

68  
lej



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



EFFECTO DE CAMBIOS EN FACTORES MOTIVACIONALES  
SOBRE LA EMISION DEL COMPORTAMIENTO DE  
CAPTURA DE PRESAS ANTE UN ESTIMULO VISUAL  
TIPO PRESA EN EL SAPO Bufo marinus horribilis

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

MAYRA GARCIA RUIZ



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.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCION.....	2
I.1. OBJETIVO GENERAL.....	4
I.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	5
I.3. ORGANIZACION DEL REPORTE ESCRITO.....	5
II. REVISION DE LA LITERATURA.....	7
II.1. ESTUDIOS CONDUCTUALES.....	7
II.1.1. INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES PARAMETRICAS DE LOS ESTIMULOS SOBRE LA EVOCACION DE LA CAPTURA DE PRESAS.....	8
II.1.2. INVARIANTES DE LAS CONDICIONES PARAMETRICAS DE LOS ESTIMULOS VISUALES EN LA EVOCACION DE LA CAPTURA DE PRESAS...10	
II.1.2.A. Dirección del Movimiento.....	10
II.1.2.B. Velocidad del Estimulo.....	12
II.1.3. MOTIVACION: OTROS FACTORES QUE MODULAN LA CAPTURA DE PRESAS.....	12
II.1.3.A. ESTIMULACION COMBINADA CON SEÑALES VISUALES Y SEÑALES OLFATORIAS.....	15
II.1.4. EFECTO DEL APRENDIZAJE SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE LA CAPTURA DE PRESAS.....	16
II.2. ESTUDIOS ANATOMICOS.....	18
II.2.1. SISTEMA VISUAL DE LOS ANFIBIOS.....	18
II.2.1.A. El Campo Visual.....	20
II.2.1.B. El Globo Ocular.....	20
II.2.1.C. La Retina.....	21
II.2.1.D. El Tectum Optico.....	22
II.2.2. SISTEMA OLFATORIO DE LOS ANFIBIOS.....	26

II.3. CONEXIONES DEL SISTEMA OLFATORIO CON EL SISTEMA VISUAL...	29
II.3. ESTUDIOS FISIOLÓGICOS.....	30
II.3.1. SISTEMA VISUAL.....	30
II.3.1.A. Estimulación Eléctrica de Regiones Cerebrales.....	31
II.3.1.B. Experimentos de Lesión de Áreas Cerebrales.....	33
II.3.2. SISTEMA OLFATORIO.....	35
II.3.3. APRENDIZAJE: HABITUACIÓN.....	36
II.4. ESTUDIOS TEÓRICOS.....	38
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	47
III.1. SUJETOS EXPERIMENTALES Y SU BIOLOGÍA.....	47
III.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	49
III.3. MÉTODOS.....	51
III.3.1. ADQUISICIÓN DE DATOS.....	51
III.3.2. ANÁLISIS DE DATOS.....	54
IV. RESULTADOS.....	56
IV.1. DESCRIPCIÓN.....	56
IV.1.1. Grupo Control.....	56
IV.1.2. Grupo Experimental E.1.....	57
IV.1.3. Grupo Experimental E.2.....	57
IV.1.4. Grupo Experimental E.3.....	58
IV.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	61
IV.2.1. Cambios en un Factor Motivacional (HD).....	61
IV.2.2. Cambios Simultáneos en Varios Factores Motivacionales.....	63
IV.2.2.A. 9:00 Hrs.....	63
IV.2.2.B. 12:00 Hrs.....	64
IV.2.2.C. 17:00 Hrs.....	65

IV.2.3. Niveles de Disponibilidad para Presentar la Conducta de Captura de presas, de acuerdo al Estado Motivacional.....	66
IV.2.4. Pautas Motoras de la Captura de Presa.....	67
V. DISCUSION.....	71
V.1. CAMBIOS EN UN FACTOR MOTIVACIONAL.....	72
V.2. CAMBIOS EN DOS FACTORES MOTIVACIONALES.....	75
V.2.1. HD + PA.....	75
V.2.2. HD + OP.....	78
V.3. CAMBIOS EN TRES FACTORES MOTIVACIONALES (HD+FA+OP).....	79
V.4. NIVELES DE DISPONIBILIDAD EN FUNCION DEL ESTADO MOTIVACIONAL.....	81
V.5. PAUTAS MOTORAS DE LA CAPTURA DE PRESAS.....	82
VI. CONCLUSIONES.....	84
VII. ETAPAS FUTURAS.....	86
VIII. BIBLIOGRAFIA.....	91

## RESUMEN

En estudios conductuales (Ewert, 1984) se ha mostrado que la respuesta de los anfibios ante estímulos visuales de diversos tipos depende de las características paramétricas de los estímulos, por ejemplo movimiento, forma y contraste estímulo-fondo y de otros aspectos denominados Factores Motivacionales, los cuales modifican el estado de disponibilidad del animal para emitir comportamientos específicos. Los factores motivacionales pueden ser de naturaleza endógena, como el hambre y el estro, o exógena, como la hora del día y el olor a alimento.

En este trabajo estudiamos el efecto que ejercen los cambios en variables endógenas y exógenas sobre el estado motivacional del animal y como repercuten estos cambios en la emisión de las pautas motoras que componen la conducta de captura de presas.

Para ésto, se llevaron a cabo una serie de experimentos, con 36 animales de la especie Bufo marinus horribilis divididos en un grupo control y 3 grupos experimentales, donde manipulamos variables endógenas y exógenas de la siguiente manera: en la fase control se probó como única variable la hora del día (HD); mientras que en la fase experimental analizamos el efecto de variaciones simultáneas de varios factores motivacionales, en el primer grupo la HD más la privación alimenticia PA fueron variadas durante los experimentos, en el segundo fueron la HD y la presentación de un olor a presa (OP) y en el tercero fueron la HD, la PA y el OP. Durante todas las fases se registraron las pautas motoras de la captura de presa evocadas por un estímulo visual que consistió en un rectángulo negro de 2.0 x 0.6 cm que se movió en un fondo blanco con una velocidad de 4.1 cm/seg y con su eje mayor paralelo a la dirección del movimiento.

Nuestros resultados mostraron que la combinación de 2 factores motivacionales exógenos (HD + OP) disminuyen la disponibilidad de los animales, lo que trae como consecuencia una emisión mayor de los comportamientos; mientras que cuando se combinan 3 factores motivacionales (HD + PA + OP) se produce un decremento notable en la evocación del comportamiento, debido a que el estado de disponibilidad aumenta.

A partir de ésto, podemos concluir que dependiendo del número de factores motivacionales, entre ellos el olfativo y sus combinaciones podemos definir diferentes niveles de disponibilidad del animal para presentar la conducta de captura de presas.

## I. INTRODUCCION

El estudio de las interacciones de los animales con su medio ambiente son un problema que desde años atrás ha atraído el interés del hombre. Los científicos han intentado comprender el comportamiento de los seres vivos y más aún han tratado de investigar los mecanismos neuronales subyacentes a este fenómeno.

Este mismo interés es el que nos ha conducido a realizar estudios sobre una de las relaciones conductuales más atractivas de los anfibios, la captura de presas.

Los anfibios resultan ser un modelo de estudio particularmente útil, ya que cuentan con un repertorio conductual reducido y fácilmente repetible en condiciones de laboratorio, además, el cerebro de estos animales (con cerca de  $10^7$  neuronas) no es tan complejo estructuralmente como el de los mamíferos (con  $10^{11}$  neuronas) y ha sido ampliamente estudiado desde diferentes puntos de vista, como por ejemplo el neuroanatómico (Székely y Lázár, 1976), el electrofisiológico (Ewert, 1984), el teórico (Lara y Arbib, 1982), etc..

Dos de los patrones conductuales de los anfibios que se pueden estudiar fácilmente en condiciones de cautiverio son la captura de presas y el comportamiento de evitación. La captura de presas es provocada por estímulos de diferentes tipos que representan presas potenciales para las ranas y los sapos. Los sapos se alimentan generalmente de lombrices, babosas, escarabajos y otros insectos pequeños, mientras que las ranas capturan moscas en la mayoría de los casos (Ewert, 1984). En lo que se refiere al comportamiento de evitación, éste es liberado

la saciedad y el estro; o exógena, como la temperatura, la hora del día, la estación del año y el olor a comida.

En este estudio hemos elegido trabajar con sapos para analizar algunos de los aspectos de la modulación de su comportamiento de la captura de presas. Nuestro interés se centra en la identificación del efecto que producen los cambios en variables endógenas y exógenas sobre la emisión de las pautas motoras que componen el comportamiento de la captura de presa de estos anuros.

Llevamos a cabo una serie de experimentos etológicos que consistieron en lo siguiente: una fase control que incluye la hora del día (HD) como único factor motivacional; y una fase experimental que incluye, además de la hora del día, cambios en otros FMs, como la privación de alimentos (PA) y el olor a presa (OP). Durante ambas fases se cuantificó la emisión de las diversas pautas motoras de la captura de presas, producidas por la presentación de un estímulo visual tipo presa. Los paradigmas de estimulación y manipulación de algunas de estas variables fueron obtenidos en estudios preliminares realizados en nuestro laboratorio (Coria y Col, 1986; Yañez y Col. 1986).

### **I.1. OBJETIVO GENERAL**

El objetivo general de este proyecto es el estudio de la modulación del comportamiento de depredación en los anfibios anuros cuando éstos se confrontan con un estímulo visual tipo presa, por medio de cambios en variables endógenas y exógenas, que modifican el estado motivacional de estos animales.



## **I.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS**

Los objetivos específicos se pueden agrupar en dos partes:

1.- Identificar el efecto que se produce cuando se llevan a cabo cambios en algunos factores motivacionales sobre la emisión de las pautas motoras que componen el comportamiento de captura de presas en los anfibios anuros.

2.- Investigar la posibilidad de definir diferentes niveles de disponibilidad de estos animales para presentar conductas específicas, para ello se manipulan factores motivacionales endógenos y exógenos. Específicamente, nos interesa ver cómo los cambios en la privación de alimentos, la hora del día y el olor a presa repercuten sobre la emisión del comportamiento de la captura de presas.

## **I.3. ORGANIZACION DEL REPORTE ESCRITO**

El presente está organizado de la siguiente manera:

Los antecedentes bibliográficos que son relevantes para esta investigación se reseñan en el capítulo II. En el capítulo III se describen detalladamente los materiales y métodos que se emplearon. El capítulo IV contiene tanto el reporte de los resultados obtenidos en la fase experimental, como el análisis estadístico correspondiente. El capítulo V presenta la discusión. En el capítulo VI presentamos las conclusiones

derivadas de los resultados obtenidos, y finalmente en el capítulo VII se plantean las futuras etapas de nuestra línea de investigación.

## II. REVISION DE LA LITERATURA

En este capítulo no pretendemos realizar una revisión exhaustiva de la literatura, por lo que nos concretaremos sólo en los antecedentes que son relevantes para nuestro proyecto de investigación. El capítulo ha sido dividido en 4 diferentes secciones. En la primera presentamos estudios conductuales sobre la estrategia de depredación en los anfibios, que es el comportamiento bajo estudio en este trabajo, en la segunda revisamos estudios anatómicos sobre el sistema visuomotor de estos animales; en la tercera reportamos estudios electrofisiológicos que han servido de base para la comprensión de ciertos comportamientos y finalmente, en la cuarta sección, hacemos una breve reseña de algunos modelos teóricos sobre la coordinación visuomotora en anfibios.

### II.1 ESTUDIOS CONDUCTUALES

El patrón conductual de la captura de presas en los anuros es provocado tanto por presas naturales como algunos gusanos e insectos pequeños, como por señuelos con características paramétricas apropiadas. Este patrón conductual, según Ewert (1984), está constituida por las pautas motoras que se describen a continuación, y se muestran en la figura II.1:

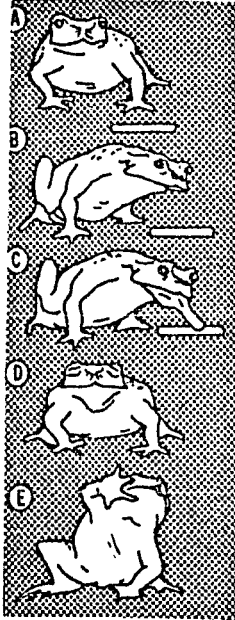


Fig.II.1 Pautas motoras de la captura de presas: A Orientación, B Fijación, C Ataque, D Deglución y E Frotamiento (tomado de EWERT, 1984).

1.- Orientación.- Los anfibios expresan su interés inicial en una presa al orientar la cabeza y el cuerpo hacia ella. Esta conducta es desencadenada cuando un estímulo visual en movimiento se encuentra en el campo visual lateral del animal, por tanto la percepción es monocular.

2.- Fijación.- Una vez que el estímulo está en el campo visual binocular y se encuentra a corta distancia del sapo, éste procede a la fijación del estímulo.

3.- Ataque.- Consiste en el intento de atrapar a la presa por medio de la extensión de la lengua y se presenta después de la fijación binocular cuando el animal tiene al estímulo al alcance de la lengua.

4.- Deglución.- Es la ingestión de la presa. Una vez que el estímulo ha sido fijado binocularmente y se ha concluido el ataque, la retracción de la lengua activa los mecanorreceptores de la farínge y el hocico, los que inician la presentación de esta conducta.

5.- Frotamiento.- del hocico con los miembros anteriores. Esta conducta se evoca después de que la presa ha sido deglutida.

#### II.1.1. INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES PARAMÉTRICAS DE LOS ESTÍMULOS VISUALES SOBRE LA EVOCACIÓN DE LA CAPTURA DE PRESAS

Ewert (1968, 1969, 1976) e Ingle (1973 a y b), han identificado algunas de las características clave que deben poseer los estímulos visuales para desencadenar la captura de presas. Al estudiar esta cuestión, Ewert (1968; citado en Ewert, 1984) y Ewert y Col. (1979) han analizado las diferentes pautas motoras del comportamiento evocado en sapos por estímulos falsos

(señuelos) de diversas configuraciones paramétricas para conocer las características que le conceden la categoría de presa potencial. Los estímulos visuales utilizados por estos autores fueron:

a) Un rectángulo negro sobre fondo blanco moviéndose horizontalmente a velocidad constante y con su eje largo paralelo a la dirección del movimiento ("tipo gusanoide").

b) Un rectángulo vertical movido en un plano horizontal a velocidad constante y con su eje longitudinal perpendicular a la dirección del movimiento ("tipo antigusanoide").

c) Un cuadrado moviéndose horizontalmente con una velocidad constante.

Los resultados de estos experimentos (realizados en Bufo bufo; Ewert, 1968; 1969; citados en Ewert, 1984; 1976) muestran en primera instancia que el movimiento es fundamental para que los estímulos visuales produzcan una respuesta en estos animales y, por otra parte, que el número de respuestas ante el estímulo "gusanoide", en un dispositivo experimental como el mostrado en la figura II.2, se incrementa cuando se aumenta la dimensión de su eje mayor, mientras que en el caso del "antigusanoide" el número de interacciones disminuye con el incremento de su dimensión vertical. En el caso del estímulo cuadrado se observó que la respuesta se facilita al incrementar las dimensiones del estímulo hasta cierto valor, donde la respuesta alcanza su valor máximo, y al incrementar las dimensiones arriba de ese valor se nota un decremento

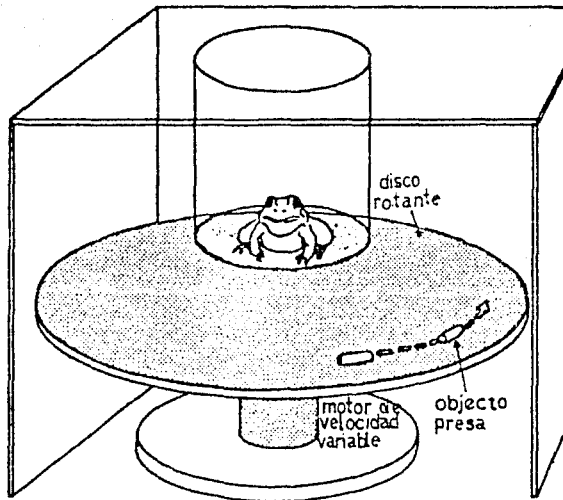


Fig. 11.2 Dispositivo de estimulación elaborado por Ewert (1970; tomado de Ingle, 1973a).

considerable en la respuesta (ver fig. II.3). Esto parece indicar que la respuesta a los estímulos cuadrados representa una clase de sumación de las respuestas producidas por los estímulos horizontales y los estímulos verticales (Ewert, 1984), por lo que se concluye que la expansión del objeto en dirección horizontal aumenta la probabilidad de que el estímulo sea considerado como si perteneciera a la categoría de presa, mientras que la expansión de la dimensión perpendicular al eje de movimiento disminuye esta probabilidad al grado de poder ser tomado como depredador, ya que, en estas condiciones, semejaría la imagen de una serpiente (Ewert y Traud, 1979). Es necesario enfatizar que las características paramétricas de los estímulos son de suma importancia para que se desencadene la respuesta de depredación.



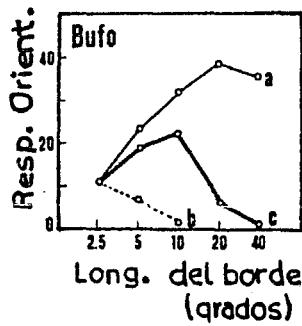
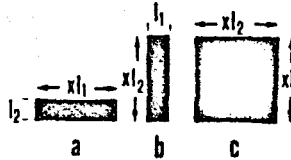


Fig. 11.3 Gráfica que muestra los resultados obtenidos por Ewert (1984) en el sapo *Bufo bufo*. Los animales fueron estimulados con 3 tipos de señuelos, a los cuales se les variaron sus dimensiones. Las curvas muestran la frecuencia de respuestas de orientaciones por minuto.

## II.1.2. INVARIANTES DE LAS CONDICIONES PARAMETRICAS DE LOS ESTIMULOS VISUALES EN LA EVOCACION DE LA CAPTURA DE PRESAS

Otro aspecto de la conducta de captura de presas que ha sido estudiado es la existencia de invariantes, ésto es el estudio de los parámetros que aunque varíen no alteran la emisión de la captura de presas.

### II.1.2.A. Dirección del Movimiento

Ewert y Col. (1979) llevaron a cabo una serie de experimentos donde utilizaron estímulos tipo presa y no-presa como mencionamos anteriormente, sólomente cambiaron la dirección del movimiento de cada señuelo de 0° hasta 180° (ver fig.II.4). Los resultados obtenidos mostraron que el sapo discrimina perfectamente entre estímulos "gusanoides" y "antigusanoides" y que esta distinción es invariante con respecto al cambio de dirección del movimiento en las coordenadas x-y.

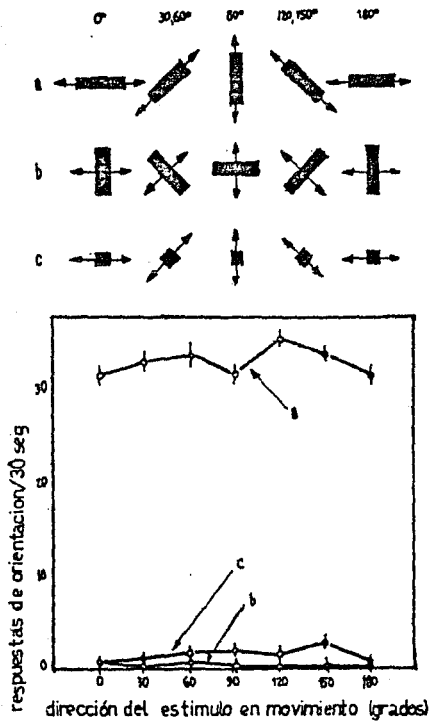


Fig. 11.4 Invarianza direccional en la discriminación configuracional de los estímulos visuales de *B. bufu* (tomado de Ewert, 1984).

### II.1.2.B. VELOCIDAD DEL ESTIMULO

También se ha investigado si la discriminación gusano-antigusano en Bufo bufo es influenciada por la velocidad del estímulo en movimiento, Ewert y Col. (1979) realizaron experimentos utilizando un estímulo negro de 2.5 mm x 40 mm, movido horizontalmente (tipo "gusanoide") y verticalmente (tipo "antigusanoide") con velocidades que variaron de 2.5 hasta 60 grados/seg. Estos investigadores observaron que la discriminación gusano-antigusano es invariante a cambios en la velocidad del estímulo en movimiento.

