

03062

16
2ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES
Y DE POSGRADO DEL C. C. H.

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMEDICAS

FALTA DE ORIGEN

ESTUDIO TEORICO
DE LOS SISTEMAS DE CONTROL Y PROCESAMIENTO DE LA INFORMACION
PARA LA ESTIMACION DE PROFUNDIDAD DE LOS OBJETOS FIJOS
EN LA MANTIS RELIGIOSA.

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRIA EN INVESTIGACION BIOMEDICA BASICA
P R E S E N T A
SUSANA ADRIANA VELAZQUEZ LERMA

1991



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.

INDICE

	pag.
Resumen	.
Introduccion	1
Problema	5
Objetivos	6
Antecedentes Bibliográficos	
Experimentos de percepcion de profundidad	9
Estimulos en movimiento	10
Estimulos inmoviles	14
Modelado del flujo óptico	19
Desarrollo del modelo	27
Modulo de procesamiento de inf. visual.	33
Modulo de procesamiento de inf. mecánica.	36
Mecanismo de control de movimiento.	40
Modelo del calculo de la distancia (MOCADI).	41
Mecanismo de comparación de balanceos consecutivos.	48
Simulaciones.	51
Evaluación de las hipótesis.	56
Análisis de dependencia de parámetros.	63
Conclusiones.	70
Agradecimientos.	77
Referencias.	78
Metodologia Experimental general	A.1

RESUMEN

En este trabajo presentamos un modelo teórico sobre percepción de profundidad en los mantidos, es cual es producto un estudio que involucra un intercalamiento de análisis de datos experimentales y teóricos. El objetivo principal es dilucidar los posibles procesos que lleva a cabo el sistema nervioso central de los mantidos, cuando estos realizan la conducta de balanceo, que hemos postulado les permite estimar la distancia a la que se localizan los estímulos fijos de su entorno inmediato. El modelo que desarrollamos en este trabajo se basa en resultados etológicos (Lara y col. 1984, 1990) y está planteado con un enfoque tipo "top down" dentro del marco de referencia de la teoría de esquemas.

Las principales hipótesis que fueron probadas durante el desarrollo y análisis de nuestro modelo son:

- 1) Durante la conducta de balanceo el SNC de estos animales procesa, de manera paralela y distribuida, dos tipos de información: la primera, necesaria para que el insecto logre un control sobre el movimiento de balanceo; y, la segunda, necesaria para estimar la distancia a la que se encuentra el poste objetivo.
- 2) El control de la conducta de balanceo, es resultado de interacciones entre los mecanismos que procesan información propioceptiva y aquellos que procesan la actividad que se produce en las ommatidias a causa de la presencia de un estímulo visual.
- 3) Para que el insecto pueda calcular la profundidad de un objeto inmóvil, es necesaria la integración de datos generados por el procesamiento de información visual (i.e. desplazamiento angular de la imagen del poste sobre el ojo del insecto (β)) y mecánica (i.e. amplitud del balanceo (x)).
- 4) La existencia de dos parámetros: a) un desplazamiento angular mínimo (β_{\min}) de la proyección de la imagen del poste sobre la retina del ojo del insecto, necesario para el cálculo de la distancia al poste, y, para definir el fin del balanceo cuando el objetivo se encuentra a una distancia que puede ser salvada por el insecto a través de un salto; y, b) un desplazamiento corporal umbral (X_{umbral}), que se refiere a las limitaciones mecánicas del cuerpo de la mantis para definir la amplitud máxima de balanceo que puede realizar y que genera una señal de control para indicar fin del balanceo, cuando la distancia del poste, es tal que no puede ser salvada por el insecto a través de un salto.

El análisis de los resultados obtenidos en las series de simulaciones en computadora de nuestro modelo no sólo nos ha permitido evaluar la viabilidad de una serie de hipótesis explicativas, generadas a partir de datos empíricos, que pretenden dar cuenta del problema de detección de la profundidad de los objetos inmóviles; sino que también, a partir de un análisis de dependencia de los parámetros que se relacionan con el tamaño del animal y con la morfología de sus ojos y de su fovea, hemos podido estudiar las implicaciones de estas proposiciones en el control de la conducta de balanceo y en la determinación de la gama de valores de las distancias que puedan ser estimadas por la mantis religiosa.

