y Arbib (1985) para que explique la memoria a largo plazo cuando el animal ha aprendido que un señuelo no es una presa verdadera a través de la ERM.

Por otra parte, la evidencia experimental y las proposiciones teóricas que hacemos en este trabajo, nos permiten formular las siguientes relaciones:

-- El período de estimulación necesario para inducir la ERM es inversamente proporcional a la distancia entre el estímulo y el centro del patrón.

La notación formal de esta proposición puede escribirse de la siguiente manera:
$$Pe = \frac{1}{d_{i-o}} * A \quad (a)$$

Donde: Pe = Período de estimulación y d_{i-o} es la distancia entre la posición del estímulo (i) y el centro del patrón (o); A es un índice cuantitativo de atracción del señuelo sobre el animal.

A su vez, d_{i-0} puede evaluarse como una función inversa del número de elementos que contenga el estímulo menos uno (g_l). De manera que: a mayor g_l , menor distancia con respecto al centro y a menor g_l , la distancia con respecto al centro se incrementa:

$$d_{i-0} = 1/g_l * T \quad (b)$$

Donde: T es un índice cuantitativo del tamaño del estímulo.

Sustituyendo (b) en (a) se obtiene:

$$P_e = \frac{g_l}{T} * A$$

Lo que nos indica que el período de estimulación necesario para inducir una ERM es directamente proporcional a los grados de libertad del estímulo ponderado por su tamaño y un factor de atractividad.

Completar este modelo matemático para que nos permita obtener diferentes valores de A para un mismo número de g_l e identificar otros elementos que deban ser involucrados, es otro de los propósitos que se extraen de este trabajo y que inciden en el área teórica de nuestra actividad.

Así mismo, nos proponemos generar un modelo que explique las diferencias entre los períodos de memoria para cada estímulo específico. El desarrollo de estos modelos generará un conjunto de hipótesis fisiológicas y/o conductuales que podremos evaluar experimentalmente continuando, de esta manera, con el ciclo Teoría-Experimento.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1.- Amari, S. & Arbib, M.A. (1977). In Systems Neuroscience. (Metzler, J. ed.), pp. 119-165. New York: Academic Press.

2.- An der Heiden, U. & Roth, G. (1983). A mathematical network model for retino-tectal prey recognition in amphibians. COINS Tech. Rep. 83-19, 40-51.

3.- Arbib, M.A. & Lara, R. (1982). A neural model of the role of the tectum in prey-catching behavior. Biol. Cybernetics. 44, 185-196.

4.- Burghagen, H., & Ewert, J.P. (1983). Influence of the background for discriminating object motion from self-induced motion in toads (*Bufo bufo*). J. Comp. Physiol. 152, 241-249.

4.- Cervantes-Pérez, F., Lara, R. & Arbib, M. (1985). A neural Model of interactions subserving prey-predator discrimination and size preference in anuran amphibia. J. Theor. Biol. 113, 117-152.

5.- Collet, T. (1980). The three dimensional world of the toad. Proc. Roy. Soc. Lond. 206, 481-487.

6.- Collet, T. (1982). Do toads plan routes? A study of the detour behavior of *Bufo viridis*. J. Comp. Physiol. 146, 261-267.

7.- Didday, R.L. (1976). Math. Biosci. 30(169)

8.- Eikmanns, K.H. (1955). Verhaltens physiologische untersuchungenuber die beutefang und das Bewegungsehen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Z. Tierpsychol. 12, 229-253.

9.- Ewert, J.P. (1965). Der einfluss peripherer sinnesorgane und des zentralnervensystems auf die antwortbereitschaft bei der richtbewegung der erdkröte (*Bufo bufo* L.) Dissertation, University of Göttingen.

10.- Ewert, J.P. (1967). Untersuchungen über die Anteile zentralnervöser an der taxisspezifischen Ermüdung beim Beutefang der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) Z. Vergl. Physiol. 57, 263-298.

11.- Ewert, J.P. (1968). Der einfluss von zwischenhirn- defekten auf die visuomotorik im beute und fluchtverhalten der erdkröte (*Bufo bufo* L.). Z. Vergl. Physiol. 61, 41-70.

12.- Ewert, J.P. (1970) Neural mechanisms of prey catching and avoidance behavior in the toad (*Bufo bufo* L.), in: Subcortical visual systems (D. Ingle and Schneider, eds.) pp. 36-56. Karger Basel.

13.-Ewert, J.P. (1971). Single unit responses of the toad's caudal thalamus to visual objects. Verg. Physiologie. 74, 81-102.

14.- Ewert, J.P. (1973). Lokalisation und identifikation im visuellen system der wirbeltiere. Fortschr.Zool. 21:307.

