

03062

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**



Instituto de Investigaciones Biomédicas
U.A.C.P. y P. del C.C.H.

**ESTUDIO TEORICO-EXPERIMENTAL DE LA
CONDUCTA DE "BUSQUEDA DE REFUGIO" O
"CHANTLITAXIA" DE LA MANTIS RELIGIOSA**
Stagmomantis limbata Hahn.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN INVESTIGACION
BIOMEDICA BASICA
P R E S E N T A :
BIOL. ARTURO ARMANDO FRANCO MUÑOZ

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I N D I C E

	Página
Introducción General	1
Objetivos de la Tesis	2
Hipótesis Iniciales	2
Organización del Trabajo	3
I) ANTECEDENTES	5
I.1) Sistema Visuomotor	5
I.1a) Receptores Visuales y Neuropila Opticos	7
I.1b) Ganglio Cerebroide o Supraesofágico (GC)	8
I.1c) Circuitos de los Cuerpos Pedunculados (CP)	9
I.1d) Circuitos del Cuerpo Central Complejo (CCC)	10
I.1e) Organización del Ganglio Subesofágico (SEG)	10
I.1f) Organización Interna Ganglionar Ventral (CNV)	11
I.2) Comportamiento de los Mántidos	12
I.2a) Conducta Depredatoria	12
I.2b) Conductas Defensivas	13
I.2c) Conducta de "Chantlilitaxia"	15
II) CARACTERIZACION ONTOGENICA DE ALGUNOS ASPECTOS DE LA "CHANTLITAXIA"	
Introducción	18
II.1) Materiales y Métodos	18
II.1a) Arena con una ruta corta y una zanja (Rc:Z)	21
II.1b) Arena con una ruta larga y una zanja (Rl:Z)	21

II.1c)	Arena con dos rutas de métricas distintas simultáneas y una zanja (2Rm)	22
II.1d)	Testigo experimental de la forma de las rutas (2Rf).	22
II.2)	Resultados Conductuales	23
II.2a)	Ante una ruta corta y una zanja	23
II.2b)	Ante una ruta larga de rodeo y una zanja	25
II.2c)	Ante dos rutas de métrica distinta simultáneas y una zanja	25
II.2d)	Ante dos rutas simultáneas de igual métrica con formas distintas y una zanja	26
II.3)	Discusión	28
II.3a)	Procesos de Aprendizaje	28
II.3b)	Toma de Decisiones, Métricas y Morfologías Tridimensionales	29
II.3c)	Optimización del Comportamiento	32
II.4)	Hipótesis de Trabajo Posteriores	33
III)	MODELOS TEORICOS SOBRE COORDINACION VISUOMOTORA	33
III.1)	La Teoría de la Información	34
III.1a)	Diversidad del Comportamiento	34
III.2)	Teoría de Esquemas	37
III.3)	Modelo Global Inicial Teórico-Esquemático del la "Chantlita"	41
III.3a)	Modelo Global de la "Chantlita" Modificado	42
III.4)	Discusión	45
IV)	CONSIDERACIONES GENERALES	50
V)	BIBLIOGRAFIA	52

Jurado de Examen de Maestría:

PRESIDENTE: DR. JOSE NEGRETE MARTINEZ.
VOCAL: DR. FRANCISCO CERVANTES PEREZ.
SECRETARIO: DR. FEDERICO BERMUDEZ RATTONI.
SUPLENTE: DR. RICARDO TAPIA IBARGÜENGOITIA.
SUPLENTE: DR. RENE DRUCKER COLIN.

Lugar donde se realizó el trabajo:

Laboratorio de Bioingeniería.
Departamento de Neurociencias.
Instituto de Fisiología Celular.
U.N.A.M.

Agradecimientos

Primeramente deseo agradecer al Dr. Rolando Lara y Zavala (in memoriam) por la motivación que generó en mí, así como el apoyo que me brindó, para ingresar a esta Maestría.

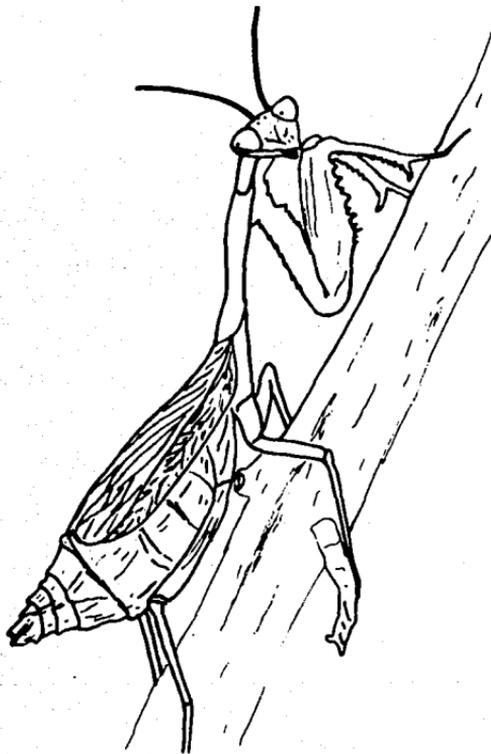
Agradezco a mi asesor principal y amigo, el Dr. Francisco Cervantes Pérez, su valiosa dirección y ayuda en la elaboración de este trabajo de investigación, todo lo que representa un serio compromiso académico y personal para mí.

Agradezco de manera especial a los investigadores que forman parte de mi jurado de examen, por la revisión y los acertados comentarios que emitieron sobre el trabajo de tesis.

Agradezco al Instituto de Investigaciones Biomédicas, al Instituto de Fisiología Celular y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por todas las facilidades que me otorgaron para la realización de mis estudios de Maestría.

INTRODUCCION GENERAL

En el campo de estudio de las neurociencias se sitúan las investigaciones referentes a los mecanismos perceptivos y neuronales que permiten a los animales contener adecuadamente con situaciones ambientales específicas. En este contexto, los estudios de la coordinación sensoriomotora se han llevado a cabo utilizando diferentes modelos biológicos, incluido el ser humano. En nuestro grupo investigamos sobre procesos de coordinación visuomotora en los



anfibios y los mantidos, debido principalmente a que estos animales presentan grandes ventajas para el desarrollo de este tipo de estudios en condiciones de laboratorio; la principal es que poseen un SNC suficientemente complejo que les permite efectuar diversos comportamientos, mientras que mantiene una organización estructural y fisiológica sorprendentemente sencilla en relación con otros grupos animales.

Nuestra línea de investigación incluye un enfoque "híbrido" (teórico-experimental) que intercala estudios conductuales y neuroanatómicos con estudios de modelos formales vía su simulación en computadora digital. En esta estrategia de investigación los datos obtenidos en nuestros estudios experimentales sobre la coordinación visuomotora en la mantis religiosa, son utilizados como fundamento para construir modelos conceptuales (teóricos), las cuales deben permitir el análisis de cuáles pudieran ser los posibles procesos, y sus interacciones, que deben

Mantis religiosa Stagmomantis limbata Hahn.

ocurrir dentro del sistema nervioso central (SNC) de estos animales para explicar la selección de una pauta motora apropiada para enfrentar una situación específica del entorno. El análisis de estos modelos y su simulación en computadora digital permiten generar nuevas ideas e hipótesis que, a su vez, estimulan y guían la siguientes serie de estudios experimentales que prometen llevarnos hacia un mejor entendimiento del fenómeno bajo estudio, estableciéndose de una manera general el ciclo teoría-experimento.

En el estudio de la coordinación visuomotora de la mantis religiosa (Stagmomantis limbata Mahn, nuestro interés se ha centrado en el análisis de los diversos aspectos del comportamiento de "búsqueda de refugio". Los mantidos presentan este patrón conductual cuando se les coloca en un espacio abierto y al descubierto. La "búsqueda de refugio" se caracteriza por la búsqueda activa, y el alcance eventual; de un lugar cercano y más alto que el sustrato donde se encuentra colocado el animal. Este comportamiento ha sido denominado por Lara y colaboradores (1984) como "chantlilitaxia" (del Náhuatl chantli = refugio y del Latín taxis = atracción).

Por otra parte, debido a que los mantidos son insectos pauromorfos con una metamorfosis incompleta, su desarrollo posembriionario consiste de mudas o ecdisis sucesivas de su exoesqueleto quitinoso, después de las cuales aumentan su talla y su peso. El periodo de tiempo entre dos mudas sucesivas se denomina un estadio posembriionario. Este proceso de ecdisis termina cuando los animales adquieren su madurez sexual, lo que se manifiesta fenotípicamente por la presencia de sus dos pares de alas bien desarrolladas.

A) OBJETIVOS

Por tanto, en esta área de nuestro objetivo global es realizar una serie de estudios teórico-experimentales que nos permitan dilucidar el posible sustrato neuronal responsable de los procesos involucrados en la coordinación visuomotor de la mantis tomando como elemento central su comportamiento de "búsqueda de refugio" o "chantlilitaxia", y analizándolo durante su desarrollo ontogénico. En especial, estudiamos la emisión de patrones motores por la mantis, que le permitan alcanzar un objetivo específico (poste vertical). Para ello, colocamos al animal en situaciones ambientales donde confronta varias rutas alternativas para llegar al objetivo. Adicionalmente, pretendemos formalizar las hipótesis generadas a partir de los datos experimentales en un modelo conceptual basado en la teoría de esquemas (Arbib, 1981; Cervantes-Pérez, 1989) que nos permita probar diferentes hipótesis alternativas sobre los procesos neurales, que debe realizar el sistema nervioso central (SNC) de estos animales durante la ejecución de estos comportamientos. Para ello nos hemos planteado en este trabajo de tesis dos objetivos particulares:

1) Analizar la toma de decisiones de los mantidos durante su emisión de algunos aspectos de la "chantlitaxia", durante la ontogenia, cuando se le presentan diferentes vías de acceso al objetivo, con distintas métricas y morfologías geométricas. Nuestro interés está enfocado en el efecto de los cambios posembrionarios sobre la selección de rutas de acceso alternativas, debidos principalmente a los procesos de desarrollo orgánico, y eliminando la influencia de algún tipo de aprendizaje.

2) El desarrollo de un modelo conceptual, teórico-esquemático, sobre el comportamiento global de la "chantlitaxia", para que, a partir de esta formalización, generar hipótesis encaminadas a la identificación de los procesos cerebrales subyacentes a esta conducta.

B) HIPOTESIS INICIALES

Nuestras hipótesis de trabajo fueron las siguientes:

1) La mantis religiosa emitirá su conducta de "chantlitaxia", ante una misma arena, siguiendo distintas estrategias durante su vida posembrionaria. Por estrategia, entendemos una distribución de emisión de pautas motoras que le permitan al animal obtener un estado consumatorio o meta.

Específicamente, en relación con las métricas y morfologías de las vías de acceso:

1a) La métrica de las vías de acceso (zanjas y rutas de rodeo) podría modificar la estrategia de emisión de esta conducta en distintos estadios posembrionarios.

1b) La morfología de las vías de acceso a su objetivo no afecta la toma de decisiones de estos animales, durante su vida posembrionaria.

Asimismo, esperamos que los posibles cambios en la toma de decisiones por estos animales sean debidos a factores no asociados con algún tipo de aprendizaje.

2) Los posibles cambios en la estrategia de emisión de esta conducta, podrían indicar la presencia de procesos de optimización del comportamiento.

C) ORGANIZACION DEL TRABAJO

Este trabajo está organizado en cinco capítulos principales. En el capítulo primero se presenta una revisión de la literatura, que incluye los antecedentes más relevantes la organización estructural de su sistema nervioso, y los comportamientos de depredación, defensivos y de "chantlilitaxia" de los mantidos.

En el segundo capítulo de esta tesis, se presenta el trabajo experimental que sirvió para probar la conducta de "búsqueda de refugio", y se muestran los resultados conductuales obtenidos bajo las siguientes condiciones impuestas: a) ante dos rutas de acceso al objetivo de métrica diferente; b) ante una sola ruta corta; c) ante una sola ruta larga; y, d) ante dos rutas de igual métrica pero de formas distintas. Finalmente, en este capítulo se discuten las hipótesis iniciales con base en los resultados conductuales obtenidos, y se plantean las hipótesis de trabajo posteriores.

En el capítulo tercero de este trabajo, se presentan dos aproximaciones teóricas que nos sirven de marco de referencia para el análisis del comportamiento, la teoría de la información y la teoría de esquemas. Adicionalmente, se incluye la aplicación de estas aproximaciones teóricas a nuestros datos experimentales, mostrando la forma en que un ciclo teórico-experimental nos permite construir un modelo teórico-esquemático para la formalización de nuestras hipótesis. En este mismo capítulo se discute el modelo conceptual actualizado de la conducta de "chantlilitaxia", así como también la utilidad de aplicar la teoría de la información para el análisis de los aspectos aleatorios del comportamiento. Finalmente se describen las perspectivas que este proyecto de investigación puede tener en su desarrollo futuro.

En el cuarto capítulo se incluyen consideraciones generales acerca de los hallazgos e ideas generados en este trabajo de tesis, además, se presentan las posibles perspectivas de desarrollo que este proyecto de investigación puede tener.

En el quinto y último capítulo se enlistan las referencias que se mencionan en el contenido de este trabajo.

I) ANTECEDENTES

En este capítulo de revisión bibliográfica hemos incluido la información más relevante en relación con nuestro trabajo, con el propósito de presentar un panorama amplio acerca de las conductas que son propias de los mántidos, de los posibles procesos neuronales que subyacen a estas, y de algunas aproximaciones teóricas que nos permiten su análisis. Este capítulo consiste de los siguientes apartados: A) Sistema Visuomotor de los Mántidos, que presenta una descripción de las estructuras del sistema nervioso central (SNC) de los mántidos, puntualizando aquellas que juegan un papel importante en la coordinación visuomotora; y B) Comportamiento de los Mántidos, que incluye una revisión de las conductas que permiten a los mántidos desarrollar sus actividades depredatorias y defensivas, subrayando la modificación de estas conductas ante diferentes condiciones ambientales y durante el transcurso de su vida posembrionaria.

I.1) Sistema Visuomotor

En nuestra línea de investigación, nos interesa principalmente estudiar el comportamiento visuomotor de los insectos y los mecanismos del SNC que lo coordinan. Por tanto, en esta sección presentamos los detalles concernientes a la organización tanto estructural como funcional, del sistema nervioso central y ganglionar ventral de los insectos. Asimismo, mostramos las estrategias experimentales que han sido empleadas para investigar cómo, a partir de las evidencias anatómicas y fisiológicas sobre los circuitos de neuronas e interneuronas del sistema nervioso de los ortópteros, es posible establecer la naturaleza de los circuitos neuronales que regulan su actividad locomotiva.

Las vías visuomotoras de los mántidos (figs # I.1a,b,c) comienzan en los fotorreceptores ubicados en los ojos compuestos y en los ocelos cefálicos, que detectan estímulos luminosos, y envían aferentes a través del nervio óptico hasta los neuropila ópticos, los cuales envían señales a diferentes estructuras en el ganglio cerebroide del insecto. Desde este ganglio y por dos conectivos, los impulsos pasan al ganglio subesofágico, el cual controla el nivel de actividad locomotora del animal. De esta manera, los impulsos continúan su transmisión hasta llegar a los ganglios ventrales, en donde efectúan sinapsis específicas con una o muy pocas motoneuronas, y sinapsis difusas, con grupos relativamente grandes de motoneuronas. Como último eslabón de la cadena de relevos en las vías visuomotoras, tenemos a los músculos del abdomen y de los apéndices torácicos, que son activados por las motoneuronas de los ganglios ventrales. Es importante recordar que la generación de patrones motores depende no solamente de la transmisión de señales originadas por estimulación visual, sino también de la transmisión de señales provenientes de otros modos sensoriales, como la propioceptiva, la táctil y la auditiva (Borror y White, 1970; Mordue, 1980; Hoy y Yager, 1985).

