

03062

9  
2 ej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL  
Y DE POSGRADO DEL C.C.H.  
INSTITUTO DE FISILOGIA CELULAR

MODULACION DE LA CAPTURA DE PRESAS  
EN ANFIBIOS:  
ESTIMULOS VISUALES Y MOTIVACION

**T E S I S**  
PARA OBTENER EL TITULO DE  
MAESTRO EN INVESTIGACION  
BIOMEDICA BASICA  
P R E S E N T A  
**BIOL. MAYRA GARCIA RUIZ**

MEXICO, D. F.

1990

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



## **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

|   |    |
|---|----|
| I. INTRODUCCION   | 1  |
| I.1 OBJETIVO GENERAL  | 4  |
| I.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS   | 4  |
| II. ANTECEDENTES  | 5  |
| II.1 ESTUDIOS ETOLOGICOS Y NEUROETOLOGICOS  | 5  |
| II.1.1 REPERTORIO CONDUCTUAL DE LA CAPTURA DE PRESAS DE LOS ANFIBIOS.   | 5  |
| II.1.2 EFICACIA DE LAS CONDICIONES PARAMETRICAS DE LOS ESTIMULOS VISUALES SOBRE LA EVOCACION DE LA CAPTURA DE PRESAS. | 6  |
| II.1.3 MODULACION DE LA DISCRIMINACION ENTRE ESTIMULOS VISUALES.  | 13 |
| II.1.4 MODULACION DE LA CAPTURA DE PRESAS.  | 14 |
| II.1.4.1 MOTIVACION   | 14 |
| II.1.4.2 APRENDIZAJE  | 16 |
| II.2. ESTUDIOS TEORICOS   | 19 |
| III. MATERIALES Y METODOS   | 22 |
| III.1 SUJETOS EXPERIMENTALES Y SU BIOLOGIA  | 22 |
| III.3 DISPOSITIVO EXPERIMENTAL  | 24 |
| III.4 METODOS   | 25 |
| III.4.1 ADQUISICION DE DATOS  | 25 |
| III.4.2 SERIES CONDUCTUALES   | 26 |
| III.4.3 ANALISIS DE DATOS   | 28 |
| IV.- RESULTADOS   | 29 |
| IV.1.- FASE 1:  | 29 |
| IV.1.A.- EFECTO DE LAS CONDICIONES DE MANTENIMIENTO   | 29 |
| IV.1.B.- NIVELES DE MOTIVACION DE LOS SAPOS PARA EMITIR COMPORTAMIENTOS DE DEFREDACION                                | 32 |
| IV.2 FASE 2: CAMBIOS EN FMs Y EN LAS CARACTERISTICAS PARAMETRICAS.  | 34 |
| IV.2.1 TOTAL DE COMPORTAMIENTOS   | 34 |
| IV.2.2 ANALISIS POR CONDUCTA  | 38 |
| 1 ORIENTACION   | 39 |
| 2 SEGUIMIENTO   | 42 |
| 3 APROXIMACION  | 46 |
| 4 ATAQUE  | 50 |
| V. DISCUSION Y CONCLUSIONES   | 48 |
| V.1 FASE 1.A.- CAMBIOS EN CONDICIONES DE MANTENIMIENTO  | 49 |
| V.2 FASE 1.B.- NIVELES DE MOTIVACION PARA EMITIR LA CP  | 51 |
| V.3 FASE 2: CAMBIOS EN FMs Y EN CARACTERISTICAS PARAMETRICAS.   | 53 |
| VI. BIBLIOGRAFIA  | 58 |

**RESUMEN**  
-----

La conducta de depredación en los anfibios es modulada, al menos por: a) la configuración paramétrica del estímulo utilizado (forma, tamaño, contraste estímulo-fondo, etc); b) el aprendizaje (cambios observables después de experiencias previas con el mismo estímulo); y c) la motivación (cambios en factores que alteran el estado interno del animal).

En este trabajo se estudia como el patrón conductual de la captura de presas (CP) en los anfibios, emitida ante señuelos visuales, se modula cuando se introducen cambios en las condiciones de mantenimiento de estos animales en el laboratorio, (i.e., la relación temporal entre la hora de alimentación y la hora de estimulación) y en las características paramétricas de los señuelos utilizados en las sesiones de estimulación (i.e., la configuración geométrica y la velocidad de los señuelos).

Los resultados obtenidos nos permiten proponer que: 1) las condiciones de mantenimiento (e.g., la hora de alimentación) participan en la definición de la intensidad de la conducta de depredación en los sapos; 2) la definición del nivel de disponibilidad para emitir la conducta de depredación depende del mantenimiento en el laboratorio y de las condiciones de estimulación de los animales; 3) el reconocimiento de diferentes tipos de presas potenciales ("gusanoide" y cuadrado), es modulado por el efecto combinado de cambios en el estado motivacional de los animales y en las características paramétricas de los señuelos visuales; 4) cambios en el estado motivacional de los animales provocan que la velocidad y/o la configuración geométrica de los estímulos visuales sean irrelevantes para definir la intensidad de la respuesta conductual; y 5) los factores motivacionales (FMs) y las características paramétricas de los señuelos actúan de forma diferencial en las distintas pautas motoras que componen el patrón de la CP.

## I. INTRODUCCION

---

El estudio etológico de la modulación del comportamiento en los seres vivos nos permite generar hipótesis que expliquen cómo el sistema nervioso central (SNC) selecciona la respuesta motora más adecuada para interactuar con situaciones específicas en su entorno inmediato, en función de información sensorial y un modelo interno del mundo. Así mismo, podemos analizar las características que deben poseer los posibles mecanismos neuronales que subyacen estos procesos de coordinación sensoriomotora.

La manera en que los animales interactúan con su medio ambiente es determinada por diversos factores, dentro de los cuales podemos destacar: a) las características de los estímulos (Ewert, 1976), b) la atención (referente al estado de alerta o vigilancia; Finkenstädt, 1989a; Ewert, 1989), c) el aprendizaje (adquisición de información acerca del medio ambiente que los rodea; Cervantes-Pérez y Guevara, 1990; Ewert, 1984) y d) la motivación (cambios en el estado interno de los animales; Ingle, 1973a, Ewert, 1984).

Nuestro grupo de investigación ha establecido como uno de sus objetivos centrales el estudio del efecto de algunos factores moduladores sobre la coordinación sensoriomotora en anfibios, tales como el mantenimiento en condiciones de laboratorio, particularmente la hora de alimentación.

Hemos seleccionado a los anfibios como modelo de estudio por varias razones: 1) porque su comportamiento es guiado principalmente a través de información visual; 2) porque cuentan con un repertorio conductual reducido; 3) porque han sido estudiados ampliamente desde diversos puntos de vista (e.g., etológico, neuroanatómico, teórico electrofisiológico, etc.); y 4) porque sus comportamientos de captura de presas y evitación de depredadores son fácilmente reproducibles bajo condiciones de laboratorio y ante estímulos visuales (señales).

El comportamiento de depredación es provocado por diferentes tipos de presas en los anfibios anuros. Los sapos se alimentan generalmente de lombrices, babosas, escarabajos y otros insectos pequeños, mientras que las ranas capturan presas voladoras en la mayoría de los casos (Ewert, 1984). Por otra parte, en estudios conductuales se ha mostrado que estos animales pueden responder a estímulos visuales con una conducta adecuada dependiendo de las características paramétricas de los estímulos. Se ha observado, por ejemplo, que el tamaño y la configuración geométrica de un estímulo con respecto a la dirección de movimiento influyen de manera importante en la conducta alimenticia (Ewert, 1976). Los objetos rectangulares moviéndose con su eje largo paralelo a la dirección del movimiento (configuración tipo "gusanoides") son identificados por el animal como presa potencial; mientras que cuando se mueven con su eje longitudinal perpendicular a la dirección del movimiento (configuración tipo "antigusanoides") pueden, o bien no inducir ninguna respuesta, o bien inducir una conducta de

congelamiento, o inclusive una respuesta de evitación, dependiendo del tamaño del estímulo (Ewert, 1976).

El comportamiento de depredación de estos animales se ha estudiado, no sólo bajo condiciones en la que se involucran cambios en las características de los estímulos, sino también durante procesos moduladores como la atención, el aprendizaje y la motivación.

La atención se refiere a cambios atribuibles a procesos responsables del estado de alerta o vigilancia (Finkenstädt, 1989a; Ewert, 1989). A través de estos procesos se puede modificar la emisión de las pautas motoras de la CP, ya sea incrementándose o decrementándose la frecuencia de respuesta en proporción directa a la atención del animal.

El aprendizaje permite a los animales vincular la experiencia individual con señales visuales particulares; el mismo aprendizaje les permite almacenar esta información para poder recuperarla cuando se enfrentan con estímulos semejantes (Eibesfeldt, 1951; citado en Ewert, 1984; Cervantes-Pérez y Guevara, 1990).

La motivación es el estado interno del animal que influye de manera relevante sobre su comportamiento. Los elementos que producen cambios en el estado motivacional de los animales son aquellos que 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 temperatura, la hora del día y el olor a presa (Ewert y Siefert, 1974; Ewert, 1965, en Ewert, 1984; Shinn y Dole, 1978, 1979; Dole y Col., 1981). Por ejemplo, la eficacia de un estímulo tipo presa para desencadenar una respuesta de depredación, depende no sólo de sus características paramétricas, sino en gran parte del nivel de motivación del animal.

Por otra parte, también se ha tratado de averiguar, en anfibios anuros, qué estructuras cerebrales participan en el control y desencadenamiento de la captura de presas. Con base en estudios neuroetológicos, algunos investigadores (Cervantes-Pérez y Col., 1985; Ewert, 1970, 1976, 1980, 1984; Grüsser y Grüsser-Cornelius, 1976; Ingle, 1973d y 1975) han estudiado la posibilidad de que el sustrato neuronal de esta conducta sean las interacciones entre la retina (RE), el tectum óptico (TO) y el pretectum (PT), siendo el TO la estructura que juega un papel preponderante en el procesamiento de información visual, principalmente en el desencadenamiento de las pautas motoras que componen la captura de presas. Estas regiones a su vez establecen circuitos cerrados con estructuras telencefálicas (como el pallium medio y el estriado; Ewert, 1984) y estructuras tegmentales (Grobstein, 1989), entre otras, a las cuales se les adjudica un papel modulador de las interacciones entre el TO y el PT. Todos estos estudios han conducido a la realización de experimentos de lesiones de estas estructuras. Lo que se ha observado es que cuando se lesiona la región pretectal por ejemplo, la captura de presas se ve desinhibida y los animales, no sólo pierden la capacidad de discriminar entre diferentes tipos de estímulos visuales; sino que llegan a responder con conductas de captura de presas a

estímulos que normalmente evitarían. Por tanto se ha pensado que el pretectum modula la actividad del TO.

Los datos que se tienen respecto a la modulación del PT sobre el TO parten de estudios experimentales (Ewert, 1984; Ingle, 1973a) y teóricos (Cervantes-Pérez, 1985) donde se postula que la definición del nivel de inhibición del PT sobre el TO podría ser regulada por factores motivacionales, esto es el nivel de actividad de los animales podría ser modulado a través de cambios en su estado interno y ésta es una buena alternativa para investigar la dinámica de la captura de presas.

## **I.1 OBJETIVO GENERAL**

El objetivo general de este proyecto es el estudio de la modulación de la dinámica del comportamiento de depredación en los anfibios anuros, cuando éstos son confrontados con estímulos visuales tipo presa, por medio de cambios en FMs y en algunas características paramétricas de los estímulos.

## **I.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS**

Para lograr nuestro objetivo general, hemos establecido una serie de objetivos específicos que se pueden agrupar en tres partes:

- 1.- Discernir el efecto de las condiciones de mantenimiento, particularmente la hora de alimentación, sobre la emisión de la captura de presas en el sapo.
- 2.- Definir diferentes niveles de disponibilidad en estos animales, para emitir conductas depredatorias.
- 3.- Dilucidar el efecto combinado de cambios en factores motivacionales y en algunas de las características paramétricas de los estímulos visuales (particularmente la configuración geométrica y la velocidad) sobre la estrategia de depredación que presentan estos animales.

## II. ANTECEDENTES

---

No se pretende realizar una revisión exhaustiva de la literatura, sino que nos concretaremos sólo a los antecedentes que son relevantes para nuestro proyecto de investigación. Este capítulo contempla dos partes: la primera se dedica a la revisión de los estudios experimentales etológicos y neuroetológicos, sobre la evocación de las conductas de depredación de los anfibios, así como su modulación a través de la motivación y el aprendizaje; y en la segunda se presentan estudios teóricos de los posibles mecanismos neuronales que subyacen los procesos de coordinación sensoriomotora de estos animales.

### II.1. ESTUDIOS ETOLOGICOS Y NEUROETOLOGICOS

#### II.1.1. REPERTORIO CONDUCTUAL DE LA CAPTURA DE PRESAS DE LOS ANFIBIOS.

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 constituido por las pautas motoras que se describen a continuación, y se muestran en la figura II.1:

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, el sapo procede a la fijación binocular para estimar la distancia exacta a la que se encuentra el estímulo.

3.- Ataque.- Consiste en el intento de atrapar a la presa por medio de la extensión de la lengua y se presenta cuando el animal estima que el estímulo se encuentra a una distancia de alcance.

4.- Deglución.- 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 faringe y el hocico, los que inician la ingestión de la presa.

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



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

#### II.1.2. EFICACIA DE LAS CONDICIONES PARAMÉTRICAS DE LOS ESTÍMULOS VISUALES SOBRE LA EVOCACION DE LA CAPTURA DE PRESAS.

Se han identificado algunas de las características clave que deben poseer los estímulos visuales para desencadenar alguna de las pautas motoras que componen el patrón conductual de depredación en los anuros (Ewert 1968, 1969, 1976; Ingle 1973a y 1973b). Ewert y Col. (Ewert, 1968; citado en Ewert, 1984; Ewert y Col., 1979) analizaron las diferentes pautas motoras del comportamiento de depredación evocado en los sapos por estímulos visuales tipo presa (señuelos) de diversas configuraciones paramétricas, encontrando los siguientes resultados:

a) Rectángulos negros moviéndose sobre un fondo blanco con su eje largo paralelo a la dirección del movimiento ("tipo gusanoides") representan una presa potencial muy eficaz para desencadenar respuestas de depredación.

b) El mismo estímulo moviéndose con su eje longitudinal perpendicular a la dirección del movimiento ("tipo antígusanoides") es tratado como un estímulo poco atractivo y al incrementar la dimensión vertical arriba de un tamaño de  $5^\circ$  de ángulo visual, los sapos dejan de producir conductas de depredación hacia el estímulo.

c) Un cuadrado moviéndose horizontalmente con una velocidad constante es tratado como presa potencial si sus dimensiones no rebasan los  $10^\circ$  de ángulo visual; mientras que para dimensiones mayores los sapos pierden interés en estos estímulos. Si las dimensiones del estímulo aumentan

considerablemente éste empieza a ser tratado como un depredador potencial.

Los resultados de estos experimentos (realizados en *Bufo bufo*; Ewert, 1968; 1969; citados en Ewert, 1984; 1976) muestran en primera instancia que el movimiento del señuelo es fundamental para que éste sea reconocido como presa potencial y, en segunda, que la intensidad de la respuesta depende de la configuración paramétrica del estímulo (e.g. tamaño, forma, configuración geométrica con respecto a la dirección del movimiento, contraste estímulo-fondo y velocidad): el señuelo "gusanoides" es más atractivo que el cuadrado o el "antigusanoides" que es el que representa la peor presa (ver fig. II.2).

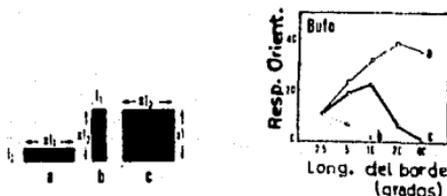


Fig. II.2 En esta gráfica se muestran los resultados obtenidos por Ewert en el sapo *Bufo bufo*. Los animales fueron estimulados con tres tipos de señuelos, a los cuales se les variaron sus dimensiones. Las curvas muestran la frecuencia de respuestas de orientaciones por minuto (tomado de Ewert, 1976).