Sin embargo, otros autores (Luthardt y Roth, 1979) reportaron que en otro orden de anfibios al que pertenece la especie Salamandra salamandra, esta discriminación "gusano-antigusano" depende de la velocidad. Ellos encontraron que el animal prefiere estímulos gusanoides a bajas velocidades, mientras que a velocidades altas el estímulo "antigusano" resulta ser más atractivo. Cabe señalar que Himstedt (1982) argumenta que este fenómeno no es observado en todas las salamandras y que probablemente depende de la experiencia del animal con ciertos tipos de presas.

### II.1.3. MOTIVACION: OTROS FACTORES QUE MODULAN LA CAPTURA DE PRESAS.

Como vimos en la sección anterior la conducta de captura de presas en los anfibios se ve influenciada por las características paramétricas de los estímulos, como el movimiento, la forma, el contraste estímulo-fondo, etc., y por

los FMs cuya presencia repercute de manera relevante en la forma en que responden estos animales ante presas potenciales. Estos factores, modifican el estado de disponibilidad del animal para emitir un comportamiento específico, de esta forma la atracción de un estímulo visual tipo presa se verá influenciada en gran parte por ellos.

Ewert y Siefert (1974) presentan evidencias de que el comportamiento de captura de presa está sujeto a dependencias estacionales; así, se ha visto que la época de mayor actividad del animal es durante el verano, mientras que la de menor actividad es en la primavera, debido principalmente a que coincide con la época de apareamiento, pues es la única época que despliegan este comportamiento social. Durante el otoño los animales migran hacia sus madrigueras donde se inicia la hibernación. En el laboratorio con condiciones de luz y temperatura constantes los animales exhiben dependencias estacionales a excepción de la hibernación.

Durante las estaciones del año no sólo se modifica la actividad de captura de presas medida en tiempo y frecuencia de respuesta, sino que también varía la preferencia entre ciertos estímulos visuales, así es de notar que en otoño e invierno los animales disminuyen su frecuencia de respuesta ante estímulos visuales blancos en fondo negro y durante el verano esta relación se invierte (Ewert y Siefert, 1974), con base en esto los autores concluyeron que aunque la configuración básica del estímulo relacionada con la respuesta se mantiene durante el año, los resultados demuestran que la sensibilidad a estímulos visuales en movimiento no es de valor constante.

Ewert (1965; citado en Ewert, 1984) indicó que los sapos presentan también dependencias diurnas, menciona que las horas del día durante las cuales la conducta de alimentación evoca valores significativamente más altos son a las 6:00 Hrs y a las 18:00 Hrs.

Con respecto a la alimentación se ha visto que un animal saciado exhibe una débil o ninguna respuesta de captura de presas (Ewert, 1965; citado en Ewert, 1984); mientras que un animal privado de alimento o estimulado con olor a comida, incrementa la emisión de respuestas no sólo ante estímulos tipo presa sino también ante estímulos que normalmente resultan inefectivos e incluso que a menudo evitaría (Ingle, 1973a; Ewert, 1980; citado en Ewert, 1984).

También se han desarrollado estudios sobre cómo los estímulos olfatorios pueden influenciar el comportamiento de los anuros, los resultados obtenidos son muy interesantes sobre el tipo de señales que utilizan estos animales para localizar su madriguera. Grubb (1973a y b; citados en Gesteland, 1976) encontró que Bufo valliceps, Bufo fowleri y Pseudacris clarli, se dirigieron hacia el olor del agua de su charca en vez de una charca extraña y que estas especies no responden a cambios de humedad y olores que no les son familiares. Jungfer (1943; citado en Gesteland, 1976) encontró que B. bufo se mueve hacia el olor de la vegetación acuática de su habitat. Martof (1962; citado en Ewert, 1984) mostró que P. triseriata se orientó preferencialmente hacia olores de su habitat de crianza más que a olores de bosque. Por otro lado, Sternthal (1974; citado en

Ewert, 1984) ha mostrado que R. pipiens utiliza ambas señales visual y olfativa para distinguir entre una presa nociva y una no nociva, y que responde más rápidamente que cuando se usa sólo una de las señales.

#### II.1.3.A. ESTIMULACION COMBINADA CON SEÑALES VISUALES Y SEÑALES OLFATORIAS

Algunos autores (Ewert 1965, 1968; citado en Ewert, 1984) han realizado experimentos en sapos, donde se combinan las señales visuales con olfativas, han tratado de analizar su influencia sobre la captura de presas. Durante un proceso de entrenamiento y utilizando un olor de excremento de larva de Tenebrio, los sapos asociaron estímulos olfatorios con señales visuales. Cuando el olor conocido se presentó simultáneamente con un señuelo visual, la eficacia del estímulo visual tipo presa se incrementó, pero también aumentó con estímulos con formas que ligeramente semejan una presa ("antigusanoide"). Sin embargo, la preparación olfatoria nunca invirtió la preferencia gusano-antigusano.

La facilitación del comportamiento de captura de presas en presencia de señales olfatorias conocidas ha sido obtenida en B. calamita por Heusser (1958; citado en Gesteland, 1976), en B. cognatus, R. pipiens y en el sapo occidental por Shinn y Dole (1978, 1979) y Dole y Col. (1981), y algunos animales como B. cognatus parecen ser capaces de alcanzar la comida guiado exclusivamente por el olor.

Algunas veces los sapos, cuando fueron expuestos al olor a Tenebrio exhibieron un comportamiento inesperado en respuesta a objetos grandes en movimiento (Ewert, 1984). Con lo

que se corrobora que las señales olfativas facilitan la captura de presas.

#### II.1.4. EFECTO DEL APRENDIZAJE SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE LA CAPTURA DE PRESAS

Otro de los procesos relevantes que modulan el comportamiento de la captura de presas es el aprendizaje.

"La variedad de formas y patrones de presas naturales permite a los sapos vincular la experiencia individual con señales visuales particulares y almacenar esta información y poder recuperarla cuando se enfrentan con estímulos apropiados" (según Eibl-Eibesfeldt, 1951; citado en Ewert, 1984).

Este proceso de aprendizaje puede estudiarse a través de experimentos de habituación, esta última se refiere a la disminución de las respuestas conductuales a estímulos repetidos no nocivos (Kandel, 1985).

Hay evidencias experimentales que muestran que los anfibios presentan habituación a estímulos específicos. Con base en estudios conductuales se ha observado que la habituación de la captura de presas posee las siguientes propiedades (Eikmanns, 1955; Meng, 1958; Ewert, 1965, 1967b; Ewert e Ingle, 1971; Ewert y Kehl, 1978; citados en Ewert, 1984):

- 1.- Decremento de la respuesta de depredación con una estimulación repetida, generalmente en forma exponencial.
- 2.- Si se retira el estímulo visual, la respuesta tiende a recuperarse espontáneamente al pasar el tiempo.
- 3.- La habituación es más rápida mientras mayor sea la frecuencia de estimulación.
- 4.- La recuperación puede tardarse más si las respuestas son habituadas en una secuencia de series de estímulos.



5.- Si el estímulo pasa por un área específica de la retina, la  $\alpha$  se produce habituación, pero la respuesta puede ser desencadenada otra vez con el mismo estímulo si este pasa por un área de la retina diferente, la  $\beta$ . A estas áreas específicas de la retina que están siendo estimuladas se les denomina locus y el fenómeno es llamado especificidad del locus.

6.- Después de la habituación de la respuesta a un estímulo en el área  $\alpha$ , la estimulación del área  $\beta$  produce deshabituación de la respuesta  $\alpha$ .

7.- La respuesta al estímulo que produce la deshabituación disminuye con la presentación repetida.

8.- Después de la habituación de la respuesta a un estímulo A, otro estímulo B que se presente en el mismo locus retinal puede restaurar la respuesta.

En otros estudios realizados por Ewert (1976) se ha observado que tarda más en presentarse la habituación en procesos donde el tectum óptico parece estar desinhibido por cualquiera de las siguientes causas:

- a) Ablación del pretectum
- b) Inyección de atropina o curare, las cuales pueden bloquear efectos inhibitorio de axones colinérgicos pretectales.
- c) Habituación de la conducta de evitación.
- d) Postefectos cuando el pretectum es tetanizado, y
- e) Presencia de estímulos olfatorios como el olor a presa.

Otras características de la habituación en la captura

de presas de los anfibios son las proporcionadas por los resultados preliminares de Lara y Col. (1985). Estos resultados muestran que la deshabitación en los sapos no se produce por cambios en la velocidad del estímulo al que se habituaron, que la habituación a estímulos simétricos es independiente de la dirección del movimiento, sin embargo se produce la deshabitación cuando se varía la altura del mismo estímulo, debido a que el sapo codifica la información como diferente, es decir el estímulo puede representar una presa aérea. Algunos estudios muestran que los sapos consideran un objeto como diferente si éste se mueve hacia ellos, también los sapos consideran que un triángulo puede representar objetos diferentes según la dirección del borde del ángulo (Ewert y Kehl, 1978; citado en Ewert, 1984).

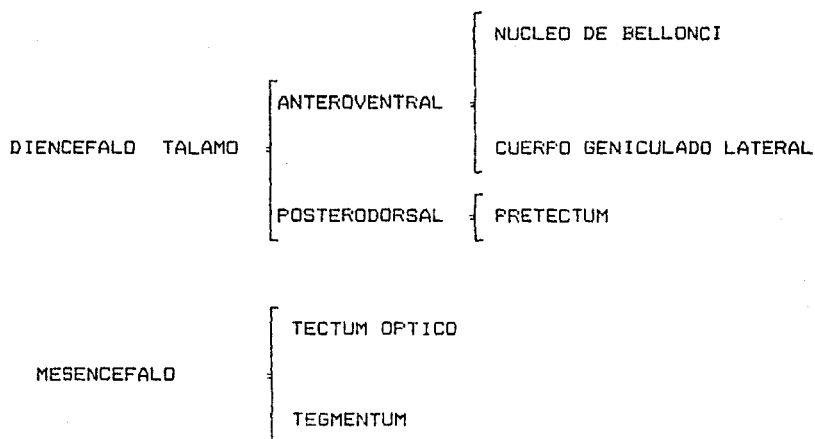
Por último, es necesario mencionar que se puede producir habituación del comportamiento de evitación cuando el estímulo tipo depredador se presenta repetitivamente, sin embargo esta habituación tiene un período de duración más corto que la habituación a un estímulo tipo presa (Ewert y Rehn, 1969; Ewert y Traud, 1979).

## **II.2. ESTUDIOS ANATOMICOS**

### **II.2.1.SISTEMA VISUAL DE LOS ANFIBIOS**

Los centros visuales en los anfibios fundamentalmente ocupan áreas diencefálicas y mesencefálicas. La imagen visual es transmitida mediante una proyección retinotópica que forma un mapa en donde cada punto de la retina está representado en una zona específica del centro visual hacia el que proyecta.

Los centros visuales primarios de los anfibios son:



Todos estos centros visuales son inervados por la retina a través del tracto óptico principal, a excepción del tegmentum, el cual es inervado a través del tracto óptico basal o accesorio (Lázár y Székely, 1969).

El telencéfalo y el núcleo istmico del mesencéfalo probablemente participan en el procesamiento de la información visual de manera indirecta a través de sus conexiones con los centros visuales fundamentales, por lo cual se consideran los centros moduladores de los centros primarios.

Los centros visuales primarios se conectan con áreas motoras como la médula espinal, de esta manera la información visual se interpreta y produce una respuesta motora.

#### II.2.1.A. El Campo Visual

Schneider (1954, citado en Ewert. 1984; 1957, citado

en Grusser y Grüsser-Cornehls) y Fite (1973) han reportado la existencia de campos receptivos monoculares y binoculares en los anuros. La diferencia de los campos visuales entre especies, se debe principalmente a diferencias en la posición de los ojos, así tenemos que en algunas especies de anuros el campo visual binocular llega a alcanzar casi los 360° como en Rana pipiens. En otras especies, como Rana esculenta el campo binocular comprende de 40° a 55° de ángulo visual por debajo del eje horizontal y de 160° a 170° por encima de este.

#### II.2.1.B.El Globo Ocular

Se considera que los ojos y el comportamiento guiado visualmente, juegan un papel preponderante en la vida de los anuros, debido principalmente al hecho de que el tamaño de los ojos con respecto al cuerpo es proporcionalmente mayor que en otros vertebrados, al igual que el área ocupada por las estructuras visuales dentro del cerebro (Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976). El globo ocular es aproximadamente esférico, está rodeado por la esclerótica (ver Fig. II.5). En la parte frontal del ojo se encuentra la córnea cuyo radio en la región de la pupila es de 4 a 5 mm. Detrás de la córnea se presenta el iris cuya apertura es controlada por un esfínter circular y un músculo radial. Detrás del iris se encuentra la pupila la cual controla la entrada de luz en el ojo y se encuentra también la lente que se acomoda por medio de los músculos ciliares y protactores que se unen a las fibras que sostienen la lente. Estos músculos la desplazan hacia la córnea y aumentan el tamaño de la pupila. El humor acuoso ocupa una cámara que se encuentra

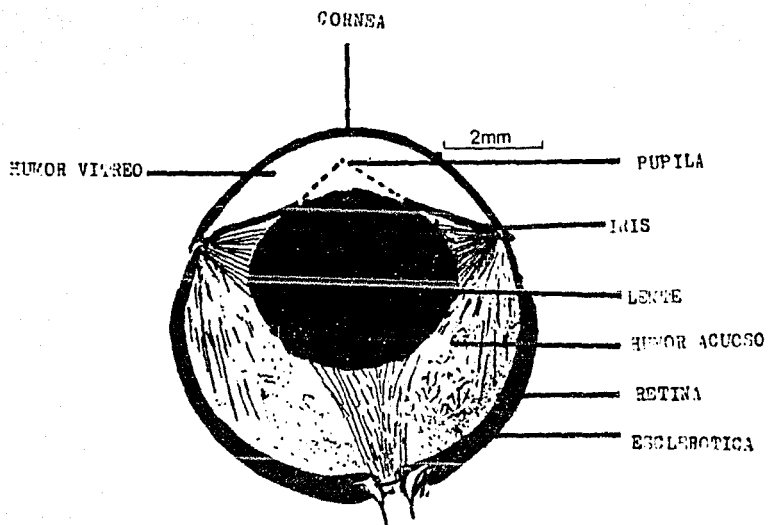


Fig. 11.5 Corte transversal del ojo de *Rana esculenta* (Szent-Gyorgyi, 1914; citado en Grüsser y Grüsser-Cornehlis, 1976).

por delante de la lente, el cual fluye durante la acomodación de la lente hacia la cámara posterior ocupada por el humor vitreo.

El ojo está cubierto por la membrana nictitante ó párpado inferior, cuya función es mantener la humedad; también poseen un párpado superior, pero este es fijo (Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

#### II.2.1.C. La Retina

La retina de los anfibios está organizada en varias capas: capa nuclear externa, capa nuclear interna, capa granular y dos capas sinápticas, plexiforme externa y plexiforme interna. Los tipos celulares presentes en la retina de estos animales son cinco además de las células de Müller que son células gliales: 1) receptoras, 2) horizontales, 3) bipolares, 4) amacrinas y 5) ganglionares; estas últimas han sido clasificadas desde diferentes puntos de vista: morfológico; con respecto al tamaño de los árboles dendríticos, en A1 hasta AXI; fisiológico en función al campo receptivo y a su respuesta a estímulos visuales en 6 clases, clase 0 a 5 y en RI hasta R4 (ver revisión de Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976; ver Ewert, 1984).

Las células ganglionares constituyen las células de salida de la retina, eferentes. En la figura II.6 se muestran las proyecciones de estas células hacia otros centros visuales del cerebro de los anuros. Las terminales axonales forman diferentes neuropilos en el diencefalo y en el mesencefalo. Las fibras terminales del tracto óptico se encuentran en las células de diferentes núcleos talámicos y pretectales.

Los núcleos diencefálicos que reciben proyecciones desde la retina, en forma ipsilateral y contralateral, son: el



cuerpo geniculado lateral, núcleo de Bellonci, pretectum y el campo uncinado; y los centros visuales mesencefálicos, el tectum óptico (TO) y tegmentum (T), reciben proyecciones directas únicamente desde la retina contralateral. Sin embargo, existe una proyección indirecta ipsilateral dentro del (TO) por medio de conexiones tecto-tectales (ver revisión de Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

#### II.2.1.D. El Tectum Optico

Los tecta ópticos se encuentran localizados en el mesencéfalo y constituyen el centro visual de mayor importancia en el cerebro de estos animales, siendo dos hemisferios que cuentan cada uno con aproximadamente 400,000 células (ver revisión de Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

El TO se encuentra organizado por capas; inicialmente se consideraron 15 capas (Ramón y Cajal, 1894 citado en Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976), posteriormente Gaupp (1899, citado en Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976) agrupó 7 de las 15 capas descritas por Cajal (de la 9 a la 15) en una sola, la capa 9, de esta manera quedó organizado el TO en 9 capas.

Potter (1969, citado en Ewert, 1984), concuerda con la agrupación de Gaupp de los estratos 9 a 15 de Cajal en una sola capa, y agrega a la clasificación una división de 7 láminas denominadas por letras:

- Lámina A: correspondiente a las capas 14 y 15.
- Lámina B: correspondiente a la capa 13.
- Lámina C a F: correspondientes a las capas 9 a 12.
- Lámina G: correspondiente a la zona que se encuentra



entre las capas 7 y 8.

De acuerdo a la forma de los somas Székely y Lázár (1976) han clasificado a las células del TO de la siguiente manera:

- a) Forma de pera grande: localizadas en las capas 2,3,4,5 y 6.
- b) Forma de pera chica: localizadas en la capa 8
- c) Piramidales: localizadas en la capa 6
- d) Ganglionicas: localizadas en las capas 6,7 y 8
- e) Bipolares: localizadas en las capas 8 y 9
- f) Estrelladas: localizadas en la capa 9.
- g) Amacrinas: localizadas en la capa 9.

La figura II.7 ilustra las diferentes capas del TO.

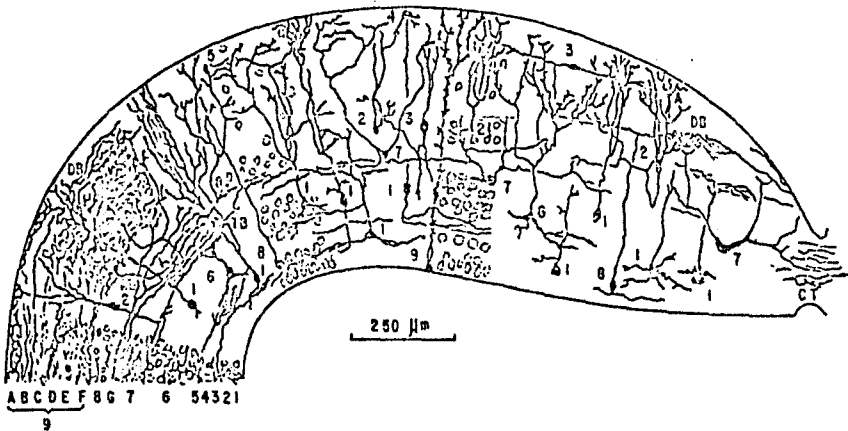


Fig. II.7 Corte transversal del Tectum Optico, mostrando las diferentes capas (números) y las láminas (letras) que lo constituyen (tomado de Lázár, 1984).

El TO recibe fibras aferentes de la retina contralateral, las cuales forman sinapsis axo-dendríticas, axo-axónicas y dendro-dendríticas en la capa tectal superficial (ver revisión de Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

Cerca de las fibras aferentes de la retina contralateral, el TO recibe varias aferentes de otros centros visuales (ver fig. II.8). Ipsilateralmente, del tálamo rostral, núcleo posterolateral talámico y del cuerpo geniculado lateral; contralateralmente, del núcleo posterolateral talámico y del tectum óptico, (Trachenberg e Ingle, 1974). La entrada no visual a neuronas tectales puede ser activada por la estimulación de receptores de la piel, vibración general, señales auditivas y estímulos vestibulares. Estas señales no visuales probablemente alcanzan el TO via neuronas mesencefálicas profundas y via tegmentum (Székely, 1971). Existe una conexión especial con el nervio trigemino, el cual tiene una raíz mesencefálica en las capas profundas del TO (Rubinson, 1970; citado en Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

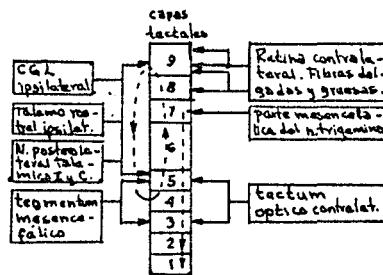


Fig. II.8 Diagrama de bloques de las conexiones aferentes del Tectum Óptico de la rana (tomado de Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

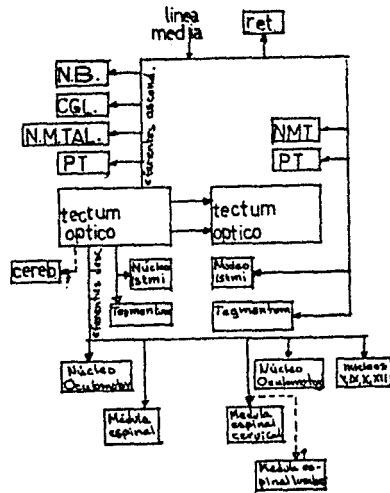


Fig. II.9 Diagrama de bloques de las conexiones eferentes del Tectum Optico de la rana (tomado de Grüsser y Grüsser-Cornehlis, 1976).