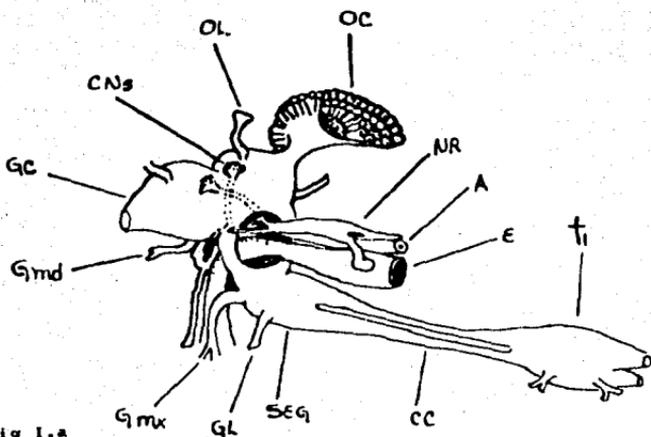


Fig 1.a

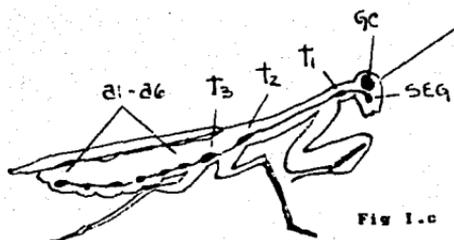


Fig 1.c

Sistema Nervioso Central y Cordon Nervioso Ventral de la mantis religiosa: T1:ganglio protorácico; T2:ganglio mesotorácico; T3:ganglio metatorácico; CC:conectivos cervicales; Seg:ganglio subesofágico; Ml:nervio labial; Nmd:nervio mandibular; Nlb:nervio labral; Gc:ganglio cerebroide; Cns:células neurosecretoras; Ol:ocelo lateral; Oc:ocjo compuesto; Nr:nervio recurrente; A:acorta; E:esófago; a1-a6:ganglios abdominales. (modificado de Mordue, 1980; Roeder 1967; Storer y col, 1972).

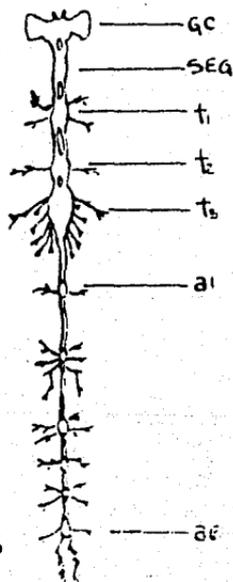


Fig 1.b

I.1a) Receptores Visuales y Neuropila Ópticos

Los mantidos poseen fotorreceptores que están ubicados en los ojos compuestos y en los ocelos cefálicos. La disposición de estas estructuras en la cabeza, y la curvatura de su superficie, proveen al insecto de campos visuales muy amplios que en algunas especies es de 240 grados en el plano horizontal y de 360 grados en el plano vertical. Los campos visuales de ambos ojos se superponen extensamente para dar una visión binocular arriba, abajo y adelante de la cabeza (Goldsmith, 1974; Atkins, 1980). Los fotorreceptores les permiten a los mantidos discriminar la obscuridad de la luminosidad y detectar, además, los fotoperíodos, la intensidad luminica, el plano de polarización de la luz, la forma de los objetos y algunos colores (Rilling y col, 1959; Waterman, 1966; Muller, 1973; Wehner, 1976).

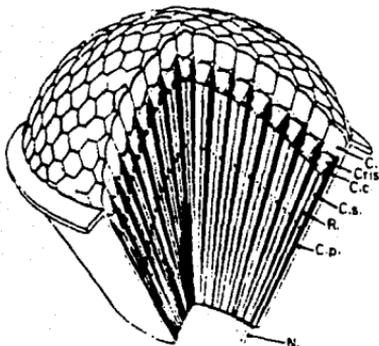


Fig 1.2

Cada ojo compuesto (fig # I.2) presenta un grupo de unidades estructurales denominadas omatidias, cada una de las cuales está formada por: a) una lente córnea transparente más o menos convexa, formada por laminillas quitinosas que se combinan para formar la superficie del ojo (C); b) un lente cristalino que está rodeado por células pigmentadas accesorias (Cris); c) 6-12 células corneáneas (C.C.); d) 6-12 células retinulares (C.S.) que forman el rhabdomero (R), una unidad central con pigmentos visuales del tipo de las rodopsinas sensible a la luz, y que es análogo a los conos de los vertebrados; e) células pigmentarias accesorias (C.P.); y e) un nervio óptico, que se compone de los axones de las células retinulares (tomado de Vazquez y Villalobos, 1977).

El nervio óptico deja la omatidia y llega a los lóbulos ópticos en el protocerebro los cuales forman cuatro capas sinápticas: la lámina ganglionar, la médula, la lóbula y la placa de la lóbula.

Cada ganglio óptico está formado por una capa plexiforme interna de neuropila, rodeado de capas granulares que contienen los cuerpos neuronales. La representación topográfica del espacio visual que se encuentra en la lámina ganglionar se proyecta en la médula, pero invertida por un quiasma antero-posterior. Los axones de las células retinulares son de dos tipos: los axones cortos que terminan en la

lámina ganglionar y los axones largos que la atraviesan en su camino hacia la médula (Charman, 1969; Lillywhite, 1980). A partir de la lámina, las fibras pasan a la médula por medio de una decusación (segundo quiasma) y, de aquí, arriban a los demás neuropila ópticos, la lóbula y la placa de la lóbula. El procesamiento de la información visual se continúa en diversas estructuras protocerebrales del ganglio cerebroide o supraesofágico del insecto.

I.1b) Ganglio Cerebroide o Supraesofágico (GC)

El ganglio cerebroide está compuesto de tres ganglios: protocerebro; deutocerebro; y tritocerebro. El protocerebro procesa la información visual procedente de los ojos compuestos y los ocelos, así como señales mecanoceptivas y olfatorias; mientras que el deutocerebro inerva las antenas; y el tritocerebro controla al sistema simpático o estomatogástrico. Dentro de los puntos de relevo de la información visual en el ganglio cerebroide, los más conspicuos son los cuerpos pedunculados y el cuerpo central complejo (fig # 1.3). En estas estructuras se realiza la integración de las señales visuales con impulsos provenientes de receptores sensoriales con modalidades diferentes, como la táctil, la auditiva y la propioceptiva, y es aquí donde se generan señales motoras como respuesta a la transmisión de impulsos sensoriales (Horridge y Bullock, 1965; Mercer y Erber, 1983).

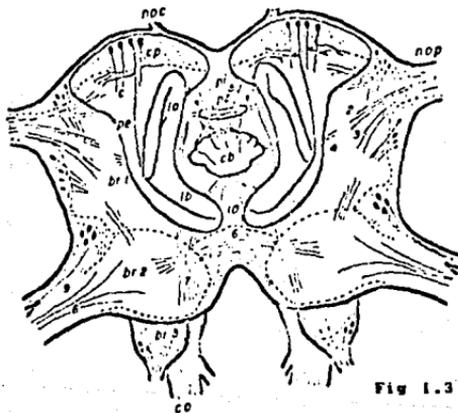


Fig 1.3

Fig 1.3:diagrama del ganglio cerebroide: pe:pedúnculo; pc:punte intercerebral; la:lóbulo alfa; lb:lóbulo beta; br1:protocerebro; br2:deutocerebro; br3:tritocerebro; cb:cuerpo central complejo; noc:nervio ocelar; nop:nervio óptico; pc: punte cerebral (modificado de Horridge y Bullock, 1965).

I.1c) Circuitos de los Cuerpos Pedunculados (CP)

El control de la actividad locomotora de los mántidos en función de diversas entradas sensoriales, principalmente la visual, se ha relacionado consistentemente con el funcionamiento de los cuerpos pedunculados que se sitúan simétricamente en los dos hemisferios del protocerebro del insecto (Mercer y Erber, 1983). Los cuerpos pedunculados (CP), son dos grandes grupos de interneuronas espacialmente orientadas y localizadas simétricamente en la parte dorsal del protocerebro (fig # I.3).

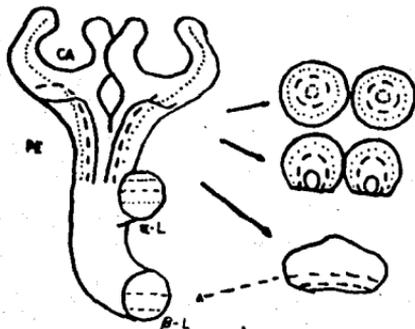


Fig I.4

fig # I.4) Estructura interna de los cuerpos pedunculados. Ca: Cáliz; Pe: - pedúnculo; α : lóbulo alfa; β : lóbulo beta. (modificado de Horridge y Bullock, - 1965).

Estos grupos neuronales se encuentran sobre una capa lisa de neuropila denominada cáliz, de la cual surgen dos troncos o pedúnculos que corren ventralmente antes de dividirse en dos lóbulos, alfa y beta. Los lóbulos alfa y beta son fasciculados mientras que el cáliz tiene glomérulos (fig # I.4). Las neuronas de los cuerpos pedunculados que se sitúan sobre el cáliz, envían axones hacia su propio neuropila y forman una ramificación específica hacia los lóbulos alfa y beta; los axones de las células globulares del cáliz mantienen un arreglo espacial constante relativo unas a otras (visto en sección transversal), tanto en sus conexiones internas como con los lóbulos del tallo peduncular (Horridge y Bullock, 1965).

Los cálices reciben fibras aferentes de neuronas situadas en varias regiones del cerebro, como los lóbulos ópticos, las antenas y la cuerda nerviosa ventral, mientras que los lóbulos alfa y beta envían pocas recurrentes al cáliz.

I.1d) Circuitos del Cuerpo Central Complejo (CCC)

El cuerpo central complejo (CCC) se sitúa en el área medial del protocerebro, en contacto cercano con el puente intercerebral (ver fig # I.3) y se divide en tres partes: a) el gran cuerpo central; b) los cuerpos elipsoidales, que se encuentran debajo de la concavidad ventral del CCC; y, c) los tubérculos ventrales pareados, que se sitúan en una posición posterior a los cuerpos elipsoidales. El CCC recibe aferencias de las fibras más grandes que conectan los ganglios ópticos con el protocerebro, y fibras de los lóbulos antenales; mientras que sus contactos eferentes arriban a los cuerpos pedunculados y el cordón nervioso ventral.

Este complejo neuronal es otro ejemplo de neuropila estructurado o diferenciado, con una organización espacial constante. Se le considera como una región de neuropila diferenciado no dividido bilateralmente, construida de interneuronas que permiten la conexión de los dos lados del cerebro.

Se ha observado que el grado de diferenciación y desarrollo tanto del CCC como de los cuerpos pedunculados, es mayor en el grupo Dictióptera, el cual incluye a los mántidos y grupos afines. Estos grupos de insectos tienen en común, a nivel conductual, la presentación de mimetismo. Adicionalmente, sus procesos miméticos comparten una característica posición estacionaria, en la cual los animales se mantienen en reposo. Lo anterior puede estar relacionado con las funciones inhibitorias sobre la locomoción, que se han descrito para los cuerpos pedunculados (Huber, 1960).

Después de efectuar estos relevos en los cuerpos pedunculados y el cuerpo central complejo del protocerebro, las vías visuomotoras de los insectos se continúan en el deutocerebro, donde se sitúa un centro sensorio-motor, que integra señales visuales con las de diversas modalidades sensoriales (Gupta, 1987). Desde esta estructura, las fibras parten hacia el tritocerebro y ocurre el tercer quiasma de la vía, ya que en esta región las fibras decusan, y siguen una trayectoria hacia el ganglio subesofágico a través de dos conectivos que rodean al esófago.

I.1e) Organización del Ganglio Subesofágico (SEG)

En los insectos el ganglio subesofágico (SEG) es una estructura separada, que comprende los ganglios fusionados de los segmentos mandibular, maxilar y labiales, cada uno conocido como un neurómero (Tyrer y Gregory, 1982) (fig # I.5). El SEG está unido al cerebro por un par de conectivos que rodean al esófago por lo que se les denomina conectivos circumesofágicos y a los ganglios protorácicos por dos conectivos cervicales que penetran y abandonan el SEG con una disposición dorsal. (ver figs # I.1a.b.c).

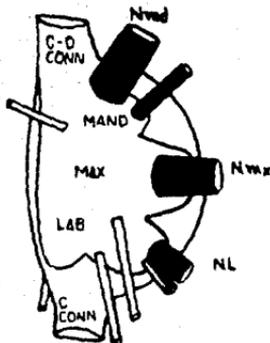


Fig 1.5

Fig # 1.5) Ganglio subesofágico: C-con:conectivo cervical; C-Ocon:conectivo circunoesofageal; LAB:neurómero labial; MAX:neurómero maxilar; MAND:neurómero mandibular; raíces nerviosas en negro: Nl:nervio labial; Nmx:nervio maxilar; Nmad:nervio mandibular. (modificado de Gupta, 1987).

Las vías visuomotoras parten del ganglio subesofágico a través de dos conectivos cervicales, y arriban a los ganglios de la cadena ventral en donde presentan contactos específicos con diversos tipos de motoneuronas.

I.1f) Organización Interna Ganglionar Ventral (CNV)

Según Roeder (1967) y Tyrer y Gregory (1982), cada ganglio de la cadena ventral en el insecto contiene 4 divisiones histológicas:

- 1) una cubierta fibrosa formada por un material semejante a la colágena, llamada lámina neural.
- 2) Una capa celular situada inmediatamente debajo de la lámina neural, denominada perineurio.
- 3) Una zona de cuerpos neuronales encapsulados por procesos de células gliales; esta es una región de posición distal que agrupa motoneuronas e interneuronas.
- 4) Un complejo central que contiene axones y sus ramificaciones llamado neuropila.

Respecto de la fisiología de estas estructuras nerviosas, tenemos que los contactos sinápticos se restringen a la zona del neuropila, por la cual pasan ramas axonales de neuronas del mismo ganglio y de otros ganglios. Las neuronas que se encuentran en el ganglio pueden ser aferentes o eferentes. Las aferentes son bipolares y se sitúan en la periferia del ganglio, sus dendritas llegan a los órganos sensoriales, como los sensilla tricoides de la pared del cuerpo, donde se llevan a cabo procesos de transducción de la información sensorial, como la mecánica, la térmica o la química. Charman (1969) y Huber (1974) proponen que la percepción sensorial así como la generación y la coordinación de la actividad conductual ocurre en el neuropila de los ganglios ventrales.

I.2) Comportamiento de los Mántidos

El repertorio conductual ante estímulos visuales en los mántidos puede ser dividido en dos grupos, las conductas ante estímulos en movimiento; y las conductas ante estímulos inmóviles. En lo que se refiere a respuestas ante estímulos móviles, en este capítulo revisamos las conductas depredatoria y defensivas, y respecto de su conducta ante estímulos inmóviles presentamos la caracterización de las pautas motoras que componen su conducta de "chantilitaxia".

I.2a) Conducta Depredatoria

El comportamiento depredatorio de los mántidos se caracteriza por una orientación de la cabeza y el tórax de estos animales hacia una presa potencial, seguida de una aproximación deambulatoria que les permite establecer una distancia comparable a la magnitud de sus apéndices protorácicos, los que extienden súbitamente para sujetar con sus espinas tarsales a su presa y poderla llevar a sus estructuras bucales.

Respecto del comportamiento de captura de presas por los mántidos, Maldonado (1970) y Balderrama y Maldonado (1973) reportaron observaciones relacionadas con la operación automática de la conducta depredatoria, y analizaron bajo qué condiciones se realiza adecuadamente la captura de presas durante la vida posembriónica de la mantis religiosa Stagmatoptera biocellata. Estos investigadores encontraron que los mántidos tienen la habilidad de estimar precisamente la distancia máxima de captura de la presa, en todos los estadios; adicionalmente, demostraron que existe una cercana relación entre esta distancia y la longitud de las patas protorácicas, de manera que los ataques no son facilitados a la misma distancia en todos los estadios. Asimismo, estos autores encuentran que los ataques a las presas no se producen a cualquier distancia dentro de un amplio intervalo, como pudiera esperarse de un sistema que basa sus intentos de captura en un proceso de aprendizaje. El componente dinámico de la conducta de captura de presas de los mántidos, que consiste de un

acortamiento súbito de la distancia mantis-presa por un movimiento rápido de su cuerpo, guarda una relación constante con la extensión de sus apéndices protorácicos durante los estadios primero al quinto; mientras que durante los estadios sexto y séptimo, así como en el imago, se observa una relación constante diferente de la anterior.