INTRODUCCION

La coordinación sensoriomotora en los seres vivos consiste en la integración de la información sensorial que permite al organismo responder, conductualmente, de manera adecuada ante las diversas situaciones ambientales en que se encuentra. El estudio sistemático de las conductas de los animales, nos permite postular la existencia de estructuras de procesamiento de información en el Sistema Nervioso Central (SNC); mismas que pueden servirnos para tratar de inferir la manera como se llevan a cabo los diferentes procesos dentro de estas estructuras, para controlar la conducta global del organismo ante una situación dada (Arbib, 1981a).

Para emitir conductas que le permitan una interacción adecuada con elementos del entorno inmediato, los organismos deben procesar las señales sensoriales para identificar y localizar diferentes tipos de estímulos (Ewert, 1980; Arbib, 1981a). Bajo la guía de esta hipótesis suponemos que deben de existir procesos que le permiten al animal identificar y discriminar las características particulares de una señal sensorial. En el proceso de localización del estímulo es necesario que se estimen las características paramétricas que lo configuran como son: el tamaño del objeto, la distancia a la que se localiza el estímulo -en el caso en que éste se encuentre inmóvil- o si se encuentra en movimiento, el animal debe obtener las características del movimiento del objeto (i.e. velocidad y dirección). Esta información es utilizada para activar el programa motor apropiado en conjunción con cierto dominio de interacción. En el contexto de la coordinación sensorio-motora se entendiende por dominio de interacción aquellos objetos, características de los objetos, o situaciones sociales dadas, con los que podrían interactuar los organismos para llevar a cabo una respuesta conductual específica (Arbib et al., 1987).

Sin embargo, la información asociada a un determinado dominio de interacción, que es utilizada para activar un programa motor esoespecífico, normalmente es modulada por el estado motivacional del animal (Ewert, 1980). Entendiéndose por el estado motivacional del animal el estado interno del organismo que puede ser modificado por factores externos (luz, temperatura, etc.), o internos (como son los cambios hormonales en general) (García R. 1990). Los factores motivacionales externos e internos modulan la disponibilidad del animal para emitir una conducta. Así, la coordinación sensoriomotora puede interpretarse a través de un ciclo en donde el procesamiento de la información sensorial induce la acción a efectuar, pero no de manera esquemática, ya que la respuesta puede estar modulada por los estados motivacionales del animal (fig.1).

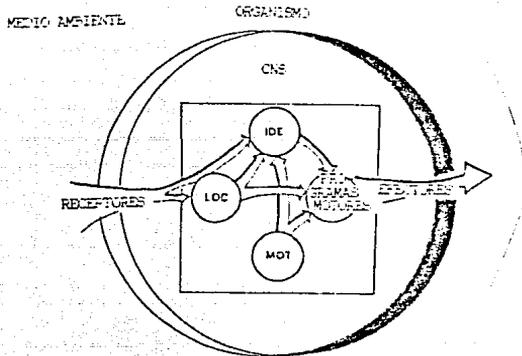


Figura 1. Interacción del organismo con el medio ambiente. Donde Ide=identificación; loc=localización; SNC= Sistema Nervioso Central; mot= estado motivacional (Cervantes, 1989).

Todo proceso de coordinación visuomotora-motora implica que el animal pueda determinar la localización de cualquier dominio de interacción en relación a su propia posición en el espacio y así generar un modelo tridimensional de su medio ambiente. Esto se conoce con el nombre de visión de profundidad. La información de la distancia a la que se localizan los objetos le permite al organismo establecer relaciones espacio-temporales tanto con objetos fijos como con objetos móviles que se encuentran en su entorno inmediato.

La teoría "de percepción" de profundidad, que se conoce actualmente como la teoría de claves, fué originalmente propuesta por George Berkeley durante el siglo XVIII y posteriormente desarrollada por Herman Von Helmholtz, en el siglo XIX (Helmholtz, 1925). De acuerdo a esta teoría, la imagen bidimensional de la retina es interpretada de manera tridimensional a través de un cierto número de claves. Estas claves dependen tanto de la imagen, como del aparato oculomotor. Asimismo, esta teoría involucra la coordinación visuomotora y el aprendizaje como factores suplementarios. Las claves de percepción se clasificaron por Helmholtz en: binoculares (i.e. Estereopsis y convergencia) y monoculares (i.e. Acomodación de la lente, flujo óptico y tamaño de la imagen).