Estos resultados indican que la respuesta a los estímulos cuadrados presenta una clase de suma de las respuestas producidas por los estímulos horizontales y los estímulos verticales (Ewert, 1984); asimismo se concluye que la expansión de los estímulos gusanoides en la dirección horizontal aumenta la probabilidad de que el estímulo pertenezca 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.

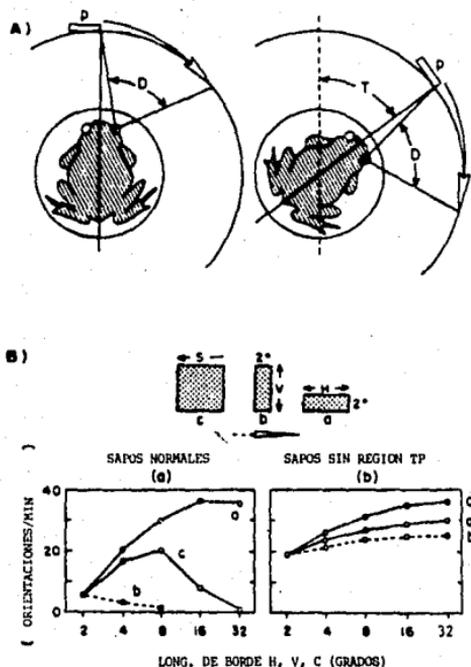
Con base en estos estudios etológicos, y para tratar de averiguar que estructuras del SNC participan en el control de esta conducta, se realizaron estudios neurofisiológicos y neuroanatómicos que arrojaron la siguiente información: las estructuras del SNC que parecen constituir el sustrato neuronal del comportamiento de depredación son la retina (RE), el TO y el PT, siendo el TO la estructura que juega un papel preponderante en el desencadenamiento de las pautas motoras que componen este patrón conductual (Ewert, 1970; 1976; 1980; y

1984; Ingle, 1973d y 1975; Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976; Cervantes-Pérez y Col., 1985).

Para estudiar el papel que juegan estas estructuras en el desencadenamiento de la captura de presas y del comportamiento de evitación, así como para analizar cuales de ellas son necesarias y suficientes para la evocación de estos comportamientos, se han utilizado métodos de registro electrofisiológicos, estimulación eléctrica y de lesiones (Ewert, 1971, 1976, 1984) de las áreas cerebrales postuladas, en algunos casos combinados con métodos de marcaje autoradiográfico con 2-deoxiglucosa (2DG) (Finkestäd y Col., 1985, 1986).

Los experimentos de lesiones en el cerebro de los sapos (Ewert, 1971, 1976, 1980; Comer y Grobstein, 1981) demuestran que el comportamiento de CP desaparece cuando el TO es lesionado; mientras que los experimentos de estimulación eléctrica de esta estructura, han mostrado que la respuesta de orientación puede ser evocada a través de aplicar corrientes negativas de 50 a 100 Hz en esta región.

Ahora bien, otra región que participa de manera importante en el control de la respuesta de depredación es la tálamo-pretecal (TP). Los experimentos de Ewert (1970, 1976) han mostrado, que cuando esta región es lesionada: a) desaparece el comportamiento de evitación. b) la captura de presas se ve "desinhibida", los animales se orientan y atacan a cualquier estímulo visual en movimiento, por tanto se altera su capacidad de discriminar entre diferentes estímulos, y c) los animales cambian su preferencia de los estímulos gusanoides por los cuadrados (fig. II.3). Cuando se estimula eléctricamente esta región pretecal talámica (pretectum) se evocan movimientos de evitación. Con base en estos experimentos Ewert concluyó que la actividad de los elementos neuronales del TO es modulada por la actividad pretecal a través de un efecto inhibitorio.



**Fig. II.3** Comportamiento de Orientación hacia diferentes estímulos visuales. A) orientación hacia el estímulo. D: desplazamiento angular efectivo del estímulo (p); T: ángulo de movimientos de giro. B) actividad de orientación hacia tres estímulos visuales (tipo a: gusanoides, tipo b: antiguasoides y tipo c: cuadrado). B: En (a) Respuesta de sapos normales; y en (b) respuesta de sapos con lesión preectal. H, horizontal; V, vertical; C, cuadrado (tomado de Ewert, 1976).

Los métodos de marcaje autoradiográfico con 2-deoxiglucosa (2DG) (Finkstädt y Col., 1985, 1986) evidencian la participación de diferentes estructuras cerebrales durante el procesamiento de la información visual en el sapo, tales como el pallium medio ventral, el núcleo talámico anterior y las capas medioventrales del TO. Esta serie de experimentos demuestra el papel preponderante que juega el TO en este comportamiento.

Todos estos experimentos permitieron sugerir que las interacciones entre retina, tectum y preectum podrían ser el sustrato neuronal del control y activación de la orientación hacia una presa potencial, así como de la capacidad de estos animales de discriminar entre presas y depredadores.

Estas estructuras tienen interacciones con otras regiones cerebrales formando mallas cerradas con algunas de ellas, por ejemplo el PT con el estriado y el TO con el tálamo anterior, pallio medio y anterior, lo que sugiere que la información visual es procesada de manera distribuida y en paralelo simultáneamente por varias regiones cerebrales que interaccionan entre sí para determinar la acción global del animal -fig. II.4- (Lara, 1987).

Por otro lado, también se han utilizado registros de la actividad neuronal en estos animales para tratar de establecer el papel que juegan cada una de estas estructuras en el control de la CP (Ewert, 1971, 1976, 1980; Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976). Así, se ha mostrado que algunas células tectales, clasificadas como T5.2 (Ewert, 1976; Schürg-Pfeiffer y Ewert, 1981; Grüsser y Grüsser-Cornehls, 1976), se activan fuertemente cuando se presentan estímulos visuales que representan una presa potencial. Más aún, cuando se lesiona el pretectum estas neuronas responden indiscriminadamente a cualquier estímulo en movimiento, asemejando la respuesta conductual del animal (ver fig. II.5), por lo que se ha sugerido que juegan un papel importante en el desencadenamiento de la CP.

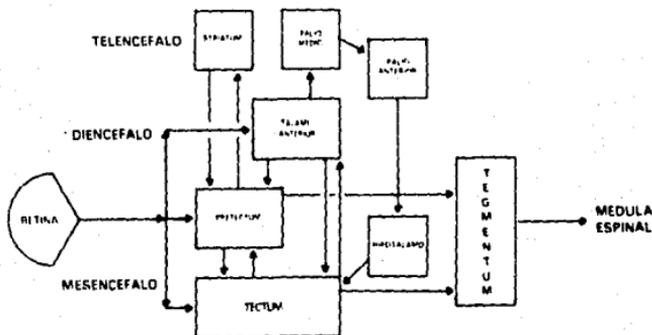


Fig. II.4 Organización del sistema visuomotor de los sapos. La retina envía sus fibras retinotópicamente al tectum óptico (TO), pretectum (PT) y tálamo anterior. El TO establece interacciones de malla cerrada con el PT y el tálamo anterior; mientras que el PT lo hace con el centro telencefálico del núcleo estriado. Finalmente, el TO, a través del tálamo anterior, del pallium medio y anterior y del hipotálamo establece una relación de malla cerrada con el telencefalo. El TO y el PT podrían regular la conducta motora por sus proyecciones hacia la médula espinal, a través del tegmentum.

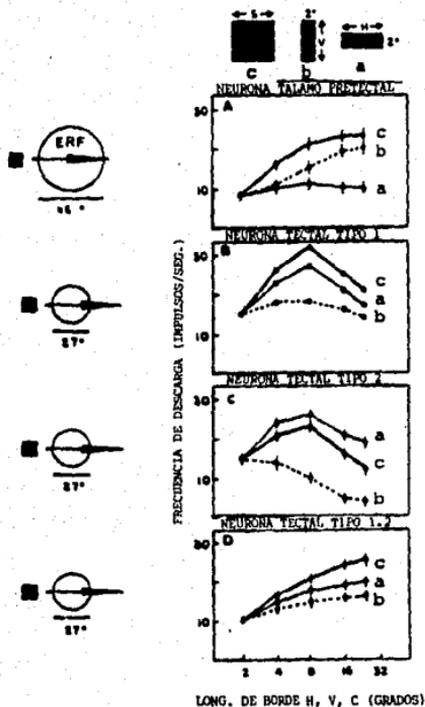


Fig. 11.5 Respuestas de células tectales y pretectales hacia estímulos visuales. A) Respuesta de una neurona pretectal TH3. B) Respuesta de una neurona tectal T5.1. C) Respuesta de una neurona tectal T5.2. D) Respuesta de ambas células tectales (T5.1 y T5.2) después de lesiones en el pretectum H, horizontal; V, vertical; C, cuadrado (tomado de Ewert, 1976).

Con respecto a la región pretectal, se ha observado que las neuronas pretectales TH3 (Ewert, 1971) incrementan su frecuencia de respuesta cuando al animal se le presentan estímulos tipo no presa dentro de su campo visual, lo que ha permitido suponer que estas neuronas ejercen un efecto inhibitorio sobre la actividad de las células tectales cuando objetos grandes son presentados.

### II.1.3. MODULACION DE LA DISCRIMINACION ENTRE ESTIMULOS VISUALES.

También se ha investigado si los cambios en algunas características de los estímulos visuales afectan la capacidad de discriminación entre diferentes señuelos tipo presa y no presa. Ewert y Col. (1979) realizaron experimentos para investigar si la discriminación gusano-antigusano en *Bufo bufo* es afectada al variar la velocidad con que se mueva el estímulo. Estos investigadores utilizaron un estímulo negro de 2.5 mm x 40 mm, movido horizontalmente (tipo "gusanoides") y verticalmente (tipo "antigusanoides") con velocidades que variaron de 2.5 hasta 60 grados/seg, y observaron que aunque el estímulo se mueva a diferentes velocidades, los animales siempre respondieron con mayor intensidad al estímulo gusanoides, por lo que concluyeron que la discriminación gusanoides-antigusanoides es invariante a estos cambios.

En estos mismos animales, se ha observado un fenómeno de inversión de preferencia ante estímulos tipo presa. Ewert (1980) mostró que cuando se lesiona el PT, la habilidad de los sapos para discriminar entre estímulos visuales con diferente configuración paramétrica los animales, no sólo responden intensamente ante cualquier estímulo en movimiento, sino que también se invierte la preferencia entre cuadrados y "gusanoides", ésto es, los animales responden con mayor intensidad hacia el estímulo cuadrado que hacia el "gusanoides" (ver fig. II.5). Así, en sapos intactos el "gusanoides" es preferido sobre el cuadrado, mientras que en animales con el PT lesionado el cuadrado se vuelve más atractivo que el gusanoides.

Este problema también ha sido estudiado en animales que pertenecen a otro orden de anfibios, los urodolos, al cual pertenece la especie *Salamandra salamandra*. Luthardt y Roth (1979) reportaron que esta discriminación "gusano-antigusano" varía con respecto a la velocidad con que se mueven los estímulos. Estos autores encontraron que a bajas velocidades el animal prefiere estímulos "gusanoides", mientras que a velocidades altas se invierte la preferencia y el estímulo "antigusanoides" resulta ser más atractivo que el gusanoides. Cabe señalar que Himstedt (1982) argumenta que este fenómeno de inversión de preferencia no es observado en todas las salamandras. Además, este autor postula que este fenómeno probablemente depende de la experiencia del animal con ciertos tipos de presas; basándose en sus propios experimentos, en los cuales observa que las salamandras alimentadas con larvas prefirieron el estímulo "gusanoides" a bajas y altas velocidades y en el hecho de que los animales estudiados por Luthardt y Roth (1979) fueron alimentados con grillos. Posteriormente, Luthardt y Roth, (1980) mostraron que la experiencia de la salamandra juvenil con cierto tipo de alimento puede causar efectos diferentes en el patrón de preferencia, ésto es, cuando los animales son alimentados con gusanos prefieren señuelos tipo "gusanoides", aún a diferentes velocidades; mientras que cuando son alimentados con grillos, las salamandras prefieren al estímulo cuadrado sobre el "gusanoides" a todas las velocidades.

Esto indica lo importante que es tomar en cuenta las condiciones de mantenimiento (e.g., el tipo de alimento; la hora de alimentación, etc.) de los animales en cautiverio, al interpretar los resultados que se obtengan en experimentos conductuales.

#### II.1.4. MODULACION DE LA CAPTURA DE PRESAS.

##### II.1.4.1 MOTIVACION

La conducta de captura de presas en los anfibios es determinada no sólo con base en las características paramétricas de los estímulos (e.g movimiento, forma, contraste estímulo-fondo, etc.), sino también por los FMs, cuyos valores modulan el estado de disponibilidad del animal para emitir comportamientos específicos, estos factores modifican la probabilidad de que el señuelo que se presenta pertenezca a la categoría de presa potencial.

Ewert y Siefert (1974) presentan evidencias de que la emisión del comportamiento de captura de presas de los anuros depende de las estaciones del año; así, encontraron que la época de mayor actividad depredatoria de estos animales ocurre durante el verano y la de menor actividad en la primavera, posiblemente debido a que ésta es la única época del año en que los sapos despliegan su conducta de apareamiento.

Se ha encontrado que 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 de estos animales por ciertos estímulos visuales; así, es de notar que en otoño e invierno los animales prefieren estímulos visuales blancos moviéndose en un fondo negro y durante el verano a aquellos con esta relación invertida (Ewert y Siefert, 1974).

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.

Otro factor motivacional que ha sido estudiado es el nivel de privación de alimento, se ha visto que un animal saciado exhibe una débil o nula respuesta de captura de presas (Ewert, 1965; citado en Ewert, 1984); mientras que un animal privado de alimento, 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, principalmente sobre el tipo de señales que utilizan estos animales para localizar su madriguera. Grubb (1973a y b; citados en Gesteland, 1976) encontró que anuros de las especies *Bufo valliceps*, *Bufo fowleri* y *Pseudacris clarii*, se dirigen preferentemente 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 *R. hyla* se mueve hacia el olor de la vegetación acuática de su habitat y no se dirige hacia olores que le son conocidos. Martof (1962; citado en Ewert, 1984) mostró que *R. triseriata* se orienta preferencialmente hacia olores de su habitat de crianza más que a olores del 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.

Algunos autores (Ewert 1965, 1968; citado en Ewert, 1984) han realizado experimentos en sapos, donde se combinan las señales visuales con olfativas para analizar su influencia sobre la emisión de las pautas motoras de la captura de presas. Durante un proceso de entrenamiento y utilizando un olor de excremento de larva de *Tenebrio*, se mostró que los sapos son capaces de asociar estímulos olfatorios con señales visuales. Cuando el olor conocido se presenta simultáneamente con un señuelo visual, la eficacia del estímulo visual tipo presa se incrementa y más aún los animales responden con mayor intensidad a estímulos que no representan una presa potencial (e.g. los "antiguasnoideos"). Sin embargo, la preparación olfatoria nunca invirtió la preferencia gusano-antiguasno (Ewert 1965, 1968; citado en Ewert, 1984).

La facilitación del comportamiento de captura de presas en presencia de señales olfatorias conocidas ha sido obtenida en *R. calamita* por Heusser (1958; citado en Gesteland, 1976), en *R. cognatus*, *R. pipiens* y en el sapo occidental por Shinn y Dole (1978, 1979) y Dole y Col. (1981), y algunos animales como *R. 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 de depredación en respuesta a objetos grandes en movimiento, lo cual resulta inesperado debido a que en condiciones normales (en ausencia de un olor a presa) los animales hubiesen emitido comportamientos de evitación (Ewert, 1984). Con lo que se corrobora que las señales olfativas facilitan la captura de presas.