I.2b) Conductas Defensivas

Respecto de las conductas defensivas, dos pautas motoras han sido estudiadas en la ontogenia de la mantis Stagmatoptera biocellata (Balderrama y Maldonado, 1971), la reacción críptica (del griego criptos=oculto) y la respuesta deimática (del griego deimos=miedo). Estas respuestas motoras permiten a los mántidos defenderse del ataque de posibles depredadores que se presenten en su entorno.



Fig # I.6) Respuesta críptica de la mantis Stagmomantis limbata Hahn, observada en nuestro laboratorio.

La reacción críptica (fig # I.6) consiste de las siguientes pautas motoras, las cuales se presentan a menudo con la siguiente secuencia: 1) retracción de las antenas; 2) seguimiento del estímulo; 3) aplastamiento del cuerpo; 4) extensión frontal de los apéndices; y 5) inmovilidad. En un estudio ontogenético sobre la mantis Stagmatoptera biocellata, Balderrama y Maldonado (1971) encontraron que la reacción críptica es el único comportamiento defensivo que presentan estos insectos durante el primero y segundo estadios de su vida posembrionaria.

Por otro lado, respecto de la respuesta deimática, estos autores (Balderrama y Maldonado, 1971) la reportan como un patrón conductual complejo, el cual puede presentar eventualmente la siguiente secuencia de pautas motoras: 1) apertura de las estructuras bucales; 2) elevación sobre el sustrato del tórax; 3) extensión lateral de los apéndices protorácicos; 4) giro lateral del abdomen; 5) oscilación corporal; 6) estridulación; 7) retracción de las antenas; y 8) seguimiento del estímulo (fig I.7). El escape precipitado, el vuelo en los machos y la respuesta deimática, son las respuestas defensivas que presentan estos insectos durante el estadio adulto.

En la respuesta deimática, el animal incrementa repentinamente su tamaño aparente y muestra sus estructuras coloreadas, las cuales parecen asustar al depredador (Maldonado, 1970). Es razonable pensar que este despliegue conductual podría asustar solamente que la mantis presentara un tamaño suficientemente grande con respecto del depredador. Esto no sucede para los mántidos pequeños del primero, segundo y tercero estadios, por lo que la estrategia defensiva (respuesta críptica) toma ventaja de las dimensiones de la larva y la

mantiene oculta en vez de intentar un despliegue delatador. Sin embargo, cuando las dimensiones de los mántidos se incrementan durante las sucesivas ecdisis, la inmovilidad pierde su eficiencia, principalmente cuando se toman en cuenta los hábitos exploradores de uno de sus enemigos naturales, el pájaro. Adicionalmente, Balderrama y Maldonado (1971) también encontraron que sólo durante el tercer estadio, los mántidos presentan ambos comportamientos defensivos.

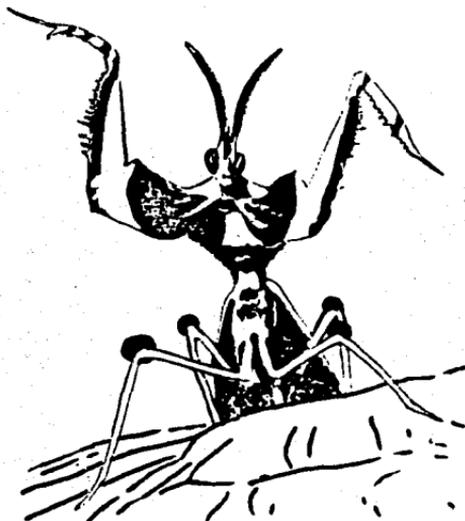


Fig # I.7) Respuesta deimática del mántido Idolum diabólicus (tomado de Grzimek, 1975).

La respuesta deimática es un claro ejemplo de la modificación de la estrategia conductual de los mántidos, durante el desarrollo de su vida posembrionaria; modificación que parece depender, entre otros factores, de las interacciones presa-depredador, así como de limitaciones estructurales y funcionales impuestas por sus diferentes tamaños en cada estadio.

I.2c) Conducta de "Chantliltaxia"

El estudio que se presenta, se origina de una serie de observaciones conductuales que se efectuaron en nuestro laboratorio (Lara y col, 1984), las que se muestran en la figura I.8. En esta figura incluimos el acervo conductual de los mantidos, así como los elementos principales del etograma que describe la conducta de "chantliltaxia". Cuando el animal se encuentra en un medio ambiente donde está al descubierto y no hay objetos en movimiento, lo primero que hace es explorar a su alrededor. Si encuentra un objeto cercano y más alto que el sustrato, se orienta hacia este y realiza una serie de balanceos de la cabeza y el tórax, lo cual se ha sugerido les permite a los dictiópteros el estimar las distancias a que se encuentran colocados objetos fijos (Wallace, 1958, 1959). Después de efectuar estas pautas motoras, el animal se dirige hacia el objetivo tratando de alcanzar su punto más alto. Si en su camino hacia el objetivo encuentra obstáculos, el animal puede presentar diversos patrones conductuales: en caso de encontrar una zanja, dependiendo de las dimensiones de la misma, el mantido puede sortearla realizando un

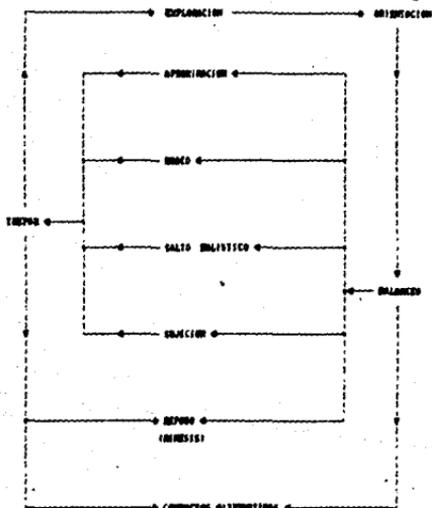
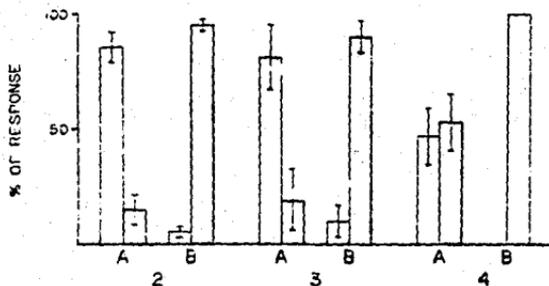
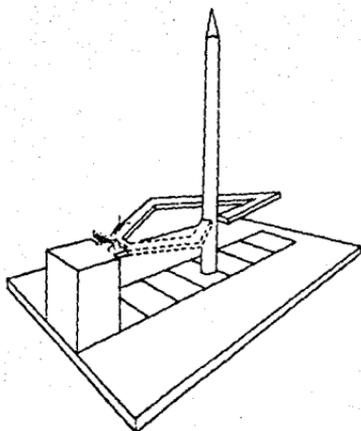


Fig I.8

ACERVO CONDUCTUAL Y EL ETograma DE LA CONDUCTA DE CHANTLILTAXIA DE LAS MANTIDAS DELISSIDA.

-APROXIMACION
-DEFINICION
-MIRAR
-MIRAR CORPORAL
-MIRAR
-ORIENTACION
-DEFINICION
-DEFINICION (CUBIERTO/DEFINICION/DEFINICION)
-CATEGORIA (SIN/DEFINICION)

salto balístico (zanjas anchas, profundas y poco largas), caminando a través de la misma (zanjas largas, anchas y poco profundas), sujetando el objeto directamente (zanja profunda con un largo menor a la extensión de sus apéndices protorácicos), o rodeando (zanjas profundas, largas y poco anchas). En caso de encontrar en su camino al objetivo algún tipo de barrera, la mantis la escala hasta su punto más alto, e inicia de nuevo la exploración de su entorno. Roeder (1967), menciona brevemente este comportamiento específico de los mantidos, cuando discute las consecuencias motoras de lesionar la unión de los hemisferios de su protocerebro. Este autor señala que al colocar las mantis así lesionadas en una superficie, pierden su tendencia a desplazarse y trepar al objeto más cercano y escalarlo.



Otro aspecto que ha motivado nuestros estudios es el hecho de que los mántidos son insectos paurometábolos que presentan un crecimiento discontinuo por medio de mudas o ecdisis de su exoesqueleto quitinoso, los individuos incrementan sus tallas y pesos después de cada muda lo que define cada estadio posembrionario, por lo mismo, sus procesos de crecimiento somático resultan en una modificación discontinua de las interacciones con su mundo tridimensional. A este respecto, nuestro grupo de investigación (Lara y col, 1984) reportó un análisis ontogenético de esta conducta en el mántido Stagmomantis limbata Hahn.

Fig # 1.9) Arena para probar la conducta de "chantlitaxia", se incluye alternativamente a la zanja una ruta larga A, o una ruta corta B. b: porcentajes de emisión de salto balístico (barras blancas) y rodeo por ruta larga A, o por ruta corta B (barras punteadas). Se indican los estadios 2, 3 y 4. En el segundo estadio la frecuencia de emisión del salto balístico es mayor (83%) que el rodeo por ruta larga A (18%); esta relación se invierte ante la ruta corta B. En el tercer estadio se observa la misma relación; y en el cuarto estadio las frecuencias de emisión del salto y el rodeo ante la ruta larga A son iguales, mientras que ante la ruta corta B, las mantis dejan de saltar y sólo rodean (según Lara y col, 1985).

En este trabajo, reportamos que cuando se sitúa a la mantis en una plataforma separada por una zanja de un poste objetivo, y se le presentan rutas de rodeo como alternativas de acceso al mismo, este insecto modifica sus respuestas conductuales para llegar al objetivo en tres de sus edades posembriónicas, la selección de la conducta del animal, caminata o salto, depende de las dimensiones externas de los objetos y de la relación de estas dimensiones con las de su cuerpo (fig # I.9).

Otro ejemplo de la íntima relación entre las características posembriónicas de estos mántidos y las métricas de su mundo tridimensional, lo podemos encontrar en algunos estudios que realizó nuestro grupo de trabajo sobre el salto balístico (Lara et al, 1984; Franco y Lara, 1985). Esta conducta se caracteriza evaluando los parámetros de su dinámica de movimiento: el ángulo de salida y la velocidad inicial. Adicionalmente, analizamos la forma en que la mantis realiza esta pauta motora en función de las dimensiones de la zanja y de su edad posembriónica. En la ejecución de este patrón conductual, la mantis, en todos sus estadios, disminuye el ángulo de salida en proporción lineal inversa y aumenta su impulso inicial en proporción logarítmica directa a la distancia de salto. Sin embargo, en sus estadios posembriónicos terminales (6,7 y 8), cuando los mántidos adquieren un incremento drástico de sus pesos y tallas corporales, estos prefieren disminuir el ángulo de salida en una proporción mayor que el incremento en el impulso inicial. De esta manera, la mantis puede tener acceso a su objetivo con un gasto metabólico mínimo, representado por las modificaciones posturales que determinan el ángulo de salida, y no tanto por un incremento gradual del tono muscular femoro-tibial que requiere para lograr mayores impulsos iniciales.

Por otra parte, el repertorio de pautas motoras que componen la "chantlitaia", pudieser observado desde el momento de su emergencia del receptáculo de huevos u ooteca. Esto sugiere que los procesos de aprendizaje en el primer estadio posembriónico, no contribuyen de manera significativa en la tendencia a presentar este comportamiento.

II) Caracterización Ontogénica de Algunos

Aspectos de la "Chantlitaxia"

Introducción

El estudio de la coordinación sensorio-motora en los seres vivos incluye, como un aspecto de gran importancia, el entendimiento de como su Sistema Nervioso Central (SNC) integra el procesamiento de información sensorial con la activación de los programas motores, que les permitan una interacción apropiada con situaciones específicas del medio ambiente complejo en que se desenvuelven. En este capítulo presentamos un estudio etológico en la mantis religiosa Stagmomantis limbata hahn, donde analizamos, por un lado, los efectos que sobre su comportamiento global producen algunos cambios en las características tridimensionales de los dominios de interacción que pueden presentarse en el entorno inmediato, y, por otro lado, que tan sutil es el análisis que realiza su SNC de estas características. Esto nos permite definir los estímulos que son relevantes para la sobrevivencia de estos animales, así como la variedad de tácticas que emite para confrontarlos adecuadamente. Adicionalmente, los resultados de este trabajo experimental son utilizados en el siguiente capítulo para postular hipótesis específicas sobre el procesamiento de información que debe realizar el SNC de la mantis, para dirigir su comportamiento ante diversas situaciones específicas.

II.1) Materiales y Métodos

Los mantidos utilizados en las diferentes pruebas conductuales se obtuvieron de un cultivo que mantenemos en nuestro laboratorio, el que renovamos periódicamente con individuos y ootecas que se colectan en el Estado de Morelos. Este mantuario nos permite disponer de individuos de todos los estadios posembrionarios incluyendo organismos adultos, y se mantiene con un régimen de iluminación de 12-12 hrs de luz-obscuridad. Durante el transcurso de las diversas pruebas experimentales, se procuró utilizar mantidos diferentes en cada estadio, con el propósito de evitar la participación de procesos de aprendizaje durante el crecimiento. Asimismo, se utilizaron solamente hembras, debido a que los machos presentan una constitución somática más frágil, por lo que son susceptibles de ser dañados por las manipulaciones requeridas en los experimentos, y a que éstos prefieren volar, lo que dificulta las observaciones conductuales. En la tabla I mostramos los valores promedio de los pesos y las tallas de 10 mantidos en sus diversos estadios posembrionarios.

**TABLA # I) Valores Promedio de las Tallas y los Pesos
Corporales Poseembrionarios de la Mantis Religiosa.**

ESTADIO	TALLA (cm)	PESO (gr)
1	0.82 ± .04	0.004 ± .001
2	1.13 ± .03	0.008 ± .001
3	1.50 ± .10	0.017 ± .01
4	2.40 ± .38	0.060 ± .02
5	2.80 ± .04	0.124 ± .03
6	3.70 ± .07	0.210 ± .03
7	4.40 ± .09	0.500 ± .07
8	6.00 ± 1.0	1.530 ± .14

Las pruebas conductuales que se aplicaron a los mántidos, consistieron en la presentación de zanjas y rutas de acceso directo hacia un poste objetivo. En las diferentes arenas utilizadas para los experimentos (fig # II.1a,b,c,d) las dimensiones de las rutas de acceso directo y de la zanja entre la plataforma y el poste, se calcularon de la siguiente manera: la ruta corta (Rc) tres veces la talla promedio de los individuos; para la ruta larga (Rl) seis veces dicho tamaño; y para la zanja (Z) dos veces la talla promedio de los mántidos. En el caso de los experimentos en que se usaron rutas de igual magnitud pero de diferente forma, se eligió una longitud de las dos rutas igual a cuatro veces la talla promedio de estos insectos. Estas dimensiones fueron determinadas para garantizar que los animales, en todos sus estadios, prefirieran alcanzar el poste objetivo a través de una caminata por alguna de las rutas directas (tabla II).

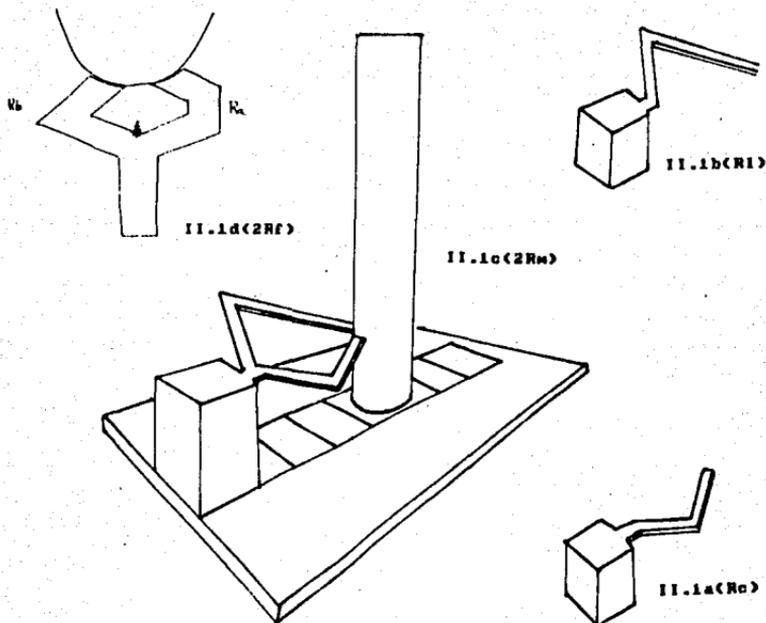


Fig II.1) Arenas utilizadas para probar la conducta de "chantlitaxia" de la mantis religiosa. A(Rc)-arena con una ruta corta y zanja; B(Rl)-arena con ruta larga y zanja; C(2Rm)-arena con dos rutas de métrica distinta y zanja; D(2Rf)-arena con dos rutas de igual métrica y formas distintas y zanja.