En lo que se refiere a las proyecciones eferentes del TD, Rubinson (1968; citado en Grüsser y Grüsser-Cornehlis, 1976) describió dos sistemas, uno rostral y uno caudal.

En el sistema rostral, las fibras eferentes ascienden hasta alcanzar el tracto óptico y en el quiasma se cruzan y regresan caudalmente para ocupar una posición equivalente en el tracto óptico contralateral, viajan a lo largo del tracto óptico y distribuyen terminales en el neuropilo lateral del tálamo bilateral, en el cuerpo geniculado ipsilateral, en la región postquiasmática del hipotálamo, en el tegmentum contralateral y, a través de la comisura tectal, algunas fibras terminan en el tectum contralateral.

El sistema caudal consta de dos vías: una cruzada que viaja por la periferia del TD, cruza la línea media y gira caudalmente hasta la médula espinal cervical donde distribuye fibras en la materia gris y constituye el tracto tecto-espinal; y otra vía ipsilateral que viaja hacia el núcleo istmico, al núcleo de la oliva superior y la formación reticular. En la fig. 11.9 se ilustran las conexiones eferentes del TD.

## II.2.2.SISTEMA OLFATORIO DE LOS ANFIBIOS

Los anfibios anuros poseen un sistema olfatorio dual constituido por el sistema olfatorio principal, cuyas aferentes se originan en el epitelio olfatorio de la cápsula nasal y terminan sobre las neuronas postsinápticas en el bulbo olfatorio, el que proyecta a la corteza lateral del hemisferio cerebral, y el sistema olfatorio accesorio o vomeronasal, cuyas aferentes salen del epitelio sensorio del órgano vomeronasal u órgano de Jacobson y forman el nervio vomeronasal, que termina en el bulbo olfatorio accesorio, el que proyecta hacia el núcleo amigdaloides. Algunas observaciones indican que el núcleo amigdaloides proyecta al hipotálamo y la corteza proyecta exclusivamente a la corteza medial, la que conecta con las células septales y éstas a su vez con el área preóptica y el tálamo ventral (Scalia, 1976; fig II.10).

La mayor parte de los estudios de las proyecciones del sistema olfatorio se han realizado en ranas, así tenemos que las lesiones de la formación olfatoria (Scalia y Col., 1968; Northcutt y Royce, 1975; citados en Ewert, 1984) causan la degeneración del tracto olfatorio lateral. La degeneración puede seguirse dentro del tracto cortico-habenular lateral, a través de la estria medular y su lado contralateral. En el lado contralateral el rastro de la degeneración continúa en una dirección rostral dentro de los tractos olfatorio lateral y olfato-habenular anterior, la cual llega hasta el bulbo olfatorio. Las lesiones de la formación olfatoria también causan degeneración en el tracto olfatorio medial (ver fig. II.11).

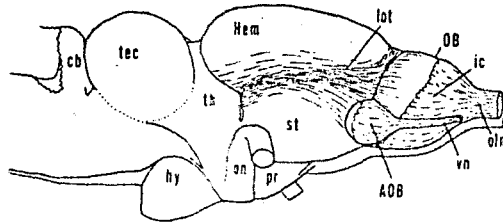


Fig. 11.10 Esquema del cerebro de *R. pipiens* mostrando el sistema olfativo: bulbo olfatorio (OB); bulbo olfatorio accesorio (AOB); hemisferio cerebral (Hem); cerebelo (cb); hipotálamo (hy); cono de implantación de la formación olfatoria (ic); tracto olfatorio lateral (lot); nervio olfatorio (oln); nervio óptico (on); área preóptica (pr); estriado (st); tectum (tec); tálamo (th) y nervio vomeronasal (vn), (tomado de Scalia, 1976)

En *Rana catesbeiana* (Northcutt y Royce, 1975; citado en Ewert, 1984) la degeneración en el tracto olfatorio medial puede seguirse dentro del núcleo septal medial y caudalmente, hasta donde comienza la adhesión interhemisférica.

Otros autores (Scalia, 1972, citado en Scalia, 1976; Northcutt y Royce, 1975) han encontrado que las lesiones del bulbo olfatorio accesorio causan la degeneración del tracto olfatorio accesorio, el cual se distribuye solo al núcleo amigdalóide ipsilateral.

Durante su curso dirigido posteriormente, las fibras del tracto olfatorio lateral pasan a través de las regiones externas plexiformes asociadas al borde dorsal del estriado y la

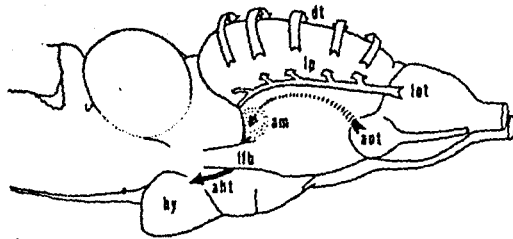


Fig. 11.11 Esquema del lado derecho del cerebro de *S. pipiens*, que muestra en forma diagramática las vías del sistema olfatorio principal y accesorio. aht: tracto amigdalohipotalámico; am: núcleo amigdaloides; aot: tracto olfatorio accesorio; dt: tracto de asociación dorsal; hy: hipotálamo; lfb: paquete lateral del cerebro anterior; lot: tracto olfatorio lateral; lp: corteza lateral (tomado de Scalia, 1976)

superficie rostrolateral del núcleo amigdaloides, también pasan por la corteza lateral y estas fibras se curvan para formar el tracto cortico-habenular lateral (Scalia, 1976).

La parte del tracto olfatorio lateral topográficamente asociada con el estriado y la amígdala es muy delgada y hay poca evidencia de que estas estructuras estén funcionalmente relacionadas a la proyección olfatoria. El borde inferior del tracto olfatorio lateral pasa por encima del borde dorsal del estriado y está en estrecha relación con el borde ventral de la corteza lateral. Las dendritas de estas neuronas corticales están dirigidas hacia abajo y lateralmente sobre el borde dorsal del estriado y es probable que dominen el campo postsináptico en esta área.

Dentro de la estria terminal las fibras del tracto olfatorio lateral pasan junto al núcleo habenular ventral. Esto sugiere una relación funcional con la región habenular (Scalia y Col., 1968; citado en Ewert, 1984).

Las fibras del tracto olfatorio lateral, distribuidas contralateralmente fueron observadas primero en la región plexiforme externa de la amígdala rostral en Rana pipiens y esta relación fue considerada como una evidencia para una proyección del bulbo olfatorio a la amígdala contralateral (Scalia y Col., 1968; citado en Ewert, 1984).

Sin embargo, en Rana catesbiana (Northcutt y Royce, 1975; citado en Ewert, 1984), las fibras dirigidas contralateralmente que alcanzan el tracto olfatorio lateral de ese lado parecen estar más concentradas en la corteza lateral y podrían seguir más allá de la región amigdalina. Estos datos



indican la presencia de una proyección del bulbo olfatorio, bilateral a la corteza olfatoria primaria y reducen la probabilidad de que la amígdala contralateral sea postsináptica a la formación olfatoria.

En resumen las investigaciones recientes de las proyecciones del bulbo olfatorio en la rana indican que la corteza lateral es el área olfatoria primaria del telencéfalo y la amígdala es el centro terminal para la proyección del bulbo olfatorio accesorio. La eminencia postolfatoria y por lo menos el extremo rostral de la corteza medial y el núcleo septal medial parece que reciben información de la formación olfatoria por el camino del tracto olfatorio medial. También hay evidencia para proyecciones cruzadas de la formación olfatoria a la corteza contralateral y el bulbo olfatorio.

#### II.2.2.A. Conexiones del Sistema Olfatorio con el Sistema Visual

El sistema olfatorio se comunica con la amígdala a través del bulbo olfatorio accesorio y de la estria terminal, esta última hace contacto con el hipotálamo y el septum por medio de la amígdala. El hipotálamo se conecta a la región supraquiasmática y el septum con el tálamo y el área preóptica. Por su parte la amígdala establece contacto con el tálamo y el área preóptica.

El sistema olfatorio también establece conexiones con el sistema visual a través del estriado el cual se comunica con el tálamo y el tegmentum. Las conexiones del sistema olfatorio con el sistema visual se ilustra en la figura II.12.

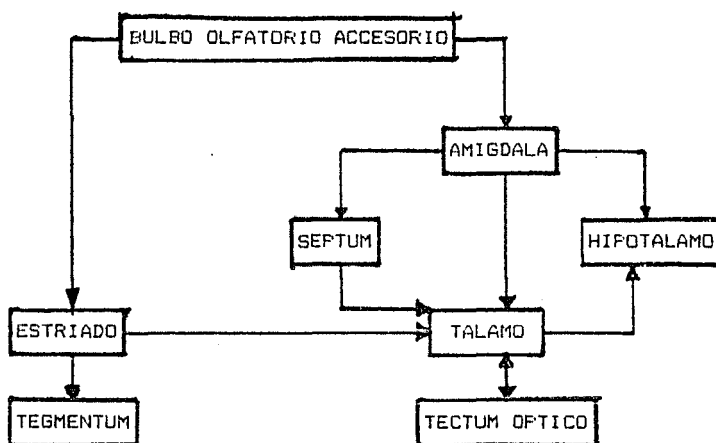


Fig. II.12.- Diagrama de bloques de las conexiones del sistema olfatorio con estructuras del sistema visual.

### II.3 ESTUDIOS FISIOLÓGICOS

#### II.3.1. SISTEMA VISUAL

Se han realizado estudios electrofisiológicos para tratar de resolver si algunos tipos particulares de neuronas en el sistema visuomotor de los anfibios pudieran estar involucradas en la activación y control del comportamiento de captura de presas; para ello se han llevado a cabo registros de la actividad neuronal en ranas y sapos y se han clasificado diferentes tipos de neuronas acorde a: 1) la organización de su campo receptivo, 2) su respuesta a cambios bruscos en la iluminación y 3) sus respuestas a estímulos visuales estacionarios y en movimiento. Así, las células de la retina han sido clasificadas, de acuerdo al tamaño de sus campos receptivos (Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976), en 4 tipos neuronales: R1, R2, R3 y R4, cuyos campos receptivos son, 3.5°, 4°, 8° y 12 a 16° respectivamente. Las

células tectales y las talámicas también han sido clasificadas de acuerdo a la respuesta que presentan ante diferentes tipos de estímulos visuales, a saber, las tectales en 9 clases, T1, T2, T3, T4, T5, T6, T7, T8 y T9, y las talámicas en 10 clases TH1, TH2, TH3, TH4, TH5, TH6, TH7, TH8, TH9 y TH10 (Ewert, 1980; citado en Ewert, 1984).

Una manera adecuada de saber si las estructuras putativamente involucradas en la captura de presas y en el comportamiento de evitación son necesarias y suficientes para la evocación de estos comportamientos es la utilización de técnicas de lesión y de estimulación eléctrica de las áreas cerebrales postuladas. Así, para estudiar los posibles mecanismos neuronales que forman el sustrato de estas conductas, se han llevado a cabo experimentos de estimulación eléctrica y de lesión de diferentes áreas cerebrales, particularmente del TD, el tálamo y telencéfalo.

#### II.3.1.A. Estimulación Eléctrica de Regiones Cerebrales

Cuando se han implantado electrodos crónicamente en las capas centrales del TD de sapos en libre movimiento, se ha demostrado que los trenes de pulsos eléctricos disparan la captura de presas, como si el animal estuviese respondiendo a una presa potencial colocada en el campo visual cuya proyección en el TD corresponde al sitio de estimulación (Ewert, 1967a,b; citados en Ewert, 1984). Durante la estimulación eléctrica monopolar de diferentes regiones tectales, los sapos respondieron con patrones motores de captura de presa. Según la posición del electrodo en el TD pueden activarse diferentes pautas conductuales, por

ejemplo los movimientos de deglución y frotamiento fueron provocados por la estimulación de áreas abajo del ventrículo tectal, especialmente la llamada región subtectal.

En algunos experimentos se combinó la estimulación eléctrica con la entrada visual (Ewert, 1967a; en Ewert, 1984). En los sapos monoculares el tiempo entre la fijación inicial de la presa y el subsecuente ataque fue mayor que el observado en animales normales. Sin embargo, cuando el área de ataque en el T0 "ciego" de animales monoculares fue estimulada eléctricamente, el sapo se comportó normalmente cuando el objeto presa fue presentado, atacándolo frecuentemente.

En el sapo B. bufo en libre movimiento también se han llevado a cabo experimentos en donde se estimula eléctricamente varios puntos del tálamo posterior con trenes de pulsos cuadrados negativos de 50 a 100 Hz con una amplitud de 5 ms. Según los sitios de estimulación del cerebro se han evocado diferentes patrones motores en ausencia de estímulos visuales en movimiento:

- Movimientos de evitación. Cuando se exhibieron respuestas de componentes orientacionales, estas fueron dirigidas ipsilateralmente al hemisferio cerebral estimulado.
- Postura defensiva de agachamiento dirigida ipsilateralmente al lado del cerebro estimulado e inclinación del cuerpo.
- Rotación ipsiversiva a lo largo del eje horizontal del cuerpo.
- Inhibición de actividad locomotora y respuestas de congelamiento.

- Otros patrones conductuales tales como frotamiento con las patas anteriores, apertura del hocico y cierre de ojos.

Los puntos de estimulación para la activación de respuestas de escape se encontraron en las regiones más laterales, mientras que la inclinación del cuerpo fue activada en la región central (Rehn, 1977; en Ewert, 1984). Los movimientos de evitación también fueron provocados por la estimulación de regiones tegmentales .

Cuando se estimulan diferentes áreas del telencéfalo como, el pallium medial, se provocan pautas motoras, tales como apertura de la boca, ataque, deglución, frotamiento, salto y cierre ocular. A diferencia de la estimulación de áreas tectales y pretectales, la estimulación del cerebro anterior no exhibe componentes orientacionales.

#### **II.3.1.B.Experimentos de Lesión de Areas Cerebrales**

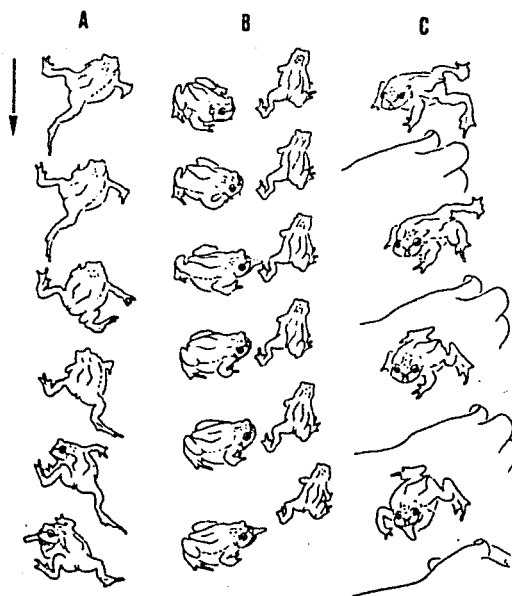
La región tálamo-pretectal (TP) en estos animales también ha sido lesionada (Ewert, 1965; 1967b; 1968; citados en Ewert, 1984) por coagulación por radiofrecuencia o por la remoción de esta región, con los siguientes resultados para lesiones unilaterales: el comportamiento de evitación desaparece y la captura de presas se ve "desinhibida" (Ewert, 1965; 1967b, 1968), los animales se orientan y atacan a cualquier estímulo visual en movimiento, pero la desinhibición se restringió a las áreas contralaterales del campo visual. Parece ser que los animales lesionados unilateralmente estuviesen ciegos a objetos presa presentados en el lado ipsilateral, como si el sistema

visuomotor fuera deprimido por el "hemisferio hipereexcitado" (Ewert, 1984). Cuando se hicieron lesiones bilaterales, la desinhibición ocurrió en ambas partes del campo visual. También se observó que la habituación a los estímulos visuales durante la estimulación repetida disminuyó considerablemente.

La desinhibición de la captura de presas ha sido confirmada en B. marinus, R. pipiens (Ingle, 1973c), R. temporaria y en Salamandra salamandra (Finkenstadt, 1980, 1981a,b; Finkenstadt y Ewert, 1983; citados en Ewert, 1984).

La desinhibición de la captura de presas en anfibios puede producirse también por lesiones pequeñas en el tálamo rostral alrededor del cuerpo geniculado lateral, lo que sugiere que los núcleos correspondientes proyectan a regiones TP por conexiones excitatorias y/o al TO por vías inhibitorias (Ewert, 1984). La fig. II.13 muestra ejemplos del comportamiento de captura de presas desinhibido en B. bufo.

Fig.11.13 Ejemplos del comportamiento de captura de presa "desinhibido" por lesiones en la región tálamo-pretectal. Los animales se orientan y atacan a objetos irrelevantes tales como sus propios miembros (A), a otro sapo (B) y a la mano del experimentador (C), (tomado de Ewert, 1984).



Se ha observado que las lesiones en el TO abolen la respuesta de orientación en las ranas y los sapos. La ablación completa del TO abole la captura de presa, así como también el comportamiento de escape ante estímulos visuales tipo depredador (Bechterev, 1884; citado en Grusser y Grüsser-Cornehls, 1976). Sin embargo, la detección y evitación de barreras estacionarias no son abolidas totalmente (Ingle, 1977). Es de notar que las ranas con ablaciones tectales presentan una respuesta de orientación a la estimulación táctil de la superficie dorsal (Comer y Grobstein, 1978).

La ablación unilateral del telencéfalo en B. bufo, provoca la desaparición del comportamiento de captura de presas ante estímulos visuales movidos en el campo visual del ojo contralateral a la lesión. Ingle (1973d; en Ewert, 1984) ha observado en ranas que la captura de presas se recupera después de una o dos semanas de la lesión. Cuando la lesión es bilateral, la captura de presa no se evoca ante estímulos visuales movidos en cualquier parte del campo visual. Estos resultados nos indican la importancia del telencéfalo en la conducta de depredación de los anfibios.

### II.3.2. SISTEMA OLFATORIO

Ottoson (1956; citado en Gesteland, 1976) describió en las ranas las propiedades de un potencial registrado desde la superficie del epitelio olfatorio en respuesta a una estimulación olfativa. Este investigador encontró que la respuesta fue un voltaje monofásico negativo, al que denominó electro-olfato-grama (EOG). Este potencial se eleva hasta un pico en un segundo



aproximadamente y cae de una manera exponencial.

El EOG en respuesta a un estímulo breve tiene una amplitud que está en función de la cantidad de material oloroso que alcance la superficie de la mucosa en una unidad de tiempo y declina hasta la línea base con la cesación del estímulo.

Se piensa que el EOG negativo es debido a procesos del receptor más que a la actividad neural sumada, esto es mostrado por el hecho de que persiste casi sin cambio después del tratamiento de la mucosa con solución ringer-cocaína, la cual bloquea la conducción neural del bulbo olfatorio.

Uno de los primeros estudios sobre la discriminación olfatoria fue el estudio de la adaptación a la intensidad percibida del estímulo, se observó que en los anfibios no hay una adaptación completa; como en el caso de los humanos, a los estímulos olfativos, así la amplitud del EOG declina durante las primeras presentaciones de un estímulo breve y dichas presentaciones evocan una amplitud constante de ese potencial.

También se ha visto que ocurre una adaptación cruzada en estos animales cuando se exponen a un estímulo olfatorio y se provoca una disminución de la percepción a otros estímulos, así tenemos por ejemplo que una exposición repetida al propanol suprime la respuesta no sólo a este, sino también al butanol.