El número de claves que posee cada organismo parece ser que se encuentra relacionado con las propias limitaciones físicas del animal, como pueden ser el tamaño de su cuerpo o la separación entre ambos ojos. Asimismo, cada clave funciona dentro de un rango que depende del poder de resolución del ojo del organismo; por ejemplo, en la clave de acomodación de la lente, el rango para el cual es posible estimar la distancia, está determinado tanto por la óptica de la lente, como por la facilidad del SNC para mover la lente y poner en foco los objetos (Collet y Harkness, 1982).

En la tabla I se muestran las claves que utilizan diferentes animales.

Tabla I ¹

Claves de distancias que se han encontrado utilizan diversos animales

especie	Flujo óptico	Acomodación de la lente	Convergencia	Estereopsis
Insectos				
mosca domestica		X	X	
hoverfly	√ ? ²	X	X	
langosta	√		X	

¹Tabla tomada de Collet y Harkness (1982). Únicamente se introducen los datos para la mantis religiosa.

² El signo de interrogación (?) indica que no se ha establecido completamente el uso de esta clave

mantis	√	X	X	√
abeja	√ ?	X	X	
hormiga		X	X	X
anfibios				
rana		√	X	√
sapo		√	X	√
reptiles				
camaleón		√	X	
pájaros				
Búho			X	√
halcón				√
mamíferos				
gato		√		√
mono				√
hombre	√	√	√	√

Los símbolos utilizados en la tabla representan lo siguiente:

X indica que se ha demostrado experimentalmente que el animal no posee esa clave.

√ indica que se ha demostrado experimentalmente que el animal utiliza la clave para calcular la distancia.

Los espacios en blanco indican que no se ha realizado ninguna investigación respecto a la utilización de esa clave en los animales para percibir la profundidad.

ESTEREOPSIS

La estereopsis correlaciona la información espacial de la imagen del dominio de interacción sobre ambos ojos. La imagen del objeto sobre un ojo se encuentra ligeramente desplazada con respecto a la imagen del otro ojo. Este desplazamiento (llamado disparidad) es el que se relaciona con la profundidad del objeto. El uso de esta clave ha sido encontrada tanto en vertebrados (Bough, 1970; Julesz, 1971; Fox et al 1977) como en invertebrados (Rosell, 1983; Barros Pita y Maldonado, 1970; Maldonado y Levin, 1967).

CONVERGENCIA

La convergencia consiste en la utilización del movimiento de ambos ojos al fijar un objeto. El movimiento que realizan ambos ojos esta relacionado con la visión de profundidad. Por ejemplo, a mayor convergencia de los ojos, más cerca se encuentra el objeto; a mayor divergencia de los ojos se encuentra más lejos el objeto. Hasta la fecha existe únicamente evidencia del uso de la convergencia en el ser humano (*Bishop & Henry, 1971; Jones, 1977*).

ACOMODACION DE LALENTE

En la clave monocular de acomodación de la lente, el movimiento que realiza la lente ocular para poner en foco al objeto, es un indicador de la distancia a la que se localizan los objetos (*Ingle, 1972; Harkness, 1977a*).

FLUJO OPTICO

La clave de flujo optico corresponde al movimiento generado por la imagen del estímulo sobre la retina. Este patrón de movimiento es el que da la información tridimensional del medio ambiente. El uso de esta clave ha sido demostrada principalmente en invertebrados (*Wallace, 1959; Horridge, 1977b; Collet, 1978; Lara et al, 1990*).

PROBLEMA

Dentro de nuestro laboratorio, hemos estudiado a los mántidos con el objeto de inferir los mecanismos de integración y procesamiento de la información que le permiten generar su mundo tridimensional en terminos de objetos fijos (*Lara et al, 1984*). Para ello, se ha utilizado un patron conductual en donde se observa, que, cuando el mántido se encuentra en un espacio abierto y al descubierto, normalmente se dirige a un habitat que se localiza en un estrato superior al que se encuentra. A este patrón conductual Lara et al (1984) lo denominaron Chantlitaxia³. Esta conducta le permite al mántido interaccionar con estímulos inmóviles, ya que para alcanzar un refugio en su habitat, la mantis debe relacionarse con diversos obstáculos, como pueden ser zanjas, barreras, etc.