TABLA # II) Magnitudes en cm de las rutas y zanjas utilizadas en los ensayos conductuales.

ESTADIO	Rc	Rl	Zn	Ir
1	2.46	4.92	1.64	3.28
2	3.39	6.78	2.26	4.52
3	4.50	9.00	3.00	6.00
4	7.20	14.40	4.80	9.60
5	8.40	16.80	5.60	11.20
6	11.10	22.20	7.40	14.80
7	13.20	26.40	8.80	17.60
8	18.00	36.00	12.00	24.00

Rc = Ruta Corta; Rl = Ruta Larga; Zn = Zanja; e Ir = Rutas de igual magnitud, pero de formas distintas.

II.1a) Arena con una ruta corta y una zanja (Rc:Z)

Para estas observaciones se utilizó el dispositivo mostrado en la figura II.1a donde se observa que se dispuso una plataforma separada por una zanja de un poste objetivo; asimismo se colocó una ruta corta (tres veces la talla promedio de los animales) de acceso al mismo. La ruta de rodeo se dispuso en forma aleatoria a cada lado de la zanja, en cada prueba. En este caso sólo existían dos posibilidades de acceso al objetivo: rodeo corto y salto balístico, y se probaron ocho individuos de los seis primeros estadios, seis individuos del séptimo y cinco adultos, realizando 10 ensayos con cada uno.

II.1b) Arena con una ruta larga y una zanja (Rl:Z)

En estos registros sólo se cambió la ruta corta de acceso al objetivo por una ruta larga, de seis veces la talla promedio de los organismos de los diferentes estadios. La ruta de acceso se colocó a cada lado de la zanja en forma aleatoria también. Por tanto, sólo existieron dos alternativas de acceso: rodeo largo o salto balístico (fig II.1b). En este caso se probaron once individuos del primer estadio, diez de los estadios segundo, tercero y cuarto, cuatro en el quinto y sexto estadios, tres del séptimo estadio, y cinco del octavo estadio.

II.1c) Arena con dos rutas de métricas distintas
simultáneas y una zanja (2Rm)

Se colocó a los mántidos en una plataforma, separada por una zanja del objetivo y se incluyeron simultáneamente las rutas corta y larga como alternativas de acceso al mismo. De esta manera, se probaron ocho organismos del primer estadio, nueve del segundo estadio, once del tercero, nueve del cuarto, diez del quinto, seis de los estadios sexto y séptimo, y cinco del octavo estadio, 10 veces cada uno. Las rutas de rodeo se colocaron aleatoriamente a la derecha y a la izquierda de la zanja (fig II.1c). En este caso, se tuvo la presencia de por lo menos tres alternativas de acceso al objetivo: rodeo corto, rodeo largo, y salto balístico.

II.1d) Testigo experimental de la forma de las rutas (2Rf)

En la primera serie de experimentos se impuso a los mántidos la presencia de dos rutas de acceso al objetivo, las cuales tenían una métrica distinta; esta condición trajo consigo la inevitable inclusión de distintos ángulos de corte en las trayectorias hacia el objetivo para cada una de las dos rutas de rodeo. Debido a esto, se hizo necesario efectuar una serie de observaciones testigo que consiste en la imposición simultánea de dos rutas de rodeo con igual métrica y distintas formas. Así, las dos rutas de rodeo fueron construidas con una magnitud de cuatro veces y las zanjás de tres veces respectivamente, de la talla promedio de los mántidos de los estadios probados. Además, se dispuso una de las dos rutas con un ángulo recto y un ángulo agudo, mientras que la otra ruta tenía un ángulo agudo y uno obtuso (fig II.1d). Con estas magnitudes de las vías de acceso, se intentó limitar la toma de decisiones de los mántidos a la selección del rodeo por alguna de las dos rutas disponibles con formas distintas, con el objeto de evaluar si podría existir alguna preferencia por una de estas morfologías.

En esta serie de observaciones, no fué posible disponer de organismos de todos los estadios, pero fueron probados de cinco a ocho animales del primero, tercero, quinto y séptimo, 10 ensayos cada uno. En cada una de estas pruebas, también se colocaron las rutas de rodeo Ra y Rb a uno u otro lado de la zanja en forma aleatoria.

II.2) RESULTADOS CONDUCTUALES

II.2a) Ante Una Ruta Corta y una Zanja

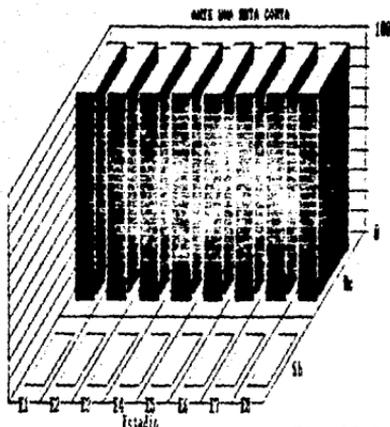


Fig II.2

Cuando los mánidos son colocados en un escenario donde se les presenta una ruta corta y una zanja como alternativas de acceso a su objetivo, estos pueden realizar un rodeo corto (Rc) o un salto balístico (Sb). Los porcentajes de emisión de cada pauta motora, durante su vida posembrionaria, se muestran en la figura II.2. En esta figura se observa que bajo estas condiciones métricas de su entorno, en todas sus edades posembrionarias, estos animales eligen siempre realizar el rodeo por la ruta corta para dirigirse hacia el poste objetivo, y que en ninguna ocasión eligen efectuar el salto balístico como alternativa de acceso al mismo. Eventualmente, los mánidos acortan el rodeo en la parte de la ruta que presenta el ángulo, dirigiendo su trayectoria en forma más directa hacia el objetivo.

II.2b) Ante Una Ruta Larga de Rodeo y una Zanja

En esta serie de experimentos se analiza la toma de decisiones de la mantis religiosa, para emitir las conductas -rodeo largo o salto- que le permiten llegar a su objetivo. Los porcentajes de emisión de las conductas alternativas se muestran en la tabla # III y en la figura II.3. En esta figura se observa que durante sus primeros estadios, los mánidos prefieren sortear la zanja por medio de un salto balístico que rodearla por la ruta larga. Sus decisiones cambian en forma gradual, y en estadios avanzados eligen con mayor frecuencia realizar los rodeos largos, y disminuye la frecuencia del salto balístico. Es importante subrayar que, eventualmente, detienen su desplazamiento hacia el poste objetivo y comienzan una exploración, un balanceo o el aseo corporal.

TABLA # III) Toma de decisiones de la mantis religiosa
ante una ruta larga de rodeo y una zanja.

ESTADIO	RL (%)	Sb (%)
1(11)	30.12	69.87
2(10)	19.54	80.45
3(10)	22.22	77.77
4(10)	61.25	38.75
5(4)	47.80	52.20
6(4)	54.20	45.80
7(3)	55.00	45.00
8(5)	62.50	37.50

Porcentajes de emisión de cada pauta motora. Rl=ruta larga; Sb=salto los números de mántidos probados se indican entre paréntesis junto al número de estadio.

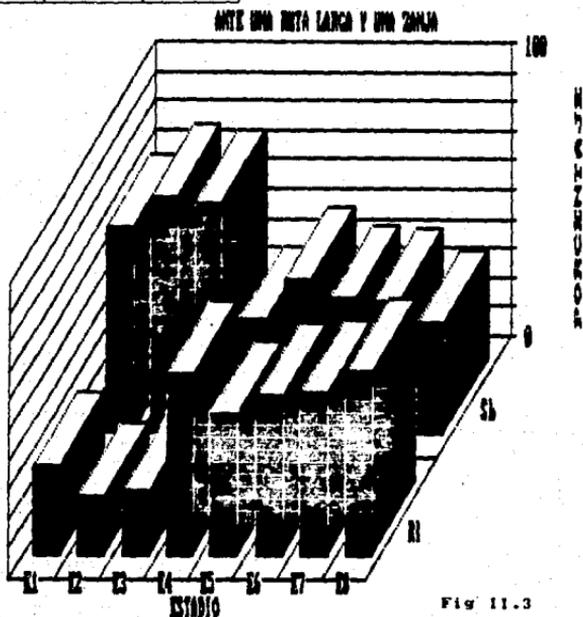


Fig 11.3

II.2c) Ante dos Rutas Simultáneas de Métrica Distinta
y una Zanja

Las observaciones experimentales en este caso, se muestran en la tabla IV y la figura II.4, en porcentajes de emisión de las pautas motoras. En esta figura podemos observar que los mantidos efectuaron dos conductas adicionales que no habíamos considerado inicialmente: rodeo parcial por la ruta corta con un salto balístico (Rc+); y el rodeo largo parcial con un salto balístico (Rl+), estos dos comportamientos los denominamos Conductas Mixtas. Desde el inicio de su vida posembriónica y hasta su quinto estadio, los animales eligen llegar a su objetivo por medio de cada una de las alternativas de que disponen: (Rc,Rl,Sb,Rc+,Rl+). Se observa que los mantidos modifican gradualmente su toma de decisiones, en estadios avanzados de su desarrollo, eligen con mayor frecuencia utilizar la ruta corta sobre las demás alternativas de acceso. Las mantis del sexto estadio, prefieren utilizar principalmente la ruta corta y eventualmente la ruta larga, mientras que, en los dos últimos estadios (pre-imago e imago) utilizan únicamente el rodeo corto. Es importante observar que las conductas mixtas sólo se presentan en los primeros estadios posembriónicos, con frecuencias bajas.

TABLA # IV) Toma de decisiones por la mantis religiosa, para la emisión de pautas motoras, ante ante dos rutas de rodeo de métrica diferente y una zanja.

ESTADIO	FRECUENCIAS DE EMISION DE CONDUCTAS (%)				
	Rc	Rl	Sb	Rc+	Rl+
1(8)	40.54	10.81	39.18	8.10	1.35
2(9)	58.33	19.44	18.05	2.77	1.38
3(11)	61.05	3.15	33.68	2.10	0.00
4(9)	75.00	21.05	0.00	2.63	1.31
5(10)	91.56	4.81	1.20	1.20	1.20
6(6)	95.50	4.60	0.00	0.00	0.00
7(6)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8(5)	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Rc=Rodeo Corto; Rl=Rodeo Largo; Sb= Salto balístico; Rc+=Rodeo corto con Salto balístico; Rl+=Rodeo largo con Salto balístico. Los números de mantidos probados se indican entre paréntesis junto al número de estadio.

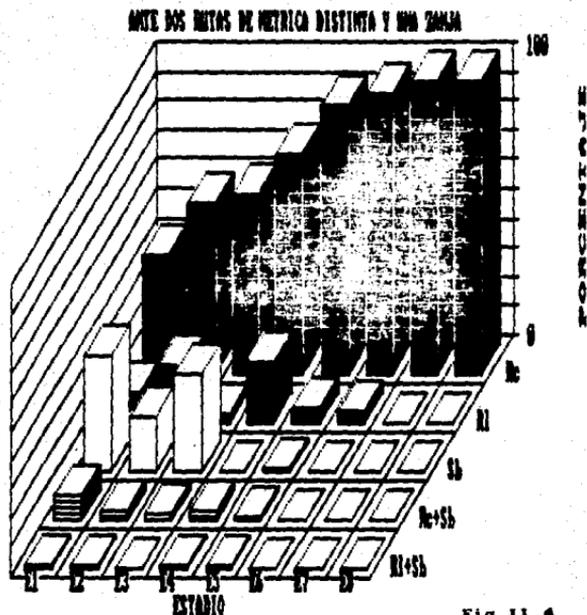


Fig II.4

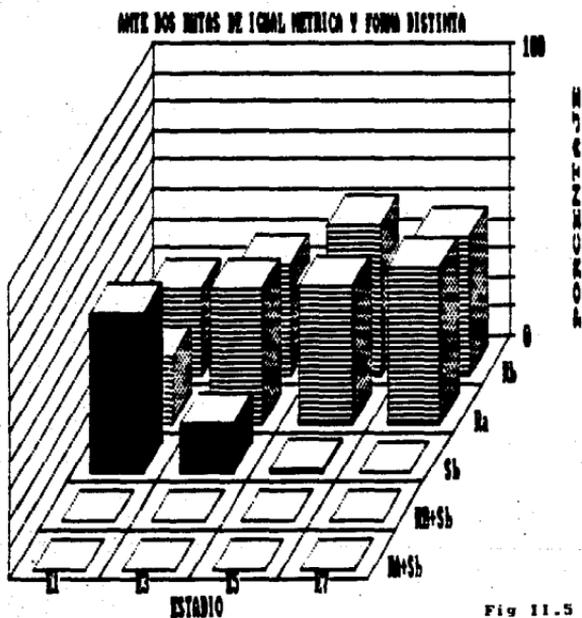
**II.2d) Ante dos Rutas Simultáneas de Igual Métrica
con Formas Distintas y una Zanja**

En esta serie de experimentos, probamos la toma de decisiones de los mantidos ante una zanja y dos rutas de rodeo Ra y Rb, con la misma métrica, pero con formas distintas. Los porcentajes de elección por los mantidos, de cada vía alternativa de acceso a su objetivo -Ra, Rb o Sb- son mostrados en la tabla # V y la figura II.5. En esta figura podemos notar que la frecuencia de efectuar un rodeo por cualquiera de las dos rutas (Ra o Rb), es semejante, y que el salto balístico disminuye su frecuencia de presentación durante la ontogenia.

TABLA # V) Toma de decisiones ante dos rutas de rodeo de igual métrica con formas distintas.

ESTADIO	Ra (%)	Rb (%)	Sb (%)
1(8)	22.50	29.03	54.51
3(11)	45.87	37.61	16.51
5(7)	46.96	51.51	1.53
7(4)	53.57	46.43	0.00

Ra=ruta A; Rb=ruta B; Sb=salto balístico. Los números de mántidos probados se indican entre paréntesis junto al número de estadio.



II.3) DISCUSION

Nuestras observaciones muestran por un lado que las mantis religiosas son atraídas significativamente por el objetivo, ya que en todos los casos utilizaron alguna de las rutas de rodeo y/o la zanja para tener acceso al poste; y, por otro lado, que la selección de alguna de estas vías alternativas por el insecto, representa una genuina toma de decisiones, que depende de las características métricas de las diferentes vías de acceso que se le presenten a la mantis en cada momento, así como de su edad posembrionaria. Esta decisión no parece verse afectada por algún proceso de aprendizaje, lo que discutiremos a continuación.