Finalmente, se ha observado que la variabilidad de respuestas celulares a una misma calidad de olor es una función de la concentración del estímulo, lo que sugiere que el código de la calidad está estrechamente asociada con la intensidad.

### II.3.3. APRENDIZAJE: HABITUACION

Se han llevado a cabo estudios neurofisiológicos

acerca de la habituación que han mostrado que algunas neuronas retinales, tectales y tálamo-pretectales presentan propiedades de adaptación después de una estimulación visual repetida. Grüsser y Grüsser-Cornehlis (1969, 1973; en Ewert, 1984) han reportado que se presentan fenómenos de adaptación en las células retinales de la clase R2 más fuertes que en las R3 y R4. Sin embargo, la adaptación no es mayor de 60 segundos en las células de la clase R2.

Por otra parte, Lettvin y Col. (1961) han investigado las propiedades de respuesta de las neuronas tectales de la clase T5 y han encontrado que estas células se adaptan rápidamente al mismo estímulo movido a través de su campo receptivo excitatorio, empero pueden ser reactivadas por estímulos visuales nuevos que atraviesen el mismo locus del campo receptivo, tales como aquellos con diferente configuración o dirección de movimiento.

Con respecto a las neuronas tálamo-pretectales, se ha observado que las células TH9 denominadas "unidades de memoria" parecen estar involucradas en procesos particulares de almacenamiento de información. Estas neuronas exhiben descargas relativamente largas después de que el estímulo ha atravesado el campo receptivo excitatorio. Las postdescargas parece ser que están vinculadas a ciertas señales del estímulo (Ewert, 1971; en Ewert, 1984).

La estimulación eléctrica del tectum en sapos en libre movimiento provoca la liberación de las pautas motoras de la captura de presas, cuando se mantiene la estimulación eléctrica con corriente constante por cierto tiempo, la frecuencia de las

respuestas neuronales disminuye notablemente, lo que indica efectos de habituación a la estimulación (Ewert, 1984).

En otro tipo de estudios se ha investigado el efecto de la hormona hipofisiaria (adrenocorticotropina) sobre la habituación a estímulos específicos, Horn y Col. (1979; en Ewert, 1984) encontraron que la administración de ACTH en el sapo Bufo bufo prolonga significativamente el curso de recuperación después de la habituación a estímulos específicos durante la captura de presas, cuando fueron comparadas las respuestas de los animales tratados con ACTH con los animales control, se observó que la habituación al estímulo se incrementó en los animales tratados.

Finalmente, es necesario mencionar con respecto al comportamiento de evitación, que se han realizado estudios neurofisiológicos con el objeto de correlacionar la habituación conductual con la habituación neuronal, similares a los realizados para la captura de presas.

#### II.4. ESTUDIOS TEÓRICOS

Los modelos teóricos son importantes, entre otras cosas, debido a que nos permiten hacer predicciones acerca del resultado de los experimentos u observaciones; son herramientas heurísticas de diseño y planeamiento científico (Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976).

La coordinación sensoriomotora y particularmente la visuomotora, han sido estudiadas desde diferentes puntos de vista: etológico, neuroanatómico, fisiológico y teórico. En esta parte expondremos brevemente algunos de los estudios teóricos que

se han realizado sobre esta problemática.

Ewert (1970) acorde a sus observaciones, plantea el hecho de que el TD es suficiente para iniciar y dirigir la captura de presas. Este investigador se basó en sus experimentos de estimulación eléctrica y de lesión de las áreas tectales y pretectales, para proponer que las neuronas pretectales son activadas por objetos grandes y estas ejercen un efecto inhibitorio sobre las neuronas tectales involucradas en la captura de presa.

Posteriormente, Ewert y Von Seelen (1974; en Ewert, 1984) proponen un modelo de inhibición pretectum-tectum que sustenta las siguientes consideraciones anatómico-fisiológicas:

a) Después de la lesión pretectal la capacidad de discriminación de las diferentes configuraciones de los estímulos tipo presa desaparece.

b) Ante la lesión pretectal se suprime la respuesta y la sensibilidad configuracional de las neuronas T5(1) y T5(2).

c) Ante la estimulación eléctrica de las neuronas pretectales la actividad de las células T5(2) se inhibe.

d) La estimulación eléctrica del TD provoca comportamiento de captura de presas en ausencia del estímulo visual, mientras que la estimulación eléctrica del pretectum en animales en libre movimiento provoca respuestas de evitación.

Estos autores proponen que cuando un estímulo tipo "gusanoide" está presente en el campo visual del sapo, las neuronas T5(1) se activan, mientras tanto las neuronas

pretectales TH3 se activan débilmente, lo que produce que se exciten las neuronas T5(2) lo que finalmente trae como consecuencia la respuesta de orientación. Ahora bien, cuando en el campo visual del animal aparece un estímulo no presa las neuronas TH3 se activan intensamente, lo que produce un efecto inhibitorio sobre las neuronas T5(2) y por lo tanto no se producen respuestas de captura de presas.

Cuando se presenta en el campo visual un estímulo grande tipo depredador se activan intensamente las neuronas T5(1) y las TH3, cuya acción conjunta activa un sistema de comandos a nivel pretectal que genera el comportamiento de evitación, por tanto, estos investigadores proponen que la retina, el tectum y pretectum actúan como filtros de la información que se está recibiendo, ya sean estímulos tipo presa o tipo depredador (ver fig. II.14).

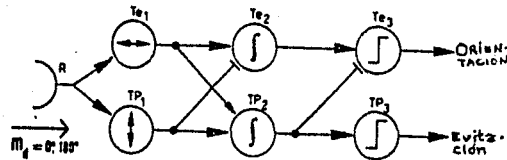


Fig. II.14.- Modelo de inhibición Pretectum-Tectum de Ewert y Von Seelen, 1974. R: retina; Te1, 2, 3: células tectales T5(1), T5(2) y T5(3) respectivamente TP1, 2, 3: células talámicas TH1, TH2, y TH3 respectivamente (tomado de Ewert, 1984).

Arbib y su grupo han desarrollado una serie de modelos teóricos sobre los mecanismos neuronales de la coordinación visuomotora en las ranas y los sapos. Primeramente, Lara y Col. (1982), basándose en estudios anatómicos (Székely y Lázár, 1976) y fisiológicos (Ingle, 1973d; Ewert, 1976, 1980) del TO y en resultados conductuales observados en la facilitación de la captura de presas (Ingle, 1973d y 1975; en Cervantes-Pérez, 1985), propusieron un modelo de red neuronal de la columna tectal, el cual se describe a continuación.

La figura II.15 muestra como la columna tectal está constituida por un glómulo, una célula piramidal, 3 células de pera grande, 2 células de pera pequeña y 2 células estrelladas. El glómulo es un complejo sináptico compuesto por: dendritas y axones recurrentes de las células piriformes grandes y piriformes pequeñas, dendritas diencefálicas presinápticas, aferentes ópticas y axones intratectales. La actividad de la columna tectal se inicia cuando una señal llega de la retina y produciendo una depolarización en el glómulo, que viaja a las células de pera grande, las de pera chica y la piramidal. Adicionalmente, se inicia una cooperación/competencia entre dos mallas cerradas de conexiones; una que utiliza una retroalimentación negativa al activar la célula en forma de pera grande a la estrellada, el único elemento inhibidor considerado en el modelo, que inhibe la actividad de las células de forma de pera grande y chica; otras que forman mallas de retroalimentación positiva, el glómulo excita a las células de forma de pera chica y grande, y estas a su vez envían axones recurrentes hacia el glómulo. Las células

piramidales integran la información proveniente de las fibras ópticas con la de las neuronas en forma de pera grande y pera pequeña y por fibras ópticas, además las células piramidales son las únicas neuronas eferentes consideradas en este modelo del tectum, las cuales al conectarse con el tálamo y médula espinal participan en la definición de la respuesta de captura de presas adecuada a la situación específica. Con este modelo, los autores pudieron explicar el fenómeno de facilitación de la captura de presas en función de la actividad reverberante que da como resultado de la cooperación/competencia entre los circuitos de retroalimentación positiva y negativa como una alternativa más probable que la de facilitación en las conectividades sinápticas.

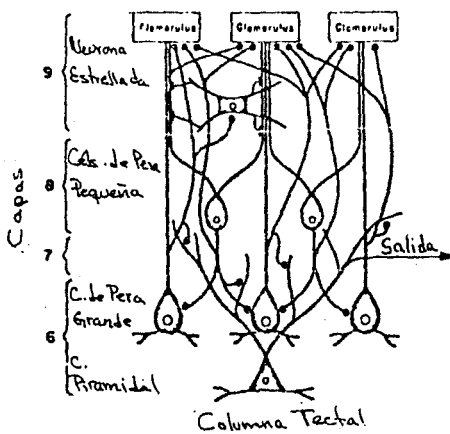


Fig. II.15 Neuronas y sinaptología del modelo de la Columna Tectal (tomado de Lara y Col. 1982)

Posteriormente, Cervantes-Pérez y Lara (1985) propusieron una extensión del modelo de la columna tectal descrito anteriormente, el cual considera un arreglo bidimensional de 8 x 8 columnas tectales. Con este modelo, por medio de simulaciones en computadora, los autores analizan como las interacciones entre la retina, TO y pretectum pueden proporcionar a los anuros la habilidad para discriminar entre estímulos tipo presa y no presa. Los resultados de estas simulaciones analizan posibles mecanismos neurales que podrían formar el sustrato de los comportamientos de captura de presas, en el reconocimiento de presa-depredador como consecuencia de la arquitectura tectal y la preferencia de tamaño y latencia de respuesta dependientes del estado motivacional del animal. El modelo está constituido por un arreglo de 8 por 8 Columnas de Facilitación Tectales que cubren un campo receptivo de aproximadamente 32° x 32° y reciben aferentes de las células ganglionares de la retina tipos R2, R3 y R4. La retina proyecta retinotópicamente a ambos tectum (células R2, R3 y R4) y pretectum (R3 y R4); cada columna tiene una neurona pretectal TH3 que inhibe la actividad de las células de pera grande, pera chica y piramidales (TS(2) de Ewert) de la columna tectal correspondiente a su proyección. Finalmente, la actividad de la célula piramidal definen no sólo la identificación de los estímulos tipo presa, sino también, la localización espacial, y la dirección de la respuesta de orientación de la captura de presas (fig. II.16). El modelo permite estudiar también, que en ausencia del pretectum la respuesta de las células piramidales



debe ser controlada por la actividad de las células ganglionares con campos receptivos más grandes (R3 y R4), de forma tal que emule la preferencia por el estímulo cuadrado sobre el horizontal o el vertical; mientras que en la presencia de la inhibición pretectal la sensibilidad de las células piramidales a estímulos tipo "gusanoide" resulta de la facilitación de la respuesta de la columna tectal a través de la actividad recurrente de algunas de sus células, controlada solamente por la fibras de las células R2. Además la acción inhibitoria del pretectum sobre el T0 contribuye a la preferencia de los estímulos horizontales.

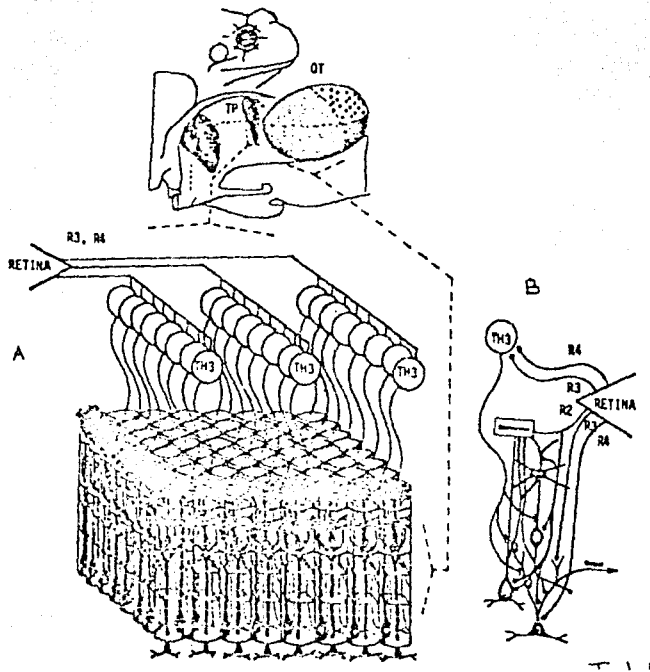


Fig. II.16 "Modelo de la Columna Tectal en 2 dimensiones. Interacciones entre la retina, tectum y pretectum. La retina envía fibras en forma retinotópica a ambos tectum óptico (clase R2, R3 y R4), y pretectum (clase R3 y R4). A) las neuronas TH3 también proyectan retinotópicamente al tectum óptico. B) vista de las interacciones de las células retinales, tectales y pretectales. Las células pretectales TH3 inhiben a las células de pera grande, de pera pequeña y piramidales de la columna tectal correspondiente a su proyección retinotópica" (tomado de Cervantes-Pérez y Lara, 1985).

Adicionalmente, Lara y Arbib (1985) plantean un modelo teórico que trata de explicar algunos mecanismos neuronales implicados en el reconocimiento presa-depredador, así como procesos de aprendizaje, particularmente, la habituación a estímulos específicos. El modelo toma como base el modelo de la columna tectal; está estructurado como un arreglo de  $8 \times 8$  columnas tectales que es inhibido por un arreglo de  $8 \times 8$  de neuronas TH3, el primer arreglo es modulado por las células ganglionares de la retina R2 y R4, mientras que el segundo es modulado por las células R3 y R4, además este modelo involucra 2 arreglos más, un arreglo de células tectales T5-3 y un arreglo de columnas de habituación, las cuales contienen, cada una, células telencefálicas (H) que modifican el nivel de inhibición de pretectum sobre el tectum; células MO que son las que crean un modelo del estímulo y neuronas CO que son las que reciben la información del objeto que se está presentando en el momento actual. Este modelo postula que el sistema de reconocimiento presa-depredador puede ser externamente modulado por el telencéfalo a través de neuronas H que incrementan o reducen el nivel de inhibición de las neuronas TH3 sobre las neuronas tectales. El nivel de inhibición depende de la asociación de determinado estímulo a la consecuencia de sus respuestas motoras pasadas, de tal manera que después de la presentación repetida de un estímulo, este es asociado con un valor negativo el cual es entonces traducido como una elevación de la inhibición del pretectum sobre el tectum. La especificidad de un estímulo es simulada a corto plazo a través de las neuronas MO, las cuales

crean el modelo del estímulo y lo comparan con el objeto actual (neuronas CO) y a largo plazo a través de una matriz donde para cada estímulo hay una consecuencia esperada (positiva o negativa). La manera en que estos dos sistemas interactúan es como sigue: si el modelo creado (MO) y el estímulo son similares H continúa elevando el efecto inhibitorio sobre las neuronas tectales a través de la excitación de las células TH3, pero si MO es diferente del estímulo, H modifica su influencia, entonces el nuevo valor esperado del estímulo es recuperado y ocurre un nuevo cambio inhibitorio (ver fig. II.17).

En resumen, este modelo es importante porque permite reproducir diferentes propiedades de la habituación en sapos, tales como: la habituación para la presentación repetida del estímulo, la deshabituación por pausa, la habituación a largo plazo después de varias series de habituación, generalización de la habituación, etc.

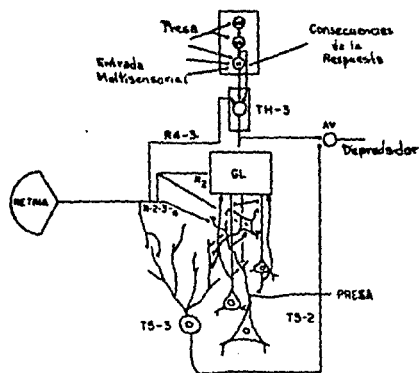


Fig. II.17 Modelo del sistema de reconocimiento de presa-depredador que involucra el proceso de habituación (tomado de Lara y Arbib, 1985).

### III. MATERIALES Y METODOS

En el inicio de este capítulo hacemos una breve reseña de la biología de los animales que utilizamos como sujetos experimentales, posteriormente describiremos el diseño experimental y en la última sección hablaremos de los métodos utilizados para la adquisición de datos y su consecuente análisis.

#### III.1. SUJETOS EXPERIMENTALES Y SU BIOLOGIA

Se utilizaron 36 animales de la especie Bufo marinus horribilis, llamados comunmente sapos marinos. Smith y Taylor (1966) reportan que: inicialmente estos animales fueron denominados como Rana marina; posteriormente, Wiegmann (1833; citado en Smith y Taylor, 1966) lo describió como Bufo horribilis y finalmente Kellogg (1932; en Smith y Taylor, 1966) lo describió como Bufo marinus, el adjetivo horribilis quedó para la subespecie. La ubicación taxonómica del sapo marino (Smith y Taylor, 1966) se detalla a continuación:

Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Clase	Amphibia
Superorden	Lissamphibia
Orden	Salientia (Anura)
Suborden	Procoela
Familia	Bufonidae
Género	<u>Bufo</u>
Especie	<u>marinus</u>
Subespecie	<u>horribilis</u>

El sapo Bufo marinus horribilis (Smith y Taylor, 1966)

se caracteriza, además de su gran tamaño (la longitud máxima de hocico a cloaca que llegan a alcanzar es de 17 cm y un peso máximo de 350 g), por la presencia de glándulas parótidas ovaladas o triangulares notablemente voluminosas; son de hábitos nocturnos, es decir, salen de sus madrigueras para alimentarse cuando comienza a oscurecer y están activos por algunas horas, para después ocultarse nuevamente durante el día.

Estos animales se encuentran distribuidos en América desde el Sur de Texas hasta Brasil. Los hábitats más comunes del sapo marino son praderas y áreas abiertas. En México se localizan en las siguientes regiones: Sureste de Coahuila, Mazatlán (Sinaloa), Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Taylor y Smith, 1966).

Los animales utilizados en este estudio, fueron colectados en el estado de Guerrero, en una localidad llamada Cuautlita. Su captura se realizó durante la noche en canales de cañaverales, utilizando linternas para deslumbrarlos, y de esta manera al permanecer inmóviles facilitar su captura. Una vez extraídos de los canales se les colocó en jaulas de acrílico transparente (47 x 32 x 21 cm) con una pequeña cantidad de agua. El siguiente paso consistió en transportarlos de Cuautlita al laboratorio de Bioingeniería del Instituto de Fisiología Celular de la UNAM, en donde se les colocó en una piscina inflable con el objeto de iniciar su adaptación a las nuevas condiciones de cautiverio, puesto que los sapos requieren de un período, que va de 1 a 3 meses por lo menos, durante el cual los animales se estabilizan en cuanto a su alimentación y reducen

paulatinamente su grado de tensión que probablemente se deba al cambio medioambiental. Una vez transcurrido este tiempo de adaptación, se pasaron a jaulas de acrílico individuales en donde se les alimentó diariamente con larvas del escarabajo Tenebrio sp y con grillos.

La piscina y las jaulas se encuentran localizadas en un laboratorio auxiliar con condiciones controladas de luz y oscuridad, que proporciona a los animales 12 horas de luz por 12 horas de oscuridad, con la intención de evitar variaciones en su comportamiento causadas por los cambios estacionales.

Una vez que los animales se estabilizaron en su alimentación y el grado de tensión disminuyó a niveles mínimos, fueron familiarizados con el escenario experimental, para posteriormente ser utilizados como sujetos de experimentación.

### III.2.DISEÑO EXPERIMENTAL

Los estímulos visuales o señuelos utilizados en nuestros estudios son generados con una microcomputadora Cromemco (S-3) en un monitor con capacidad de despliegue en colores, con lo cual es posible un control estricto de las características paramétricas de los señuelos, tales como la forma, el contraste estímulo-fondo, la velocidad y el tamaño. Los estímulos son grabados, usando una cámara de video SONY, para posteriormente, a través de una reproductora de video SONY presentarlos repetitivamente al animal en un televisor blanco y negro con el objeto de estudiar los comportamientos que estos animales desplegarán, de su repertorio de pautas motoras de la conducta de depredación, ante señuelos tipo presa. El estímulo visual tipo

presa utilizado en este trabajo consiste en un rectángulo negro sobre fondo blanco, con dimensiones de 2.0 x 0.6 cm que se mueve horizontalmente con su eje longitudinal paralelo a la dirección de movimiento, a una velocidad de 4.1 cm/seg.