#### II.1.4.2. APRENDIZAJE

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).

El proceso de aprendizaje ha sido estudiado a través de dos paradigmas experimentales: a) habituación, que se refiere al mecanismo por el cual los animales y el hombre aprenden a dejar de responder a un estímulo no nocivo que ha perdido novedad o significado; y b) el condicionamiento clásico que se

refiere al apareamiento de 2 estímulos, uno incondicionado (US) y otro condicionado (CS), es el medio por el cual los animales aprenden a producir relaciones entre eventos en el medio ambiente (Kandel, 1985).

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

- 1.- Decremento de la respuesta de depredación con una estimulación repetitiva, 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 habitadas en una secuencia de series de estímulos.
- 5.- La habituación presenta especificidad de locus, esto es, si el estímulo pasa por un área específica de la retina, la  $\alpha$  se produce habituación, pero la respuesta puede ser desencadenada con el mismo estímulo si éste se pasa por un área diferente de la retina, la  $\beta$ .
- 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 ante un estímulo A, otro estímulo B que se presente en el mismo locus retinal puede desencadenar dicha respuesta.

Finalmente, 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 inhibitorios 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.

Con respecto al condicionamiento clásico se ha observado que en los anfibios, el reconocimiento de estímulos visuales tipo presa puede ser modificado por este proceso de aprendizaje.

Finkstädt (1989b) ha mostrado que cuando los animales son alimentados con gusanos (los cuales representan el US) a través de la mano del experimentador cubierta con un guante negro (la cual representa el CS), los sapos llegan a generalizar sus patrones de reconocimiento, esto es, pueden responder a la mano

sóla (lo que representa la respuesta condicionada), o bien pueden responder también a grandes estímulos cuadrados (de dimensiones de 80 x 80 mm) con comportamientos de depredación; mientras que animales no condicionados (con la mano del experimentador) responden con conductas de evitación a estos estímulos cuadrados.

Ewert (1989) postula, con respecto a estos experimentos, que los cambios conductuales que se registran pueden ser explicados en términos de circuitos moduladores, como por ejemplo: en el condicionamiento "visual/visual" (gusano-mano), la alimentación con la mano podría causar modificaciones a largo plazo de las propiedades de las T5.2, si neuronas hipotéticas "neuronas asociativas AS" reciben entrada concurrente repetida de T5.2 (responsivas al gusanoide) y TH3 (responsivas a la mano). Se desarrolla una sensibilidad a la entrada TH3 y entonces por inhibición recurrente, se atenúa la influencia inhibitoria de TH3 sobre T5.2. Esto podría explicarse porque los valores de discriminación gusano-antigusano decrecen y porque grandes objetos no presa (e.g. la mano) provocan la CP.

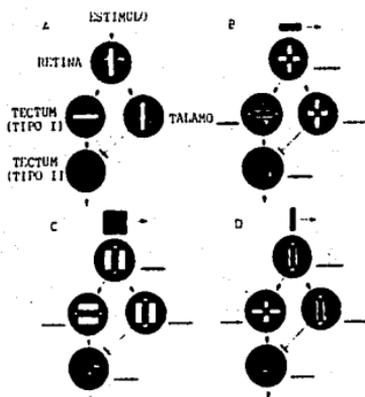
Bajo con dicones experimentales donde se permite a los sapos libertad para presentar todas la pautas motoras de la CP, Cervantes-Pérez y Guevara (1990) proponen un paradigma experimental definido como Inhibición de la Respuesta Motora (IRM), para estudiar la capacidad de aprendizaje en sapos, a través de la modulación del reconocimiento y discriminación del estímulo tipo presa. Estos autores analizan como la intensidad y duración de la respuesta de los sapos hacia presas potenciales (señales visuales) es modulada por el aprendizaje: a) la respuesta motora de los animales hacia el estímulo tipo presa, se decrementa gradualmente hasta su completa inhibición; b) la intensidad de la respuesta de CP, en un tiempo de estimulación determinado, depende de las consecuencias de los comportamientos previamente dirigidas hacia la presa potencial; c) el proceso de IRM es específico para el estímulo; d) la dinámica de la IRM depende de la atractividad del estímulo y e) la respuesta se recupera espontáneamente.

## II.2. 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; nos permiten probar hipótesis a través de la formalización, y además, nos permiten identificar huecos en el conocimiento cuando se plantea como parte del ciclo teoría experimento. Existen varios estudios teóricos desarrollados para estudiar algunos aspectos de los procesos involucrados en la coordinación sensoriomotora en anfibios.

Ewert y Von Seelen (1974; en Ewert, 1984) proponen un modelo formado por una red de filtros para el análisis de como las interacciones entre elementos neuronales de la retina, el tectum y el pretectum podrían ser el sustrato neuronal que subyace a la discriminación presa-depredador en los anfibios (ver fig. II.6)

Estos investigadores investigan la hipótesis de que la retina, el tectum y pretectum actúan como filtros de la información que se está recibiendo, sintonizados de tal manera que la retina se activa con la presencia de estímulos tipo presa y depredador, mientras que el tectum y el pretectum, que reciben proyecciones directas de la retina, responden activamente sólo a la presencia de estímulos tipo presa o depredador respectivamente.



**Fig. II.6.- Modelo de inhibición Pretectum-Tectum de Ewert y Von Seelen, 1974. R: retina; Tel, 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).**

Como continuación de este modelo, Arbib y su grupo han desarrollado una serie de modelos teóricos sobre los mecanismos neuronales de la coordinación visuomotor 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), propusieron un modelo de red neuronal de la columna tectal, el cual analiza como la arquitectura observada anatómicamente podría dar como resultado las respuestas electrofisiológicas que a su vez, podrían ser el fundamento del fenómeno conductual de facilitación de la respuesta de CP a la presentación discontinua de un estímulo tipo presa poco efectivo.

Posteriormente, Cervantes-Pérez, Lara y Arbib (1985) desarrollan, cómo una extensión del modelo de la columna tectal 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 la 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 (fig. II.7).

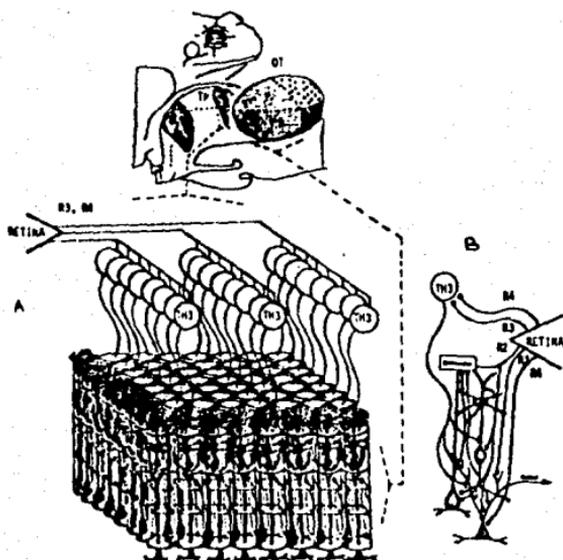


Fig. II.7 Modelo de la columna tectal en dos dimensiones. Interacciones entre la retina, el tectum y pretectum. La retina envía fibras en forma retinotópica a ambos tecta ópticos (clases R2, R3 y R4), y pretectum (clases R3 y R4). A) las neuronas TH3 también proyectan retinotópicamente al tectum óptico. B) vista de las interacciones de las células retinales, tectales y pretectales. Las células pretectales TH3 inhiben a las células de pera grande, pera pequeña y piramidales de la columna tectal correspondiente a su proyección retinotópica (tomado de Cervantes-Pérez, Lara y Arbib, 1985).

### III. MATERIALES Y METODOS

---

Antes de describir la metodología empleada, en el inicio de este capítulo hacemos una breve reseña de la biología de los sujetos experimentales. En la segunda parte se presenta el dispositivo experimental, mientras que en la última sección se describen los métodos utilizados tanto en la adquisición de datos, como en su consecuente análisis.

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

Se utilizaron anfibios anuros de la especie Bufo marinus horribilis, llamados comunmente sapos marinos. Smith y Taylor (1966) reportan que estos animales fueron, inicialmente, denominados por Linneo, como Rana marina; posteriormente, Wiegmann (1833; citado en Smith y Taylor, 1966) lo describió como Bufo horribilis y Kellogg (1932; en Smith y Taylor, 1966) lo describió como Bufo marinus, quedando el adjetivo horribilis 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    | Bufoidea          |
| Género     | <u>Bufo</u>       |
| Especie    | <u>marinus</u>    |
| Subespecie | <u>horribilis</u> |

El sapo Bufo marinus horribilis se caracteriza, por su gran tamaño (la longitud máxima de hocico a cloaca que llegan a alcanzar es de 17 cm y un peso máximo de 450 g), así como, por la presencia de glándulas parótidas ovaladas o triangulares notablemente voluminosas (Zug y Zug, 1979).

Estos animales se encuentran distribuidos en América desde el Sur de Texas hasta Brasil, y sus hábitats más comunes son praderas y áreas abiertas. En México se localizan en: el Sureste de Coahuila, 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 anfibios anuros interaccionan con su medio ambiente a través de diversos patrones conductuales, uno de ellos es la captura de presas. Este patrón está constituido, según muestran los estudios de Ewert (1984) en Bufo bufo, por 5 pautas motoras: orientación, fijación, ataque, deglución y limpieza o frotamiento. El etograma desplegado por el sapo Bufo marinus horribilis es muy similar al descrito anteriormente, excepto porque en estos sapos no se presenta la pauta de limpieza o frotamiento después de que la presa se ha ingerido (Cervantes-Pérez y Guevara, 1990).

Además, en estos animales se presentan otras dos pautas motoras: el seguimiento (el animal se desplaza persiguiendo a la presa) y aproximación (el animal intenta reducir la distancia a la cual se encuentra la presa), sin embargo la presentación de estas conductas depende de la situación de la presa, ésto es cuando la presa se desplaza, el animal la sigue y una vez que la tiene dentro de su campo visual frontal se aproxima hacia ella con el objeto de poder alcanzarla con la lengua.

### III.2 COLECTA Y MANTENIMIENTO

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 colocaron juntos (15 animales por jaula) en jaulas de acrílico transparente (47 x 32 x 21 cm) con una pequeña cantidad de agua, para transportarlos hacia el laboratorio de Bioingeniería del Instituto de Fisiología Celular de la UNAM. En el laboratorio les colocó en jaulas de acrílico (1 animal por jaula) y se alimentaron diariamente con larvas del escarabajo *Tenebrio* sp, con el objeto de iniciar su adaptación a las condiciones de cautiverio. Los sapos requieren por lo menos de un periodo, de 1 a 3 meses, para estabilizarse en cuanto a su alimentación. así como para reducir paulatinamente el grado de tensión que les produce el cambio medioambiental. 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, fueron familiarizados con el escenario experimental para, posteriormente ser utilizados como sujetos de experimentación.

### III.3. DISPOSITIVO EXPERIMENTAL

Para la ejecución de los experimentos se utilizó el dispositivo mostrado en la figura III.1 (diseñado por Lara y Zavala, resultados no publicados). Los sapos fueron estimulados repetitivamente con estímulos visuales tipo presa presentados en un televisor blanco y negro, mientras que el animal se encuentra dentro de la jaula de acrílico transparente frente a la pantalla (ver fig. III.1). Estos estímulos fueron generados con una microcomputadora PC compatible, el programa utilizado nos permite elaborar estímulos visuales con un estricto control sobre la configuración paramétrica (i.e. la forma, tamaño, contraste estímulo-fondo y velocidad) requerida para nuestros experimentos.

Los estímulos visuales utilizados en este estudio consistieron en: un rectángulo (estímulo 1) de 2.0 x 0.6 cm y un cuadrado (estímulo 2) de 2.0 x 2.0 cm. Ambos estímulos fueron de color negro contrastantes con un fondo blanco y movidos horizontalmente a las velocidades indicadas a continuación. Para la primera parte de los experimentos (fases

1 y 2, que se describen posteriormente) se utilizó el estímulo 1 a una velocidad de 4.4 cm/seg. Para la segunda parte (fase 3, también descrita posteriormente), se usaron los dos estímulos a velocidades de: 2.2, 4.4 y 8.8 cm/seg.

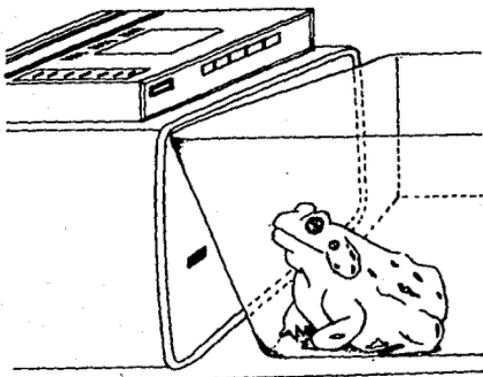


Fig. III.1. Dispositivo Experimental.

### III.4. METODOS

#### III.4.1. ADQUISICIÓN DE DATOS

Durante la ejecución de los experimentos, los animales fueron colocados dentro de la jaula por un período 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 interactuar con el estímulo pueda presentar cualquiera de las pautas motoras que forman parte de su conducta de captura de presas. El experimento se inicia cuando en el televisor, se presenta un señuelo visual con el cual se estimula al sapo en forma repetitiva (figura III.1). A partir de este momento se registran los 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 el seguimiento y la aproximación.

La fijación no es registrada porque el animal la emite muy rápidamente y no es posible detectarla con nuestro dispositivo experimental. Con respecto a la deglución, es necesario aclarar que no es registrada, porque bajo nuestras condiciones experimentales no se presenta, debido a que el animal es estimulado con un señuelo visual que no puede ser atrapado.

De estas pautas se tomaron datos de frecuencias por cada conducta y frecuencia total de comportamientos. Las conductas fueron codificadas con números para facilitar el registro, a saber: 1 orientación, 2 seguimiento, 3 aproximación y 4 ataque.

En todos los casos los animales fueron estimulados por un período de 20 minutos; sin embargo, para el análisis de los resultados sólo se tomaron en cuenta los primeros 10 min de registro, tratando de eliminar posibles efectos de aprendizaje.

En el aspecto motivacional, se manipularon los siguientes los factores la hora de estimulación (HE) y la hora de alimentación (HA). La hoja de registro para cada animal incluye los siguientes datos: fecha, sujeto experimental, factores motivacionales (HE, HA, ), estímulo (Est), velocidad (Vel), observador, condiciones generales del tiempo (CGT) y temperatura (Temp); marcando cada minuto de registro (con una línea horizontal) hasta completar el tiempo total de registro (ver fig. III.2).

|                 |            |  |
|-----------------|------------|--|
| Fecha: -170589- | Est: 1     |  |
| CGT: Soleado    | Vel: 2.2   |  |
| FMs: HE= 9 Hrs  | Temp: 21°C |  |
| Suj Exp: M-126  | HA: 19 Hrs |  |

|   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 4 | 3 | 4 | 3 | 2 |
| 1 | 3 | 2 | 2 | 3 | 4 |
| 2 | 1 | 1 | 1 | 4 | 4 |
| 4 | 2 | 4 | 2 | 1 | 2 |

Fig. III.2.- Ejemplo de una Hoja de Registro.

#### III.4.2 SERIES CONDUCTUALES

##### FASE 1: CONDICIONES DE MANTENIMIENTO Y NIVELES DE MOTIVACION.

**FASE 1.A.-** La primer serie experimental nos permite evaluar el efecto de la manipulación de los animales durante el cautiverio sobre la emisión del repertorio de su conducta de depredación, en particular analizamos el efecto de la hora de alimentación de los animales con respecto a la hora de estimulación. Para ello consideramos las siguientes condiciones experimentales:

**A) Hora Variable de Alimentación (VAR).**- Los animales fueron alimentados todos los días una hora antes de la hora de registro: el grupo 1 fue estimulado a las 9:00 hrs y alimentado a las 8:00 hrs; el grupo 2 a las 12:00 y a las 11:00 hrs y el grupo 3 a las 17:00 y a las 16:00 Hrs respectivamente (n=18, 6 para cada HR).