II.3a) Procesos de Aprendizaje

Se ha demostrado (Gelperin, 1963; Maldonado y Balderrama, 1971; Maldonado, 1972) que los mántidos son susceptibles de modificar algunas de sus pautas motoras como la captura de sus presas con base en el aprendizaje. Sin embargo, los cambios observados en las frecuencias de presentación, de las distintas pautas motoras de la "chantlita" de la mantis religiosa, parecen ser poco dependientes (si no es que nada) de algún tipo de aprendizaje. Esta suposición se fundamenta en las siguientes observaciones:

- 1) En todas las pruebas conductuales efectuadas, se impusieron las rutas alternativas de rodeo a la derecha e izquierda de la plataforma en forma aleatoria. Por lo mismo, las distintas posibilidades de acceso por rodeo al objetivo, no tuvieron una disposición espacial particular, así, la toma de decisiones por los mántidos, no podía ser influenciada por el aprendizaje de la localización espacial de alguna ruta de rodeo.
- 2) Los mántidos de cada estadio que fueron utilizados en la primera prueba conductual (una ruta corta y una zanja) fueron individuos distintos, de manera que cada organismo no había estado en contacto en estadios anteriores con este tipo de dispositivo de rodeo, sino hasta el momento de cada prueba. Sin embargo, los animales eligieron siempre el rodeo por la ruta corta cuando ésta se les presentaba.
- 3) En el caso de las pruebas ante una ruta larga y una zanja, los mántidos eventualmente detenían el rodeo, aparentemente, al perder de vista el poste objetivo. Esto sugiere que los insectos no utilizan el aprendizaje de la posición espacial del poste objetivo durante su acceso al mismo, y que este cambio de objetivo es un efecto de la actividad del ciclo percepción-acción, una proposición de la teoría de esquemas, que se discute en el siguiente capítulo.
- 4) Para probar cuantitativamente la no participación de algún proceso de aprendizaje en la toma de decisiones por los mántidos en las pruebas conductuales realizadas, efectuamos una prueba estadística de chi-cuadrada. Esta prueba consistió en la evaluación de la significancia de las diferencias entre las frecuencias de emisión de las pautas motoras observadas entre los primeros y los segundos cinco

ensayos en cada prueba conductual. Los resultados obtenidos en esta prueba estadística sustentan la hipótesis nula, esto es, no se detecta una diferencia significativa en las frecuencias de emisión entre los primeros y los segundos cinco ensayos conductuales, a excepción de los datos obtenidos de la segunda prueba experimental (R1:2) en los últimos cuatro estadios, donde aparentemente el tamaño de la muestra experimental no es significativa. Suponemos que esta excepción resulta de la poca representatividad de la muestra examinada en esta prueba conductual en estos estadios, lo que podemos observar en la tabla # III y la figura # II.3, donde se muestra el número de mantidos que se probaron ante esta condición en estas edades.

Este punto es de suma importancia para los objetivos de este trabajo, ya que intentamos probar si se presentan cambios en la estrategia conductual de estos insectos durante su vida posembrionaria, ante las mismas métricas de las vías de acceso, pero en forma independiente del aprendizaje.

II.3b) Toma de Decisiones, Métricas y Morfologías

Tridimensionales

Son diversos los factores que podrían contribuir para modificar la emisión de la pautas motoras de la mantis religiosa durante su comportamiento de "chantlilitaxia". En esta sección discutiremos solamente los efectos de los factores métricos de los objetos del espacio tridimensional sobre la toma de decisiones por estos insectos, y en la discusión general de este trabajo revisamos la participación de algunos otros factores, como lo son la maduración ontogenética de circuitos neuronales de su sistema nervioso, los cursos diferenciales en el crecimiento de las estructuras somáticas externas que están involucradas en la emisión de este comportamiento, y de los cambios posembrionarios en sus tasas metabólicas.

El mantido busca espontáneamente llegar a su objetivo, la trayectoria más directa es el cruce de la zanja por medio de un salto balístico. Sin embargo, la mantis no siempre utiliza esta trayectoria directa, y durante su vida posembrionaria, prefiera con mayor frecuencia rodear, pero, tratando de acortar su trayectoria hacia el poste tomando atajos.

Inicialmente pensamos que, tanto las métricas de la zanja como de las rutas de rodeo, influyen en la toma de decisiones de la mantis religiosa para llegar a su objetivo. Sin embargo, los cambios en la toma de decisiones de los mantidos ante las condiciones impuestas, sugieren que estos insectos perciben y estiman principalmente las magnitudes de la zanja, y que la estimación de estas métricas modifica su toma de decisiones, y no así, las métricas de las rutas de rodeo. Estas conjeturas están basadas en el análisis etológico de la toma de decisiones por la mantis, durante su emisión del comportamiento de "chantlilitaxia". Esto es, las estructuras de las

rutas denominadas "Rc", "Ra" y "Rb" utilizadas en la primera y cuarta pruebas (ver figs II.1a,d), ocasionó que éstas, permanecieran dentro de los campos visuales del insecto, lo que le permite percibir los bordes laterales de la zanja y utilizar con una mayor frecuencia el rodeo sobre el salto balístico. Para ilustrar este argumento, en las figuras # II.6 y # II.7, presentamos una comparación de los porcentajes de rodeos y salto balístico, obtenidos en las diferentes pruebas conductuales, donde podemos observar las similitudes de los cursos de cambio en la emisión de estas pautas motoras durante la primera y cuarta pruebas conductuales.

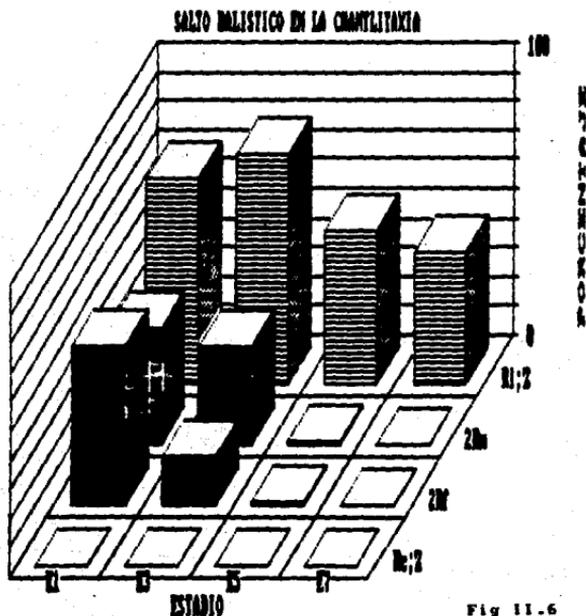


Fig II.6

Fig # II.6) Salto balístico durante la "chantlitaia". Rc:2=ante ruta corta y zanja; Rc:2=ante ruta larga y zanja; 2R1=ante dos rutas de métrica distinta y zanja; 2R2=ante dos rutas igual métrica y zanja.

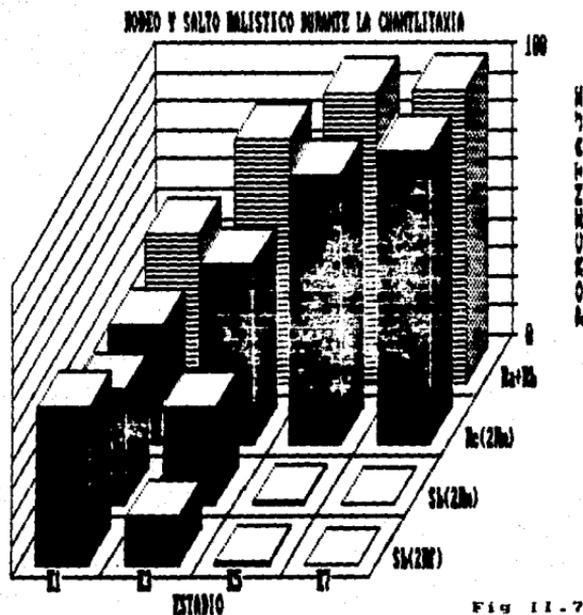


Fig II.7

Fig # II.7) Rodeo y salto balístico durante la "chantlitaxia". Sb(2Rf)=salto balístico ante dos rutas de igual métrica y formas distintas; Sb(2Rm)=salto balístico ante dos rutas de métrica distinta; Rc(2Rm)=rodeo corto ante dos rutas de métrica distinta; Ra+Rb=total de rodeos por rutas A y B, ante dos rutas de igual métrica y formas distintas.

Por otro lado, respecto de la segunda prueba conductual (R1:2), la morfología de la ruta "larga", ocasionó que ésta, -a diferencia de las rutas Rc, Ra y Rb- no estuviera tan cerca del eje que forman el cuerpo de la mantis y el poste, por lo que los mántidos percibían una zanja con un borde más alejado, o sea, más ancha, por lo que emitieron con mayor frecuencia el salto balístico. Esta misma característica de la ruta "larga", produjo además, que al llegar el animal al extremo de esta, eventualmente iniciara una exploración, ya que el eje cuerpo-poste se había perdido, y no percibía el objetivo sino hasta la nueva exploración.

En el caso de la toma de decisiones de la mantis religiosa ante la tercera prueba (2Rm), los animales perciben dentro de su campo visual el poste, y una zanja con una anchura que es diferente en sus lados debido a la presencia de las rutas Rc y Rl-, y suponemos que cada vía de acceso (zanja, borde próximo y borde alejado) representó para los mántidos un estímulo específico. La suposición de la individualidad de las aportancias de las vías alternativas, es sustentada por el hecho de que ante esta condición (2Rm), los cursos relativos de rodeo largo y salto balístico, son semejantes a los que emite el animal ante la arena Rl:Z (zanja y un borde).

Por otra parte, como la razón de las magnitudes de las vías de acceso, respecto de las tallas promedio de los mántidos en cada estadio se mantuvo constante, los cambios en las estrategias conductuales observados ante las arenas Rl:Z, 2Rm, y 2Rf, muestran que una situación ambiental con vías de acceso del mismo tamaño relativo, modifica la toma de decisiones por estos insectos en distintos estadios posembrionarios, lo que sugiere que durante su ontogenia, los mántidos presentan una actividad visuomotora distinta ante las mismas métricas de las vías de acceso.

II.3c) Optimización del Comportamiento

A este respecto, las observaciones conductuales presentadas en este trabajo, muestran consistentemente que los mántidos, ante las arenas que les fueron impuestas, prefirieron llegar a su objetivo por medio de la caminata, y que esta preferencia se acentúa durante el transcurso de su vida posembrionaria. Estos resultados, junto con lo anotado respecto del salto balístico en los antecedentes de este trabajo, en los que se muestra un cambio en la estrategia de realización de esta pauta motora, tendiente al posible ahorro de energía metabólica durante la ontogenia, nos sugieren que posiblemente la caminata implique un menor gasto de energía metabólica que el salto balístico por este animal, por lo que utilizan este patrón motor con mayor frecuencia y optimizan así su comportamiento.

Por mismo, suponemos que la mantis religiosa Stagmomantis limbata Nahn, desde el inicio de su vida posembrionaria, posee las capacidades perceptuales para detectar la presencia en su ambiente de vías alternativas de acceso a su objetivo. Asimismo concluimos que estos mántidos estiman las magnitudes métricas de estas vías de acceso - particularmente de las zanjas-, y que utilizan el reconocimiento de la estructura tridimensional de las mismas, para optimizar su arribo a su objetivo por medio de la emisión de las pautas motoras específicas de su acervo conductual.

II.4) HIPOTESIS DE TRABAJO POSTERIORES

- 1) Las magnitudes métricas y las morfologías que modifican la toma de decisiones posembriónica por estos animales, son las que corresponden a las zanjas.
- 2) La longitud de la zanja, y sus bordes laterales son estímulos independientes para la mantis.
- 3) La percepción simultánea de los estímulos anteriores, provoca una competencia entre pautas motoras por el control del comportamiento del animal.

III) MODELOS TEORICOS SOBRE COORDINACION VISUOMOTORA

El comportamiento animal está regulado por una gama muy amplia de factores, como los genéticos; epigenéticos; ambientales bióticos y abióticos. Por lo mismo, el comportamiento resulta de una trama de interacciones y compromisos compleja, lo que puede ocasionar que las diferentes pautas motoras que componen una conducta, se presenten de acuerdo con diferentes probabilidades. Más aún, estas probabilidades pueden cambiar en forma dinámica durante el desarrollo ontogenético del animal, lo cual ha hecho necesario el utilizar enfoques teóricos que consideren no sólo aspectos lógicos sino también probabilísticos para describir la dinámica del procesamiento de información en el sistema. En este capítulo presentamos dos formalismos, la teoría de la información que nos permite analizar sistemas que presentan diferentes estados en forma probabilística; y en lo que se refiere al aspecto lógico, la teoría de esquemas de Arbib (1981, 1987a,b), que utiliza, principalmente, un formalismo lógico para el estudio de la complejidad funcional del sistema nervioso central de los animales, en términos de sus procesos e interacciones, y que nos permite explicar la emisión de conductas globales para contender con un ambiente complejo en donde se desenvuelve (e.g. coordinación sensoriomotora).

III.1) LA TEORIA DE LA INFORMACION

Para muchas aplicaciones, Kinchin (1957) afirma que es deseable introducir la siguiente cantidad, que denomina la entropía de un esquema finito, y que mide el monto de incertidumbre asociado con el mismo:

$$H (P_1, P_2, P_3, \dots, P_n) = \sum P_k \log P_k \dots (1)$$

En esta ecuación $H=0$ si y solo si, uno de los números $p_1, p_2, p_3, \dots, p_n$ es igual a uno y todos los demás son iguales a cero, este es el caso cuando el resultado de un experimento puede predecirse de antemano con una completa certidumbre, donde el valor de la función H es siempre positivo. Adicionalmente para un número n de eventos, el esquema finito con el mayor valor de incertidumbre, es aquél con resultados igualmente probables, (e.g., $p_k=1/n$ $k=1, 2, \dots, n$), y la entropía presenta su mayor valor para estos valores de las variables p_k .

En una aplicación de la teoría de la información, varios grupos de ecólogos (Simpson, 1949; Margalef, 1963; Hutcheson, 1970; Odum, 1971) han utilizado la ecuación de la entropía anotada anteriormente, con el propósito de cuantificar la cantidad de diversidad que existe en los ecosistemas. Esta aproximación les ha permitido integrar los datos concernientes a varios factores ecológicos de las especies biológicas (e.g., dietas y microhábitats). En esta sección, empleamos la ecuación (1) para el análisis de la diversidad de la emisión de las pautas motoras que componen la "chantliltaxia", considerando que los valores de diversidad conductual ante cada situación ambiental y diferentes edades posembrinarias nos permiten definir el grado de dispersión en la emisión de las pautas motoras.

III.1a) Diversidad del Comportamiento

En la tabla # VI y la figura II.8, mostramos los valores de diversidad calculados utilizando la función de Shannon y los datos conductuales generados en los experimentos descritos en el capítulo anterior. Estos valores se obtuvieron normalizando los porcentajes de emisión de cada pauta motora entre 0 y 1. En la figura II.8 podemos observar que los valores de diversidad conductual ante una ruta corta y una zanja (Rc:Z) son iguales a cero en todos los estadios, mientras que ante una ruta de rodeo larga y una zanja (Rl:Z), los valores de diversidad conductual estimados van creciendo gradualmente en los primeros estadios y se estabilizan alrededor de un máximo, a partir del cuarto estadio posembrionario. Adicionalmente, tanto en el caso de la existencia simultánea de dos rutas de rodeo distintas (2Rm) como en la condición 2Rf, se muestra que la diversidad estimada presenta inicialmente valores altos, los que disminuyen en forma gradual durante la vida posembrionaria de los mantidos. Sin embargo, el curso de disminución de los valores de diversidad durante la condición 2Rm es mucho más rápido.

TABLA # VI) Diversidad conductual en cada prueba experimental.

ESTADIO	Rc:Z	Rl:Z	2Rm	2Rf
1	0.00	0.88	0.76	0.93
2	0.00	0.71	0.68	
3	0.00	0.76	0.53	0.93
4	0.00	0.96	0.43	
5	0.00	0.99	0.32	0.69
6	0.00	0.99	0.11	
7	0.00	0.99	0.00	0.62
8	0.00	0.95	0.00	

Rc:Z=ruta corta y zanja;-
 Rl:Z=ruta larga y zanja;-
 2Rm=dos rutas con métrica
 distinta y zanja; 2Rf=dos
 rutas de formas distintas
 y una zanja.

Los cambios en la diversidad conductual durante la ontogenia, en cada condición experimental, presentan las siguientes tendencias globales:

Rc:Z = diversidad cero

2Rm = diversidad mínima

2Rf = diversidad intermedia

Rl:Z = diversidad máxima

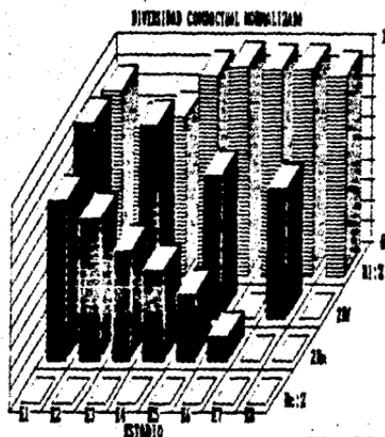


Fig 11.8

Los resultados conductuales sugieren que cada vía alternativa de acceso al objetivo parece representar un estímulo específico para los mantidos, y es posible que la presencia de estas vías, establezca una competencia entre distintos procesos percepto-motores por el control de la conducta del animal. Por esto mismo, utilizamos los valores de diversidad conductual como índices representativos del equilibrio en esta competencia conductual.