En algunos experimentos, adicionalmente a la estimulación visual se incorporó una estimulación olfatoria, con el fin de observar el efecto de la variable olfativa sobre el comportamiento de la captura de presas. Como estímulo olfatorio se utilizó un olor a presa, extraído a partir de la molienda del alimento de los sapos diluida en agua natural, aplicado a través de un dispositivo olfatorio diseñado en nuestro laboratorio, que consiste en lo siguiente: (ver fig. III.1) una bomba de aire para pecera que va conectada a través de una manguera de hule, a un matraz kitasato que contiene la sustancia olorosa, cuya salida está conectada a una válvula de paso que regula la salida del estímulo olfativo al interior de la jaula en donde se encuentra el sapo. El funcionamiento de este dispositivo se detalla a continuación: al activarse la bomba, ésta introduce aire a baja presión al matraz, el cual permite que la sustancia olorosa pase por la segunda manguera hacia la válvula de paso que es activada por la presión del aire, permitiendo el paso del olor hacia la jaula de tal forma que pueda ser percibida por el animal. Cuando la bomba de aire es desactivada la válvula de paso se cierra impidiendo la salida del olor residual, lo que nos permite asegurar que el animal ya no recibe estimulación olfatoria.



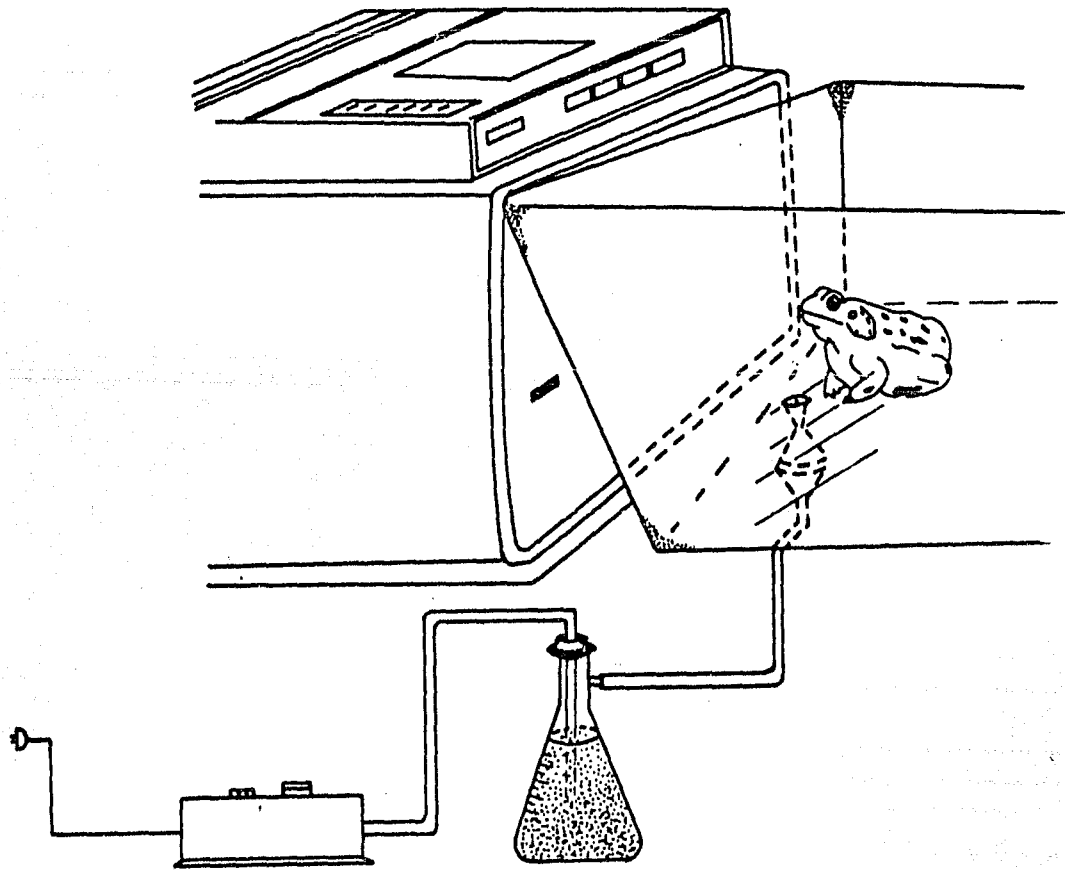


Fig. III.1 DISPOSITIVO EXPERIMENTAL

### III.3.METODOS

#### III.3.1. ADQUISICION DE DATOS

Durante la ejecución de los experimentos, los animales fueron colocados dentro de sus jaulas o de la jaula conectada al dispositivo olfatorio por un periodo de 60 minutos antes de la hora de estimulación, con el objeto de disminuir al mínimo la tensión de los animales debida a la manipulación del experimentador. Este dispositivo, permite al sapo total libertad de movimiento para que al interaccionar con el estímulo pueda presentar cualquiera de las pautas motoras que forman parte de la conducta de captura de presas. Al inicio del experimento, en el televisor, se estimula al sapo con un señuelo tipo presa que se presenta repetitivamente (figura III.1). Durante los experimentos se registró la emisión de los 5 comportamientos que constituyen el patrón conductual de la captura de presas, a excepción de la fijación y la deglución, en lugar de éstas se registraron:

**Seguimiento.**- el animal se desplaza persiguiendo a la presa, y

**Aproximación.**- el animal intenta reducir la distancia a la cual se encuentra de la presa.

De estas pautas se tomaron datos de frecuencias por cada conducta, frecuencia total y la latencia que presentaron los animales para responder una vez que apareció el estímulo en la pantalla.

Los factores motivacionales manipulados en este estudio fueron la hora del día (HD), la privación de alimento (PA) y un olor a presa (OP), el primero y el tercero son factores motivacionales exógenos y el segundo endógeno. La hoja

de registro para cada animal incluye los siguientes datos: fecha, sujeto experimental, factores motivacionales (HD, PA, OP,), estímulo, observador, condiciones generales del tiempo y latencia, marcando cada minuto de registro hasta completar el tiempo total de registro que en este caso fue de 20 minutos. En los experimentos que involucraron el OP los animales fueron estimulados olfativamente en forma periodica con un tiempo de 2 minutos con estimulación olfativa seguido por un período de 1 minuto sin ella a partir del momento en el que el sujeto experimental comienza a interactuar con el señuelo.

Los experimentos realizados fueron divididos en dos fases, una fase control y una fase experimental, y se llevaron a cabo de la siguiente manera: los animales fueron divididos en 4 grupos de 9 animales cada uno, 1 grupo control y 3 grupos experimentales.

Estos grupos fueron divididos en subgrupos, 3 por cada grupo, definidos de acuerdo a las diferentes combinaciones de los 3 factores motivacionales (PA, HD y el OP) consideradas en cada experimento.

Durante todas las dos fases se registraron las pautas motoras del patrón conductual de la captura de presa, evocadas por el estímulo visual tipo presa descrito en páginas anteriores.

#### Grupo Control (C)

En los animales de esta fase se probó como única variable la hora del día, llevándose a cabo los experimentos a las 9:00 Hrs, a las 12:00 Hrs y a las 17:00 Hrs (un subgrupo de 3 animales por cada hora del día).

Las horas del día en que fueron estimulados los animales, se definieron con base en datos preliminares obtenidos en nuestro laboratorio (Coria y Col., 1986 los cuales indican las horas del día en que los animales mostraron una mayor actividad (9:00 Hrs), una menor actividad (17:00 Hrs) y una actividad media (12:00 Hrs), reflejada en frecuencias de respuesta emitidas por estos animales ante un estímulo visual tipo presa.

#### **Grupos Experimentales**

En la fase experimental analizamos el efecto de cambios simultáneos en dos o más factores motivacionales la HD, en todos los casos y la PA y el DP en algunos casos.

Los niveles de PA, utilizados en los experimentos correspondientes, se tomaron de datos preliminares obtenidos en nuestro grupo (Yañez y Col., 1986) que muestran como los animales presentan una actividad de depredación alta (con 48 horas de PA), media (con 21 horas de PA) y baja (con 120 horas de PA), cuando son estimulados visualmente con señuelos tipo presa.

#### **Grupo Experimental E.1**

En este grupo combinamos una variable exógena, la HD con una variable endógena, la PA; los animales fueron estimulados a las 9:00 Hrs con 48 horas de PA; a las 12:00 Hrs con 21 horas de PA y a las 17:00 Hrs con 120 horas de PA.

#### **Grupo Experimental E.2**

En este grupo combinamos dos variables exógenas, la HD (9:00, 12:00 y 17:00 Hrs) más el DP.

#### **Grupo Experimental E.3**

En este grupo se valoró el efecto de la presencia

simultanea de los 3 factores motivacionales utilizados en este estudio, la HD (9:00, 12:00 y 17:00 Hrs), la PA (48, 21 y 120 horas respectivamente) y el OP.

### III.3.2. ANALISIS DE DATOS

Una vez obtenidos los datos se procesaron los registros como se detalla a continuación: a) se cuantificó la frecuencia de cada conducta por períodos de 5 minutos con el objeto de observar la variación en las frecuencias de los comportamientos en el tiempo y poder distinguir el posible efecto del aprendizaje sobre la emisión de las respuestas, se anotó el total de éstas y la latencia del animal, b) se agruparon los totales de las conducta acorde a los FMs manipulados en los grupos y subgrupos correspondientes, y c) se llevaron a cabo comparaciones estadísticas de las frecuencias de respuesta de las conductas de depredación, se aplicó la prueba de Chi cuadrada ( $\chi^2$ ) no paramétrica, con el objeto de discernir si las diferencias observadas entre los resultados correspondientes a los grupos de animales que estuvieron bajo la influencia de las diferentes combinaciones de valores en los FMs considerados, eran significativas. Además, se aplicó el coeficiente de concordancia de Kendall (W) con el fin de responder a la pregunta de si existe emisión preferencial de alguna de las conductas de la captura de presas y si esto se ve modificado por cambios en los factores motivacionales.

Se aplicaron pruebas estadísticas no paramétricas, primero por el hecho de que el modelo de estas pruebas no especifica las condiciones de los parámetros de las muestras, es

decir que las observaciones deben hacerse en poblaciones distribuidas normalmente y que estas tengan la misma varianza; (Siegel, 1985), lo cual es de suma importancia en los estudios conductuales, ya que en éstos no es posible especificar ciertas condiciones acerca de los parámetros de la población de la que se obtuvo la muestra investigada. Y segundo, por ser las más apropiadas cuando el tamaño de la muestra es pequeño (Siegel, 1985), como es el caso de los sujetos experimentales de este trabajo.

## IV.- R E S U L T A D O S

En el presente capítulo nos concretaremos primeramente a presentar los resultados obtenidos en nuestros experimentos y, en segunda instancia al análisis de los datos con su correspondiente tratamiento estadístico. En todos los casos los animales fueron estimulados con un señuelo visual tipo presa durante un periodo de 20 minutos.

### IV.1DESCRIPCION

IV.1.1 Grupo Control (FM: Hora del Día).- Los animales utilizados en este grupo de experimentos fueron estimulados a 3 diferentes horas del día (9:00, 12:00 y 17:00 Hrs), sin involucrar ninguno de los otros FMs considerados en este trabajo. En este grupo pudieron observarse variaciones en las frecuencias de las conductas emitidas por los animales, en relación con la hora del día a la que fueron estimulados. En la tabla IV.1 se muestran las frecuencias promedio de respuestas emitidas por periodos de 5 minutos (ver figura IV.1).

TABLA IV.1.- NUMERO DE COMPORTAMIENTOS EMITIDOS POR LOS SUJETOS EXPERIMENTALES DEL GRUPO CONTROL POR PERIODOS DE 5 MINUTOS.

PERIODO	HORA	HORA	HORA
	9:00	12:00	17:00
0-5	96	173	137
5-10	147	108	82
10-15	165	73	75
15-20	113	73	37

## GRUPO CONTROL

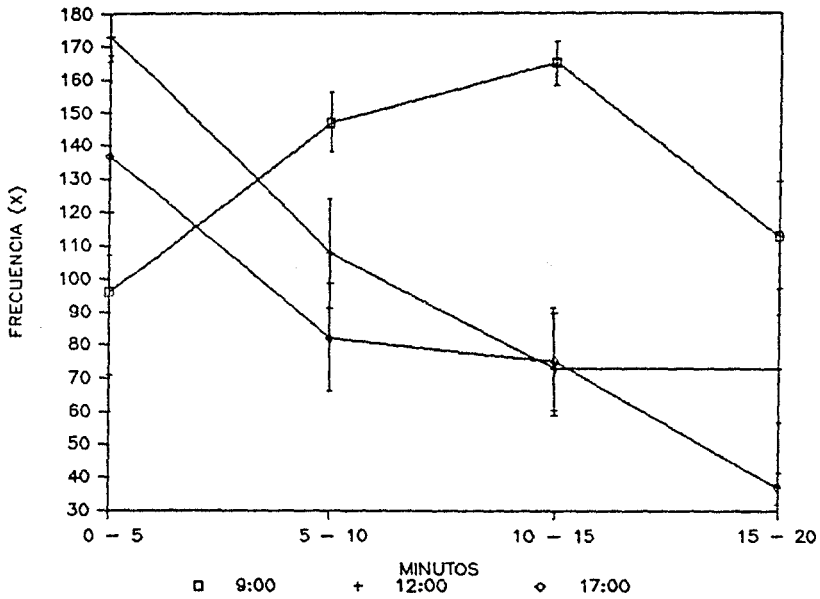


Figura IV.1.- La gráfica ilustra las variaciones en las frecuencias promedio de las conductas de depredación por periodos de 5 minutos del grupo Control, nótese la variación en las frecuencias durante el tiempo de registro.



IV.1.2 Grupo Experimental E.1 (FM: HD 9:00, 12:00 y 17:00 Hrs + PA 48, 21 y 120 horas).- En este grupo se manipularon simultáneamente 2 FMs, uno exógeno (HD) y uno endógeno (PA), obteniéndose los resultados que se detallan en la tabla IV.2, en la cual podemos observar el efecto sobre las frecuencias promedio de las respuestas conductuales por periodos de 5 minutos de los cambios en estos 2 FMs (ver figura IV.2).

TABLA IV.2.- NUMERO DE COMPORTAMIENTOS EMITIDOS POR LOS SUJETOS EXPERIMENTALES DEL GRUPO E.1 POR PERIODOS DE 5 MINUTOS.

PERIODO	HD/PA	HD/PA	HD/PA
	9/48	12/21	17/120
0-5	125	146	72
5-10	124	110	90
10-15	113	52	75
15-20	86	60	40

IV.1.3 Grupo Experimental E.2 (FM: HD 9:00, 12:00 y 17:00 Hrs + OP).- Los animales de este grupo estuvieron bajo la influencia de cambios simultáneos en 2 FMs exógenos (HD y OP). Bajo estas condiciones los animales mostraron variaciones en sus frecuencias promedio de respuestas emitidas por periodos de 5 minutos, las cuales se detallan en la tabla IV.3, figura IV.3.

### GRUPO E.1 (HD + PA)

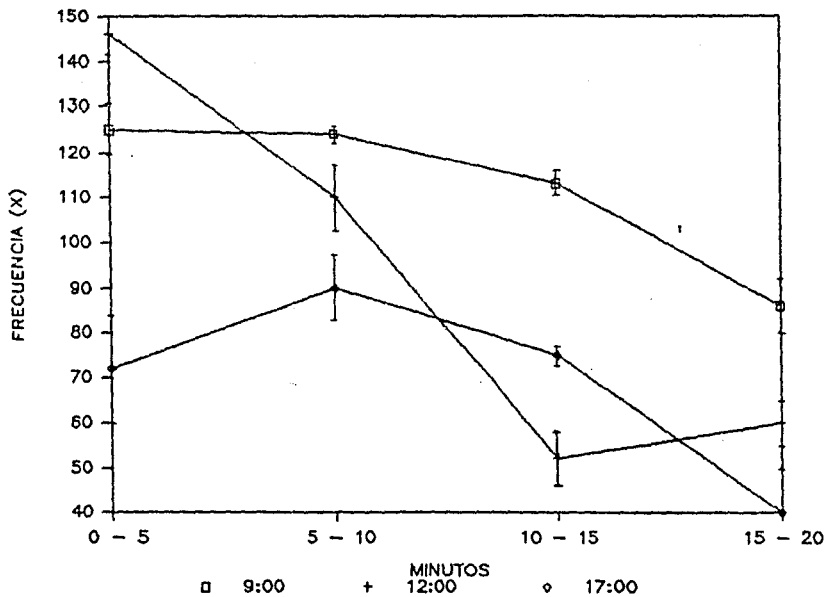


Figura IV.2.- En esta figura se ilustran los cambios en las frecuencias de respuestas promedio por periodos de 5 minutos, del grupo E.1.

### GRUPO E.2 (HD + OP)

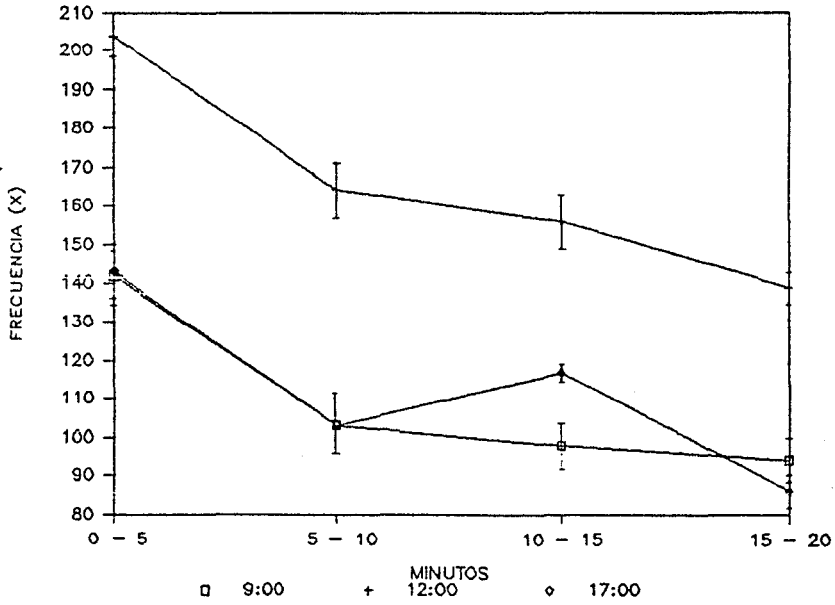


Figura IV.3.- Representación gráfica de los comportamientos por periodos de 5 minutos, de la captura de presas (frecuencia  $\bar{x}$ ) emitidos por el grupo E.2.

TABLA IV.3.- NUMERO DE COMPORTAMIENTOS EMITIDOS POR LOS SUJETOS EXPERIMENTALES DEL GRUPO E.2 POR PERIODOS DE 5 MINUTOS.

PERIODO	HD/OP	HD/OP	HD/OP
	9/+	12/+	17/+
0-5	142	204	143
5-10	103	164	103
10-15	98	156	117
15-20	94	139	86

+ OLOR A PRESA PRESENTE

IV.1.4 Grupo Experimental E.3 (FM: HD 9:00, 12:00 y 17:00 + PA 48, 21 y 120 horas + OP).- En este grupo se utilizaron diferentes combinaciones de valores para los 3 FMs manipulados en este estudio. Los resultados obtenidos en este grupo se muestran en la tabla IV.4, en la que se muestran las frecuencias promedio de comportamientos por periodos de 5 minutos (ver figura IV.4).

TABLA IV.4.- NUMERO DE COMPORTAMIENTOS EMITIDOS POR LOS SUJETOS EXPERIMENTALES DEL GRUPO E.3 POR PERIODOS DE 5 MINUTOS.