15.- Ewert, J.P. (1976). The visual system of the toad: behavioral and physiological studies on a pattern recognition system. In THE AMPHIBIAN VISUAL SYSTEM: A multidisciplinary approach, (ed. Fite, K.). Academic Press, New York.

16.- Ewert, J.P. (1980). NEUROETHOLOGY. An introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

17.- Ewert, J.P. (1982). Configurational prey selection by individual experience in the toad. COINS Tech. Rep. 82-16.

18.- Ewert, J.P. (1983). Tectal functions underlying prey-catching and predator avoidance behaviors in toads, in NEUROLOGY OF THE OPTIC TECTUM. H. Venegas, ed., Plenum Press, New York.

19.- Ewert, J.P. (1984). Tectal mechanisms underlying prey-catching and avoidance behavior in the toad. In COMPARATIVE NEUROLOGY OF THE OPTIC TECTUM. (ed. Venegas, H.). Plenum Press, New York.

20.- Ewert, J.P., Burghagen, H., & Schurg-Pfeiffer, E. (1983). Neuroethological analysis of the innate releasing mechanism for prey-catching behavior in toads. In *Advances in vertebrate neuroethology* (Ewert, J.P., Caprarnica, R., & Ingle, D. eds). Life Sciences. 56, 413-475.

21.- Ewert, J.P., & Harter, H.A. (1969). Der hemmende einflub gleichzeitig bewegter beuteattrappenauf das beutefangverhalten der erdkrote (Bufo bufo, L.) Z. Verg. Physiol. 64, 135-153.

22.- Ewert, J.P., & Hock, F.J. (1972). Movement sensitive neurones in the toad's retina. *Exp. Brain Res.* 16, 41-59.

23.- Ewert, J.P. & Ingle, D. (1971). Exitatory effects following habituatioan of prey-catching activity in frogs and toads. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77, 369-374.

24.- Ewert, J.P. & Kehl, N. (1978). Configurational prey selection by individual experience in the toad Bufo bufo. *J. Comp. Physiol.* 126, 105-114.

25.- Ewert, J.P. & Rehn, B. (1969). Quantitative analyse der reizreaktionsbeziehungen bei visuellem auslosen des fluchtverhaltens der wechselkrote (Bufo viridis Laur.). *Behaviour.* 35, 212-234.

26.- Ewert, J.P. & Traud, R. (1979). Releasing stimuli for antipredator behaviour in the common toad BUfo bufo (L.). *Behaviour.* 68, 170-180.

26.- Ewert, J.P., & von Seelen, W. (1971). Neurobiologie und system-theorie eines visuellen muster-erkennys mechanisms beifroten. *Kybernetik.* 14, 167-183.

27.- Finkenstadt, T., & Ewert, J.P. (1983) Processing of area dimensions of visual key stimuli by tectal neurons in *Salamandra salamandra*. *J. Comp. Physiol.* 153, 85-98.

28.- Fite, K.V. & Scalia F. (1976). Central visual pathways in the frogs. In: *THE AMPHIBIAN VISUAL SYSTEM*. Academic press, New York.

- 29.- Grusser-Cornhels, U. (1984). In: Comparative neurology of the optic tectum (Vanegas, H. ed.) pp. 211-245. New York: Plenum Press.
- 30.- Grusser, O.J., & Grusser-Cornhels, V. (1976). Neurophysiology of the anuran visual system. In FROG NEUROBIOLOGY (eds. Llinas, R. & Precht, W.). Springer Verlag. 297-385.
- 31.- Hayes, K.L. & Hayes, C. (1953). Picture perception in a home-raised chimpanzee. Journal of Comparative and Physiological Psychology. 46, 470-474.
- 32.- Himsted, W. (1982). Prey selection in salamanders, in: ANALYSIS OF VISUAL BEHAVIOR (D.J. Ingle, M.A. Goodale, & R.J.W. Mansfield eds.) pp. 47-66. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- 33.- Hinsche, G. (1935). Ein schnappreflex nach "Nichts" bei anuren, Zool. Anz. 111, 113-122.
- 34.- Ingle, D. (1973a). Disinhibition of tectal neurons by pretectal lesions in the frog. Science. 180, 422-424.
- 35.- Ingle, D. (1973b). Size-preference for prey catching in frogs: Relationship to motivational satiate. Behav. Biol. 9, 485-491.
- 36.- Ingle, D. (1975). Selective visual attention in frogs. Science. 188, 1033-1035.
- 37.- Ingle, D. (1976). Spatial vision in anurans. In THE AMPHIBIAN VISUAL SYSTEM. (Fite, K. ed.) Academic Press, New York and London.
- 38.- Ingle, D. (1983). Size selection in frogs and 34 toads. Handbook of Behavioral Physiology. In press.
- 39.- Kandel, E., (1976). CELLULAR BASIS OF BEHAVIOR: An introduction to Behavioral Neurobiology. W.H. Freeman.
- 40.- Kandel, E., (1978). A Cell Biological Approach to Learning. Grass Lecture no.1. Society for Neurosciences, Bethesda.