Para inferir cómo los mántidos estiman la distancia de los objetos fijos, se ha utilizado un dispositivo experimental que obliga a la mantis a saltar hacia un poste (*Franco, 1990*). Para que la mantis lleve a cabo un salto con éxito, parece que es necesario que calcule la distancia del objeto antes de saltar. A través del análisis del patron conductual que realiza la mantis

³ Chantlitaxia: (del Nahuatl *Chantli*, casa o refugio y del griego *taxia*, búsqueda) búsqueda de refugio.

para lograr la conducta de salto. Rolando Lara y colaboradores (1990) observaron que la mantis se desplazaba lateralmente hacia ambos lados antes de saltar, e infirieron que al desplazarse la mantis lateralmente se provocaba un movimiento de la imagen sobre la retina. por lo que se propuso que esta conducta podría estar relacionada con el uso de la clave monocular del flujo optico. De ahí mostraron que los mantidos parecen calcular la distancia de los objetos fijos utilizando, principalmente, la clave monocular del flujo optico a través de la realización de movimientos laterales de la cabeza (llamado conducta de balanceo; ver cap 1; y Lara y col. 1984, 1990).

El analisis de percepcion de profundidad en los mantidos se ha realizado, fundamentalmente, a través de estudios etológicos, con el propósito de identificar las pautas motoras más relevantes para el insecto en la estimación de la distancia (Lara y col. 1984, 1990). Dichos estudios demuestran que la conducta de balanceo que realiza la mantis antes de saltar, se relaciona con la estimación de la distancia a través del flujo optico. Sin embargo, los estudios etológicos que se han realizado para evaluar la vision de profundidad de la mantis, solo consideran los procesos que son necesarios para estimar la distancia de los objetos, sin considerar, de manera especifica, cómo se lleva a cabo internamente el procesamiento de la informacion.

OBJETIVOS

Consideramos que es importante dar cuenta no sólo de los procesos, sino del procesamiento de la informacion que le permite a la mantis calcular la distancia de los objetos fijos, porque al tomar en cuenta cuales podrían ser los mecanismos subyacentes a la conducta visuomotora no sólo se aumenta el conocimiento del SNC de estos animales, sino que, a su vez, nos permite establecer generalizaciones más amplias sobre la coordinación visuomotora y relacionarlas con otras áreas del conocimiento humano.

Por lo tanto, en este trabajo se hizo uso de los resultados etológicos sobre los mantidos, con el propósito de averiguar la manera como dicho insecto podría procesar internamente la informacion sensorial para calcular la distancia de los objetos fijos.

Sin embargo, los resultados etológicos que se han realizado hasta la fecha no proporcionaron la informacion suficiente para dar cuenta del procesamiento interno de la informacion de la mantis. Por esta razon nosotros optamos por utilizar un ciclo teoria-experimento con el proposito de generar un modelo que describa los mecanismos y el procesamiento de la informacion que debe tener internamente la mantis cuando realiza la conducta de balanceo, que le permite estimar la distancia de los objetos fijos.

Para generar el modelo se siguieron los pasos que a continuación se describen:

a) Una revisión bibliográfica tanto del fenómeno de percepción de profundidad en los mantidos, como del modelado del flujo óptico. De esto trata el primer capítulo de este trabajo.

b) Se analizó la información existente sobre la conducta de balanceo para poder inferir cuales podrían ser los mecanismos subyacentes a la conducta que le permitirían al insecto calcular la distancia de los objetos fijos, a través del flujo óptico. Este análisis nos llevó a generar un modelo tanto de los mecanismos responsables de la conducta de balanceo, como de aquellos involucrados en el cálculo de la distancia de los objetos fijos. De esto trata el segundo capítulo.

c) Se estableció un ciclo-teoría experimento con el propósito de evaluar la validez de las hipótesis generadas a partir de los datos experimentales a través de simulaciones en computadora de un modelo matemático. De esto trata el tercer capítulo.

d) Finalmente se contemplaron, por un lado, las posibilidades del modelo para generar nuevas hipótesis que podrían ser evaluadas posteriormente de manera experimental en los mantidos; y, por el otro lado, las implicaciones del modelo en otras áreas de aplicación, como son, la robótica y la inteligencia artificial (entendimiento de imágenes, reconocimiento de patrones, etc.). De esto trata el último capítulo.