PERIODO	HD/PA/OP	HD/PA/OP	HD/PA/OP
	9/48/+	12/21/+	17/120/OP
0-5	153	150	87
5-10	111	108	40
10-15	87	53	21
15-20	67	38	6

+ OLOR A PRESA PRESENTE

### GRUPO E.3 (HD + PA + OP)

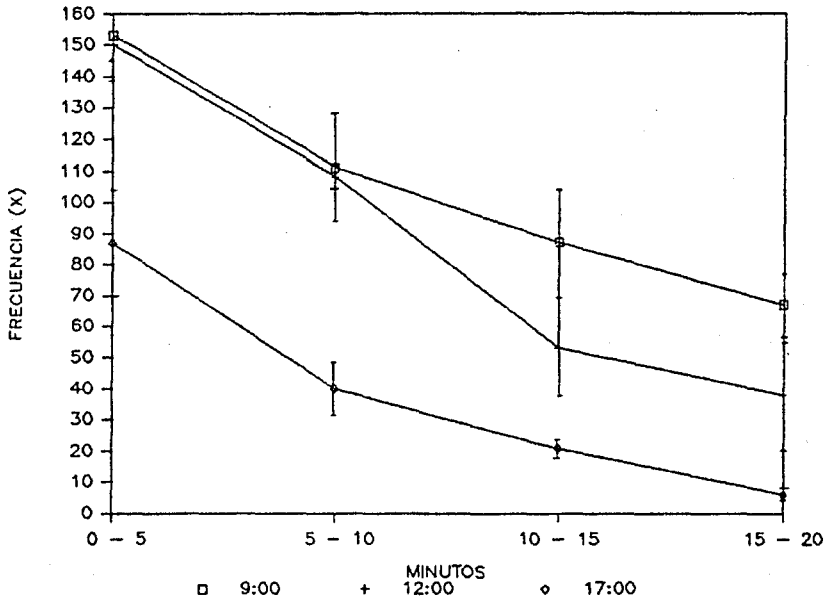


Figura IV.4.- En esta gráfica se ilustran los cambios observados en la frecuencia promedio de los comportamientos de la captura de presas, por periodos de 5 minutos del grupo E.3.

Los resultados de cada uno de los grupos, mencionados en la sección anterior, fueron divididos en subgrupos de 3 animales cada uno, acorde a las diferentes manipulaciones que se hicieron de los factores motivacionales; posteriormente, se calculó el número total de comportamientos de cada subgrupo, así como el valor de la media aritmética y el error estandar. Estos datos se muestran en la tabla IV.5.

TABLA IV.5.- FRECUENCIAS TOTALES DE LOS COMPORTAMIENTOS DE DEPREDACION DURANTE EL TIEMPO TOTAL DE REGISTRO (20 MINUTOS).

HORA	GRUPO	C	E.1	E.2	E.3
		HD	HD + FA	HD + OP	HD+FA+OP
9:00	TC	1566	1347	1313	1252
	X	522	449	438	417
	Sx	59.08	12.94	127.1	56.9
12:00	TC	1280	1106	1988	1046
	X	427	369	663	349
	Sx	15.31	14.97	51.5	52.6
17:00	TC	997	829	1347	461
	X	332	276	449	154
	Sx	131.04	56.7	27.45	29.7

TC: .TOTAL DE CONDUCTAS  
X: MEDIA ARITMETICA

NUMERO DE ANIMALES POR HORA = 3  
Sx: ERROR ESTANDAR

IV.2.1. Grupo Control.-Como se muestra en la tabla IV.5 el promedio de respuestas más alto ( $\bar{X}=522$ ) se obtuvo a las 9:00 Hrs, mientras que a las 12:00 Hrs. hubo un decremento significativo en el número de comportamientos emitidos ( $\bar{X}=427$ ), con respecto al obtenido a las 9:00, y a las 17:00 Hrs se encontró el promedio de frecuencias más bajo ( $\bar{X}=332$ ).

IV.2.2. Grupo E.1.- Aquí se observaron los siguientes resultados: a las 9:00 Hrs y con 48 horas de FA los animales presentaron el mayor número de conductas de depredación ( $\bar{x}=449$ ); a las 12:00 Hrs y con 21 horas de FA su frecuencia de respuesta mostró una disminución moderada ( $\bar{x}=369$ ) y, finalmente, a las 17:00 Hrs. y con 120 horas de FA se encontró la frecuencia de comportamientos más baja ( $\bar{x}=276$ ).

IV.2.3. Grupo E.2.- Al incluir la presencia de un OP, los animales de este grupo exhibieron los siguientes resultados: a las 12:00 Hrs se encontró un incremento notable de la frecuencia de conductas emitidas por los animales ( $\bar{x}=663$ ), es importante señalar que este resultado fue el más alto de todos los demás grupos; a las 9:00 Hrs ( $\bar{x}=438$ ) y a las 17:00 Hrs ( $\bar{x}=449$ ) las frecuencias resultaron ser más bajas que a las 12:00, pero entre estas horas no se presentaron diferencias significativas.

IV.2.4 Grupo E.3.- Al considerar cambios simultaneos en los 3 FMs (HD + FA + OP) se encontraron los datos que se detallan a continuación: a las 9:00 Hrs + 48 horas de PA + OP se presentó la frecuencia de respuesta más alta ( $\bar{x}=417$ ), a las 12:00 Hrs + 21 horas de PA + OP la frecuencia disminuyó moderadamente ( $\bar{x}=349$ ) y a las 17:00 Hrs + 120 horas de FA + OP el número de comportamientos de depredación emitidos se disminuyó de manera significativa ( $\bar{x}=154$ ), siendo éste el valor más bajo, no sólo de este grupo sino también de los grupos anteriormente expuestos (ver tabla IV.5 y figura IV.5).

## FRECUENCIAS PROMEDIO DE LAS CONDUCTAS DE LA CAPTURA DE PRESA

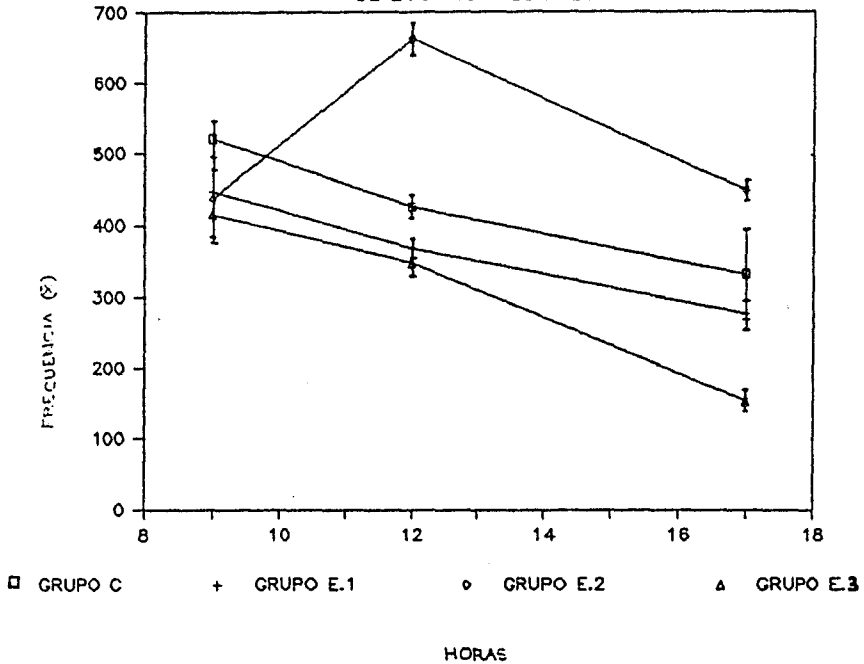


Figura IV.5.- En esta figura se muestran los valores promedio de las frecuencias de respuesta conductual emitidas ante un estímulo visual tipo presa, durante el tiempo total de registro, a tres diferentes horas del día (9:00, 12:00 y 17:00 Hrs) y bajo la influencia de cambios en los factores motivacionales. C: grupo control (FM:HD); E.1: grupo experimental 1 (FM:HD+PA); E.2: grupo experimental 2 (FM:HD+OP) y E.3: grupo experimental 3 (FN:HD+PA+OP).



## IV.2. ANALISIS ESTADISTICO

Se obtuvieron los valores promedio de las frecuencias de respuesta de los comportamientos de depredación, los cuales fueron comparados estadísticamente, aplicando la prueba de Chi cuadrada ( $\chi^2$ ), con el objeto de observar si las diferencias encontradas en nuestros resultados eran debidas al efecto de cambios en los FMs utilizados o al azar. Primeramente se llevaron a cabo comparaciones entre las diferentes horas de estimulación, es decir cambios en una sola variable, se compararon los resultados de los grupos experimentales con el grupo control y se hicieron comparaciones intra-grupos experimentales, y en segundo lugar analizamos las diferencias entre las frecuencias de respuesta cuando se realizaron cambios simultáneos en varios factores motivacionales, se realizaron el mismo tipo de comparaciones entre los grupos. En la parte final de esta sección reportamos los resultados obtenidos de la aplicación del coeficiente de concordancia de Kendal} a los valores promedio de las frecuencias de cada uno de los comportamientos que constituyen la captura de presas.

### IV.2.1. Cambios en Un Factor Motivacional (HD)

Se llevaron a cabo comparaciones estadísticas entre los valores promedio de las frecuencias de respuestas conductuales, presentadas por los animales a las diferentes horas de estimulación.

Al comparar los resultados del grupo control, en relación a la HD, se observa que el promedio de comportamientos emitidos a las 9:00 Hrs ( $\bar{X}=522$ ) resulta ser el valor más alto, y

sus diferencias con respecto a los resultados obtenidos en las otras horas del día, 12:00 Hrs ( $\bar{X}=427$ ,  $X^2=9.5$   $P<0.05$ ) y 17:00 ( $\bar{X}=332$ ,  $X^2=42.2$   $P<0.05$ ), resultan significativas cuando aplicamos la prueba estadística; así mismo, cuando se compara el promedio de las frecuencias obtenidas a las 12:00 contra el de las 17:00 Hrs. ( $X^2=11.9$   $P<0.05$ ), la diferencia entre el segundo y el tercer valor también resulta significativa.

En el caso de los grupos experimentales E.1 y E.3 se encontró un patrón de variación en los promedios de respuesta similar al encontrado en el grupo C; entre más temprano mayor es la actividad presentada por los animales; para E.1 se obtuvo una media de  $\bar{X}=449$  para las 9:00 Hrs, de  $\bar{X}=369$  para las 12:00 Hrs y de  $\bar{X}=276$  para las 17:00 Hrs, se observa que las diferencias entre los promedios son estadísticamente significativas (para 9:00/12:00,  $X^2=7.8$   $P<0.05$ ; 9:00/17:00,  $X^2=40.75$   $P<0.01$ ; y para 12:00/17:00  $X^2=13.2$   $P<0.05$ ). Similarmente en el grupo E.3, también se observaron diferencias significativas entre los valores promedio de respuesta al aplicar la  $X^2$ : para 9:00/12:00 ( $X^2=6.04$   $P<0.05$ ), 9:00/17:00 ( $X^2=121.13$   $P<0.001$ ) y para 12:00/17:00 ( $X^2=75.59$   $P<0.001$ ).

En el grupo E.2 se observó un patrón diferente de variaciones en los promedios de las frecuencias de respuesta con respecto al observado en los grupos C, E.1 y E.3. Primeramente, el mayor promedio de conductas de depredación se observó a las 12:00 Hrs ( $\bar{X}=663$ ). Al comparar este valor con las frecuencias promedio obtenidas a las 9:00 ( $\bar{X}=438$ ,  $X^2=46.0$ ) y a las 17:00 ( $\bar{X}=449$ ,  $X^2=41.2$ ), las diferencias calculadas son altamente significativas ( $P<0.001$ ); mientras que, cuando comparamos los

promedios registrados a las 9:00 con los de las 17:00 Hrs no se observan diferencias significativas ( $X^2=0.136$ ) entre ellos (figura IV.6).

#### IV.2.2. Cambios Simultáneos en Varios Factores Motivacionales.-

En esta sección, primero se comparan los resultados de cada uno de los grupos experimentales (E.1, E.2 y E.3) con los del grupo control (C) y, posteriormente, se llevan a cabo comparaciones intragrupos experimentales.

IV.2.2.A. 9:00 Hrs.- A esta hora del día se observa que el mayor promedio de comportamientos emitidos se encontró en el grupo C ( $\bar{X}=522$ ), mientras que las frecuencias promedio de los grupos experimentales disminuyeron acorde a la combinación de los FMs involucrados. Se nota que bajo la influencia de 2 FMs, sea uno exógeno y otro endógeno (grupo E.1) o 2 exógenos (grupo E.2), la respuesta es menor con respecto a la del grupo C, pero entre los resultados de los 2 grupos experimentales no hubo diferencia significativa ( $X^2=0.162$ ). En el caso en el que se involucraron los 3 FM (grupo E.3) se obtuvo una disminución significativa en la frecuencia promedio con respecto al grupo C ( $X^2=11.72$   $P<0.05$ ); sin embargo cuando se compara con la de los grupos E.1 y E.2 no se encuentra significancia estadística ( $X^2=1.18$  y  $X^2=0.46$ , respectivamente), -ver tabla IV.6-.

## FRECUENCIA PROMEDIO DE COMPORTAMIENTOS A DIFERENTES HORAS DEL DIA

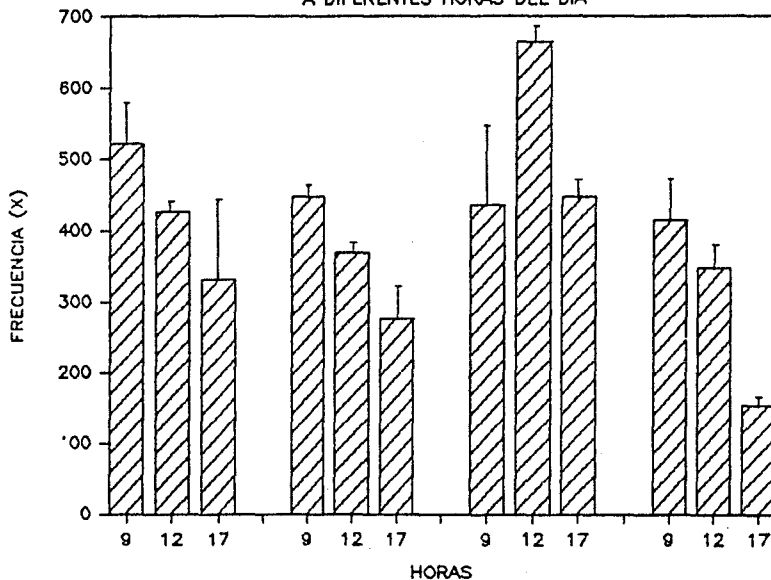


Figura IV.6.- Frecuencias promedio de los comportamientos depredatorios emitidos a 3 diferentes horas del día por los sujetos experimentales de los 4 grupos estudiados. Se aprecia como la hora de estimulación tiene un efecto significativo sobre la emisión de estos comportamientos (C, E.1, E.2 Y E.3 ver codificación en la figura IV.5).

TABLA IV.6.- FRECUENCIAS PROMEDIO DE COMPORTAMIENTOS DE LA CAPTURA DE PRESA (HD= 9:00 AM).

	C	E.1	E.2	E.3
TC	1566	1347	1313	1292
X	522	449	438	417
Sx	59.08	12.94	127.1	56.9

IV.2.2.B 12:00.Hrs- Al comparar los resultados obtenidos en los grupos experimentales con los del grupo C se observa que la frecuencias promedio de los grupos experimentales E.1 y E.3 son menores que la del grupo C, presentan significancia estadística con respecto al grupo C (E.1  $X^2=4.22$  y E.3  $X^2=6.73$   $P<0.05$  respectivamente). Mientras que el promedio de conductas de depredación emitidas por el grupo E.2 ( $\bar{x}=663$ ) es mayor que el del grupo C y, además, que los de los grupos experimentales E.1 y E.3, se observan diferencias estadísticamente significativas con respecto al grupo C ( $X^2=54.02$   $P<0.001$ ), al grupo E.1 ( $X^2=83.75$   $P<0.001$ ) y al grupo E.3 ( $X^2=93.43$   $P<0.001$ ). Los únicos grupos cuyas diferencias no resultaron estadísticamente significativas al ser comparadas fueron el E.1 con E.3 ( $X^2=0.56$ ) -ver tabla IV.7-.

TABLA IV.7.- FRECUENCIAS PROMEDIO DE COMPORTAMIENTOS DE LA CAPTURA DE PRESAS (HD=12:00 Hrs).

	C	E.1	E.2	E.3
TC	1280	1106	1988	1046
X	427	369	665	349
Sx	15.31	14.97	51.5	52.6

IV.2.2.C 17:00 Hrs.- Al comparando los resultados de los grupos experimentales con los del grupo C, obtenemos la siguiente información: la frecuencia promedio de los comportamientos emitidos por los animales de los grupos E.1 y E.3 fue menor ( $\bar{X}=276$ ,  $X^2=5.15$  y  $\bar{X}=154$ ,  $X^2=65.19$   $P<0.05$  respectivamente) que en el grupo C, sin embargo, el grupo E.2, similarmente a lo observado con HD= 12:00, presentó una respuesta promedio mayor que la del grupo C, con una diferencia estadísticamente significativa ( $X^2=17.8$   $P<0.05$ ). La comparación intragrupos experimentales nos permite establecer diferencias significativas entre todos ellos; así, tenemos que la frecuencia promedio en el grupo E.2 ( $\bar{X}=449$ ) es mayor que la de E.3 ( $\bar{X}=154$ ,  $X^2=144.32$   $P<0.001$ ) y E.1 ( $\bar{X}=276$ ,  $X^2=41.22$   $P<0.001$ ), mientras que esta última, como puede apreciarse, resulta mayor que la del grupo E.3 ( $X^2=34.61$   $P<0.01$ ), -ver tabla IV.8-.

TABLA IV.8- FRECUENCIAS PROMEDIO DE COMPORTAMIENTOS DE LA CAPTURA DE PRESA (HD=17:00 HRS).

	C	E.1	E.2	E.3
TC	997	829	1347	461
X	332	276	449	154
Sx	131.04	56.7	27.45	29.7

#### IV.2.3. NIVELES DE DISPONIBILIDAD PARA PRESENTAR LA CONDUCTA DE CAPTURA DE PRESAS, DE ACUERDO AL ESTADO MOTIVACIONAL

Uno de los objetivos de este estudio es analizar la posibilidad de establecer diferentes niveles de disponibilidad en los anfibios, para presentar pautas motoras del repertorio conductual de la Captura de Presas en función de su estado motivacional. Por lo tanto, llevamos a cabo comparaciones estadísticas entre los valores mínimos, medios y máximos de las frecuencias de respuestas promedio obtenidas en los registros conductuales, bajo las diferentes combinaciones de valores de los FMs considerados en este trabajo. Con base en esto, se identifica un estado en el cual los animales mostraron una mayor disponibilidad para responder ante estímulos visuales tipo presa con comportamientos de depredación con un nivel alto de disponibilidad, lo cual ocurre cuando se encuentran bajo la influencia de 3 FMs (HD 17:00 Hrs + 120 horas de FA y en presencia del OP), en estas condiciones el número promedio de comportamientos de la captura de presas ( $\bar{X}=154$ ) es menor a todos los demás casos ( $X^2=34.61$   $P<0.01$ ), lo que nos sugiere que entre

mayor sea la disponibilidad de los animales más rápido aprenden que no pueden atrapar al señuelo y en consecuencia disminuyen sus interacciones con éste. Cuando los sapos estuvieron bajo la influencia de cambios en dos 2 FMs (HD: 12:00 Hrs + OF) fue notable el incremento en su frecuencia de respuesta ( $\bar{x}=663$ ,  $\chi^2=16.76$   $P<0.05$ ), lo que indica que su disponibilidad para interactuar con el señuelo alcanza su nivel más bajo, esto es la respuesta tarda más tiempo en declinar, ya que se dificulta el aprendizaje.

Adicionalmente, de nuestros resultados se puede identificar, además de los niveles descritos anteriormente, un nivel medio de disponibilidad, que sucede cuando se involucran dos FMs, (HD: 12:00 + 21 horas de PA). El número de interacciones de los animales de este grupo con el señuelo ( $\bar{x}=369$ ) fue comparado estadísticamente con los valores encontrados para los niveles de disponibilidad alto y bajo, y resultaron significativas las diferencias ( $\chi^2=56.04$  y  $\chi^2=121.13$   $P<0.01$ , respectivamente).

#### IV.2.4. PAUTAS MOTORAS DE LA CAPTURA DE PRESAS

Con el objeto de responder a la pregunta de si existe una emisión preferencial de alguna de las pautas motoras registradas durante la emisión de la captura de presa realizamos un análisis de concordancia estadística mediante el coeficiente de concordancia de Kendall, W, cuya significancia es máxima con un valor de 1, que mostró lo siguiente: la frecuencia de cada conducta emitida varió proporcionalmente, ya sea con incremento o decremento, a la frecuencia total obtenida en cada grupo de animales, y esta última, como ya notamos, varió acorde al número



TABLA IV.9. FRECUENCIA PROMEDIO DE CADA COMPORTAMIENTO, N=3 POR GRUPO, HORA:9:00 AM.