**B) Hora Fija de Alimentación (FI).**- En esta parte, la hora fue seleccionada con base en las condiciones en que se encuentran los sapos en su hábitat, y así estudiar el efecto de la hora de alimentación en la conducta de los animales en cautiverio. Los animales fueron alimentados diariamente a las 19:00 hrs, ésto significa que para los animales registrados a las 9:00 hrs (Grupo 4) hubo un intervalo de 14 horas entre su alimentación y la hora de registro; para los animales estimulados a las 12:00 hrs (Grupo 5) este intervalo fue 17 horas; mientras que para los animales estimulados a las 17 hrs (Grupo 6) fue de 22 hrs antes de la hora de estimulación se utilizaron 18 animales para cada HE.

**FASE 1.B.-** La segunda serie de experimentos, nos permitió determinar condiciones experimentales durante las cuales los sapos presentan niveles alto y bajo de motivación para emitir respuestas de CP. Para definir estos niveles analizamos los experimentos de la sección anterior y con base en ellos seleccionamos dos niveles de motivación de los sapos para emitir sus comportamientos de depredación.

**FASE 3: Cambios en FMs y en las Características Paramétricas.-** Con base en los resultados de la fases 1 se definieron dos niveles extremos de motivación de los animales para emitir las conductas depredatorias (ver capítulo de resultados), por lo que procedimos a contestar nuestra tercera pregunta: investigar el efecto combinado de la motivación de los animales para emitir una respuesta con algunas características paramétricas del estímulo visual, particularmente la configuración geométrica y la velocidad del estímulo. Los experimentos que se llevaron a cabo fueron los siguientes:

a) Estímulo 1.- Forma rectangular con dimensiones de 2.0 x 0.6 cm.

Velocidades.- Baja 2.2 cm/seg, Media 4.4 cm/seg y Alta 8.8 cm/seg.

Motivación.- Nivel Alto y Nivel Bajo.

Con una n=18, 6 para cada velocidad con su respectivo nivel.

b) Estímulo 2.- Forma cuadrada con dimensiones de 2.0 x 2.0 cm.

Velocidades.- Baja, Media y Alta.

Motivación.- Nivel Alto y Nivel Bajo.

Con una n=18, 6 para cada velocidad con su respectivo nivel.

Se llevaron a cabo en total 108 experimentos para la realización de este trabajo.

Los grupos fueron organizados como se muestra en la siguiente tabla:

| TABLA III.1 Grupos correspondientes a los experimentos de la Fase 3. |          |          |     |              |
|--|----------|----------|-----|--------------|
| GPO  | HE (Hrs) | HA (Hrs) | RST | VEL (cm/seg) |
| I  | 9        | 19       | 1   | 2.2          |
| II   | 9        | 19       | 1   | 4.4          |
| III  | 9        | 19       | 1   | 8.8          |
| IV   | 12       | 19       | 1   | 2.2          |
| V  | 12       | 19       | 1   | 4.4          |
| VI   | 12       | 19       | 1   | 8.8          |
| VII  | 9        | 19       | 2   | 2.2          |
| VIII   | 9        | 19       | 2   | 4.4          |
| IX   | 9        | 19       | 2   | 8.8          |
| X  | 12       | 19       | 2   | 2.2          |
| XI   | 12       | 19       | 2   | 4.4          |
| XII  | 12       | 19       | 2   | 8.8          |

#### III.4.3 ANALISIS DE DATOS

Una vez obtenidos los datos, éstos fueron procesados como se detalla a continuación: a) se cuantificó la frecuencia

de cada conducta por períodos de 5, 10 y 15 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 conductas acorde a los FMs manipulados, estímulos y velocidades de éstos y c) se llevaron a cabo comparaciones estadísticas de las frecuencias de respuesta de las conductas de depredación, se aplicó un ANOVA de un factor, para ver las posibles variaciones entre los grupos y una prueba de Tukey (Dr. Méndez, comunicación personal) con el objeto de discernir cuales grupos diferían significativamente, el nivel de significancia utilizado fue una  $P < 0.05$ .

#### IV.- RESULTADOS

La presentación de nuestros resultados está dividida en dos partes, de acuerdo con las fases experimentales definidas en el capítulo de materiales y métodos. En la primera estudiamos el efecto de las condiciones de mantenimiento de los animales en cautiverio sobre la emisión del patrón conductual de depredación de los sapos, y presentamos datos que nos permiten establecer condiciones experimentales bajo las cuales los animales despliegan con mayor o menor facilidad conductas del repertorio de este patrón conductual; mientras que en la segunda parte, evaluamos los resultados obtenidos cuando se combinan cambios en FMs y en la configuración paramétrica (i.e., forma y velocidad de movimiento) de los señuelos visuales tipo presa con los que estimulamos a los sapos.

##### IV.1.- FASE 1:

##### IV.1.A.- EFECTO DE LAS CONDICIONES DE MANTENIMIENTO

Algunos grupos de los animales utilizados en estas series experimentales fueron alimentados a un horario fijo (i.e., HA=19 hrs), mientras que otros fueron alimentados considerando un horario variable acorde a la hora que fueron estimulados (i.e., una hora antes de la hora de estimulación). Los resultados obtenidos se muestran en la figura IV.1 y en la tabla IV.1.

Las frecuencias promedio marcadas como grupos 1, 2 y 3 en la figura IV.1, así como sus correspondientes errores estandar, corresponden a las conductas depredatorias emitidas por los sapos alimentados una hora antes de ser estimulados (i.e., grupo 1: HA= 8:00 hrs y HE= 9:00 hrs; grupo 2: HA= 11:00 hrs y HE= 12:00 hrs, y grupo 3: HA= 16 hrs y HE= 17 hrs); mientras que las emitidas por los animales alimentados a un horario fijo (i.e., HA= 19 hrs) constituyen los grupos: 4 con HE= 9 hrs; 5 con HE= 12:00 hrs, y 6 con HE= 17:00 hrs del día.

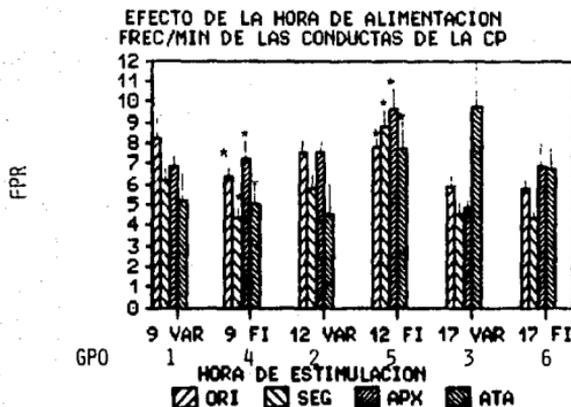


Fig IV.1 Frecuencias de comportamientos en animales estimulados bajo dos condiciones de alimentación: Hora Variable (VAR), 1 hora antes de la hora de estimulación, y Hora fija (FI), 19 Hrs del día. Los animales fueron estimulados con un señuelo tipo gusanillo de 2.0 x 0.6 cm y registrados a las 9, 12 y 17 Hrs del día. ORI- Orientación; SEG- Seguimiento; APX- Aproximación; ATA- Ataque, y FPR- Frecuencia Promedio de Respuesta .

\*Diferencias significativas a P 0.05

Se observa que en animales estimulados bajo condiciones de horario variable de alimentación (1 hora antes de la HE), las frecuencias promedio de comportamientos en las distintas horas de estimulación tienden a disminuir, a excepción de la aproximación (horas 9:00 y 12:00) y del ataque (horas 9:00 y 17:00), que presentan un incremento significativo. Los animales alimentados con un horario fijo presentan una tendencia diferente, se observa una mayor respuesta a las 12:00 hrs (i.e., grupo 5) y una menor a las 9:00 hrs (i.e., grupo 4) en todas las conductas. En este caso se encuentran diferencias entre las frecuencias de respuesta dependiendo de la hora de estimulación.

En la tabla IV.1 se muestran los grupos entre los que se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Entre los grupos 2 (HA=11:00 hrs y HE=12:00 hrs) y 3 (HA=16:00 hrs y HE=17:00 hrs) hay diferencias significativas sólo en algunas conductas; en la orientación, la aproximación y el ataque. Estos grupos fueron alimentados una hora antes de ser estimulados por lo que las diferencias pueden deberse a que los animales fueron estimulados en horarios diferentes.

**TABLA IV.1 HORAS DE ALIMENTACION: FIJA Y VARIABLE  
DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE GRUPOS  
(P < 0.05).**

| ORI | SEG | APX | ATA | TOTAL |
|-----|-----|-----|-----|-------|
| 1-3 | 1-3 | 1-3 | 3-1 | ---   |
| 1-4 | 1-4 | --- | --- | ---   |
| 2-3 | --- | 2-3 | 3-2 | ---   |
| --- | 5-2 | 5-2 | 5-2 | 5-2   |
| 5-4 | 5-4 | 5-4 | 5-4 | 5-4   |
| 5-6 | 5-6 | 5-6 | --- | 5-6   |
| --- | 6-3 | 6-3 | 3-6 | ---   |

Los grupos en el recuadro resultaron con diferencias significativas en cada una de las conductas y en el total. El grupo que se encuentra escrito del lado izquierdo es el de mayor frecuencia de respuesta.  
ORI: Orientación APX: Aproximación  
SEG: Seguimiento ATA: Ataque

Entre los grupos 1 (HE= 9 Hrs) y 3 (HE= 17 Hrs), ambos alimentados 1 hora antes de ser estimulados, se observan diferencias significativas en todas las conductas, aunque no así en el total de comportamientos. Esto se debe a que las diferencias entre algunas conductas se presentan en favor de uno de los grupos cuando se compara una conducta con la otra. El grupo 3, por ejemplo tiene mayor número de ataques en comparación con el grupo 1; mientras que el grupo 1 presenta mayor número de orientaciones, seguimientos y aproximaciones, en contraste con el grupo 3. Sin embargo, cuando estas conductas que son comparativamente diferentes se promedian el total de comportamientos deja de ser significativo. Algo similar ocurre entre los grupos 2 (HE= 12:00 hrs y HA= 11:00 hrs) y 3, y entre el 6 (HE= 17:00 hrs y HA= 19:00 hrs) y el 3, donde los ataques en un grupo compensaron las diferencias observadas entre los otros comportamientos, aunque en estos casos, además del total de comportamientos, tampoco en el seguimiento (en el primer caso) y en la orientación (en el segundo caso), se encontraron diferencias significativas.

Otro caso se presenta cuando entre algunos grupos como el 1 (HA= 1 hora antes, HE= 9 hrs) y el 4 (HA= 19 Hrs y HE= 9 hrs) se obtuvieron diferencias significativas sólomente entre algunas conductas (i.e., la orientación y el seguimiento), aunque a niveles pequeños que no producen ningún efecto en los comportamientos totales.

Una tercera situación se observa entre los grupos 5 (HA= 19 hrs y HE= 12 hrs) y 2 (HA= 1 hora antes y HE= 12 hrs) donde las diferencias significativas se presentan en el promedio total de comportamientos y en casi todas las conductas a excepción de la orientación. En este caso, la frecuencia de respuesta varía acorde a la hora de alimentación, ya que los dos grupos fueron estimulados a la misma hora. Los sapos responden mejor cuando son alimentados a las 19:00 hrs.

Algo similar ocurre entre los grupos 5 (HA= 19 hrs y HE= 12 hrs) y 6 (HA= 19 hrs y HE= 17 hrs), ésto es, se obtuvieron diferencias significativas en la frecuencia promedio global y en casi todas las conductas a excepción del ataque. Los animales responden mejor a las 12:00 hrs que a las 17:00 hrs, cuando son alimentados a un horario fijo (las 19:00 hrs).

Los dos únicos grupos entre los que se observaron diferencias significativas tanto en las frecuencias promedio de todas las pautas motoras como en el total de conductas fueron el 5 y el 4. Las condiciones experimentales fueron HE= 12 hrs y HA= 19 hrs y HE= 9 hrs y HA= 19 hrs respectivamente. El grupo el que presentó la frecuencia promedio más alta fue el 5; mientras que el grupo que presentó la frecuencia más baja fue el 4; ésto es, que los animales responden mejor a las 12:00 hrs que a las 9:00 hrs, lo cual puede deberse a que las condiciones ambientales de la Cd. de México a las 12:00 hrs son muy parecidas a las condiciones del habitat de estos animales.

Cuando los animales fueron alimentados una hora antes de la hora de estimulación, encontramos algunas diferencias, pero en ningún caso se observaron diferencias en todas las conductas y en el total con respecto a la hora de estimulación, como en el caso de los grupos 4 y 5, alimentados a un horario fijo.

Los resultados obtenidos, muestran claramente que la relación temporal entre la HA y la HE juega un papel importante para definir la intensidad de las respuestas de depredación en los sapos, cuando se les estimula con un señuelo visual tipo "gusanoides".

#### IV.1.B.- NIVELES DE MOTIVACION DE LOS SAPOS PARA EMITIR COMPORTAMIENTOS DE DEPRADACION.

Los experimentos de la sección anterior nos permitieron identificar diferentes niveles de motivación en los sapos para emitir sus comportamientos de depredación. Para definirlos tomamos como criterio que las diferencias en las frecuencias de respuesta se presentaran en todas las conductas y en el total.

En la siguiente tabla (tabla IV.2) se muestran las frecuencias promedio de cada una de las conductas de la captura de presas.

**TABLA IV.2 RESPUESTAS DE LA CP DE ANIMALES ALIMENTADOS A DIFERENTES HORARIOS: UNO FIJO Y UNO VARIABLE**

| GPO | HA | ORI     | SEG     | APX     | ATA     | TOTAL     |
|-----|----|---------|---------|---------|---------|-----------|
| 1   | VA | 8.2±0.9 | 6.2±0.6 | 6.9±0.5 | 5.2±1.2 | 26.51±3.8 |
| 2   | VA | 7.5±0.5 | 5.8±0.6 | 7.5±0.5 | 4.5±1.4 | 25.26±3.9 |
| 3   | VA | 5.9±0.5 | 4.9±0.5 | 4.8±0.5 | 9.8±2.4 | 24.99±3.9 |
| 4   | FI | 6.4±0.4 | 4.4±0.5 | 7.3±0.8 | 5.0±0.9 | 23.06±3.4 |
| 5   | FI | 7.8±0.4 | 8.8±0.7 | 9.7±0.9 | 7.7±1.2 | 33.98±4.2 |
| 6   | FI | 5.8±0.4 | 4.4±0.5 | 6.9±1.3 | 6.8±0.9 | 23.97±4.0 |

GPO: grupo; HA: horario de alimentación.

En esta tabla se observa el número de comportamientos por minuto emitidos por animales alimentados a horarios diferentes.

El análisis de los resultados de estos experimentos mostró que en la mayoría de los grupos se presentaban diferencias significativas sólo en algunas conductas. Sin embargo, podemos notar que entre los grupos 5 y 4 encontramos diferencias significativas en todas las conductas y en el total de comportamientos. Las condiciones experimentales de estos grupos son las siguientes: el grupo 5 HE= 12 hrs, HA= 19 hrs; y el grupo 4, HE= 9 hrs, HA= 19 hrs.

La frecuencia promedio de respuesta en el grupo 5 resultó ser considerablemente mayor que en los demás grupos, mientras que la frecuencia promedio de respuesta del grupo 4 resultó ser la menor. Por esta razón hemos considerado que las condiciones bajo las cuales fueron estimulados los animales del grupo 5 nos permiten obtener un nivel alto de motivación, y las del grupo 4 nos permiten obtener un nivel de motivación bajo. Esto nos permite definir dos condiciones experimentales bajo las cuales los sapos emiten con mayor o menor facilidad sus conductas de depredación. Estos niveles de motivación fueron definidos con base en la frecuencia de respuesta de los animales, por ser el único parámetro cuantificable con el que nosotros podíamos "medir" de manera indirecta el estado motivacional de los sapos y analizarlo.