CAPITULO 1

ANTECEDENTES BIBLIOGRAFICOS

El enfoque de esta investigación tiene un carácter teórico-experimental, por lo que en este capítulo se optó por llevar a cabo una revisión de los antecedentes bibliográficos mas relevantes, tanto experimentales, como teóricos, relacionados con el flujo óptico. Esto se debe principalmente a que en el desarrollo en este trabajo se contemplan elementos etológicos relacionados con la conducta de los mantidos y su percepción tridimensional. El capítulo se dividió en dos partes.

a) En la primera se revisan los experimentos que han realizado diversos investigadores en torno a la percepción de la profundidad, utilizando a los mantidos como objetos de estudio. También se incluyen trabajos realizados en langosta debido a que, originalmente, se utilizaron resultados experimentales entorno a como este insecto detecta la tercera dimensión de su medio ambiente, como punto de partida de nuestro estudio sobre la mantis.

b) La segunda parte es una revisión de los principales modelos (teóricos) que se han propuesto para resolver el problema de identificación de movimiento en diversos sistemas visuales (biológicos y computacionales). Denominamos, identificación de movimiento al análisis e interpretación del movimiento de la imagen del estímulo. Algunos de estos modelos se desarrollaron con bases en fenómenos biológicos, mientras que otros fueron el resultado de problemas específicos de identificación de movimiento en Ingeniería (Ciencias de la computación (Inteligencia Artificial)).

EXPERIMENTOS DE PERCEPCION DE PROFUNDIDAD

Antes de presentar los estudios realizados en los mántidos en torno a la percepción de profundidad, es necesario conocer un poco su comportamiento global.

La mantis pasa la mayor parte de su vida en forma estática y las conductas que presenta son reguladas principalmente por la estimulación visual proveniente de su medio ambiente. La mayoría de sus pautas motoras se relacionan con patrones conductuales tendientes a lograr su supervivencia: la búsqueda de alimento o captura de presas; la defensa o huida de depredadores; el apareamiento; y, la búsqueda de refugio o chantliltaxia (Maldonado, 1970a, 1970b, Lara et al. 1984). La dinámica de cada una de estas conductas depende tanto del tipo del estímulo que las activa, como de la relación espacio-temporal que existen entre la mantis y el estímulo. Los distintos estímulos que desencadenan los diversos comportamientos pueden clasificarse en dos grupos (Lara y col., 1990): estímulos en movimiento, i.e. depredadores, presas y compañeros del sexo opuesto; y estímulos fijos, que están relacionados con la búsqueda de refugio o chantliltaxia.

Cualquier estudio sobre la eficiencia de la percepción de la profundidad en la mantis, requiere de un marco de referencia con alguna de las conductas más habituales y de los estímulos tanto en movimiento, como fijos. En los estudios realizados en torno a la estimación de la distancia, se le presentan a la mantis diversos tipos de estímulos (fijos y en movimiento), para dar cuenta de las diferentes claves de percepción de profundidad que utiliza este insecto.

Los estímulos en movimiento que más se han utilizado son de tipo presa y de tipo depredador (Maldonado, 1967, 1970a, 1970b; Rossel, 1986). La percepción de la profundidad, en estos casos, se determina al observar y codificar la eficiencia del insecto para atrapar una presa, así como la fuerza y ocurrencia de conductas de defensa ante las distintas distancias entre la mantis y su depredador.

Los estímulos fijos solo han sido utilizados por nuestro grupo de investigación (Lara et al 1984; 1990). El estímulo inmóvil que se utiliza es un poste que se coloca enfrente del mántido, la relación espacial entre el estímulo y la mantis provoca que la mantis tienda a saltar hacia el poste (Franco, 1990). Estos investigadores detectan la presencia de la percepción de la profundidad a través de la eficiencia del salto que realiza la mantis hacia el poste.

EXPERIMENTOS CON ESTIMULOS EN MOVIMIENTO

Los estudios que intentan detectar el papel de la clave de una clave binocular (estereopsis) en procesos de coordinación visuomotor en los mantidos a partir de objetos en movimiento, pueden clasificarse en dos: el primero tiene que ver con los estímulos que se encuentran al alcance de la mantis; y, el segundo tiene que ver con los estímulos que se encuentran fuera del alcance de esta. Los estudios en los cuales se utilizó un objeto al alcance de la mantis fueron realizados por Maldonado y colaboradores (1967, 1970a), y por Rossel (1986). Maldonado (1972) posteriormente, incursionó en el estudio de estímulos que quedan fuera del alcance de la mantis.