CONDUCTAS	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
GRUPOS					
C	199	148	49	120	5
E.1	186	124	76	62	0.6
E.2	154	137	97	44	6
E.3	160	108	99	46	5
W=0.963 P<0.01					

W= COEFICIENTE DE CONCORDANCIA DE KENDALL  
 (1) ORIENTACION, (2) SEGIMIENTO, (3) APROXIMACION,  
 (4) ATAQUE Y (5) FROTAMIENTO.

TABLA IV.10.-FRECUENCIA PROMEDIO DE CADA COMPORTAMIENTO, N=3 POR GRUPO, HORA:12:00 PM.

CONDUCTAS	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
GRUPOS					
C	143	108	128	44	4
E.1	140	112	66	47	4
E.2	181	242	177	59	3
E.3	126	88	95	33	6
W=0.950 P<0.01					

W= COEFICIENTE DE CONCORDANCIA DE KENDALL  
 (1) ORIENTACION, (2) SEGIMIENTO, (3) APROXIMACION,  
 (4) ATAQUE Y (5) FROTAMIENTO.

y combinaciones de los cambios en los FMs involucrados.

En estudios previos realizados en nuestro laboratorio, en los que no estuvieron involucrados FMs, se observó que cualquiera de los comportamientos puede ser emitido en mayor, menor o igual proporción que los demás, a excepción de los frotamientos cuya frecuencia de emisión es siempre muy baja, debido a que en nuestro dispositivo experimental (ver figura III.1) el animal se encuentra frente al señuelo y este último atraviesa la pantalla del televisor horizontalmente, por tanto el animal puede desplegar todas las pautas motoras de la captura de presa al momento de interactuar con el estímulo visual tipo presa, así, estos estudios han mostrado la no existencia de una emisión preferencial de alguna de las conductas. En el presente trabajo, obtuvimos resultados similares, el grado tan alto de concordancia estadística resultante (9:00:  $W=0.963$ , 12:00:  $W=0.950$  y 17:00:  $W=0.888$ ) nos permite afirmar que el número y las diferentes combinaciones de los FMs no afectan, particularmente, la frecuencia de emisión de alguno de los comportamientos emitidos, más bien el efecto es global, por tanto no existe una emisión preferencial de alguna de las pautas motoras que constituyen la captura de presa, en ninguno de los casos en que los animales se encuentren en un estado motivacional determinado (ver tablas IV.9, IV.10 y IV.11 y figura IV.3).

**TABLA IV.9. FRECUENCIA PROMEDIO DE CADA COMPORTAMIENTO, N=3 POR GRUPO, HORA: 9:00 AM.**

CONDUCTAS	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
GRUPOS					
C	199	148	49	120	5
E.1	186	124	76	62	0.6
E.2	154	137	97	44	6
E.3	160	108	99	46	5
W=0.963		P<0.01			

W= COEFICIENTE DE CONCORDANCIA DE KENDALL  
 (1) ORIENTACION, (2) SEGIMIENTO, (3) APROXIMACION,  
 (4) ATAQUE Y (5) FROTAMIENTO.

**TABLA IV.10.-FRECUENCIA PROMEDIO DE CADA COMPORTAMIENTO, N=3 POR GRUPO, HORA: 12:00 PH.**

CONDUCTAS	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
GRUPOS					
C	143	108	128	44	4
E.1	140	112	66	47	4
E.2	181	242	177	59	3
E.3	126	88	95	33	6
W=0.950		P<0.01			

W= COEFICIENTE DE CONCORDANCIA DE KENDALL  
 (1) ORIENTACION, (2) SEGIMIENTO, (3) APROXIMACION,  
 (4) ATAQUE Y (5) FROTAMIENTO.

TABLA IV.11.-FRECUENCIA PROMEDIO DE CADA COMPORTAMIENTO, N=3 POR GRUPO, HORA:17:00 Hrs.

CONDUCTAS	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
GRUPOS					
C	109	82	56	80	5
E.1	105	73	35	62	1
E.2	179	109	84	70	7
E.3	61	39	28	24	2
W=0.888		P<0.01			

W= COEFICIENTE DE CONCORDANCIA DE KENDALL  
 (1) ORIENTACION, (2) SEGUIMIENTO, (3) APROXIMACION,  
 (4) ATAQUE Y (5) FROTAMIENTO.

**% DE LAS FRECUENCIAS DE CADA CONDUCTA  
POR HORA Y POR GRUPO**

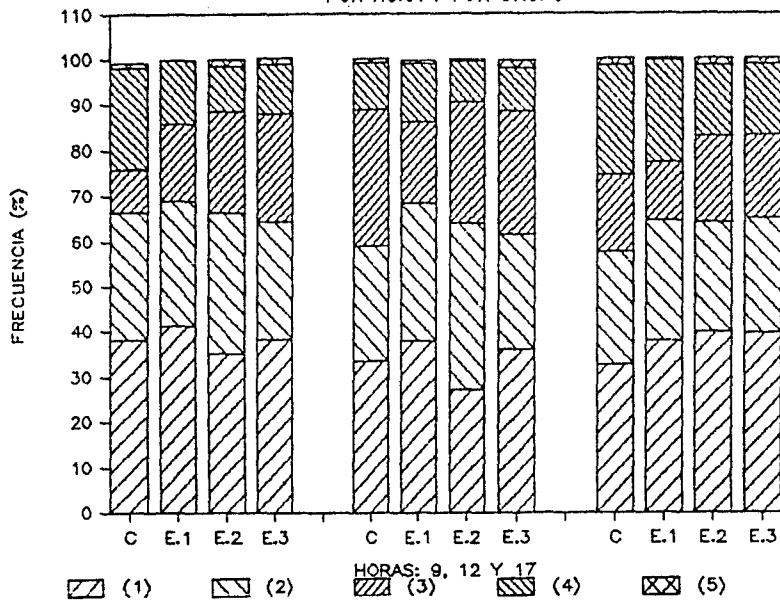


Figura IV.7.- En esta figura se muestran los porcentajes de cada una de las conductas emitidas por los sujetos experimentales de cada grupo, bajo la influencia de cambios en los FMs manipulados en este estudio. Los cambios en los FMs no provocan una emisión preferencial de alguno de los comportamientos de la captura de presas [ (1) orientación, (2) seguimiento, (3) aproximación, (4) ataque y (5) frotamiento.

## V.-D I S C U S I O N

En este trabajo nuestro interes se centra en dos puntos: primero, en estudiar los efectos que producen las variaciones en algunos FMs sobre la emisión de las pautas motoras que componen la conducta de depredación en sapos; y segundo instancia, en investigar la posibilidad de definir diferentes niveles de atención de estos animales para presentar esta conducta ante estímulos visuales ("señuelos") tipo presa, en función de su estado motivacional.

Nuestros resultados permiten establecer que los FMs influyen de manera relevante sobre la forma en que la estrategia de captura de presas se manifiesta a través de las pautas motoras que la componen, de tal forma que el número de interacciones por unidad de tiempo de estos animales con estímulos visuales tipo presa varía en relación con los valores que toman diversos factores motivacionales endógenos y exógenos. Esto es, puede decirse que la disponibilidad de estos animales para desplegar conductas de depredación ante señuelos visuales puede modularse manipulando su estado motivacional.

Los datos obtenidos en los experimentos, adicionalmente nos permiten definir circunstancias bajo las cuales es posible identificar diferentes niveles de atención, en estos animales, para presentar las pautas motoras que componen el patrón conductual de la captura de presas. Los niveles de disponibilidad dependen de los FMs involucrados y de la combinación de sus valores.

## V.1.CAMBIDS EN UN FACTOR MOTIVACIONAL

Algunos autores han mostrado que la hora del día influye de manera importante en la evocación del comportamiento de la captura de presas. Ewert (1965) encontró que las horas del día durante las cuales la conducta alimenticia evoca valores significativamente más altos son las 6:00 Hrs y las 18:00 Hrs. Pero el dispositivo experimental utilizado por este autor (ver fig II.2 en el capítulo de revisión de la literatura) no permite al animal desplegar todas las pautas motoras de la captura de presas, sino únicamente la orientación. El animal se encuentra en un cilindro transparente con dimensiones que impiden movimientos de acercamiento hacia el estímulo visual, el cual es movido con una velocidad tal, que cuando el sapo termina su respuesta de orientación, el estímulo se encuentra nuevamente en el campo visual periférico, y en consecuencia, el animal sólo puede interactuar con él a través de otra orientación.

En un paradigma de estimulación diferente y estudiando el efecto de variaciones en la hora de estimulación sobre un proceso de aprendizaje, Coria, Guevara y Cervantes (1986) mostraron que la hora del día tiene un efecto sobre la frecuencia de las pautas motoras de la captura de presas, emitidas por los animales. Estos autores encontraron que esta frecuencia, emitida ante un estímulo visual tipo presa, alcanza su valor más alto a las 9:00 Hrs su valor más bajo a las 17:00 Hrs y un valor intermedio a las 12:00 Hrs. Esto sugiere que durante las horas crepusculares los animales se encuentran en un estado de disponibilidad mayor, lo que provoca que los animales

aprendan más rápido que la presa no es atrapable. El proceso de aprendizaje trae como consecuencia que, dejen de interaccionar con el señuelo en un tiempo menor, por lo que la frecuencia promedio de respuestas disminuye de manera relevante.

El dispositivo de estimulación utilizado por estos investigadores es idéntico al empleado por nosotros en ausencia del estímulo olfatorio (ver fig. III.1 en el capítulo de materiales y métodos). A diferencia del dispositivo de Ewert (1965) en éste se permite al sapo desplegar libremente todas y cada una de las pautas motoras que componen la captura de presas.

Nuestro trabajo se refiere al estudio de la modulación de las conductas de depredación a través de uno de los fenómenos que influyen de manera relevante sobre este comportamiento: la motivación. Sin embargo, es importante hacer notar que debido a que permitimos que los animales desplieguen todo su repertorio de depredación, se involucra de manera parcial, además de la motivación, un proceso de aprendizaje, aunque el tiempo de estimulación sea relativamente corto (20 minutos).

En nuestros resultados encontramos que, efectivamente, la hora del día influye significativamente sobre la forma en que se emiten los comportamientos de depredación. En el grupo control observamos que el mayor número de comportamientos de depredación se emite a las 9:00 Hrs; el menor a las 17:00 Hrs; y un valor intermedio a las 12:00 Hrs. Esto concuerda con las observaciones de Coria y Col. (1986) y nos sugiere que a las 9:00 Hrs los animales presentan una disponibilidad baja para evocar conductas de depredación, razón por la que suponemos que tardarán más en



aprender que no pueden atrapar el señuelo por lo que el número de interacciones con el estímulo visual se incrementa; mientras que los resultados obtenidos a las 12:00 Hrs nos muestran una disponibilidad media, lo que nos sugiere que los animales se encuentran en un nivel intermedio de aprendizaje y esto se ve reflejado en una frecuencia media de respuestas; y a las 17:00 Hrs, con una frecuencia de comportamientos menor que la de las 9:00 y de las 12:00 Hrs, nos sugiere que los animales presentan una alta disponibilidad para emitir comportamientos de depredación, por lo que aprenden más rápido que la presa no es atrapable (ver figura IV.1 de resultados).

Con esto, podemos establecer que es posible obtener durante el día, diferentes niveles de mayor y menor actividad en estos animales. Los resultados obtenidos por Ewert apoyan esta conclusión y además nos muestran que se pueden definir los picos de mayor actividad a las 6:00 Hrs y las 18:00 Hrs. Aunque es importante señalar que los sujetos experimentales de ambos trabajos pertenecen a especies diferentes, que se encuentran bajo condiciones ambientales distintas, Ewert trabajó con Bufo bufo y nosotros con Bufo marinus horribilis, lo cual puede influir de manera específica sobre su comportamiento. Para explicar esto, tomemos como ejemplo la conducta de frotamiento; Ewert (1984) reporta que esta pauta motora se presenta después de la deglución de la presa por una activación de los mecanorreceptores; mientras que en nuestro laboratorio hemos notado que aunque el animal no pueda ingerir a la presa, pues se trata de un señuelo desplegado a través de una pantalla de televisión, este comportamiento se

evoca, aparentemente de manera aleatoria.

Adicionalmente, en ensayos con presas reales realizados en nuestro laboratorio, hemos observado que los animales presentan frotamientos únicamente cuando se les alimenta con grillos (presas de mayor tamaño y diferente forma que las larvas de Tenebrio), por lo que podemos sugerir que en el Bufo marinus horribilis el frotamiento por un lado no es una consecuencia de la deglución, sino más bien se relaciona con el tipo de presa y por el otro, que no es una pauta motora exclusiva de la captura de presas.

## V.2 CAMBIOS EN DOS FACTORES MOTIVACIONALES

### V.2.1. HD + PA

En nuestros resultados se aprecia el efecto que causa la combinación de variaciones en dos FMs (HD + PA), de tal forma que la disponibilidad de los animales para emitir conductas depredatorias se puede modificar en función de la hora de estimulación y el grado de privación de alimento.

Nuestros resultados muestran que la disponibilidad de los animales se incrementa, cuando se presentan simultáneamente la HD y la PA, por lo que suponemos que aprenden más rápido, y en consecuencia la frecuencia promedio de comportamientos resulta ser menor que, cuando sólo se involucra la HD.

En otros estudios conductuales realizados por Ewert, (1965; 1980) e Ingle (1973a) se ha encontrado que un animal saciado exhibe una débil o ninguna respuesta de captura de presas, mientras que un animal privado de alimento incrementa la emisión de respuestas ante estímulos tipo presa y aún ante estímulos que normalmente resultan inefectivos.

Otros investigadores (Yañez y Col., 1986) han encontrado que la forma de emisión de los comportamientos de la captura de presas se ve modificada cuando se involucran grados de privación de alimento y procesos de aprendizaje, de tal forma que la frecuencia de interacciones del animal con un señuelo se incrementa proporcionalmente al aumento en el número de horas de privación de alimento.

Bailey (1986) enfatizó la importancia que tiene para el depredador privado de alimento en cualquier encuentro con una presa potencial, el contacto con la presa y más aún, si este contacto conduce a una captura exitosa. Esto significa que si los animales no hacen contacto con la presa y por tanto no pueden atraparla, aunque estén privados de alimento, disminuyen el número de interacciones con dicha presa.

Sin embargo, en nuestros resultados observamos que, la emisión de conductas de depredación, disminuye con respecto a los resultados control, cuando se involucran grados de privación de alimento.

Con base en las diferencias entre los dispositivos de estimulación y en estudios teóricos llevados a cabo por Lara y Arbib (1985), nosotros podemos explicar la discordancia existente entre nuestros resultados y los de otros autores, de la siguiente manera: en primer lugar, el hecho de que en los experimentos de Ewert los animales no puedan desplegar todas las pautas motoras de la captura de presas, elimina, casi por completo, las consecuencias de la respuesta sobre la emisión de conductas posteriores. Por tanto, este investigador no involucra procesos

de aprendizaje. Por el contrario, en nuestros experimentos, los animales pueden desplegar todos los comportamientos de depredación, lo que trae como consecuencia que después de varios intentos fallidos por parte del sapo -principalmente cuando trata de atrapar a la presa- disminuya su frecuencia de interacciones con el señuelo. Esto puede interpretarse como si se estableciera una asociación entre el estímulo con un valor negativo que genera una información que puede ser traducida a un incremento en el efecto inhibitorio del pretectum sobre el tectum (Lara y Arbib, 1985), lo que explica el decremento en las interacciones del animal con el estímulo visual tipo presa. El hecho de que en nuestros experimentos los animales no hagan contacto con el señuelo y en consecuencia la emisión de los comportamientos no conduzca a una captura exitosa, produce un decremento mayor en la frecuencia de interacciones del animal con el estímulo visual, tal como lo predice Bailey.

En segundo lugar, aunque el dispositivo de estimulación de Yañez y Col. (1986) es idéntico al utilizado en este trabajo, las condiciones bajo las cuales los animales fueron estimulados difiere de las nuestras, ya que la hora de estimulación en su caso permanece constante (10:00 Hrs), mientras que en nuestros experimentos la hora de estimulación es variable (9:00, 12:00 y 17:00 Hrs). Esto influye de tal manera que la disponibilidad que presentan los animales a las 9:00 Hrs se modifica por el efecto de las 48 horas de privación de alimento, es decir, nuestros datos nos permiten sugerir que la PA incrementa la disponibilidad, lo cual da como resultado una disminución en la frecuencia de respuestas con respecto al grupo

control.

A las 12:00 Hrs los animales presentan una disponibilidad intermedia, sin embargo las 21 horas de PA ocasionan que se incremente moderadamente dicha disponibilidad, por lo que la frecuencia de comportamientos disminuye con respecto a la frecuencia de las 12:00 Hrs del grupo control.

A las 17:00 Hrs los animales presentan una mayor disponibilidad, es decir se encuentran más alertas, si a ésto le agregamos el efecto de la PA (120 horas) -que pensamos incrementa aún más la disponibilidad- obtenemos como resultado que los animales aprenden más rápido y en consecuencia que el número de comportamientos depredatorios disminuye de manera relevante (ver figura IV.2 de resultados).

#### V.2.2. HD + OP

Se ha postulado que las señales olfatorias conocidas facilitan la emisión de comportamientos de depredación (Heusser, 1958; Ingle, 1973a; Shinn y Dole, 1978, 1979; Dole y Col., 1981).

Ewert, (1965, 1968, 1980) reportó que la presencia de un olor que evoca algún tipo de alimento incrementa la emisión de respuestas tanto a estímulos visuales tipo presa, como a estímulos que normalmente resultan inefectivos, como las configuraciones antigusanoides.

Guevara-Pozas y Cervantes-Pérez (1987) propusieron un modelo que trata de explicar, en primer lugar como, el SNC de los anfibios anuros procesa información ambiental y da a estos animales la capacidad de reconocimiento de una presa potencial; en segundo lugar, el modelo trata de explicar la memoria a largo

plazo de estos anfibios. El modelo plantea que entre más características de presa posean los estímulos visuales mayor es la dificultad del aprendizaje y menor el período de memoria de estos animales; ésto es, entre más atributos tenga el estímulo, el decremento en el número de conductas que emiten los animales por unidad de tiempo es más lento y olvidan al estímulo más rápido.

En los resultados del presente trabajo, podemos notar que la frecuencia de respuestas a las 9:00 Hrs y en presencia de un OP es menor que la del grupo control a esta misma hora. Por el contrario a las 12:00 Hrs + OP y a las 17:00 Hrs + OP el número de comportamientos es mayor. Estos resultados nos sugieren que posiblemente el OP juega un doble papel: el primero sería que el OP actúe como un factor motivacional, de tal forma que aumente la disponibilidad de los animales y, por tanto, la respuesta disminuya más rápidamente; el segundo sería que el OP que actúe como un atributo más del estímulo visual. El OP que empleamos proviene del alimento de los sapos (larvas de Tenebrio) y el estímulo visual semeja una presa gusanoide, por esta razón postulamos que el OP puede ser asociado con el señuelo como un componente más de éste. El resultado de este segundo efecto es que la frecuencia de respuestas se incrementa, debido a que los animales tardan más en aprender que no es una presa atrapable.

Los resultados observados a las 9:00 Hrs nos sugieren primero, que a esta hora la disponibilidad es menor, y, segundo, que entre los dos efectos del OP detectados puede darse una competencia entre el factor motivacional y el atributo del estímulo debido a que modifica la disponibilidad de los animales

dando como resultado que la frecuencia de respuestas disminuya con respecto a la frecuencia del grupo control.

A las 12:00 Hrs la disponibilidad de los animales es media, empero, la frecuencia de comportamientos aumentó de manera notable. Esto nos permite sugerir que en este caso el OP podría estar actuando como un atributo más del estímulo y que este efecto predomina sobre el primero, de tal manera que a los animales se les dificulta aprender que no pueden atrapar a la presa y por esta razón la respuesta tarda más tiempo en declinar.

A las 17:00 Hrs los animales presentan una mayor disponibilidad, sin embargo el OP la modifica, ocasionando que la frecuencia de interacciones con el estímulo visual sea mayor que la del grupo control, probablemente debido a que este olor dificulta el aprendizaje (ver figura IV.3 de resultados).