Los valores de diversidad conductual, estimados para la toma de decisiones de los mantidos ante las condiciones experimentales Rc:Z y Rl:Z (figura 11.8), contrastan de manera importante, ya que en el primer caso (Rc:Z) la diversidad conductual es cero durante toda su vida posembrionaria, mientras que en el segundo caso (Rl:Z), los valores de diversidad conductual se incrementan hasta agruparse alrededor del valor máximo.

Estas dos situaciones, diversidad nula y diversidad creciente hasta un máximo, sugieren que en el primer caso (Rc:Z) la competencia entre los patrones motores para la caminata y el salto balístico está fuertemente dominada por el primero. En la segunda situación (Rl:Z) suponemos que en los primeros estadios se presenta una dominancia del patrón motor para el salto sobre el de caminata, y que durante el desarrollo posembrionario se establece un mayor equilibrio en la competencia entre estas dos pautas motoras.

En el caso de la tercera prueba (2Rm), la mayor diversidad conductual en las etapas juveniles (fig 11.8), sugiere que al inicio de la vida posembrionaria, existe un mayor grado de equilibrio en la competencia que mantienen sus procesos percepto-motores por el control de la conducta, de aquí que los mantidos además de utilizar todas las vías de acceso disponibles, también emiten conductas compuestas, lo que indica una indeterminación en la competencia entre los procesos percepto-motores que provocan las vías de acceso al objetivo.

Para el caso de la prueba 2Rf (fig II.8), el equilibrio que alcanzan las frecuencias de decisión del rodeo por Ra y Rb, está cercano al nivel de equilibrio mostrado en la segunda prueba (R1:2), lo que muestra que en ambos casos, se presentan los procesos más intensos de competencia inter-esquemas, respecto de las demás pruebas experimentales realizadas.

En nuestro enfoque teórico los valores de diversidad conductual obtenidos por medio de la ecuación de la entropía, pueden incorporarse en la construcción de los modelos teórico-esquemáticos, con el fin de representar el grado de equilibrio en la competencia inter-esquemas. En la siguiente sección presentamos los aspectos más relevantes de la teoría de esquemas, así como un modelo teórico-esquemático de la conducta de "chantliltaxia", en el que hemos incluido el análisis de la diversidad de este comportamiento.

III.2) TEORIA DE ESQUEMAS

Uno de los aspectos más importantes en el estudio del procesamiento de información que realiza el Sistema Nervioso Central (SNC) de los animales para controlar su conducta es, sin duda, la definición clara de la relevancia que tiene para su sobrevivencia los diversos estímulos que pueden presentarse en su entorno, así como las diferentes tácticas que puede desplegar para confrontarlas adecuadamente.

Para interactuar con ambientes complejos, los seres vivos deben ser capaces de identificar, localizar espacialmente, y obtener una representación paramétrica de los diferentes tipos de estímulos ambientales, los que serán referidos de aquí en adelante como dominios de interacción. Se ha postulado que esta paramétrica es utilizada por el organismo para activar los programas motores apropiados para contender con situaciones externas (Arbib, 1981). En este tipo de estudios, debe contemplarse que además, la capacidad para emitir comportamientos específicos es modulada por diversos factores que definen el estado motivacional del animal (Ewert, 1980).

A través de la integración de enfoques "top-down" y "bottom-up", nuestro grupo ha propuesto, y analizado, modelos conceptuales y de redes neurales sobre procesos relacionados con la coordinación visuomotoras en anfibios (Cervantes-Pérez, 1985; Cervantes-Pérez, Lara y Arbib, 1985; Lara, Arbib y Cromarty, 1982; Lara y Arbib, 1985; Lara et al, 1984). En el desarrollo de los modelos conceptuales, hemos utilizado un marco teórico propuesto por Arbib (1981, 1985, 1987) - definido como teoría de esquemas- que nos permite describir adecuadamente la relación entre información sensorial y el control de respuestas motoras.

La teoría de esquemas de Arbib (1981, 1987a,b) representa un enlace entre diversas disciplinas, que estudian los sistemas adaptativos que procesan información, como las neurociencias, la robótica y la psicología cognoscitiva, entre otras, y las que han sido

agrupadas bajo el epígrafe de "ciencia cognoscitiva" (Cervantes-Pérez, 1989). La teoría de esquemas nos provee de un lenguaje global, con el que podemos realizar un análisis de los procesos involucrados en la coordinación sensorio-motora.

En este tipo de análisis denominado "top-down", se intenta explicar el comportamiento global de los animales en términos de funciones generales y sus interacciones, sin incluir inicialmente los detalles de la fisiología y anatomía de su SN (Lara y col, 1984). De esta manera, el organismo es considerado como una "caja-negra", ya que sólo se toman en cuenta los estímulos ambientales que lo afectan (entradas sensoriales) y sus respuestas conductuales globales ante los mismos (salidas motoras). Este modelo global es desglosado posteriormente en "bloques" cada vez más simples, los que están compuestos por pautas motoras y parámetros ambientales específicos, y se estudia cómo el comportamiento del organismo puede resultar de la interacción específica entre estos "bloques". En etapas ulteriores del análisis, los nuevos "bloques" son, a su vez, descompuestos en piezas mucho más pequeñas, cuyas interacciones deben explicar el funcionamiento de los "bloques" intermedios. Este proceso de análisis puede desarrollarse por medio de una estrategia teórico-experimental en donde las conclusiones lógicas de las interacciones entre los bloques nos permiten establecer hipótesis específicas, que pueden ser probadas experimentalmente. A partir de estas nuevas observaciones el modelo conceptual debe actualizarse para, a su vez, generar nuevas hipótesis. De esta manera, continuamos con el ciclo teoría-experimento, tratando de definir en última instancia una red neuronal que implemente las funciones específicas de los "bloques" más simples. SE debe puntualizar que esta aproximación persigue un objetivo análogo al de la neuroetología: identificar los mecanismos neurales que subyacen al comportamiento.

A este respecto, algunos autores han usado el concepto de esquemas como estructura de información en el cerebro, que permite a un animal interpretar la circunstancia particular de su mundo externo en forma específica, y definir la secuencia de acciones para enfrentarse adecuadamente a ésta. En forma más básica, un esquema es una interfase sensoriomotora que usa información sensorial para dar una respuesta motora (Arbib, 1987, 1981; Lara y col, 1984). Dentro de este contexto Arbib (1981) sugiere que la coordinación sensoriomotora se puede descomponer en tres tipos de entidades (fig # III.1):

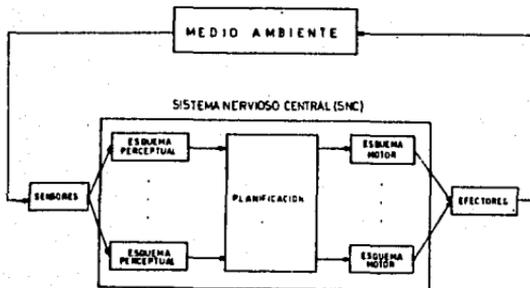


Figura III.1) Coordinación sensorio-motora según la teoría de esquemas. El estado interno del organismo se actualiza con nuevos estímulos, cuya representación interna (esquema perceptual) es usada por el organismo (planificación) para decidir que acción (esquema motor) debe ser emitida (adaptado de Arbib, 1981; Cervantes-Pérez, 1989).

1) Esquema perceptual (EP), se define como la unidad de conocimiento que representa, dentro del cerebro, una situación del medio ambiente con la cual el organismo pueda interactuar. La activación de un esquema perceptual representa la presencia de una situación ambiental con la cual, el animal puede interactuar de una forma específica.

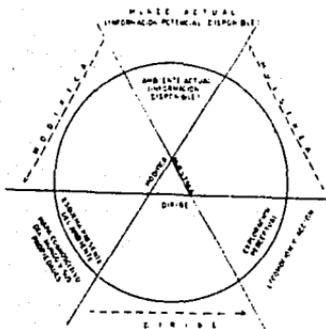
2) Esquema motor (EM), definido como la unidad de control motor que usa información generada por uno o varios EP, para dirigir una acción del animal que le permita interactuar adecuadamente con su medio ambiente.

3) Planificación, se define como el mecanismo que, con base en la información generada por los EP, selecciona los EM más adecuados de acuerdo con los objetivos prevaletentes del organismo. La activación diferencial de EM depende de interacciones cooperativas y competitivas entre los mismos.

Adicionalmente, Arbib (1981) postula que la percepción de un objeto por medio de la activación de EP apropiados, involucra operar con rutinas (EM) que le permiten al sistema interactuar con este objeto, sin que sea obligatoria la ejecución de ninguna de estas rutinas. Por lo mismo, aunque el animal es capaz de percibir muchos aspectos de su medio ambiente, sólo interactúa con algunos de ellos.

De esta forma la percepción activa define un espacio de búsqueda, y la planificación concentra la atención definiendo una trayectoria a seguir.

Ciclo Percepción-Acción



Las relaciones que existen entre la percepción y la acción, fueron analizadas por Neisser (1976) y Arbib (1981). Estos autores proponen un diagrama que mostramos en la figura # III.2. El ciclo interno se denomina ciclo perceptual, donde la exploración por el animal de su mundo visual es dirigida por esquemas anticipatorios, definidos por Neisser (1976) como "planes" para acción perceptual. La información recibida modifica las anticipaciones del animal sobre ciertas estructuras de información que, al modificarse, dirigen la exploración del ambiente y preparan al sujeto para recibir más información.

Fig # III.2) Ciclo percepción-acción. Ver texto para explicación. (tomado de Arbib, 1981; adaptado de Neisser, 1976).

En este contexto, podemos entender la percepción en términos de la interacción del animal con su medio ambiente. Además, esta misma figura (# III.2), el ciclo externo muestra que mientras que el organismo se mueve en un ambiente complejo, elaborando, ejecutando y actualizando planes de interacción, debe ser capaz de adecuar su relación con las condiciones externas actuales, de tal manera que pueda anticipar aspectos del ambiente antes de que éstas se presenten. Por lo anterior, con el ciclo percepción-acción el animal integra sistemáticamente toda la información sensorial que percibe durante su interacción con el ambiente, actualizando su modelo interno del mundo (Cervantes-Pérez, 1989).

III.3) MODELO GLOBAL INICIAL TEORICO-ESQUEMATICO

DE LA "CHANTLITAXIA"

La observación empírica de las pautas motoras que componen la conducta de "búsqueda de refugio", o "chantlitaxia", fué presentada en la figura # I.8, y este etograma nos sirve como fundamento para la construcción del modelo conceptual que presentaremos a continuación.

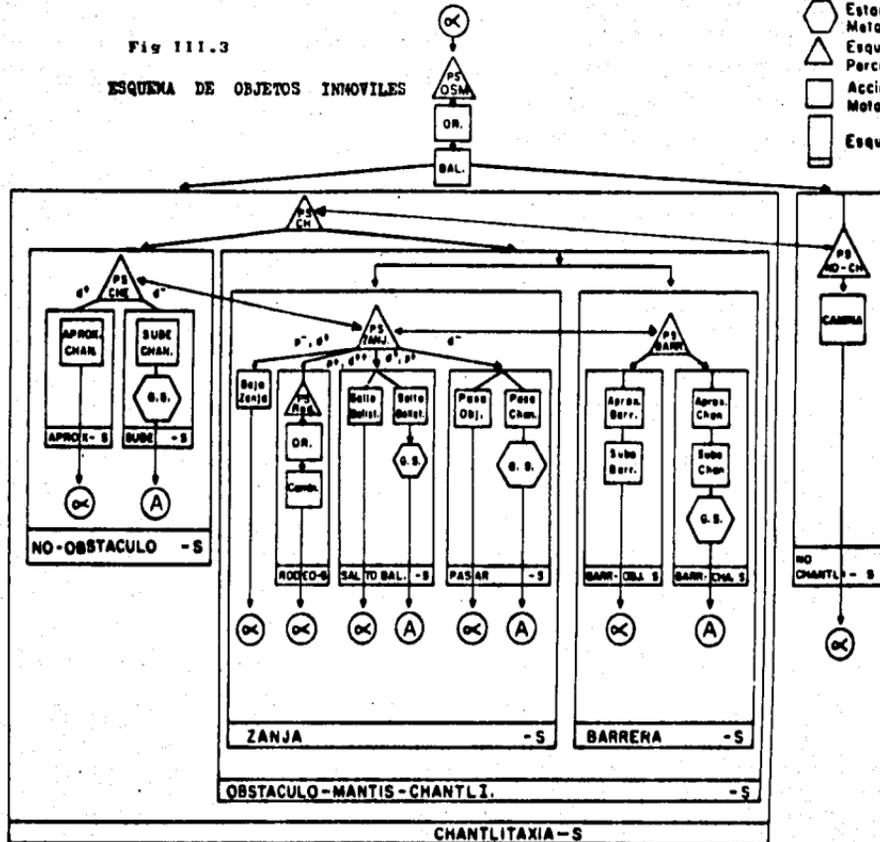
En la construcción y análisis de este modelo utilizamos la teoría de esquemas con la notación gráfica propuesta por Arbib (1981) y Lara y colaboradores (1984), donde los esquemas principales se representan por rectángulos con doble línea a los lados, esquemas con rectángulos de línea sencilla a los lados, esquemas perceptuales por triángulos, esquemas motores con cuadrados, esquemas meta por medio de hexágonos, el flujo de datos se muestra como flechas punteadas, y el flujo de control se representa con flechas continuas. Además, se representa la interacción competitiva entre diferentes esquemas como flechas continuas, indicando que cada rama del diagrama puede tener el control de la respuesta del animal dependiendo de la situación ambiental específica. Cada bloque representa un estado del animal en relación a su medio ambiente y cada una de las ramas representa la aparición de diferentes interacciones organismo-ambiente. La representación no es siempre secuencial, debido a que el sistema nervioso procesa la información tanto secuencialmente como en paralelo. El grupo de esquemas que define el comportamiento del animal en diferentes situaciones lo denominamos el esquema global.

En la figura III.3 se muestra el esquema global inicial del comportamiento visuomotor de la mantis religiosa durante la ejecución de la "chantlitaxia". Cuando el animal se encuentra en un medio ambiente en donde no hay objetos en movimiento, lo primero que hace es explorar su entorno, para lo cual se requiere de la activación de los esquemas motores de orientación y balanceo. Este sistema da como resultado la localización de un lugar donde la mantis pueda permanecer oculta y definir la distancia a la que se encuentra. La mantis puede encontrar, de acuerdo a las condiciones del escenario que empleamos en el laboratorio, tres posibles situaciones: 1) hay un escondite, sin obstáculos entre el animal y el mismo; 2) hay un escondite, pero existen obstáculos para llegar a él; y 3) no hay escondite. En el primer caso, el animal puede subir al escondite o caminar y subir al escondite, dependiendo de la distancia a la que se encuentre. En el segundo caso, el animal puede encontrarse dos tipos de obstáculos; barreras o zanjas. En el caso de que el obstáculo sea una barrera, el animal simplemente la sube y regresa el control al estado inicial, representado por alfa en la figura, mostrando el carácter repetitivo del esquema.

Fig III.3

ESQUEMA DE OBJETOS INNOVILES

- ⬡ Estado (GS)
Meta
- △ Esquema (PS)
Perceptual
- Acción (MS)
Motora
- ▭ Esquema (S)



En el caso de que el obstáculo sea una zanja, se pueden presentar varias situaciones, dependiendo de la distancia (d) entre la plataforma en la que se encuentra colocada la mantis y el poste objetivo a alcanzar y la profundidad de la zanja (p), la mantis puede: bajar deambulatoriamente la zanja, si esta es poco profunda (d-) y el poste se encuentra muy retirado (d++); realizar un salto balístico en caso de que la zanja sea profunda (p++), pero el poste no se encuentre muy retirado (d+); o simplemente asirse al poste si la distancia a la que se encuentra es muy pequeña (d-). Finalmente, en el caso de que no haya escondite, el animal simplemente camina guiado por otros factores, tales como luz, vegetación, lluvia, vientos, etc.