1. OBJETOS AL ALCANCE DE LA MANTIS

Maldonado (1967) estudio la percepción de la profundidad tomando en cuenta la cantidad de aciertos de la mantis *Stagmatoptera biocellata* para atraer una presa. Para demostrar la participación de la clave de estereopsis Maldonado utilizó dos grupos experimentales: uno binocular y otro monocular. Sus observaciones mostraron que el grupo monocular disminuía su éxito para atrapar una presa de manera "significativa", con respecto al grupo binocular. La disminución en el éxito de la conducta de captura de presa por parte del grupo monocular, fue interpretado por Maldonado como la prueba de que, al menos en lo que respecta a la conducta de captura de presa, la utilización de ambos ojos parecía ser necesaria, por lo que Maldonado concluyó que en la realización de dicha conducta se requería la participación de un mecanismo binocular para la percepción de la profundidad.

Posteriormente Maldonado (1970) realizó un experimento con la intención de estudiar la participación de las diversas zonas del ojo para calcular la distancia de los objetos. A través de este estudio se pretendía poder demostrar que el mecanismo de estereopsis dependía de una zona particular del ojo del mantido. Para demostrarlo, Maldonado pintó diferentes zonas del ojo del insecto para evaluar el éxito de la captura de presas. Los resultados experimentales mostraron que, en efecto, existía una zona específica en cada ojo de la mantis, a la que llamo fovea que cuando se bloqueaba, las mantis presentan el mismo comportamiento que se observaba en aquellas que tenían cubierto totalmente uno de los ojos.

Lo que concluye Maldonado de estos estudios (1967, 1970a) es que, para calcular la distancia, la mantis sólo utiliza la clave de estereopsis y que sólo la fovea participa en este proceso. Sin embargo, es importante resaltar que, si bien sus experimentos

favorecen la idea de un mecanismo binocular en el cálculo de la distancia. su diseño experimental no le permite excluir la posible intervención de otras pistas monoculares en el comportamiento de la captura de presas.

Rossel (1983) para estudiar con más detalle la participación de la estereopsis en la conducta de captura de presas de los mantidos, propone un diseño experimental que consiste en colocar un par de prismas enfrente de la mantis, con el propósito de modificar las proyecciones de la imagen del estímulo sobre cada ojo del insecto (fig 1.1).

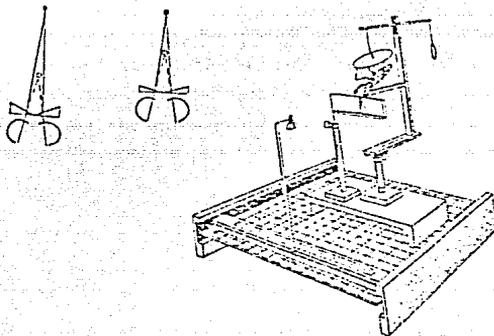


Figura 1.1. Dispositivo experimental de Rossel para evaluar la clave de estereopsis en los mantidos. Tomado de Rossel (1983).

Los prismas utilizados por Rossel tenían como propósito generar en la recepción visual de la mantis un desplazamiento mayor de las imágenes proyectadas en cada ojo (disparidad). Esto tenía la intención específica de modificar la percepción binocular de la profundidad a la que se encontraba el objeto. Rossel sabía que la disparidad es inversamente proporcional a la distancia de los objetos, por lo que se esperaba, debido a la modificación de la disparidad, que el ataque hacia la presa se presentaría antes de que esta estuviera al alcance de la mantis. Resultado que se confirmó experimentalmente.

Lo interesante de este experimento es que, Rossel predecía cuantitativamente, a que distancia se presentaría la conducta de depreación, dependiendo de la disparidad de las lentes. Su diseño experimental, a su vez, lograba modificar de manera controlada la forma en que el mantido recibía la información binocular, sin alterar la información monocular. En este sentido, el experimento de Rossel, a diferencia del de Maldonado, discriminaba la percepción binocular de la monocular y demostraba, a través de sus predicciones, que la estereopsis es la clave más importante para el insecto para calcular la distancia de objetos en movimiento.