#### **IV.2 FASE 2: CAMBIOS EN FMs Y EN LAS CARACTERÍSTICAS PARAMÉTRICAS.**

En esta fase se evaluó el efecto combinado de cambios en FMs y en algunas de las características de los señuelos visuales -la velocidad y la forma- con el objeto de investigar como participan en la intensidad con que se emite el comportamiento de CP en los sapos. Los experimentos se llevaron a cabo utilizando dos señuelos: estímulo 1, tipo "gusanoides" de 2.0 x 0.6 cm y; estímulo 2, un cuadrado de 2.0 x 2.0 cm, moviéndose a 3 velocidades diferentes (Vb= 2.2 cm/seg; Va= 4.4 cm/seg y Vc= 8.8 cm/seg). En todas las series de experimentos

los animales fueron agrupados bajo las dos condiciones de mantenimiento y estimulación, que en la fase anterior utilizamos para definir niveles opuestos de motivación en estos animales, para emitir sus conductas de depredación. Esto es para el nivel bajo: HE= 9:00 hrs y HA= 19 horas, y para el nivel alto: HE= 12:00 hrs y HA= 19 hrs.

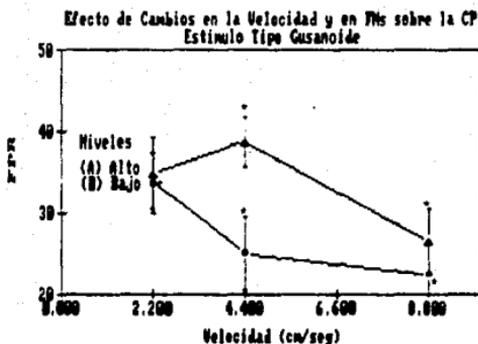
Los resultados de estos experimentos los presentamos en dos partes: primero, analizamos el total de comportamientos emitidos bajo las diferentes condiciones, con el objeto de estudiar la participación de la motivación en la emisión de las respuestas de depredación en los sapos; y, segundo, analizamos cada una de las pautas motoras del repertorio conductual de la captura de presas, con el objeto de discernir en forma más detallada el efecto combinado de cambios en FMs y en algunas características paramétricas de los señuelos sobre la intensidad de dichas pautas.

#### IV.2.1 TOTAL DE COMPORTAMIENTOS

En las gráficas del total de conductas mostramos el promedio total de todas las pautas motoras emitidas por los sapos; por tanto esta información nos permite definir que tan atractivos son los estímulos visuales, y si bajo estas condiciones experimentales, alguno de estos estímulos provoca la respuesta de depredación más intensa.

En la figura IV.2 se muestran las frecuencias promedio del total de conductas de la CP en animales bajo condiciones de baja y alta motivación para emitir estos comportamientos hacia señuelos tipo "gusanoide" (gráfica IV.2A) y cuadrado (gráfica IV.2B) movidos a tres velocidades.

(IV.2A)



(IV.2B)

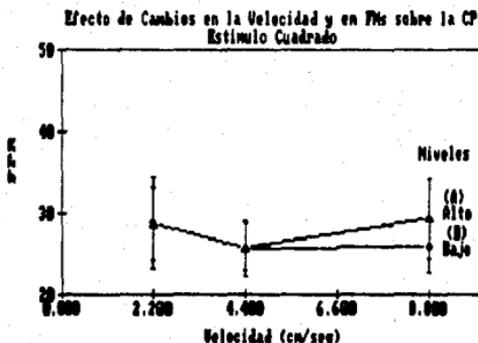


Fig. IV.2 Efecto de cambios en la velocidad y en FMs sobre la emisión de las pautas motoras de la captura de presas. Frecuencia promedio de respuestas (FPR) emitidas hacia señuelos tipo "gusanoide" (graf. IV.2A) y cuadrado (graf. IV.2B) movidos a 3 velocidades diferentes.

En la gráfica IV.2A se puede observar lo siguiente:

1) la curva de alta motivación (A), la mayor frecuencia de comportamientos ocurre cuando el estímulo se mueve a velocidad media (4.4 cm/sec), mientras que la frecuencia mínima se presenta cuando es movido con una velocidad alta (8.8 cm/sec).

La diferencia entre estas frecuencias muestra significancia estadística (a  $P < 0.05$ ); esto es, a velocidad alta se nota una fuerte disminución en la frecuencia de las pautas motoras que presentan los animales.

2) En la curva obtenida para condiciones de baja motivación (B), observamos una tendencia a la disminución en la frecuencia promedio de respuesta, conforme se incrementa la velocidad del estímulo. Sin embargo, sólo encontramos diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre las condiciones de velocidad alta y baja. El análisis de los datos en ambas condiciones experimentales nos indica que, para estos animales, las presas tipo "gusanoide" que se desplazan rápidamente resultan poco atractivas.

Si comparamos ambas curvas se observa que las condiciones de experimentación (i.e. de mantenimiento y estimulación) bajo las cuales se obtiene una mejor respuesta de los sapos, cuando son estimulados con un señuelo tipo gusanoide, involucran tanto la motivación (alta motivación del animal, HA: 19:00 hrs; y HE: 12:00 hrs) como la velocidad (velocidad media, 4.4 cm/seg); mientras que, la menor frecuencia se presenta en sapos bajo condiciones de poca motivación (HA: 19:00 hrs; y HE: 9:00 hrs) estimulados con el mismo señuelo, pero desplazándose a velocidad alta (8.8 cm/seg).

Para estudiar si esto ocurre con estímulos tipo presa de diferente forma, consideremos la gráfica IV.2B, donde se muestran que las frecuencias promedio de comportamientos son muy similares y las curvas, con respecto a cambios en la velocidad, no muestran ninguna tendencia específica. Esto es, se observa que bajo estas condiciones la velocidad a la que se mueve el estímulo se vuelve un parámetro irrelevante para la definición de la intensidad de la respuesta depredatoria de los sapos ante este tipo de señuelos.

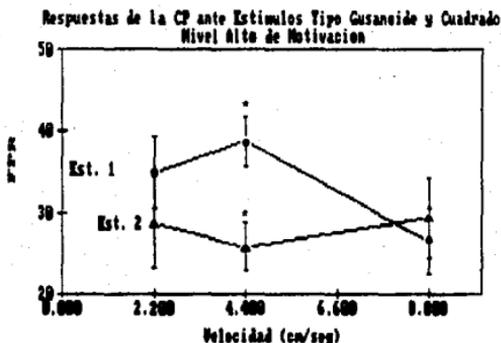
En la figura IV.3A se muestran las respuestas promedio de la CP emitidas por sapos con un nivel alto de motivación, cuando se les confronta con señuelos tipo "gusanoide" (estímulo 1) y cuadrado (estímulo 2). Cuando estos señuelos se mueven a velocidades baja o alta, no se encontraron diferencias significativas entre las respuestas de estos animales; esto es, los sapos responden con la misma intensidad ante ambos señuelos. Esto sugiere que la combinación del estado motivacional de los animales y las características paramétricas de los señuelos, provoca que ambos estímulos ("gusanoide" y cuadrado) representen presas igualmente atractivas. Sin embargo, observamos que a velocidad media, la frecuencia de respuestas de CP de estos animales es significativamente mayor para el estímulo 1, que para el estímulo 2, esto significa que en condiciones de alta motivación para emitir la CP, podemos definir una velocidad de movimiento con la cual se incrementa la atraktividad del señuelo tipo "gusanoide", y al mismo tiempo, se reduce la del cuadrado.

Con base en estos resultados, podemos sugerir que en animales altamente motivados la forma del estímulo no basta para el reconocimiento de una presa potencial, sino que la velocidad juega un papel preponderante en este proceso. Esto es, en este caso la velocidad del señuelo es más relevante que

la forma, para definir la intensidad de la respuesta de los sapos.

En la gráfica IV.3B se puede observar un aspecto interesante, al cambiar las condiciones de motivación de alta a baja, se provoca que los sapos respondan con la misma intensidad hacia los dos estímulos sin importar la velocidad a la que se muevan; aunque debe señalarse que la frecuencia promedio de respuesta es mayor a velocidad baja para el estímulo "gusanoide" que para el cuadrado, pero la diferencia no resulta significativa. Lo mismo sucede cuando se mueven a velocidad alta, donde la mayor frecuencia se presenta hacia el estímulo cuadrado, aunque tampoco resulta ser significativa. Esto nos sugiere que en un nivel bajo de motivación tanto la velocidad, como la forma, parecen no ser relevantes para definir la atractividad de un señuelo.

(IV.3A)



(IV.3B)

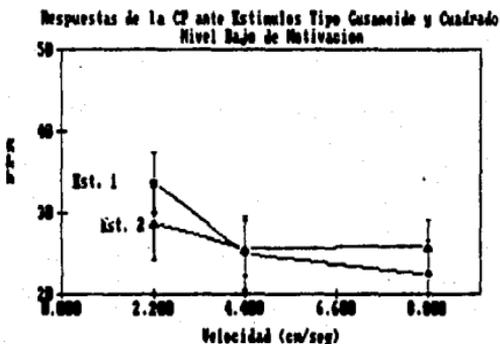


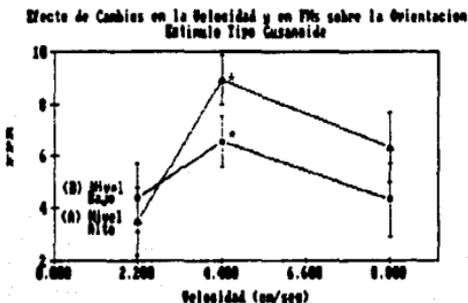
Fig. IV.3 Respuestas de la CP ante dos señuelos visuales tipo presa en animales con alta (gráf. IV.3A) y baja (gráf. IV.3B) motivación. FPR= Frecuencia promedio de respuestas; Est. 1= estímulo 1 ("gusanoide"); Est. 2= estímulo 2 (cuadrado).

#### IV.2.2 ANÁLISIS POR CONDUCTA

En esta parte se analizarán los resultados de una manera más detallada, ésto es, se revisará individualmente cada pauta motora del patrón de la CP, con el objeto de investigar el efecto combinado de cambios en FMs y en las características paramétricas de los señuelos sobre cada una de estas pautas.

#### 1. ORIENTACION

En la figura IV.4 se muestran las respuestas de orientación de animales estimulados con los señuelos tipo "gusanoides" y cuadrado, bajo dos condiciones motivacionales. (IV.4A)



(IV.4B)

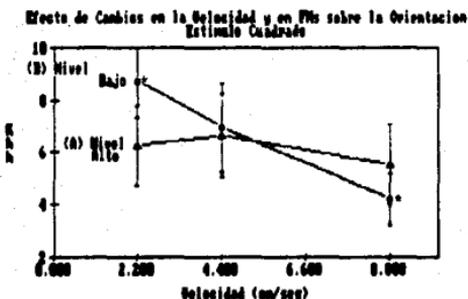


Fig. IV.4 Efecto de cambios en la velocidad y en FMs sobre la orientación. Frecuencia promedio de respuestas (FPR) emitidas hacia los señuelos tipo "gusanoides" (graf. IV.4A) y cuadrado (graf. IV.4B) movidos a 3 velocidades diferentes.

En la gráfica IV.4A se observa lo siguiente:

1) en animales con alta motivación, curva (A), se nota un incremento significativo ( $P < 0.05$ ) en la frecuencia de orientaciones cuando el señuelo se mueve a la velocidad media; en estas condiciones se observa que la respuesta es más intensa.

2) En en los grupos de sapos con baja motivación, curva (B), se observa que, aunque los datos siguen la misma tendencia que en la curva (A), las diferencias entre las respuestas correspondientes a las tres velocidades del estímulo no son significativas. Lo que sí es evidente es que a velocidad media

se muestra un cambio en la intensidad de la respuesta de orientación con respecto a la curva (A), siendo esta última significativamente ( $P < 0.05$ ) de mayor intensidad que la primera (curva B) con lo que se demuestra que el efecto del nivel de motivación de los animales, combinado con el efecto de la velocidad del señuelo, influye de manera relevante sobre la emisión de la orientación hacia un estímulo que representa una presa potencial.

En la gráfica IV.4B se muestra que:

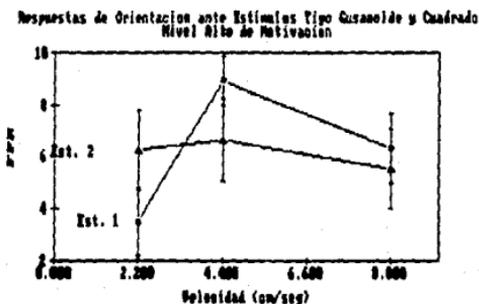
1) en la curva (A) no se observan variaciones significativas entre las frecuencias de respuestas de orientación cuando se incrementa la velocidad del estímulo, lo que sugiere que, a este nivel de motivación y con el estímulo cuadrado, el papel modulador de la velocidad pierde relevancia, por lo que la intensidad de las orientaciones es prácticamente la misma a las 3 velocidades.

2) En el caso de la curva (B) es de notar un incremento (significativo a  $P < 0.05$ ) en la frecuencia de orientaciones a velocidad baja, mientras que a velocidad media y alta sucede algo similar a lo de la curva (A), pero con cierta tendencia a disminuir cuando se incrementa la velocidad del estímulo. Esto nos permite suponer que en condiciones naturales presas de esas dimensiones que se desplazan rápidamente resultan poco atractivas para el animal.

Por otra parte, es necesario mencionar que la conducta de orientación no es específica de la CP, es una conducta que se emite también hacia una pareja, por lo que pensamos que esto es otra alternativa que podría explicar porque los animales se orientan con más frecuencia hacia estímulos cuadrados movidos a bajas velocidades.

En la figura IV.5 se muestran las frecuencias promedio de orientaciones ante estímulos tipo "gusanoides" y cuadrado movidos a tres velocidades. En estas gráficas se comparan además, las respuestas de orientación de animales poco motivados y animales altamente motivados.

## (IV.5A)



## (IV.5B)

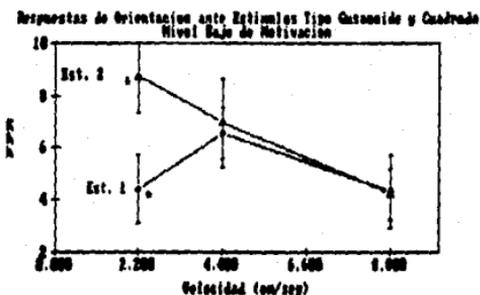


Fig. IV.7 Respuestas de orientación ante dos señuelos visuales tipo presa de animales altamente motivados (gráf. IV.7A) y animales poco motivados (gráf. IV.7B); FFR, frecuencia promedio de respuesta.

En la gráfica IV.5A podemos notar que entre los promedios de las frecuencias de comportamientos para los dos estímulos no hay diferencias significativas. Sin embargo, cabe hacer notar que las dos curvas siguen tendencias diferentes, lo que nos estaría hablando del efecto que tienen sobre el animal altamente motivado la forma y la velocidad del estímulo sobre la emisión de orientaciones.

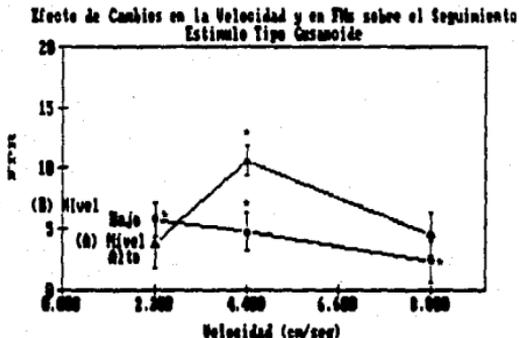
En la gráfica IV.5B se puede observar que las respuestas hacia el estímulo 2 son significativamente mayores que la del estímulo 1 a velocidad baja, mientras que a las otras dos velocidades las frecuencias de comportamientos de los dos estímulos son muy similares, lo que nos permite pensar que a este nivel de motivación el efecto de la forma de los estímulos pierde relevancia cuando son movidos a velocidades altas.