Este diagrama global de la "chantlitaxia" nos permite mostrar como la mantis religiosa define la emisión de sus pautas motoras, con distintas modalidades, en función de una detección precisa de las características tridimensionales de los diferentes dominios de interacción que se encuentran presentes en su entorno inmediato; con base en la evaluación de esta tridimensionalidad, estos animales buscan alcanzar el objetivo por medio de tácticas específicas. Asimismo, este modelo nos permite, una vez explicada la conducta bajo estudio, postular el tipo de procesamiento de información que debe realizar el sistema nervioso de los mantidos durante la "chantlitaxia". También, nos ha permitido identificar la conducta de rodeo como la que requiere de mayor procesamiento de las características tridimensionales del ambiente, por parte del SNC, específicamente si se presentan al animal un mayor número de alternativas para rodear.

Siguiendo nuestro ciclo teoría-experimento, y como consecuencia del análisis del modelo, procedimos a caracterizar en forma más detallada, la influencia que ejercen los valores de la magnitudes físicas de las rutas alternativas que pueda tener la mantis en una situación específica, sobre la toma de decisiones durante la emisión de este comportamiento. Además, incluimos en estos experimentos el efecto que tiene sobre este procesamiento de información, la edad posembrionaria de estos animales. La realización de estos experimentos se presentó en el capítulo anterior.

III.3a) Modelo Global de la "Chantlitaxia" Modificado

Las modificaciones propuestas para el modelo inicial se implementaron en la parte que considera las respuestas visuomotoras del insecto cuando existe un "chantli" (chantlitaxis -S) (fig III.3); enriquecido ahora con la presencia de una o más rutas alternativas de rodeo (fig III.4). De acuerdo con el ciclo teoría-experimento, las nuevas hipótesis de trabajo que surgieron de las pruebas experimentales de la conducta de los mantidos, son formalizadas en este nuevo modelo esquemático.

FIGURA III.4
 SISTEMA DEL COMPORTAMIENTO DE LA MOVILIDAD DELICUOSA
 DENTRO UN CAMPO DE UNO ZANJA COMO OBJETIVO.

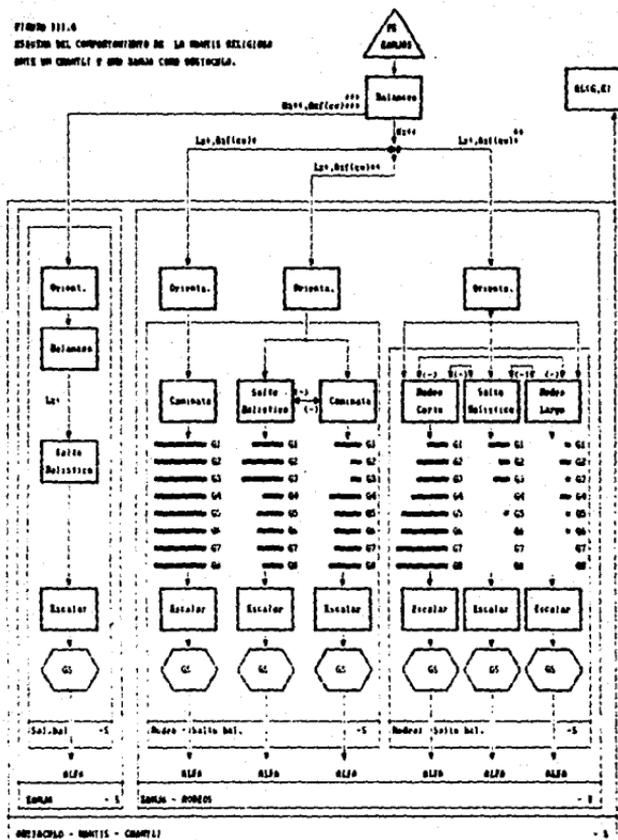


Fig III-4

En la figura III.4 las tres dimensiones de la zanja son representadas de la siguiente manera: Hz=altura de la plataforma sobre la arena; Lz=longitud entre la plataforma y el poste objetivo; Az=anchura de la zanja. El último parámetro de la zanja, la anchura Az, está representado como una función de la longitud lateral de la misma dentro del campo visual (Asf(cv)). La magnitud de estas tres

dimensiones de la zanja puede ser: corta, larga o muy larga, lo que se indica por ++, o +++, respectivamente. El caso en que no existe una ruta de acceso alternativa, es análogo a una anchura de la zanja es muy grande, (Az +++,+++). Los super-subíndices indican que el ancho de la zanja es de una magnitud tal que sale del eje visual del insecto, el que está orientado hacia el objetivo. Con base en este mismo formalismo, en esta figura (III.4) el caso en el que existen dos rutas de acceso alternativas de métrica distinta, se representa con los sub-superíndices ++ y +, lo que indica que en sus campos visuales, lateral izquierdo y derecho, el mantido percibe distintas anchuras para la zanja. Además, en todos los casos, la estimación de las métricas de la zanja, activa el esquema motor de orientación (Orient.), y que la decisión de utilizar cada vía de acceso, comprende cuatro situaciones:

- 1) El ancho de la zanja es muy grande (Az +++,+++) (no hay ruta de rodeo alternativa).
- 2) El ancho de la zanja es corto en un extremo y muy grande en el otro (Az +++,+) (una ruta corta de rodeo).
- 3) El ancho de la zanja es grande en un extremo y muy grande en el otro (Az +++,++) (una ruta de rodeo larga).
- 4) El ancho de la zanja es grande en un extremo y corta en otro (Az ++,+) (dos rutas de rodeo de métricas distintas).

En el primer caso (Hz++;Az+++,+++;Lz+), se puede activar el esquema motor de balanceo, y, posteriormente el esquema motor para el salto balístico.

En el segundo caso (Hz++;Lz+;Az+++,+) se activa el esquema motor de la caminata y el animal rodea el borde de la zanja.

En el caso tercero (Hz++;Az+++,+++;Lz+++,++) se presenta una competencia de los esquemas motores para la caminata y el salto balístico, lo que está representado por las conexiones con flechas y un signo menos entre paréntesis (-).

En el cuarto caso (Hz++,Lz+,Az++,+), se activan los esquemas motores para la caminata y el salto balístico, lo que produce una competencia entre los mismos por el control del comportamiento del animal, indicada por las flechas que representan inhibiciones (-). Una vez que el insecto decide la vía de acceso y llega a su objetivo, se activa el esquema motor del escalamineto (escalar). Cuando el animal logra subir a la parte más alta de su objetivo, logra obtener el estado meta (GS) y el control de la conducta regresa al esquema principal de esta conducta (alfa).

Por otro lado, se incluye la probabilidad de que el control de la conducta sea ejercido por algún otro esquema motor, y que las pautas motoras sean interrumpidas, presentándose alguna otra conducta: este fenómeno está representado por el esquema motor Al (G,E) colocado en la parte superior derecha de la figura IV.2. Este esquema representa la competencia que existe entre esquemas, de ésta y otras pautas

motoras del repertorio conductual del insecto, y lo consideramos como una función de factores biológicos del crecimiento (G) (ver sección final de este trabajo, de las perspectivas del mismo), y de la ocurrencia aleatoria de diversos estímulos ambientales (E).

Por último, la magnitud y el índice numérico de las barras horizontales, indican las probabilidades de realización de las pautas motoras y el estado posembriónico respectivamente.

De esta manera, hemos presentado las modificaciones que proponemos para el esquema global de la "chantlita" de la mantis religiosa, cuando esta se encuentra en un plano y ante un objetivo, estando todos los objetos inmóviles. Asimismo, hemos incluido la participación competitiva de otros esquemas perceptuales y motores, en el control de las acciones motoras del insecto, lo que puede estar relacionado con el usual carácter aleatorio que presenta la emisión de las pautas motoras del animal.

III.4) DISCUSION

Un grupo inicial de observaciones conductuales en la mantis religiosa sirvió como fundamento para la proposición del modelo global ante objetos fijos; por tanto, los esquemas parciales y sus interacciones, del modelo global pueden ser considerados como hipótesis de trabajo, ya que intentan caracterizar el tipo de conductas que podría emitir el animal de acuerdo con situaciones ambientales específicas. Con base en la utilización de la estrategia de investigación teórico-experimental, el siguiente paso consistió en la implementación de nuevas series de pruebas conductuales, tratando de establecer la validez de las proposiciones subyacentes al modelo global, además de que se incluyó en estos experimentos una gama más rica de condiciones ambientales y por lo tanto se aumentó la generalidad del modelo.

Comparando el modelo global original (fig # III.3) con el que fué actualizado a la luz de los nuevos resultados conductuales, (fig III.4), podemos notar que en este nuevo modelo se considera una variedad de condiciones ambientales más rica, ya que se incluye la existencia de varias alternativas de rodeo junto con la posibilidad del salto balístico. Este modelo modificado incluye el fenómeno de la variabilidad de las posibles respuestas del insecto, cuando actúan factores aleatorios ambientales y orgánicos. A este respecto, una modificación del modelo global inicial que es importante es la introducción del parámetro interno G, el que representa la interacción compleja de varias características orgánicas, que se modifican durante el desarrollo de la ontogenia del mántido (ver sección final de este trabajo). Además, podemos observar que en este modelo modificado, los esquemas parciales correspondientes a las condiciones de existencia de zanjas y rutas de rodeo, difieren significativamente de los esquemas parciales considerados en el modelo global original. Lo anterior resulta de que en esta nueva proposición, se muestra que

son las métricas de las zanja, más no de las rutas de rodeo, lo que determina la decisión del mántido.

Adicionalmente, en el modelo modificado se nota la ausencia de las barreras como obstáculos hacia su objetivo, ya que nuestras observaciones muestran que los mántidos, cuando se encuentran en una superficie al descubierto, perciben cualquier objeto cercano y con mayor altura que esta, como un objetivo por alcanzar. Asimismo, se ha omitido el esquema motor que permite al animal cruzar la zanja, ya que, cuando la misma es somera no constituye un obtáculo.

Debido a lo anterior, resulto ser necesario introducir en la teoría de esquemas, las participación de factores estocásticos. En este trabajo proponemos que los valores calculados por medio de la función de Shannon-Wiener (1948), para la diversidad conductual posembriónica en cada prueba, nos pueden servir como índices del grado de competencia que las distintas aportancias, emanadas de las alternativas de acceso, producen entre los esquemas perceptuales y los esquemas motores respectivos.

En el caso del modelo global inicial, se suponía que los factores orgánicos de los mántidos que influían mayormente en su toma de decisiones eran su talla y peso corporales. Sin embargo, en el modelo modificado introducimos el parámetro G, el cual proponemos que representa la interacción compleja, durante la ontogenia de los mántidos de los siguientes tres factores de su desarrollo y maduración somática.

1) **Morfometría.**- la existencia de procesos de crecimiento posembriónico diferencial de las estructuras somáticas externas, las que están involucradas en la emisión de las pautas motoras que componen su conducta de "chantlitàxia". Este factor puede influir la toma de decisiones de las pautas motoras a efectuar por los mántidos, ya que además de su crecimiento posembriónico en talla y peso corporales, en forma lineal y exponencial respectivamente, pueden ocurrir cambios en las proporciones relativas de sus estructuras somáticas que les permiten realizar pautas motoras específicas. Estos posibles cambios alométricos, pueden propiciar modificaciones importantes respecto de sus relaciones con su mundo tridimensional y sus capacidades orgánicas, lo que modifica la emisión de sus distintas pautas motoras durante su ontogenia (Gould, 1966; Rodríguez y Maldonado, 1974; Picones, 1983).

2) **Metabolismo.**- Krogh y Weis-Fogh (1951) y McNeill (1971) mostraron que los insectos presentan cambios metabólicos importantes en función de su peso corporal y su grado de actividad motora (fig # III.5a,b). Estos autores encuentran que el valor absoluto de su metabolismo, medido este como consumo de oxígeno y/o producción de bióxido de carbono, se incrementa con el peso y la edad posembriónica, mientras que el metabolismo respecto de la unidad de masa (gr), disminuye con el peso y la edad de los insectos. Por lo mismo, tenemos derecho a esperar que la energía metabólica disponible en cada estadio, determine en parte, el tipo de pautas motoras que son más probables a emitir por los mántidos, lo cual influiría en la toma de decisiones por estos animales.

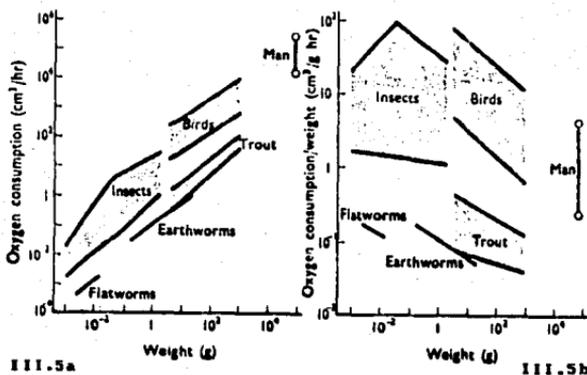


Fig # III.5a) Curso de consumo de oxígeno vs peso corporal en varias especies de animales. Fig # III.5b) Curso de consumo de oxígeno en función por gramo de peso. Donde se indica un rango de consumo de oxígeno para animales del mismo tipo y peso, el rango inferior es el consumo basal en reposo, y el rango superior es el consumo máximo durante la actividad motora (modificado de McNeill, 1973).

3) Maduración Neuronal.- los cambios posembrionarios en los dos factores mencionados anteriormente, deben estar coordinados durante el desarrollo somático, con las posibles modificaciones de los circuitos neuronales que componen las vías visuomotoras de estos animales. A este respecto, el tipo de crecimiento discontinuo de estos insectos paurometábolos por medio de ecdisis, determina que sus órganos internos incluido su sistema nervioso central (SNC), sufran cambios anatómo-funcionales durante su vida larvaria. Por lo tanto, debido a que la activación y coordinación de sus pautas conductuales depende de la actividad de su SNC, es probable que la modificación ontogenética de su comportamiento ante una misma situación ambiental, sea debida en parte a los cambios que su SNC sufre durante su crecimiento, como el caso estudiado por Bentley y Hoy (1970) del desarrollo ontogenético del vuelo en el grillo Teleogryllus commodus, desde la eclosión hasta la ecdisis final. En este estudio ontogenético del vuelo, se mostró el desarrollo de los circuitos neurales responsables de esta conducta por medio del registro de la actividad eléctrica, tanto de los músculos elevadores así como de los músculos depresores de los dos pares de sistemas alares.

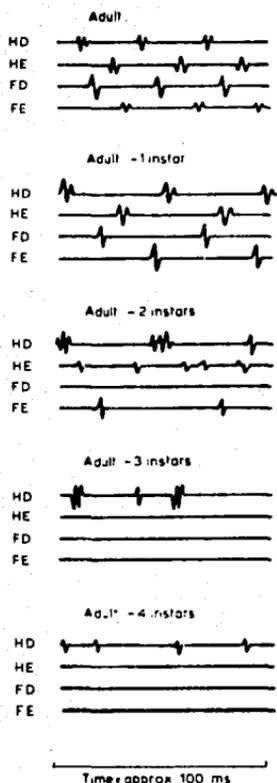


Fig III.6

En la figura III.6 se muestra la actividad de estas unidades motoras en los últimos cuatro estadios posembrionarios del grillo, donde podemos ver que en el octavo estadio, ocasionalmente se presentan simples espigas en el músculo depresor alar mesotorácico, pero las demás unidades están en reposo. Estas simples espigas se convierten gradualmente en trenes sostenidos, mientras que tanto el elevador alar mesotorácico así como las unidades motoras metatorácicas aumentan su actividad en forma gradual. El curso de disparo de estas unidades no se presenta en forma completa sino hasta la ecdisis final, debido a que este curso de disparo depende de un sistema de retroalimentación sensorial desde el sistema alar, el cual aparece completo hasta el imago.