41.- Kicliter, E., & Ebbesson, S.O.E. (1976). Organization of the nonolfactory telencephalon. In FROG NEUROBIOLOGY (Llinas, R., & Precht, W. eds.). Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

42.- Lara, R. (1983). A model of the neural mechanisms responsible for stimulus specific habituation of the orienting reflex in vertebrates. Cogn. Brain Theory, 6, 1-11.

43.- Lara, R., & Arbib, M.A. (1982). A neural model of interaction between pretectum and tectum in prey selection. Cognition and Brain Theory, 5, 149-171.

44.- Lara, R. & Arbib, M.A. (1985). A model of the neural Mechanisms responsible for pattern recognition and stimulus specific habituation in toads. Biol. Cibern. 51, 223-27.

45.- Lara, R., Arbib, M.A., & Cromarty, A. (1982). The role of the tectal column in facilitation of amphibian prey-catching behavior: a neural model. J. of Neurosciences. 2, 90-100.

46.- Lara, R., Carmona, M., Daza, F. & Cruz, A. (1984). A global model of the neural mechanisms responsible for visuomotor coordination in toads. J. Theoret. Biol. 110 587-618.

47.- Lara, R., Cervantes, F., & Arbib, M.A. (1982). Two dimensional model of retinal-tectal-pretectal interactions for the control of prey-predator recognition and size preference in amphibians. In COMPETITION AND COOPERATION IN NEURAL NETS. (Amari, S. and Arbib, M.A. eds.). Lecture Notes on Biomathematics. Springer Verlag. 371-393.

48.- Lazar, G. (1984). Structure and connections of the frog optic tectum. In: COMPARATIVE NEUROLOGY OF THE TECTUM. Venegas ed., New York. pp. 185-210.

49.- Lettvin, J.Y., Maturana, H.R., McCulloch, W.S., & Pitts, W.H. (1959). What the frog's eye tells the frog's Brain. Proc. I.R.E. 47, 1940-1951.

50.- Lock, A. & Collet, T. (1979). A toad's devious approach to its prey: a study of some complex uses of depth vision. *J. Comp. Physiol.* 131, 179-189.

51.- Mallot, R.W. & Siddall, J.W. (1972). Acquisition of the people concept in pigeons. *Psychological Reports*, 31, 3-13.

52.- Matsumoto, N., & Bando T. (1980) Excitatory synaptic potentials and morphological classification of tectal neurons of the frog. *Brain Res.* 192, 39-48.

53.- Poob, J. & Lander, D.G. (1971). The pigeon's concept of a pigeon. *Psychonomic Science*, 25, 157-158.

54.- Roth, G. & Jordan, M. (1982). Response characteristics and stratification of tectal neurons in the toad *Bufo bufo*. *Experimental Brain Research*. 45, 393-398.

55.- Sands, S.F. Lincoln, C.E. & Wright, A.A. (1982) Pictorial similarity judgments and the organization of visual memory in the Rhesus monkey. *Journal of Experimental Psychology*. 3(4), 369-389.

56.- Scalia, F. (1976). The optic pathways of the frog: nuclear organization and connections. In *FROG NEUROBIOLOGY* (Llinas, R., & Precht, W. eds.). Springer, Heidelberg, New York.

57.- Schneider, D. (1954). Das Gesichtsfeld und der Fixiervorgang bei einheimischen anuren. *Z. Verg. Physiol.* 36, 147-164.

58.- Schurg-Pfeiffer, E. & Ewert, J.P. Investigation of neurons involved in the analysis of gestalt prey features in the frog *Rana temporaria*. *J. Comp. Physiol.* 141, 139-152.

59.- Sokolov, E., (1975). Neural mechanisms of the orienting reflex. In *NEURONAL MECHANISMS OF THE ORIENTING REFLEX* (Sokolov, E. & Vinogradova, O. eds.) Springer, Heidelberg, New York.

60.- Szekeley, G., & Lazar, G. (1976). Cellular and synaptic architecture of the optic tectum. In *FROG NEUROBIOLOGY* (Llinas, R., & Precht, W. eds.). Springer, Heidelberg, New York.