En estos resultados se puede observar que animales altamente motivados, se orientan con más frecuencia hacia el estímulo gusanoides movido a velocidad media, mientras que sapos poco motivados se orientan más hacia el cuadrado movido a velocidad baja. Por tanto, nuestros resultados muestran cómo se afectan los animales con los cambios en su estado motivacional y las características paramétricas de los señuelos visuales sobre la emisión de orientaciones.

## 2. SEGUIMIENTO

En la figura IV.6 se muestran los cambios en las frecuencias promedio de seguimientos acorde al incremento de la velocidad de estímulos tipo "gusanoides" (gráfica IV.6A) y cuadrado (IV.6B), de animales estimulados bajo dos condiciones motivacionales.

(IV.6A)



(IV.6B)

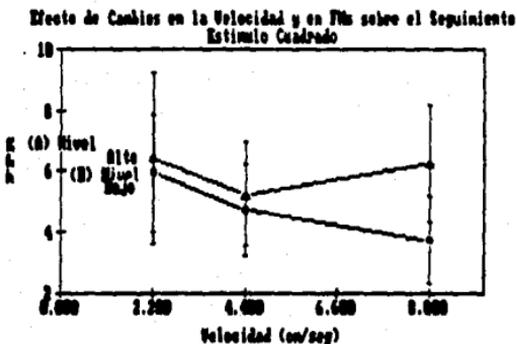


Fig. IV.6 Efecto de cambios en la velocidad y en FMs sobre el seguimiento. Frecuencia promedio de respuestas (FFR) emitidas hacia estímulos "guanacoide" (graf. IV.6A) y cuadrado (IV.6B) movidos a 3 velocidades diferentes.

En la gráfica IV.6A se muestra lo siguiente:

1) en la curva (A) se observa un incremento significativo ( $P < 0.05$ ) de las respuestas de seguimiento a la velocidad media, mientras que en el caso de las velocidades baja y alta las frecuencias son similares (no hay diferencias significativas). Lo que nos sugiere que en este caso, las condiciones

motivacionales combinadas con la velocidad, modifican la intensidad con que se emiten los seguimientos.

2) En el caso de la curva (B), se observa una tendencia diferente: la frecuencia de comportamientos disminuye cuando se incrementa la velocidad; ésto es más evidente entre las velocidades baja y alta, en las cuales las diferencias son significativas, lo que nos indica que, entre más rápido se desplace la presa, los animales son menos capaces de seguirla. Esto puede deberse a que estos anfibios son de movimientos lentos y por tal razón se les dificulta seguir a una presa que se desplaza rápidamente.

Las diferencias entre las tendencias de las dos curvas parecen depender de la combinación del estado motivacional de los sapos y la velocidad del estímulo. Además, en este caso notamos que, en animales altamente motivados, nuevamente a la velocidad media se presenta la respuesta óptima.

En la gráfica IV.6B se muestra que:

1) En la curva (A) se muestra un ligero decremento de la frecuencia de la conducta de seguimiento a velocidad media, mientras que, las frecuencias de seguimientos que emitieron los animales cuando el estímulo cuadrado fue movido a alta y baja velocidad son muy similares, sin embargo las diferencias entre las 3 velocidades no son significativas.

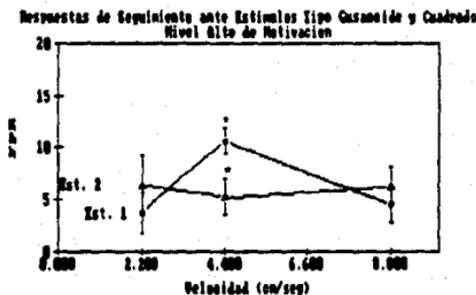
2) En el caso de la curva (B) se observa una tendencia a disminuir la frecuencia de esta conducta cuando se incrementa la velocidad, pero tampoco hay diferencias significativas.

En la figura IV.7 se comparan las frecuencias de seguimientos ante estímulos tipo "gusanoides" y cuadrado, emitidas por animales altamente motivados (gráfica IV.7A) y poco motivados (gráfica IV.7B).

En la gráfica IV.7A es posible notar que los seguimientos no varían significativamente conforme se aumenta la velocidad del estímulo cuadrado, es decir, esta conducta presenta frecuencias similares a las 3 velocidades, lo que nos sugiere que con un estímulo que no es tan atractivo y en animales altamente motivados la velocidad pierde relevancia, mientras que con el estímulo 1 el efecto combinado de su forma y de la velocidad juega un papel preponderante en la emisión de esta conducta.

En la gráfica IV.7B se puede notar que no hay diferencias significativas entre las dos curvas, sin embargo siguen una misma tendencia, lo que nos permite sugerir que el efecto combinado de la motivación con la velocidad sobre la emisión de seguimientos influye de manera importante, mientras que el papel de la forma del estímulo se vuelve irrelevante, sobre la emisión de los seguimientos.

(IV.7A)



(IV.7B)

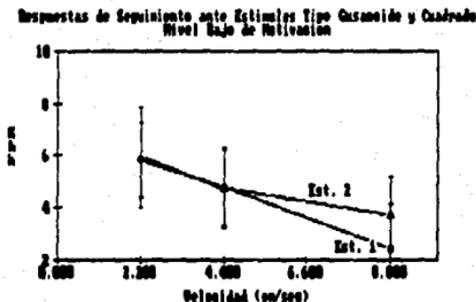
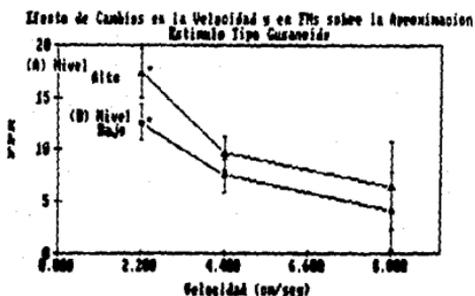


Fig IV.7 Respuestas de seguimiento ante señuelos visuales tipo presa en animales con alta (gráf. IV.7A) y baja motivación (gráf. IV.7B); FPR, frecuencia promedio de respuestas.

### 1 APROXIMACION

En la figura IV.8 se muestran los cambios en la frecuencia promedio de aproximaciones de animales estimulados con señuelos tipo "gusanoides" (gráfica IV.8A) y cuadrado (gráfica IV.8B) movidos a 3 velocidades diferentes, bajo 2 condiciones motivacionales distintas.

(IV.8A)



(IV.8B)

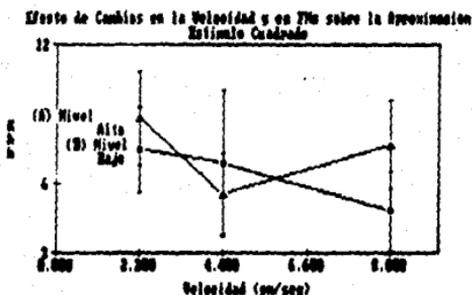


Fig. IV.8 Efecto de cambios en la velocidad y en FMs sobre la aproximación. Frecuencia promedio de respuestas (FPR) emitidas hacia estímulos tipo "gusanoide" (graf. IV.8A) y cuadrado (graf. IV.8B) movidos a 3 velocidades diferentes.

En la gráfica IV.8A se muestra lo siguiente:

1) en la curva (A) es posible observar un incremento significativo a velocidad baja en la frecuencia de aproximaciones; esta frecuencia disminuye significativamente al incrementarse la velocidad.

2) En el caso de la curva (B) se nota básicamente la misma tendencia, pero a velocidad baja la frecuencia de aproximaciones es menor que en la curva (A). lo que nos sugiere que el efecto de las condiciones motivacionales juega un papel relevante sobre la intensidad de respuesta (la frecuencia es mayor a nivel alto que a nivel bajo de motivación). Sin embargo, nótese que, el efecto de la velocidad sobre la emisión

de esta conducta es el mismo en las dos condiciones motivacionales, en el sentido de que se observa una tendencia a disminuir las respuestas de aproximación conforme se aumenta la velocidad, cuando los animales son estimulados con un señuelo tipo "gusanoides".

En la gráfica IV.8B se muestra que:

1) en la curva (A) se puede observar una tendencia a disminuir el número de respuestas de aproximación a velocidad media y una tendencia a incrementarlas a velocidad alta. Sin embargo, estos cambios no son significativos ya que los errores estandar son muy grandes y se empalman, lo cual nos lleva a pensar que en animales altamente motivados la velocidad del estímulo pierde relevancia para la definición de la frecuencia de aproximaciones.

2) En la curva (B) se observa una tendencia a disminuir la frecuencia de aproximaciones conforme se incrementa la velocidad, pero al igual que en la curva (A) las diferencias no son significativas.

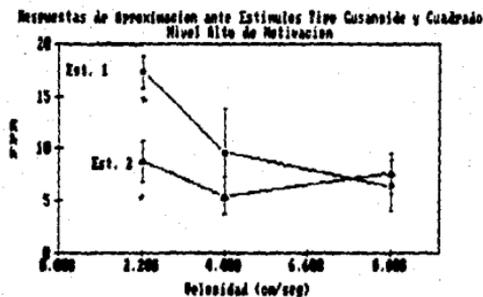
En la figura IV.9 se comparan las frecuencias de aproximaciones emitidas ante dos estímulos visuales (tipo "gusanoides" y cuadrado) de animales poco motivados y altamente motivados.

En la gráfica IV.9A notamos que a velocidades bajas las frecuencias de aproximaciones son más altas para el estímulo "gusanoides" que para el cuadrado, mientras que a las otras dos velocidades de los dos señuelos (i.e., media y bajo) no hay diferencias significativas entre las frecuencias de aproximaciones emitidas hacia los dos estímulos.

En la gráfica IV.9B podemos notar algo similar que en la gráfica anterior: a bajas velocidades la respuesta de aproximación es significativamente más intensa para el estímulo "gusanoides", mientras que a velocidades mayores no hay diferencias significativas entre las frecuencias de aproximación hacia cualquiera de los dos estímulos.

Nótese que cuando el animal sólo es estimulado con el señuelo tipo "gusanoides" (ver fig. IV.8A), el elemento que determina la intensidad de la conducta es el que tiene que ver con la motivación misma del animal; pero no así cuando el estímulo se modifica y se compara la intensidad de la respuesta de aproximación hacia señuelos tipo "gusanoides" y cuadrado (ver fig IV.8B). En estos casos la velocidad de los estímulos es lo que determina la intensidad de la emisión de la conducta y no los FM's como en el caso anterior.

(IV.9A)



(IV.9B)

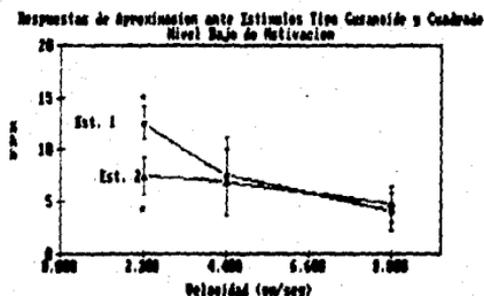
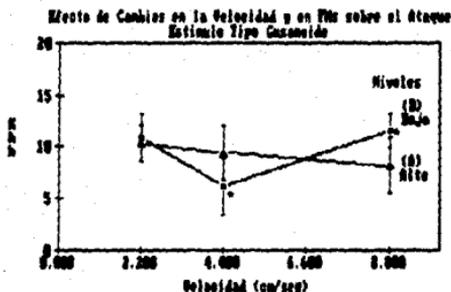


Fig. IV.9 Respuestas de aproximación ante dos señuelos visuales tipo presa de animales con alta (gráf. IV.9A) y baja motivación (gráf. IV.9B).

#### 4. ATAQUE

En la figura IV.10 se muestran los cambios en la frecuencia promedio de la respuesta de ataque ante estímulos tipo "gusanoide" (gráfica IV.10A) y cuadrado (gráfica IV.10B) movidos a tres velocidades diferentes, de animales estimulados bajo dos condiciones motivacionales.

## (IV.10A)



## (IV.10B)

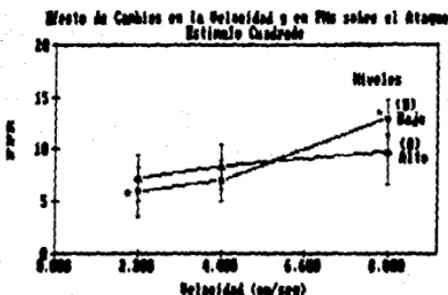


Fig. IV.10 Efecto de cambios en la velocidad y en FFA sobre el Ataque. Frecuencia promedio de respuestas (FFA) emitidas hacia estímulos tipo "gusanoides" (graf. IV.10A) y cuadrado (graf. IV.10B) movidos a 3 velocidades diferentes.

En la gráfica IV.10A se muestra que:

1) en la curva (A) se puede observar que las frecuencias de los ataques emitidos hacia el señuelo movido a las tres velocidades son muy similares, lo que nos sugiere que en los animales altamente motivados la velocidad casi no ejerce su efecto modulador sobre la emisión de ataques.

2) En la curva (B) se observa una disminución de la frecuencia de ataques a velocidad media que resulta ser significativa con respecto a la velocidad alta. Las frecuencias de ataques en las velocidades baja y alta son muy similares, lo que nos sugiere que en animales poco motivados la velocidad influye de manera relevante sobre la emisión de esta conducta.

Al comparar las dos curvas notamos que en el caso de los ataques el estado motivacional de los animales no influye de

manera importante sobre la emisión de las conductas, cuando los animales son estimulados con un señuelo tipo "gusanoides", puesto que no hay diferencias significativas entre las dos curvas. Sin embargo, parece que el estado motivacional tiene efecto cuando se combina con la variación de la velocidad del estímulo tipo "gusanoides".

En la curva (A) se observa que en animales altamente motivados, la velocidad del estímulo cuadrado no ejerce un efecto relevante, puesto que las frecuencias de ataques a las tres velocidades son muy similares.

En la curva (B) se observa una tendencia a incrementarse significativamente la frecuencia de ataques a velocidad alta con respecto a la velocidad baja, lo que nos sugiere que en animales poco motivados la velocidad del estímulo cuadrado influye de manera relevante sobre la emisión de las respuestas de ataque.

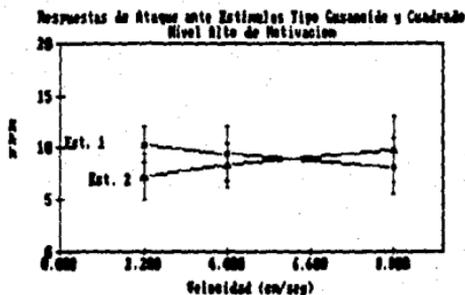
En la figura IV.11 se comparan las respuestas de ataque ante dos señuelos visuales (tipo "gusanoides" y cuadrado), movidos a tres velocidades, de animales estimulados bajo 2 condiciones motivacionales.

En la gráfica IV.11A es posible observar que las frecuencias de ataques emitidos ante los dos estímulos son muy similares, ésto es, no muestran diferencias significativas entre ellas.

En la gráfica IV.11B notamos que a bajas velocidades los animales muestran un mayor número de ataques hacia el estímulo tipo "gusanoides", mientras que a altas velocidades, los sapos atacan a los dos señuelos con la misma intensidad.

Esto nos indica que, cuando los animales están más motivados se pierde el efecto que tienen sobre la conducta de ataque, la forma y la velocidad del estímulo. En contraste, cuando el animal está poco motivado, la forma y la velocidad juegan un papel relevante en la emisión de la frecuencia de esta conducta.