Bien establecida la importancia de la estereopsis en la captura de presas, Rossel intentó estudiar cuales podrían ser los posibles mecanismos neuronales responsables de este proceso. El modelo que el propuso sostiene que cada lóbulo óptico necesita cuando menos de la participación de la actividad de cuatro neuronas para poder estimar la distancia de los objetos. Cada neurona, en teoría, debía utilizar como marco de referencia un sistema de coordenadas, cuyo origen el ubico en la fovea. Según Rossel, cada neurona debería de codificar, de manera independiente, una distancia angular específica, ya sea hacia la izquierda o hacia la derecha, o hacia arriba o hacia abajo. A través de estas cuatro medidas, se suponía que era posible obtener la posición espacial del objeto en cada lóbulo y, la disparidad que se generara, al considerar las dos posiciones espaciales dadas por los diferentes sistema de coordenadas de cada ojo, deberían dar como resultado el cálculo de la distancia a la que se localizara el objeto. El modelo de Rossel intenta explicar el mecanismo de estereopsis con el mínimo número de conexiones necesarias para que el insecto pudiera realizar el proceso de estimar la distancia de las presas: sin embargo, como el mismo lo menciona, esta simplicidad es a expensas de la capacidad de su modelo para procesar información, esto es, porque este modelo no podía explicar el problema de localización y reconocimiento de varias objetos en una misma escena visual, conductualmente se ha observado que la mantis es capaz de discriminar entre diferentes estímulos que se encuentran en una misma escena (Lara et al. 1990).

2. OBJETOS FUERA DEL ALCANCE DE LA MANTIS

Maldonado (1972) trató de evaluar la participación de la clave de estereopsis en los mantidos, analizando la conducta de orientación hacia el estímulo cuando el estímulo se encontraba en movimiento y lejos del alcance de sus patas protorácicas. Para esto, Maldonado utilizó, nuevamente, a dos grupos experimentales: uno monocular y otro binocular.

Su dispositivo experimental consistió en fijar a los dos grupos de mantis del prototorax con la intención de dejar al mantido inmobilizado del cuerpo, pero con un libre movimiento de la cabeza (fig. 1.2). Lo que Maldonado hizo fue presentar algún tipo de estímulo en movimiento e inalcanzable para la mantis, con el propósito de observar la frecuencia de su conducta de orientación en relación al tamaño y posición del estímulo. Los estímulos utilizados en estos experimentos fueron estrellas de diferentes tamaños, los cuales se desplazaban lateralmente y/o se acercaban hacia la mantis con diferentes velocidades.

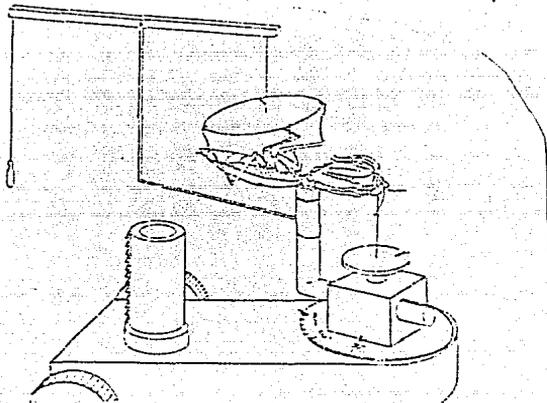


Figura 1.2. Dispositivo experimental de Maldonado para evaluar la clave de estereopsis en los mantidos usando estímulos móviles lejos del alcance de sus patas protorácicas. Tomado de Maldonado (1972).

Maldonado observó, primero, que cuando se acercaba el estímulo hacia la mantis, el grupo monocular no respondía ni a los diferentes tamaños ni a las distintas velocidades de la estrella; mientras que el grupo binocular, por contraste, respondía, de manera indiscriminada, ante todos los tamaños y velocidades de la estrella; y, segundo, que cuando el estímulo se movía únicamente de manera lateral, la respuesta era similar para ambos grupos (monoculares y binoculares), sin importar las características o la distancia de la estrella.

Lo que propuso Maldonado de estas observaciones fue que, como el grupo monocular no respondía conductualmente a los cambios de distancia de los estímulos, era posible inferir que esto se debía

a que la mantis requiera del mecanismo de estereopsis para su detección.

EXPERIMENTOS CON ESTIMULOS INMOVILES

Las primeras investigaciones que se realizaron para estudiar la manera como los mantidos estimaban la distancia a la que se encontraban colocados los objetos inmóviles, fueron realizadas en nuestro laboratorio. Sin embargo, es conveniente presentar una serie de experimentos en langosta (Wallace 1959, *Collet*, 1978), porque los resultados de estas observaciones nos dieron la pauta para nuestro diseño experimental.

Wallace (1959) realizó estudios para evaluar la percepción de la profundidad en la langosta, utilizando como estímulo un poste, ya que la langosta, al igual que el mantido, tiende a saltar hacia él. Wallace observó, fundamentalmente, el éxito de la langosta en el salto para evaluar que claves participaban en la estimación de la distancia. Su trabajo contempló la conducta de dos grupos experimentales: uno monocular y otro binocular.