Fig # III.6) Cambios fisiológicos durante la maduración del comportamiento de vuelo en el grillo; actividad eléctrica en las motoneuronas de los músculos elevador (E) y depresor (D), en las alas anteriores (F) y posteriores (H) en el grillo, durante los estadios anteriores a la ecdisis final (Bentley y Hoy, 1970).

En el caso de la mantis religiosa, de acuerdo con los efectos conductuales de lesiones cerebrales que reportó Roeder (1937, 1967) y con su modelo del funcionamiento cerebral en estos insectos (fig # III.7) nosotros pensamos que los cambios en las interacciones entre los cuerpos pedunculados de los hemisferios protocerebrales, el cuerpo complejo central, y el ganglio subesofágico, durante la ontogenia de estos insectos, son uno de los factores causales de los cambios en la toma de decisiones de estos insectos. Específicamente, proponemos que durante la maduración posembrionaria de estos mántidos, aumenta gradualmente la influencia inhibitoria de los cuerpos pedunculados

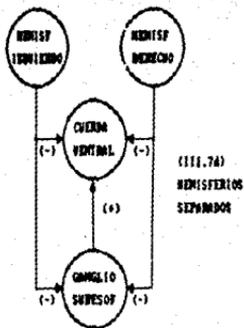
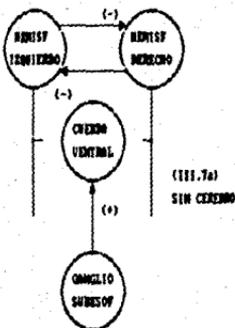
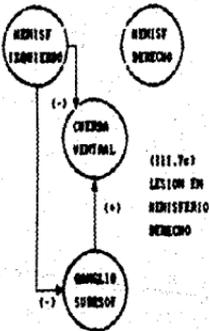
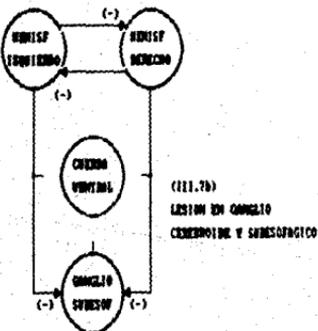
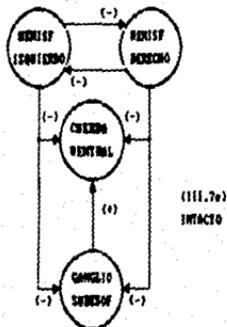


FIGURA III.7
EXPERIMENTOS DE LESIONES
CEREBRALES EN RATONES
DE BOCHER (1977, 1967)



ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

sobre el cuerpo central complejo y el ganglio subesofágico, lo que sugiere una maduración de estos circuitos cerebrales.

Por último, debe mencionarse que la teoría de esquemas está planteada como un instrumento general que puede servir para identificar "el estilo del cerebro" (Arbib, 1987). Nuestro grupo ha desarrollado también un modelo teórico-esquemático de la coordinación visuomotora en un sistema biológico diferente, los sapos Bufo marinus. Por un lado los insectos han sido utilizados para comprender los generadores de patrones motores (Bassler, 1989), mientras que los estudios en anfibios se relacionan con el entendimiento del procesamiento de información sensorial. Al presentar la primera etapa de nuestro modelo del acordinación visuomotora en la mantis religiosa, subrayamos que al nivel del análisis embebido en la teoría de esquemas, podemos conducir en forma general análisis comparativos acerca de cómo los SNC's de los insectos y los anfibios guían (controlan) sus acciones motoras, basados en la información sensorial disponible acerca de la configuración tridimensional del ambiente. El objetivo es comprender mejor los fenómenos similares que ocurren en ambos sistemas, tomando ventaja del hecho de están trabajando en estos animales varios grupos de científicos en formas diferentes pero complementarias: siguiendo el flujo de información "corriente abajo" desde los receptores hasta los efectores (aproximación principal en la neuroetología de anfibios), o siguiendo la vía "corriente arriba", la que involucra el análisis de los procesos que controlan las respuestas motoras (aproximación principal en la neuroetología de los insectos).

Los esquemas globales de los anfibios y los mántidos, los que les permiten interactuar con estímulos visuales en su mundo tridimensional, muestran semejanzas sorprendentes. Esto es, no importa si el animal es un anfibio o un insecto, para sobrevivir parece que el animal depende principalmente de su sistema visual, y debe tener la capacidad de desplegar comparables comportamientos guiados por su visión (esquemas principales) que les permitan confrontar con situaciones ambientales específicas. Así, trabajando con modelos teórico-esquemáticos de los fenómenos que ocurren en un animal, podemos generar hipótesis acerca de la existencia de ciertos procesos los cuales son necesarios para explicar fenómenos similares que ocurren en animales diferentes. Esto trae a la noción de que nuestro conocimiento ganado acerca de los procesos y sus interacciones, las que son responsables del control de conductas sensorimotoras, pueda ser disponible a otras áreas del conocimiento como la robótica, por ejemplo.

IV) CONSIDERACIONES GENERALES

Esta tesis comienza formalmente con la realización de una serie de observaciones, acerca de las pautas motoras de la mantis religiosa Stagmomantis limbata Hahn durante la ejecución del patrón conductual de la "chantlilitaxia". Estas observaciones nos permitieron construir el modelo global de la "chantlilitaxia", cuyo análisis posterior nos permitió establecer algunos problemas concernientes a la participación e influencia de los siguientes factores, que posiblemente están involucrados en los procesos de regulación de la actividad visuomotora de estos insectos:

Ontogenia, alternativas de acceso diversas, y aleatoriedad en la emisión de la conducta. El análisis posterior del modelo global original, permitió observar que las diferentes pautas motoras que componen la conducta de "chantlilitaxia", pueden funcionar no sólo en serie (secuencialmente), sino también, en paralelo (alternativamente). Este tipo de funcionamiento diverso, puede conducir a cambios súbitos en las decisiones que toman estos animales, en respuesta a determinadas condiciones ambientales. Por lo mismo, la emisión de distintas pautas motoras puede verse afectada de acuerdo a la participación e influencia de varios procesos sensoriales y motores. Estos procesos, pueden estar realizando en forma simultánea en el SNC y periférico de estos insectos. De esta forma, la participación y competencia múltiple, tanto de acciones sensoriales así como de acciones motoras, puede efectuarse de manera compleja, lo cual puede a su vez, imponer un carácter probabilístico a la presentación de las distintas pautas motoras del repertorio conductual del animal.

Siguiendo la estrategia teoría-experimento, en la consecución de este trabajo, consideramos que los parámetros incluidos en el nuevo modelo global, así como las hipótesis experimentales posteriores planteadas anteriormente, representan nuestras nuevas hipótesis de trabajo, ya que intentan caracterizar el tipo de conductas que emitirá el animal, de acuerdo con su situación ambiental (E) y las interacciones complejas de los factores agrupados en el parámetro G. Respecto del análisis de la participación de este factor complejo del desarrollo somático, en la toma de decisiones por los mántidos en su conducta "chantlilitaxia", actualmente nos encontramos implementando los siguientes estudios:

- 1) un análisis alométrico de sus estructuras somáticas externas, que intervienen en la emisión de esta conducta.
- 2) Registro indirecto de su metabolismo basal y en actividad, midiendo su consumo de O₂ y producción de CO₂.
- 3) Un análisis ontogenético de los efectos conductuales de lesiones en diversas estructuras de su SNC y ganglionar ventral.

Además, como estamos proponiendo que las métricas de las zanjás, particularmente la anchura, son los dominios de interacción primordiales para la toma de decisiones durante esta conducta, actualmente preparamos una serie de experimentos en los que se bloquearán los campos visuales laterales del insecto y se probarán

ante las arenas mencionadas en este trabajo. Nuestra hipótesis es que esta manipulación aumente la frecuencia del salto balístico ante las arenas R1:2 y 2Rn.

De esta manera, habiendo probado la forma en la que influyen las características métricas del ambiente, sobre la emisión diferencial de las pautas motoras de los ántidos, actualmente continuamos con este trabajo de investigación, tratando de evaluar las proporciones con las que participan cada uno de los factores que agrupamos en el factor G del crecimiento y maduración del soma, y es nuestro propósito, el publicar a la brevedad posible las consecuencias teóricas y experimentales que se obtengan de este ciclo teórico-experimental.

BIBLIOGRAFIA

- Arbib, M., In search of the person (Univ of Massachusetts Press, Amherst MA., 1985).
- Arbib, M., From schema theory to language (Oxford Univ Press, Oxford New York, 1987).
- Arbib, M, Studies in mathematical biology (Levin, S.ed., New York, 1978).
- Arbib, M, Handbook of Physiology (Brooks, V.B.ed., Maryland USA, 1981).
- Atkins, M., Introduction to insect behaviour (McMillan Publ. Co., New York, 1980).
- Balderrama, N. y Maldonado, E., J.Comp.Physiol.Psychol. (1971) 75,98-106.
- Balderrama, N y Maldonado, E, J. Insect Phys. (1973) 19,93-101.
- Bentley, D. J. Comp. Physiol. (1977) 126, 317-325.
- Bentley, D. y Hoy, R. Anim.Behav. (1972) 20, 478-492.
- Borror, D. y White, R., A field guide to the insects (Houghton Mifflin Co. Boston, 1970).
- Burrows, M. y Rowell, C.H.F., J. Comp. Physiol. (1973) 116, 19-38.
- Cervantes-Pérez, F., Neural models of depth perception in frogs and toads, (COINS Tech Report 85-27, Univ of Massachusetts, Amherst, Mass. 1985).
- Cervantes-Pérez, F., Visuomotor coordination, amphibians, comparisons, models, and robots, (Eds. J-P. Ewert and M. Arbib, Plenum Press, New York, 1989) pp 421-450.
- Cervantes-Pérez, F., Lara, R., y Arbib, M., En: Lara, R. Arbib, M. (eds) Proceedings of the second workshop on visuomotor

- coordination in frog and toad: models and experiments. COINS Tech Rep 83-19, Univ of Mass, Amherst MA., 1985).
- Charman, R., The insects: structure and function (Holder & Stoughton eds, London, 1969).
- Craik, K.J.W., The nature of explication. Cambridge Univ. Press, Cambridge MA, 1943).
- Ewert, J.P., Neuroethology: an introduction to the neurophysiological fundamentals of behaviour (Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 1980).
- Franco, A. y Lara, R., Modelos matemáticos y diseño experimental para el estudio de la percepción de la profundidad y la ontogenia del salto balístico en la mantis religiosa, (Facultad de Ciencias UNAM, México, Tesis de Licenciatura, 1985).
- Gelperin, A. Nature, Lond. (1963) 219, 399-400.
- Glodsmith, T. y Bernard, G., The visual system of teh insects. En: The physiology of Insecta (M.Rockstein ed. vol.II, Acad. Press New York, 1974) pp 166-272.
- Grzimek, F., Grzimek's animal life encyclopedia. (Van Nostrand Reinhold Co. Ed., New York, 1975) pp 121-123.
- Gould, S.J., Biol.Rev., (1966) 41, 587-640.
- Gupta, A., The arthropod brain (John Wiley & Sons eds. New York, 1987) pp 3-22, 485-495.
- Hairston, N.G., Ecology (1959) 40, 404-416.
- HorrIDGE, G. y Bullock, T., Structure and function of the nervous system of invertebrates (Freeman Pub. Co. New York, 1965).
- Huber, F., Verleich. Physiol. (1960) 44, 60-132.
- Huber, F., The physiology of insecta (M. Rockstein ed. vol.IV Academic Press, New York, 1974).

- Huntingford, F., *Animal Behaviour* (Chapman and Hall, London, 1986).
- Hutcheson, K., *J.Theor.Biol.*, (1970) 29, 151-154.
- Kien, J., *Proc. R. Soc. Lond. B.* (1983) 219, 175-192.
- Khinchin, A., *Information theory* (Dover Pub., New York, 1957) pp 1-28.
- Krogh, A. y Weis-Fogh, T., *J.exp.Biol.*, (1961) 28, 344-357.
- Lara, R. y Arbib, M., *J. of Neurosc.* (1982) 2, 521-530.
- Lara, R., Arbib, M. y Cromarty, A., *J. of Neurosc.* (1982b) 2(4), 521-530.
- Lara, R., Carmona, M., Daza, F., y Cruz, A., *J.Theor.Biol.* (1984) 110, 587-618.
- Lara, R. y Arbib, M., *Biol. Cibern.* (1985) 51, 223-237.
- Lara, R., Franco, A., y Salas, E., Alcántara, V., *Rev.Mex.Ing.Biom.* (1984) Vol. 1, 91-111.
- Lillywhite, P., *The insect's compound eye* (1980) TINS. pp 169-173.
- Lloyd, N. y Gheraldi, R.J., *J.Anim.Ecol.* (1974) 33, 217-225.
- MacArthur, R., *Ecology* (1955) 36, 533-535.
- Maldonado, H., *z.vergl.Physiol.* (1970) 68, 60-71.
- Maldonado, E., *Physiology and Behaviour* (1972) 9, 435-445.
- Maldonado, E. y Tablante, A., *J.Insect.Physiol.* (1975) 21, 1101-1110.
- Margalef, R., *Amer.Nat.* (1963) 97, 357-374.
- Mayr, E., *Animal species and evolution* (Belknap, ed. Cambridge, 1983).
- McCulloch, W.S. y Pitts, W.S., *Bull.Math.Biophysics*, (1943) 5,115-133.

- McNeill, R.A., *Size and Shape*. (Edward Arnold Pub.Ltd., London, 1973).
- Mercer, A. y Erber, J., *J.Comp.Physiol.* (1983) 151, 469-476.
- Michelli, A., Coleman, B. y Mariño, E., *Revista GEO*, (1980) año 3, vol 2, #5.
- Mordue, W., *Insect physiology* (Billing & Sons eds. New York, 1980).
- Muller, J., *J.Physiol.*, (1973) 232, 573-595.
- Neisser, U. *Cognition and reality: principles and implications of cognitive psychology* (WH Freeman, San Francisco, CA. 1976).
- Odum, E.P., *Fundamentals of ecology* (3a.Ed. W.B.Saunders eds. Filadelfia, 1971) pp 148-154.
- Odum, E.P., *Ecology*, (Cía.Ed.Continental, México, 1975).
- Otto, D., *z. vergl. Physiol.* (1971) 743, 227-271.
- Picones, A., *Estudio de la forma de los seres vivos* (Cía.Ed.Continental, México, 1983).
- Rice, M., *Ecology* (1952) 33, 112.
- Rilling, S., Mittelstaedt, H. y Roeder, K., *Behaviour* (1959) 14, 164-184.
- Roeder, K., *Nerve cells and insect behaviour* (Harvard Univ Press, Cambridge, 1967).
- Rosenbluth, A., Wiener, N. y Bigelow, J., *Philos.Sci.* (1943) 10, 18-24.
- Rowell, C.H.F., *z.vergl.Physiol.*, (1972) 73, 167-194.
- Shannon, C., *Bell Systems Tech. J.*, (1948) 27, 379-423.
- Simpson, E.H., *Nature* (1949) 163, 688.
- Slobodkin, L.B., (1962), *Growth and regulation of animal populations* (New York, Henry Schuman, 1962).

- Storer, T., Usinger, R., Stebbins, R., Nibakken, J., Zoology (McGraw-Hill eds, USA, 1972).
- Technau, G. M., J.Neurogenet. (1984) 1, 113-126.
- Tyrer, N. y Gregory, G., Philos.Trans.R.Soc.Lond.B. (1982) 297, 91-123.
- Vasquez, L. y Villalobos, A., Arthropoda parte I. (UNAM eds, 1977) pp 30.
- Vowles, D., Quart.J.Microscop.Sci., (1955) 96, 239-255.
- Wallace, G., J.exp.Biol., (1958) 35, 765-775.
- Wallace, G., J.exp.Biol., (1959) 36, 512-525.
- Waterman, T.H., Science (1966) vol. 154, Num. 3748.
- Watt, K.E.F., Can.Entomologist. (1960) 92, 674-695.
- Wenher, R., Sci.Am. (1976) vol. 239, Num. 1.
- Wiener, N., Cybernetics: on control and communication in the animal and the machine (The Technology Press and Wiley eds, New York, 1948).