(IV.11A)



(IV.11B)

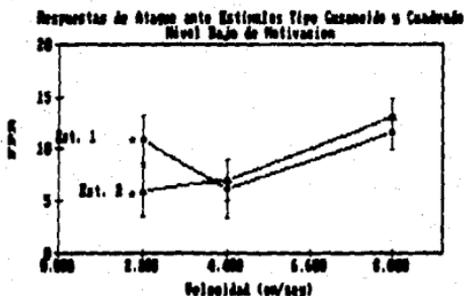


Fig. IV.15 Respuestas de ataque ante dos estímulos visuales tipo presa de animales altamente motivados (gráf. IV.11A) y animales poco motivados (gráf. IV.11B).

## V. DISCUSION Y CONCLUSIONES

---

En este trabajo hemos demostrado que la manipulación de factores motivacionales en experimentos etológicos provee un marco de referencia para examinar la flexibilidad característica del comportamiento de los sapos; aunque debe señalarse que esto no sólo se presenta en los anfibios, sino que también puede presentarse en todos los animales de la escala filogenética. En insectos, tales como los mantidos, se ha observado que, cuando están hambrientos, pueden emitir conductas de depredación cuando se les estimula con una presa potencial (e.g., una cucaracha), mientras que cuando están saciados permanecen inmóviles ante la misma presa, o inclusive pueden alejarse de ella (Kramer, 1960). Los peces espinosos machos (*Gasterosteus aculeatus*), durante la época de reproducción, emiten ataques vigorosos contra señuelos que semejen a un macho de la misma especie, sin embargo, durante las otras épocas del año, no presentan respuesta alguna ante este mismo señuelo (Tinbergen, 1951). En el caso de los anfibios (Ingle, 1973; Ewert, 1980; Shinn and Dole, 1978 y 1979), se ha observado que la eficacia de un señuelo visual para evocar conductas de depredación, mejora cuando este señuelo se utiliza para estimular animales que han sido privados de alimento, o cuando los animales son estimulados con este mismo señuelo en presencia de un olor a presa; y que, por el contrario, la eficacia de estos señuelos disminuye significativamente cuando se utilizan para estimular animales saciados. En mamíferos, los lobos que han sido alimentados recientemente pueden ignorar una presa que normalmente atacarían hasta atraparla (Moran y Fentress, 1979, en Fentress, 1983).

Queremos resaltar que un camino para explicar estos cambios en la respuesta conductual de los animales debe dirigirse a investigar su nivel motivacional para emitir comportamientos específicos.

Existen, sin embargo, un gran número de factores que determinan la emisión, y la intensidad, del comportamiento de CP en anfibios anuros cuando se les confronta con estímulos visuales. El estudio de este trabajo se concentra, específicamente, en tres aspectos importantes:

1) investigar si la forma en que los animales son mantenidos en el laboratorio, a través de la relación temporal entre las horas de alimentación y de estimulación participan en el desencadenamiento de la CP;

2) determinar diversas condiciones de experimentación donde los sapos exhiban diferentes niveles de motivación para emitir conductas depredatorias; y

3) analizar el efecto combinado de cambios en factores motivacionales y en ciertas características intrínsecas de los estímulos visuales (e.g., la configuración geométrica y la velocidad de movimiento), sobre la eficacia de estos estímulos para evocar conductas de CP.

#### V.1 FASE 1.A.- CAMBIOS EN CONDICIONES DE MANTENIMIENTO

En animales mantenidos bajo condiciones de cautiverio, la frecuencia de emisión de comportamientos depredatorios hacia un señuelo visual tipo "gusanolde" varía cuando se manejan diferentes horarios de alimentación. En este trabajo se evaluaron dos condiciones: animales alimentados a las 19:00 hrs, y animales alimentados una hora antes de ser estimulados. Dado que los diferentes grupos de animales fueron estimulados a diferentes horas del día, hemos denominado estos horarios de alimentación como fijo y variable, respectivamente.

La frecuencia promedio de comportamientos de depredación emitida por los animales alimentados con horario variable, tiende a disminuir mientras más tarde sean estimulados. Sin embargo, el efecto de la hora de estimulación sobre la respuesta de los sapos -bajo estas condiciones- es poco evidente (i.e., sólo algunos grupos muestran diferencias significativas, ver fig. IV.1); además, debe señalarse que esto no se manifiesta en todas las conductas que componen el repertorio del patrón de captura de presas. Esto es, basta que el animal sea alimentado 1 hora antes de la hora de estimulación -sea la hora que sea- para que la frecuencia de los comportamientos observados, en los diversos grupos, no varíe significativamente con respecto a las diferentes horas de estimulación.

Por el contrario, en los experimentos con animales alimentados a un horario fijo (19:00 hrs), encontramos diferencias significativas entre las frecuencias promedio de respuesta de acuerdo a la hora de estimulación (ver fig. IV.1). Esto es, los animales con horario fijo sí modifican sensiblemente la intensidad de su conducta cuando son estimulados a diferentes horas del día.

Por tanto, podemos concluir que este cambio en la relación temporal entre la hora de alimentación y la de estimulación nos permite observar, claramente, variaciones diurnas en la intensidad de la respuesta que presentan estos animales ante estímulos visuales tipo presa.

Nuestros resultados muestran que para definir la eficacia de un señuelo tipo presa, la participación de las condiciones de mantenimiento en el laboratorio es tan importante como la de otros factores que modulan el estado motivacional de los animales, tales como la hora de estimulación, la privación de alimento y la presencia de un olor a presa (Ewert 1965; citado en Ewert, 1984; Ingle, 1973; Ewert, 1980).

En anfibios, la mayoría de los trabajos donde se analiza la participación de los FMs en la emisión de la captura de presas no consideran, en la interpretación de los resultados, las condiciones bajo las cuales los animales fueron mantenidos en cautiverio. Sólo encontramos un reporte (Ewert, 1980) donde el objetivo fue averiguar como se modifica la CP cuando se varía la cantidad y el tipo de alimento dado a los animales durante su estancia en el laboratorio. Los resultados de este trabajo muestran que ocurren procesos de adaptación que provocan que la eficacia de un señuelo visual para evocar conductas depredatorias en los sapos puede ser modulada a

traves del tamaño de las presas con que se les alimente. Cuando los sapos son alimentados con presas pequeñas (i.e., larvas de *Tenebrio*), la frecuencia de comportamientos depredatorios tiende a incrementarse cuando se les estimula con señuelos de dimensiones pequeñas; mientras que, cuando son alimentados con presas más grandes (i.e., grillos), su respuesta cambia, respondiendo mejor ante señuelos de dimensiones mayores.

Nuestros resultados, como complemento a los de Ewert, muestran que la evocación de la CP no sólo depende de factores que estén asociados directamente con los estímulos (i.e., presas y señuelos), sino también de aquéllos que establecen relaciones temporales entre los diferentes pasos que se llevan a cabo durante el protocolo experimental (en nuestro caso entre el horario de alimentación y el de estimulación). Asimismo, queremos resaltar la relevancia que tiene el controlar dichas condiciones durante la realización de los experimentos, y el considerarlas durante la interpretación de los resultados. De no ser así, se corre el riesgo de interpretar resultados experimentales en forma inexacta, ya que, como hemos mostrado, es muy probable que la participación de algunos FMs en la evocación de alguna conducta del animal se vuelva irrelevante a consecuencia del manejo de los animales en el laboratorio. Esto se muestra claramente en el caso de nuestros resultados con animales bajo condiciones de hora de alimentación variable, donde la participación de la hora del día parece no ser relevante para definir la intensidad de la CP; mientras que en otros estudios (Ewert, 1965, citado en Ewert, 1984) se ha mostrado no sólo que la hora del día es importante sino que la mejor respuesta depredatoria se observa durante las horas de penumbra. En nuestros propios resultados, en los animales alimentados con horario fijo, hemos observado que la hora del día es importante para definir la intensidad de la CP; y, además, que la hora del día en que se presenta la respuesta de depredación más intensa puede variar si se controla la relación temporal entre las horas de alimentación y de estimulación. Esto es, manipulando estos FMs se puede modular la hora del día en que estos animales presentan una mejor respuesta depredatoria, en nuestros datos esto ocurre a las 12:00 hrs, mientras que en los de Ewert esto se observa a las 6:00 y a las 18:00 hrs.

La discrepancia anterior podría ser explicada proponiendo que los animales de ambos trabajos fueron manipulados de manera diferente durante su estancia en el laboratorio; aunque Ewert no las menciona en su trabajo, por lo que no podemos hacer una comparación directa con nuestros resultados.

Nuestros resultados parecen contradictorios, debido a que los sapos son de hábitos nocturnos; sin embargo, en estudios de campo, se observó que estos animales también pueden salir a alimentarse durante el día, dependiendo de su edad y sexo (Zug y Zug, 1979). Este último dato se correlaciona con la hora de respuesta más intensa que muestran nuestros resultados.

Esto lo podemos interpretar como una ventaja adaptativa para los sapos, puesto que si consideramos que las poblaciones de sus presas habituales presentan fluctuaciones naturales durante las diferentes épocas del año, los sapos deben mostrar flexibilidad en su horario de alimentación para así adaptarse a

dichas fluctuaciones y evitar, de esta manera una disminución apreciable o peligrosa de su propia población.

Por otro lado, el hecho de que variaciones del intervalo entre la HA y la HE pueden modular la efectividad de un mismo señuelo como presa potencial provocando que algunas variables se vuelvan irrelevantes, nos invita a investigar si ésto mismo sucede con otras variables (FMs y características paramétricas del señuelo), o si es exclusivo de variables específicas.

#### V.2 FASE 1.B.- NIVELES DE MOTIVACION PARA EMITIR LA CP

El análisis estadístico de los datos experimentales obtenidos en la fase 1.A nos permitió definir condiciones experimentales bajo las cuales los sapos responden con alta o baja intensidad al confrontarlos con señuelos tipo "gusanoides". Esto lo hemos interpretado como que, en estas condiciones, los sapos presentan niveles de alta y baja motivación para emitir conductas de depredación.

Animales alimentados a las 19:00 hrs y estimulados a las 12:00 hrs del siguiente día presentaron la mayor frecuencia de respuesta hacia el estímulo visual (i.e., una alta motivación para emitir conductas depredatorias). Estos experimentos fueron realizados desde el principio de la primavera hasta el principio del otoño (de marzo a septiembre). En esta época, a las 12:00 hrs en la Ciudad de México la temperatura ambiental es muy elevada, por lo que semeja las condiciones del habitat natural de estos animales en Cuautlitla, Gro.; razón por la cual pensamos que los sapos muestran una mayor actividad.

Por otro lado, los animales alimentados también a las 19:00 hrs, pero estimulados a las 9:00 hrs de la mañana siguientes, presentaron una menor frecuencia de respuestas de depredación, lo que interpretamos como un nivel bajo de motivación.

Con base en nuestros datos podemos concluir que la relación temporal entre las horas de alimentación y de estimulación modifica el estado motivacional de estos animales, y que el controlar este factor nos permite modular su motivación para emitir conductas tendientes a capturar presas potenciales.

Con esto mostramos que la emisión de conductas de CP debe ser evaluada en términos de sus relaciones con otros eventos, en nuestro caso particular, aquellos FMs que participan en la definición del nivel de motivación de estos animales para emitir este comportamiento. Esto es, el mismo estímulo (i.e., el señuelo tipo "gusanoides") puede provocar respuestas motoras, tendientes a capturar la presa, con diferentes intensidades dependiendo de las relaciones espacio-temporales entre los distintos eventos que componen el diseño experimental. Esto implica que la atractividad de un señuelo, como presa potencial, es determinada no sólo acorde con sus características intrínsecas, sino también de acuerdo con el nivel de motivación del sapo para interactuar con dicho señuelo.

Resultados similares -referentes a que un señuelo provoque en los sapos respuestas depredatorias de diferentes

intensidades- han sido obtenidos por otros investigadores, a traves de estudios de lesiones y de estimulación eléctrica de ciertas estructuras cerebrales de los anfibios. Además, en este tipo de experimentos se estableció que la interacción entre retina, tectum óptico y pretectum, podría ser el mecanismo neuronal que subyace a los comportamientos de captura de presas.

Ewert (1971, 1976, 1980) y Comer y Grobstein (1981) observaron que cuando el tectum óptico (TO) es lesionado ningún comportamiento de la CP es emitido, aún en presencia de presas naturales; esto es, animales normales presentan una mejor respuesta que los lesionados. Asimismo, cuando se estimula el TO eléctricamente se provocan respuestas de orientación similares a las de CP. Es evidente, con base en estos experimentos, que el TO juega un papel preponderante en el desencadenamiento de este comportamiento.

Otra región que participa de manera importante en el control de la CP es el pretectum (PT); en experimentos de lesiones se ha encontrado que cuando esta región se lesiona la CP se "desinhibe". Esto es, los animales se orientan y atacan a cualquier estímulo visual en movimiento, cómo si se tratara de una presa potencial; en este caso, los animales lesionados responden más intensamente que los animales intactos. Por el contrario, cuando el PT es estimulado eléctricamente se inhibe la CP (Ewert, 1970, 1976, 1980).

Se ha postulado que la interacción entre elementos tectales y pretectales que reciben proyección directa de la retina, forman el sustrato neuronal que subyace a la conducta de CP. Algunas células tectales, clasificadas cómo T5(2) (Ewert, 1976; Grüsser y Grüsser-Cornhils, 1976), se activan fuertemente cuando en su campo receptivo se presentan estímulos visuales que semejan una presa potencial. Adicionalmente, se ha reportado que la actividad de los elementos tectales se registra más fácilmente en animales con el PT lesionado, y que estas neuronas incrementan fuertemente su frecuencia promedio de disparo ante la presencia de cualquier estímulo en movimiento que cruce por su campo receptivo (Schürg-Pfeiffer y Ewert, 1981; Ingle, 1973). Basándose en el análisis integral de estos resultados se ha postulado que estas interacciones son de tipo inhibitorio -el pretectum inhibe al tectum- y que la intensidad con que se evitan estas conductas depende del nivel de esta inhibición.

Si aceptamos esta hipótesis, entonces podemos proponer como posible explicación a los resultados obtenidos en este trabajo, que los cambios en FMs modulan las interacciones retino-tecto-pretectales, dando como resultado un nivel mayor o menor de actividad en el tectum, que corresponderían a los niveles de alta y baja motivación respectivamente. Esto podría ocurrir a través de regular el nivel de inhibición del PT sobre el TO o el nivel de actividad intratectal o, bien, el efecto excitador de la retina sobre el TO.

Uno de los enfoques de estudio más empleado en neuroetología es realizar lesiones en distintas regiones del sistema nervioso de los animales y estudiar los cambios conductuales que dichas lesiones ocasionan; sin embargo, este

enfoque de trabajo trae consigo un problema serio de interpretación de resultados, ya que no se puede garantizar que la lesión provocada tenga un efecto exclusivamente local, se pueden alterar las características de otra región distante del sistema nervioso que también participe en la emisión de la conducta bajo estudio (Grobstein, 1990). Una de las contribuciones más importantes de nuestro enfoque de trabajo es que produce los mismos cambios conductuales sin los problemas de interpretación inherentes a los experimentos de lesiones.

Nuestro enfoque ofrece una alternativa diferente para la búsqueda de los posibles mecanismos neuronales involucrados en procesos de coordinación sensoriomotora. Utilizando diferentes condiciones motivacionales podemos estudiar que estructuras cerebrales participan directamente en el procesamiento de información sensoriomotor y el tipo de interacciones entre ellas.

### V.3 FASE 2: CAMBIOS EN FMs Y EN CARACTERISTICAS PARAMETRICAS.

En la última fase de este trabajo, estudiamos el efecto de cambios en el estado motivacional de los sapos sobre la eficacia de distintos señuelos tipo presa (i.e., tipos "gusanoides" y cuadrado) para evocar respuestas depredatorias.