En conclusión podemos sostener que la disponibilidad de los animales para emitir comportamientos de depredación, puede ser modulada tanto por el tipo de FMs involucrados y sus diversas combinaciones, como por el aprendizaje, de tal forma que la emisión de pautas motoras se facilita o inhibe dependiendo de como afectan la HD y el OP. Decimos que se facilita cuando se incrementa el número de emisiones de comportamientos, lo cual pensamos que está aunado tanto al aumento de las características de la presa, como en la modificación de la disponibilidad según la HD, estos 2 factores contribuyen a dificultar el aprendizaje, lo cual provoca que el animal tarde más en aprender que la presa no es atrapable.

Decimos que se inhibe cuando el número de

comportamientos se incrementa, lo cual sucede cuando la disponibilidad de los animales para emitir conductas de depredación se modifica por el efecto de la HD más los efectos del OP de tal forma que se facilita el aprendizaje y el animal tarda menos tiempo en aprender que la presa no es atrapable.

Sin embargo, es importante hacer notar que, el error estandar es muy grande, lo que nos indica que es necesario llevar a cabo un mayor número de experimentos para probar el doble efecto del OP que postulamos.

### V.3. CAMBIOS EN TRES FACTORES MOTIVACIONALES (HD+PA+OP)

La HD independiente, y la PA y el OP en combinación con la HD, tienen un efecto importante sobre la captura de presas. La hora de estimulación influye de tal forma que la frecuencia de emisión de este comportamiento se modifica durante el día (Ewert, 1965; Coria y Col., 1986). Dicha frecuencia se incrementa proporcionalmente a los grados de PA (Yañez y Col., 1986), y el OP facilita la emisión de las conductas de depredación (Heusser, 1958; Ingle, 1973a; Shinn y Dole, 1978, 1979; Dole y Col., 1981). En esta parte de nuestros experimentos valoramos el efecto de cambios simultáneos en tres FMs sobre la conducta de depredación.

En nuestros resultados podemos observar una disminución del valor de la frecuencia de respuestas, con respecto a los valores del grupo control (ver tabla IV.5, grupo E.3). Este decremento nos permite suponer lo siguiente: a las 9:00 Hrs los animales presentan una menor disponibilidad; sin embargo se observa que esta disponibilidad se incrementa por el efecto de la PA. Adicionalmente, el OP parece actuar como FM que



aumenta aún más el estado de alerta de estos animales, es decir, parece ser que los efectos de estos tres FMs predominan sobre el efecto del OP como atributo del estímulo visual. Como consecuencia suponemos que los animales presentan una mayor disponibilidad cuando se combinan la HD + PA + OP y, por tanto, el número de interacciones con el señuelo se reduce. Empero, es necesario mencionar que, también en este caso, el error estándar tuvo valores altos, lo que nos indica nuevamente que debemos llevar a cabo un número mayor de experimentos.

A las 12:00 Hrs los animales presentan una disponibilidad media, la cual se incrementa por las 21 horas de PA y por la presencia del OP, por lo que la frecuencia de respuestas resulta ser menor que la frecuencia del grupo control. En este caso parece ser que existe también un predominio de estos 3 FMs sobre el papel que pudiese jugar el OP como un atributo más del estímulo tipo presa.

A las 17:00 Hrs con 120 horas de PA y en presencia del OP, la actividad depredatoria disminuye notablemente, lo que nos permite suponer, como en los casos anteriores, que el OP incrementa el estado de alerta de los animales y nuevamente nos encontramos con que podría existir una preponderancia de los FMs sobre el atributo del estímulo y, por tal razón, la frecuencia de comportamientos se reduce de manera relevante.

En conclusión podemos decir: primero, cuando sólo combinamos la HD + PA se incrementa la disponibilidad de los animales y en consecuencia disminuye la frecuencia de respuestas. Segundo, cuando se agrega el OP la disponibilidad aumenta aún

más. Sin embargo, como ya sugerimos el OP puede tener dos efectos: uno como factor motivacional y otro como atributo del estímulo. Cuando actúa como FM suponemos que se incrementa la disponibilidad de los animales. Cuando actúa como atributo del estímulo suponemos que disminuye dicha disponibilidad. Nuestros resultados nos permiten sugerir que el OP en este caso, está actuando como FM, ya que cuando se combina con la HD y la PA se observa que, en lugar de aumentar la frecuencia, ésta disminuye.

#### V.4. NIVELES DE DISPONIBILIDAD EN FUNCION DEL ESTADO MOTIVACIONAL

A partir de nuestros resultados hemos podido detectar 3 situaciones en las que la disponibilidad del animal puede ser catalogada como alta media y baja para emitir las conductas de depredación.

El nivel alto de disponibilidad se presenta cuando los animales se encuentran bajo la influencia de 3 FMs (HD 17:00 Hrs + 120 horas de PA + OP). Bajo estas condiciones las respuestas al estímulo visual disminuyen notablemente, lo que nos sugiere un estado de mayor atención en los animales.

El nivel bajo de disponibilidad se observa cuando los sapos son estimulados a las 12:00 Hrs en presencia de un OP, bajo estas condiciones los animales emiten mayor número de comportamientos por unidad de tiempo, lo que nos permite suponer que se encuentran menos alertas.

El nivel medio de disponibilidad se observa cuando los animales presentan un estado de disponibilidad intermedio bajo las siguientes circunstancias: a las 12:00 Hrs con 21 horas de PA, el número de comportamientos de depredación es mayor que en el nivel alto y menor que en el nivel bajo de disponibilidad, lo

que podría indicarnos que en este caso la atención de los animales casi no se modifica.

Nuestros resultados nos permiten concluir que las frecuencias de respuestas aumentan o disminuyen en relación al estado de disponibilidad de los animales. Bajo ciertas condiciones el animal presenta una mayor disponibilidad y en consecuencia reduce el número de comportamientos por unidad de tiempo, mientras que en otras esta disponibilidad se decrementa a tal grado que la respuesta del sapo, hacia un estímulo visual tipo presa aumenta notablemente. El número de FMs y las distintas combinaciones de sus valores modulan en forma específica la manera en que se presenta la conducta de captura de presas.

#### V.5. PAUTAS MOTORAS DE LA CAPTURA DE PRESAS

En otros estudios conductuales (Baza y Col. 1987), en los que están implicados procesos de aprendizaje, se ha mostrado que la estrategia de depredación tiene una distribución temporal de las pautas motoras que la constituyen, en la cual éstas disminuyen su frecuencia de aparición gradualmente y en forma homogénea hasta la extinción de la respuesta motora.

Como es posible observar, nuestros resultados corroboran los estudios de Baza y Col. (1987), ésto es, encontramos que no existe una emisión preferencial de alguna de las pautas motoras que constituyen la captura de presas, ni aún bajo la influencia de cambios en ciertos factores motivacionales.

Nuestros resultados muestran que la frecuencia de cada conducta emitida varía de manera proporcional a la frecuencia total obtenida en cada grupo de animales. La frecuencia total a

su vez, varía acorde al número de FMs y de sus combinaciones, por tanto el efecto de los FMs sobre la disponibilidad de los animales para emitir un comportamiento no produce una emisión preferencial, únicamente puede aumentar o disminuir dicha disponibilidad dependiendo del número de factores motivacionales y de sus combinaciones.

## VI. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos de los experimentos realizados nos llevan a plantear las siguientes conclusiones:

1.- La variación en los valores de diversos factores motivacionales modifican de manera diferente la disponibilidad del animal para emitir los comportamientos de la de captura de presas; por ejemplo: la hora del día influye significativamente sobre la emisión de estos comportamientos, de forma tal que durante las primeras horas del día la actividad de estos animales es mayor.

2.- El efecto de los factores motivacionales sobre la emisión de la conducta de depredación puede modificarse cuando se combina con otros procesos, como por ejemplo el aprendizaje. Los animales pueden disminuir el número de interacciones con el señuelo después de cierto tiempo de estimulación, ya que son capaces de aprender que no pueden atrapar a la presa.

3.- El efecto del olor a presa puede sobre la emisión de los comportamientos de depredación, puede manifestarse de dos maneras: como factor motivacional o como atributo del estímulo. Cuando actúa como FM incrementa la disponibilidad de los animales, lo que ocasiona que emitan menor número de comportamientos. Cuando actúa como atributo del estímulo disminuye dicha disponibilidad y esto trae como consecuencia que la emisión de los comportamientos sea mayor.

4.- Según el número de FMs involucrados y de sus combinaciones se pueden definir diferentes niveles de disponibilidad para presentar el patrón conductual de la captura de presas. El primero sería cuando los animales se encuentran bajo la influencia de 2 FMs exógenos (HD: 12:00 y en presencia de un OP). Aquí se presenta una mayor actividad depredatoria, lo que nos representa un nivel bajo de disponibilidad. El segundo sería cuando se encuentran bajo el efecto simultáneo de 3 FMs (HD: 17:00 Hrs. + 120 horas de PA + OP). En este caso su actividad depredatoria disminuye, lo que nos sugiere un nivel alto de disponibilidad. El tercero sería cuando los animales se encuentran bajo la influencia de un FM exógeno y uno endógeno (HD 12:00 Hrs + 21 horas de PA). En este caso los animales presentan un nivel intermedio de disponibilidad para emitir los comportamientos de la captura de presas.

5.- No existe una emisión preferencial de alguna de las pautas motoras que constituyen la captura de presas, ni aún bajo la influencia de cambios en ciertos factores motivacionales. Estos cambios afectan de manera global la presentación de todas y cada una de las conductas de depredación, ésto es, un incremento o un decremento en la frecuencia de las conductas es proporcional a un incremento o decremento en la frecuencia total de respuesta.

## VII. ETAPAS FUTURAS

En el capítulo II reseñamos algunos antecedentes bibliográficos que en conjunto con los resultados obtenidos en este trabajo nos permiten mostrar nuestra contribución para el entendimiento de los procesos biológicos inherentes a la coordinación visuomotora de los anuros y, sentar las bases para las futuras etapas de nuestra investigación.

El presente estudio nos permite notar cuan importantes son los FMs en la coordinación visuomotora de los anuros, desde un punto de vista etológico, sin embargo, en nuestro laboratorio nos interesa además, el entendimiento de los procesos visuomotores desde otros enfoques: neuroanatómico, fisiológico y teórico, por lo que en las siguientes etapas de nuestra investigación pretendemos llevar a cabo un estudio neuroetológico sobre el efecto que producen cambios en FMs endógenos y exógenos sobre el comportamiento de captura de presas en los anuros.

Como fue mencionado en la sección II.3, se han realizado estudios neurofisiológicos (Grüsser y Grüsser-Cornehlis, 1976; Ewert, 1980) para tratar de resolver la pregunta de si existen tipos particulares de neuronas en el sistema de proyección retinotectal que puedan estar involucradas en la activación y el control de la captura de presas; para ello se han llevado a cabo registros de la actividad neuronal en ranas y sapos, y se han clasificado diferentes tipos de neuronas retinales (R1 a R4); talámicas (TH1 a TH10) y tectales (T1 a T9), que parecen estar involucradas en la realización de estos procesos. Específicamente las neuronas T5(2), se han propuesto

(Ewert, 1980) como elementos que juegan un papel preponderante en el proceso de reconocimiento de estímulos tipo presa, y mas aún, parece ser que la actividad de estas neuronas es modificada por FMs como la estación del año, la hora del día y la privación alimenticia (Ewert, 1980).

Con base en lo anteriormente expuesto y en los resultados obtenidos en el presente estudio, pensamos que las etapas futuras de este trabajo deben incluir los siguientes objetivos:

1.- Discernir el efecto de la modulación por factores motivacionales sobre la actividad de las neuronas [TS(2)] importantes en la discriminación presa-depredador.

2.- Averiguar el efecto de cambios en factores motivacionales sobre la preferencia de los anuros entre diferentes tipos de estímulos visuales.

3.- Dilucidar el efecto combinado de cambios en los factores motivacionales y en algunas de las características paramétricas de los estímulos visuales, particularmente la velocidad sobre la respuesta de estos animales ante estímulos tipo presa y no-presa.

4.- Analizar si se pueden establecerse correlaciones entre el comportamiento presentado por estos animales y las respuestas neuronales registradas en regiones cerebrales como el Tectum Optico cuando se les estimula con señuelos visuales tipo presa y no-presa.

Para ello, deben realizarse una serie de experimentos conductuales y electrofisiológicos, donde se lleven a cabo



registros de la actividad de neuronas tectales [T5(2)] y pretectales [TH3] en animales en libre movimiento, los cuales estén sujetos a la influencia de cambios en los FMs considerados en esta tesis, y siendo estimulados con señuelos visuales que evoquen las conductas de depredación.

Estos estudios deberán realizarse en combinación con estudios histológicos para la corroboración de los sitios neuroanatómicos de registro y los resultados deberán ser analizados por medio de métodos estadísticos.

## VIII. BIBLIOGRAFIA

- Bailey, P. (1986). The feeding behaviour of a sit-and-wait predator, Ranatra dispar (Heteroptera: Nepidae): The combined effect of food deprivation and prey size on the behavioral components of prey capture. *Ethology* 71:315-332.
- Baza, S., Cervantes-Pérez, F. y Guevara-Pozas, D. (1987). Análisis de la distribución temporal de comportamientos durante el proceso de extinción de respuestas motoras (ERM) ante estímulos tipo presa en sapos Bufo marinus horribilis. XXX Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Jalapa, Ver. del 26 al 30 de Julio, resumen A.34.
- Cervantes-Pérez, F. (1985). Modelling and analysis of neural networks in the visuomotor system of anuran amphibian. Ph. D. Dissertation, University of Massachusetts, Amherst, Massachusetts.
- Cervantes-Pérez, F. and R. Lara (1985). A neural model of interactions subserving prey-predator discrimination and size preference in anuran amphibia. *J. Theor. Biol.* 113: 117-152.
- Comer, C. and P. Grobstein (1978). Prey acquisition in a tectal frogs. *Brain Res.* 153:217-221.
- Coria, S., Guevara-Pozas, D. y Cervantes-Pérez, F. (1986). Variaciones diurnas en la respuesta ante estímulos visuales tipo presa durante el proceso de extinción de respuesta motora (ERM) en sapos. XXIX Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Guanajuato, Gto., del 17 al 20 de agosto, resumen No.188.
- Dole, J.W., B.B. Rose, K.H. Tachiki (1981). Western toads (Bufo boreas) learn odor of prey insects. *Herpetologica* 37(1):63-68.
- Ewert, J.-P. (1970). Neural mechanisms of prey-catching and avoidance behavior in the toad (Bufo bufo L.). *Brain Behav. Evol.* 3:36-56.
- Ewert, J.-P. (1974). The neural basis of visually guided behavior in: *Recent Progress in Perception* (R. Held, ed.) pp. 96-104, WH Freeman, San Francisco.
- Ewert, J.-P. (1976). The visual system of the toad: Behavioral and physiological studies on pattern recognition system, In: *The Amphibian visual system* (K. Fite, ed.).
- Ewert, J.-P. (1984). Tectal mechanisms that underlie prey-catching and avoidance behaviors in toads, In: *Comparative*

Neurology of the Optic Tectum (H. Vanegas, ed.) Plenum Press, New York pp. 248-416.

- Ewert, J.-P. and Siefert, G. (1974). Seasonal change of contrast detection in the toad's (Bufo bufo L.) visual system. J. Comp. Physiol. 94:177-186.

- Ewert, J.-P. and H. Burghagen (1979). Configurational prey-selection by Bufo, Alytes, Bombina and Hyla. Brain Behav. Evol. 16:157-175.

- Ewert, J.-P., B. Arend, V. Becker and H.W. Borchers (1979). Invariants in configurational prey selection by Bufo bufo (L.). Brain Behav. Evol. 16:38-51.

- Ewert, J.-P. and R. Traud (1979). Releasing stimuli for antipredator behavior in the common toad Bufo bufo (L.). Behavior 68:170-180.

- Finkenstädt, T. and J.-P. Ewert (1983). Visualpattern discrimination through interactions of neural networks: A combined electrical brain stimulation, brain lesion, and extracellular recording study in Salamandra salamandra. J. Comp. Physiol. 153:99-110.

- Fite, K.V. (1973). The visual fields of the frog and toad: A comparative study. Behav. Biol. 9:707-718.

- Fite, K. V. and M. Rego (1974). Binocular vision and prey-catching behavior in the leopard frog Rana pipiens. Soc. Neurosci. Abstr..

- Gesteland, R.C. (1976). Physiology of olfactory reception, In: Llinás R., Precht W. (eds) Frog Neurobiology. Springer, Berlin Heidelberg, New York pp. 234-250.

- Grüsser, O.J. and U. Grüsser-Cornehls (1976). Neurophysiology of the anuran visual system, In: Frog Neurobiology (R. Llinás and W. Precht, eds.) Spring-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 298-385.

- Guevara-Pozas, D. y F. Cervantes-Pérez (1987). Modelo conceptual sobre el posible flujo y transformación de la información ambiental en el sistema nervioso central (SNC) de los anfibios durante los procesos de aprendizaje y memoria. XXX Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Jalapa, Ver. del 26 al 30 de Julio, resumen A.35.

- Himstedt, W. (1982). Prey selection in salamanders In: Analysis of Visual Behavior (D.J. Ingle, M.A. Goodale, and R.J.W. Mansfield, eds) pp. 47-66. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

- Ingle, D.J. (1973a). Size-preference for prey-catching in frogs: Relationship to motivational state. Behav.

Biol. 9:485-491.

- Ingle, D.J. (1973b). Two visual systems in the frog. *Science* 181:1053-1055.

- Ingle, D.J. (1973c). Selective choice between double prey objects by frog. *Brain Behav. Evol.* 7:127-144.

- Ingle, D. J. (1977). Detection of stationary objects by frogs (*Rana pipiens*) after ablation of optic tectum. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91:1359-1364.

- Kandel, E.R. and J. H. Schwartz (1985). Principles of neural science. Second Edition, Elsevier Science Publishing Co., Inc. USA, p.806.

- Lara, R., M. Arbib, and A. Cromarty (1982). The role of the tectal column in facilitation of amphibian prey-catching behavior: A neural model. *The Journal of Neuroscience* 4(2): 521-530.

- Lara, R. and M. Arbib (1985). A model of neural Mechanisms responsible for pattern recognition and stimulus specific habituation in toads. *Biol. Cybern.* 51:223-237.

- Lázár, Gy. (1969). Efferente pathways of the optic tectum in the frog. *Acta Biol. Hung.* 20:171-183.

- Lázár Gy. and Gy. Székely (1969). Distribution of the optic terminals in the different optic centers of the frog. *Brain Res.* 16:1-14.

- Lázár, Gy. (1984). Structure and connections of the frog optic tectum, In: *Comparative Neurology of the Tectum*. Vanegas ed. New York pp. 185-210.

- Lettvin, J. Y., H. R. Maturana, W.H. Pitts and W.S. McCulloch (1961). Two remarks on the visual system of the frog, in: *Sensory Communication* (W. A. Rosenblith, ed.), pp. 757-776, MIT Press, Cambridge, MA.

- Luthardt, G. and G. Roth (1979). The role of stimulus movement patterns in the prey catching behavior of *Salamandra salamandra*. *Copeia*:442-447.

- Scalia, F. (1976). Structure of the olfactory and accessory olfactory systems, In: Llinás R., Precht W. (eds) *Frog Neurobiology*, Springer, Berlin Heidelberg, New York pp. 213-233.

- Shinn, E.A. and J.W. Dole (1978). Evidence for a role for olfactory cues in the feeding response of leopard frog, *Rana pipiens*. *Herpetologica* 34(2):167-172.

- Shinn, E.A. and J.W. Dole (1979). Evidence for a role for olfactory cues in the feeding response of western toads,

Bufo boreas. Copeia 1979(1):163-165.

- Siegel, S. (1985). Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas, México, 344 pp.

- Smith, H.M. and E.H. Taylor (1966) Herpetology of Mexico Annotated Checklist and Keys to the Amphibians. Reprinted by Eric Lundberg, Ashton, Maryland, printed USA.

- Székely, Gy. (1971). The mesencephalic and diencephalic optic centers in the frog. Vision Res. Suppl. 3:269-279.

- Székely Gy. and Gy. Lázár (1976). Cellular and synaptic architecture of the optic tectum. In: Frog Neurobiology (R. Llinás and W. Frecht, eds) pp. 407-434, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- Trachtenberg, M.C. and D.J. Ingle (1974). Thalamo-tectal projections in the frog. Brain Res. 79:419-430.

- Yañez, E., Cervantes-Pérez, F. y Guevara-Pozas, D. (1986). Efecto de la privación alimenticia sobre la respuesta ante estímulos visuales tipo presa en Bufo marinus horribilis. XXIX Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Guanajuato, Gto., del 17 al 20 de agosto, resumen No. 203.