La influencia de la motivación sobre la eficacia de algunos señuelos tipo presa para desencadenar comportamientos de depredación ha sido estudiada bajo diferentes paradigmas. Ewert y su grupo (1976, 1980, 1982, 1984), en sapo *B. bufu*, observaron que un olor a presa aumenta la eficacia de los señuelos (i.e., disco negro de 5 mm. de diámetro) para producir conductas de CP. En estos estudios, el efecto de la motivación sólo se refleja en la intensidad de la respuesta, ya que el tamaño del estímulo hacia el cual los sapos emiten un mayor número de orientaciones por unidad de tiempo, bajo las dos condiciones motivacionales que se consideraron, es el mismo (i.e., 5 mm). Ingle (1973b), por otro lado, encontró que cuando se les presentan, simultáneamente, dos estímulos de diferente tamaño (uno de 6 y otro de 16 grados de ángulo visual) a ranas altamente motivadas, estas atacan al de mayor tamaño, mientras que en condiciones normales responden hacia el de menor tamaño. Esto es, el tamaño del estímulo que evoca una mejor respuesta depredatoria varía de acuerdo con el estado motivacional.

En nuestros resultados se muestra no sólo que la velocidad a la que debe moverse un señuelo tipo "gusanoides" para producir, en los sapos, la respuesta depredatoria más intensa puede ser modulada al variar algunos factores motivacionales, sino que en el caso de algunos señuelos (e.g., el cuadrado en animales con baja motivación) se puede volver una variable irrelevante. En animales altamente motivados la frecuencia de respuesta es mayor cuando el estímulo se mueve a velocidad media, mientras que en animales poco motivados la mayor respuesta se presenta ante gusanoides moviéndose a velocidad baja (ver fig. IV.2).

Con respecto al estímulo cuadrado (ver fig. IV.2B) encontramos que las respuestas de CP son muy similares bajo las dos condiciones motivacionales, además no se presentaron cambios con respecto a la velocidad. Por tanto, cambios en FMs

y en la velocidad no modificaron la frecuencia total de comportamientos de CP de los sapos. Sin embargo, cuando llevamos a cabo un análisis más detallado de las pautas motoras de este patrón, observamos que algunas conductas, tales como los ataques fueron emitidas con más frecuencia que otras, como la orientación y el seguimiento, (ver capítulo de resultados). Esto es lo que causa que, cuando se obtiene el promedio total de comportamientos, no se observe cambio en la intensidad de las respuestas (el análisis por conducta será discutido más ampliamente en párrafos posteriores).

Con ésto queremos resaltar que para definir la intensidad con que se desencadena una respuesta óptima de CP en estos animales, ante un señuelo específico, no basta el considerar su configuración paramétrica (i.e., forma, tamaño, velocidad, etc.), sino que es imperativo contemplar el estado motivacional en que se encuentra.

Ahora bien, cuando se compararon las respuestas de deprecación de animales altamente motivados (ver fig. IV.3A) y poco motivados (ver fig. IV.3B), hacia los dos señuelos (tipo "gusanoides" y cuadrado) movidos a tres velocidades diferentes, se observó que en animales altamente motivados la eficacia de los señuelos para desencadenar respuestas de deprecación depende no sólo de su forma, sino también de su velocidad. En animales poco motivados, se observó que responden con la misma intensidad hacia los 2 señuelos sin importar la velocidad a la que son movidos (ver fig. IV.3), por lo que podemos sugerir que a un nivel bajo de motivación, tanto la velocidad como la forma parecen no ser relevantes para definir la atractividad de un señuelo. Mientras que en animales altamente motivados la velocidad y la forma de los señuelos juegan un papel relevante.

El análisis anterior nos permite sugerir que la intensidad con que se emiten los comportamientos de CP hacia estímulos visuales tipo presa, es modulada por el efecto combinado del nivel de motivación de los sapos y las características paramétricas de los señuelos visuales.

Con respecto al papel de la velocidad existe una aparente controversia en la literatura. Luthardt y Roth (1979) mostraron en salamandras, que la eficacia de los señuelos visuales depende de su velocidad; mientras que Finkestädt (1983), reportó que en las salamandras, la atractividad de estímulos visuales es invariante a cambios la velocidad. Resultados similares a los de Finkestädt fueron encontrados previamente por Ewert (1979) en sus experimentos con sapos.

Himstedt (1982) analiza esta controversia y propone que las diferencias entre estas evidencias experimentales podrían estar relacionadas con la experiencia de los animales con presas particulares; ya que los animales de Roth fueron alimentados con grillos mientras que en los de Ewert y su grupo se utilizaron larvas de tenebrio como alimento.

Los resultados obtenidos en nuestro trabajo nos permiten plantear una explicación alternativa a esta aparente contradicción. Proponemos que los animales de ambos laboratorios estuvieron bajo diferentes condiciones de mantenimiento -alimento empleado y, quizás, diferentes

relaciones temporales entre los horarios de alimentación y estimulación-, que como ya hemos discutido en párrafos anteriores modulan la forma en que cambios en algunas variables afectan la eficacia de señuelos específicos para desencadenar conductas de CP.

El análisis total de los comportamientos nos permitió definir que tan eficaces son los estímulos visuales tipo presa, en este caso el "gusanoides" y el cuadrado, para desencadenar conductas de depredación en sapos y, al mismo tiempo, cómo la intensidad de emisión de estas conductas puede ser modulada por las condiciones de mantenimiento de los animales en el laboratorio (e.g., la hora de alimentación).

El hecho de que los animales emitan con mayor o menor frecuencia conductas de depredación, acorde a su estado motivacional, es muy importante, ya que gracias a estas variaciones en el comportamiento se puede mantener un equilibrio ecológico. Esto es, si el animal siempre estuviese altamente motivado (y en consecuencia emitiese un alto número de conductas de depredación) se incrementaría el número de presas capturadas, provocando un decremento en la población de la especie depredada y ésto traería como consecuencia un desequilibrio ecológico. Ahora bien, si el sapo siempre estuviese poco motivado, la población depredada se incrementaría demasiado y por consiguiente el alimento de estas presas escasearía, lo cual también podría romper este equilibrio.

Pero además, en este trabajo analizamos cada pauta motora de la captura de presas de manera individual, puesto que una ventaja de nuestro dispositivo experimental es que le permite a los sapos desplegar todas y cada una de estas pautas. El hecho de que a los animales se les de total libertad de movimiento, nos permite garantizar que lo que estamos registrando son conductas de depredación, ya que algunas pautas motoras no son exclusivas de la CP.

Otros investigadores como Ewert (1970) y Finkstadt (1985), utilizan un dispositivo experimental que no permite al animal desplegar todas las pautas motoras de la CP, sino únicamente la orientación. El animal se encuentra en un cilindro transparente con dimensiones que impiden movimientos de acercamiento hacia el estímulo visual; este último se mueve 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 dicho estímulo a través de otra orientación. Este dispositivo tiene como ventaja que se elimina casi por completo el efecto del aprendizaje. Sin embargo, las desventajas son, por un lado, que se puede perder información acerca de la participación de cada conducta dentro del repertorio completo y, por otro, que no se puede garantizar que esta pauta sea emitida como parte del patrón de depredación, porque la orientación, así como el seguimiento y la aproximación no son pautas exclusivas de la CP, pueden ser igualmente emitidas hacia una pareja conspecífica (Ewert, 1984). La única pauta exclusiva de la CP es el ataque el cual sólo se emite hacia una presa.

En este trabajo mostramos las ventajas que presenta el análisis de cada una de las pautas motoras. Entre ellas podemos mencionar: 1) que nos permite investigar el efecto de cambios en los FMs y en las características paramétricas de los señuelos visuales sobre cada una de estas pautas; y 2) que se puede obtener información acerca de cómo participan (en cuanto a su frecuencia) cada una de ellas dentro del repertorio conductual.

Cuando analizamos cada una de las conductas notamos diferencias en sus frecuencias de emisión; por ejemplo, en las orientaciones y seguimientos el número de respuestas es mayor hacia el estímulo "gusanoides", que hacia el cuadrado movido a velocidad media, tanto en animales altamente motivados como en animales poco motivados, mientras que en las aproximaciones la mayor frecuencia se observa hacia el estímulo "gusanoides" pero movido a velocidad baja en todos los animales. En el caso de los ataques, la mayor frecuencia se presentó hacia el estímulo tipo "gusanoides" movido a velocidad baja, pero en animales poco motivados (ver gráfica IV.16B). Y en animales altamente motivados no hubo diferencia significativa en la frecuencia de ataques.

Estos resultados nos permiten concluir que los FMs y las características paramétricas de los estímulos afectan de manera diferencial a cada una de las distintas conductas de depredación.

Este efecto diferencial de los FMs y de las características paramétricas de los señuelos puede ser debido a que cada conducta, exclusivamente dentro del patrón de la CP, tiene un objetivo diferente, es decir, el animal emite una orientación con el fin de traer hacia su campo binocular el señuelo visual; emite un seguimiento para alcanzar a la presa; emite una aproximación con el objeto de disminuir la distancia entre él y la presa, y emite un ataque con el fin de capturarla, por tanto estas variables (i.e., los FMs y la velocidad y forma de los señuelos) podrían influir de manera distinta sobre cada conducta.

Sin embargo, se podría argüir que el efecto diferencial observado sobre cada una de las pautas motoras de la CP es debido al tipo de dispositivo experimental utilizado en este estudio, puesto que este dispositivo experimental permite al animal desplegar todo su repertorio conductual, debido a que se desplaza libremente dentro de la jaula, pero en ningún caso, como es obvio, le permite atrapar el señuelo, por lo que al emitir un ataque el animal no adquiere a la presa y en consecuencia, éste puede producir un decremento en la frecuencia de interacciones del animal con el señuelo visual, tal como fue mostrado por Bailey (1986) en sus experimentos con insectos.

Ahora bien, en nuestro dispositivo el estímulo atraviesa la pantalla del televisor horizontalmente y nunca desaparece de ella. Después de pocos minutos el animal podría aprender esta característica del estímulo y colocarse en el centro de la jaula para esperar que el estímulo pase frente a él, esto provocaría que ciertas conductas (e.g., la orientación) se presenten con menor frecuencia o no se presenten y que otras (e.g., el ataque) se emitan con mayor frecuencia, ésta es otra

alternativa que podría explicar el efecto diferencial observado en nuestros resultados.

Por último, a manera de sumario, sólo nos resta presentar los conclusiones que emanan de nuestro trabajo:

1) las condiciones de mantenimiento (e.g., la hora de alimentación) participan en la definición de la intensidad de la conducta de depredación en los sapos;

2) la definición del nivel de motivación para emitir la conducta de depredación depende del mantenimiento en el laboratorio y de las condiciones de estimulación de los animales;

3) la eficacia de diferentes tipos de presas potenciales ("gusanoides" y cuadrado) para producir comportamientos de depredación en los sapos, es modulada no sólo por sus características paramétricas, sino también por el efecto de cambios en el estado motivacional de los animales;

4) cambios específicos en el estado motivacional de los animales provocan que la velocidad y/o la configuración geométrica de los estímulos visuales se vuelvan irrelevantes para definir la intensidad de la respuesta conductual; y,

5) finalmente, los factores motivacionales y las características paramétricas de los señuelos actúan de forma diferencial sobre la emisión de las distintas pautas motoras que componen el patrón conductual de la CP.

## VI. 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.

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.

Cervante-Pérez, F. Guevara-Pozas, D. (1990). Learning during prey-catching behavior in toads *Bufo marinus horribilis*. Behavior (en revisión).

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.

Dierickx, K. (1969). Hypothalamo-hypophysial regulation of food intake in *Rana temporaria*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 13:361-366.

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

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

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., 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. (1980). *Neuroethology: An introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Ewert, J.P. (1989). The release of visual behavior in toads: stages of parallel/hierarchical information processing. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 39-174.

Fentress, J.C. (1983). Ethological Models of Hierarchy and Patterning of Specie-specific Behavior. In: Satinoff E. and Teitelbaum Ph. (eds) *Handbook of Behavioral Neurobiology Vol. 6*, Plenum Press, New York pp 185-234.

Finkenstädt, T. (1989a). Stimulus-specific habituation in toads: 2DG studies and lesion experiments. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 767-798.

Finkenstädt, T. (1989b). Visual associative learning: searching for behaviorally relevant brain structures in toads. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 799-827.

Finkenstädt, T. and J.-P. Ewert (1983). Visual pattern 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.

Finkenstädt, T., N.T. Adler, T.O. Allen, and J.P. Ewert (1986). Regional distribution of glucose utilization in the telencephalon of toads in response to configurational visual stimuli:  $^{14}\text{C}$ -2DG study. *J. Comp. Physiol.* 158:457-467.

Finkenstädt, T., N.T. Adler, T.O. Allen, S.O.E. Ebesson, and J.P. Ewert (1985). Mapping of brain activity in mesencephalic and diencephalic structures of toads during presentation of visual key stimuli: A computer assisted analysis of  $^{14}\text{C}$ -2DG autoradiographs. *J. Comp. Physiol.* 156:433-445.

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

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

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

Grobstein, P. (1989). Organization in the sensorimotor interface: A case study with increased resolution. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 537-588.

Grobstein, P. (1990). Strategies for analyzing complex organization in the nervous system: I. Lesion experiments. In: *Computational Neuroscience*, ed. by Schwartz, E.L., MA, USA.

Gruberg, E.R. (1989). Nucleus tectalis and optic tectum in frogs. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 341-356.

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

Guha, K., C.B. Jorgensen and L.O. Lørsen (1980). Relation between nutritional state and testes function, together with

the observations on patterns of feeding, in the toad. *J. Zool.* (London) 192:147-155.

Hanke, W. (1976). Neuroendocrinology. In: Llinás, R., W. Precht (eds) *Frog Neurobiology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York, pp 975-1020.

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. (1982). Organization of visuomotor behaviors invertebrates. In: *Analysis of visual behavior*, Ingle, D. M.A. Goodale and R. J. Mansfield (eds), MIT Press, Cambridge, Massachusetts pp 67-109.

Ingle, D. (1983). Prey selection by frogs and toads: a neuroethological model. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Vol. 6: Motivation, Satinoff, E. and P. Teitelbaum (eds). Plenum Press.

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

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.

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

Kondrashev, S.H. (1987). Neuroethology and color vision in amphibians. *Behav. Brain Sci.* 10:385.

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.

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.

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

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.

Manteuffel, G. (1989). Compensation of visual background motion in salamanders. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 311-340.

Matsumoto, N. (1989). Morphological and physiological studies of tectal and pretectal neurons in the frog. In: Ewert,

- J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 201-222.
- Northcutt, R.G. and E. Kicliter (1980). Organization of the amphibian telencephalon. Plenum Press, New York, pp 203-255.
- Roth, G. (1982). Responses in the optic tectum of the salamander *Hydromantes italicus* to moving prey stimuli. *Exp. Brain Res.* 45:386-392.
- Roth, G. and M. Jordan (1982). Response characteristics and stratification of tectal neurons in the toad *Bufo bufo* (L). *Exp. Brain Res.* 45 393-398.
- 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.
- Schürg-Pfeiffer, E. (1989). Behavior-Related properties of tectal neurons in freely moving toads. In: Ewert, J.P. and M.A. Arbib (eds) *Visuomotor Coordination Amphibians, Comparisons, Model and Robots*. Plenum Press, New York, pp 451-480.
- 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.
- 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.
- 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. and Gy. Lázár (1976). Cellular and synaptic architecture of the optic tectum, In: *Frog Neurobiology* (R. Llinás and W. Precht, eds) pp. 407-434, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Székely, Gy. (1971). The mesencephalic and diencephalic optic centers in the frog. *Vision Res. Suppl.* 3:269-279.
- Tibbergen, N. (1951) *The study of instinct*. Oxford: Clarendon Press.
- Trachenberg, M.C. and D.J. Inglis (1974). Thalamo-tectal projections in the frog. *Brain Res.* 79:419-430.
- Wilczynski, W. and R.G. Northcutt (1977). Afferents to optic tectum of the leopard frog: an HRP study. *J. Comp. Neurol.* 173: 219-229.
- 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.
- Zug, G. and P.B. Zug (1979). The marine toad *Bufo marinus*: A natural history resumé of nature populations. Smithsonian Institution Press.