Sus experimentos mostraron que la eficiencia para la realización de la conducta de salto de ambos grupos de langosta no manifestaba diferencias significativas. De aquí Wallace infirió que, al menos para la langosta, la percepción de la profundidad de los objetos fijos no requiera de un mecanismo binocular; observación que lo llevo a la búsqueda de alguna clave monocular para que estos insectos pudieran calcular la distancia.

Wallace observó que la langosta realizaba una serie de movimientos laterales de la cabeza antes de saltar (conducta de balanceo); de donde infirió que posiblemente la langosta utilizara la clave de flujo óptico como clave monocular a través de la conducta de balanceo. Para probar la relación entre la conducta de balanceo y la utilización de esta clave monocular, Wallace modificó su diseño experimental original. Lo que hizo fue mover el poste al mismo tiempo que la langosta realizaba la conducta de balanceo, con el propósito de explorar su éxito o fracaso para alcanzarlo. El movimiento del poste lo realizó en dos sentidos: uno al ritmo del balanceo; y otro en contra del ritmo de balanceo.

Lo que se observó de los nuevos experimentos de Wallace fue que, cuando el experimentador desplazaba lateralmente el poste al ritmo del movimiento de balanceo, la langosta chocaba contra el poste (el salto era excesivo). Pero, cuando el experimentador desplazaba el poste en sentido contrario al movimiento de balanceo, la langosta no alcanzaba el poste (el salto era corto). (fig. 1.3).

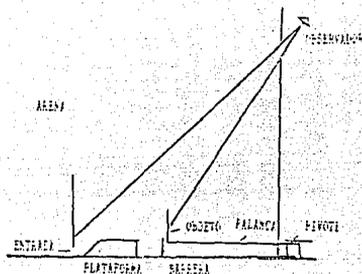


Figura 1.3. Dispositivo experimental que utilizó Wallace para evaluar la clave monocular de flujo óptico en la langosta.

Wallace sabía que, al mover el poste a ritmo o a contrarritmo de la conducta de balanceo, lo que hacía era modificar el movimiento de la imagen del poste sobre el ojo de la langosta, y como la clave de flujo óptico siempre está relacionada con cambios en el movimiento de una imagen, Wallace concluye que la langosta seguramente utiliza el flujo óptico como clave para calcular la distancia de los objetos fijos.

Collet (1978), con base en los estudios de Wallace, trata de describir con mayor detalle las características de la conducta de balanceo de la langosta en relación a la distancia a la que se localiza un objeto fijo. Para eso, Collet registra la conducta de balanceo que presenta una langosta antes de saltar a un poste fijo. Lo que estudia refiere, fundamentalmente, a las características de aquellos balanceos donde el salto hacia el poste es exitoso. Las características que él considera son, tanto la amplitud, como la forma de realizar el desplazamiento del balanceo, en relación a la ubicación del poste.

Collet observó, primero, que el movimiento de la cabeza de la langosta normalmente se desplaza perpendicularmente al poste; y segundo, que la amplitud del balanceo varía en relación a la distancia del poste. Con esto, Collet consigue darnos una descripción más o menos completa de la conducta de balanceo en la

langosta; resultados que nosotros utilizamos posteriormente para estudiar la misma conducta en el mantido.

Lara y col. (1984, 1990) iniciaron el estudio de la la percepción de la profundidad de los objetos inmóviles en los mantidos con el propósito de detectar que claves de percepción de profundidad utilizaban estos insectos. Estos investigadores eligieron la conducta de chantlita por que dicha conducta requiere que el mantido interactúe con objetos inmóviles en su entorno inmediato. Al igual que Wallace y Collet, Lara eligió un poste como estímulo fijo para tratar de evaluar la capacidad de la mantis para calcular la distancia del estímulo a través de las características del salto de la mantis hacia el poste.

Con la intención de estudiar que claves utilizaba la mantis para la estimación de la distancia, Lara y col., a su vez, trabajaron con dos grupos experimentales: uno monocular y otro binocular. Para discriminar entre el salto de la mantis monocular y el de la binocular, estos autores observaron la diferencia del salto de la mantis tomando en cuenta dos parámetros: el ángulo de salida y la velocidad inicial del salto (fig. 1.4). Sus resultados mostraron que el salto de ambos grupos no manifestaba diferencias significativas en ninguno de los dos parámetros, de donde se infirió que la mantis religiosa, al igual que la langosta, no requieren de un mecanismo binocular para calcular la distancia de los objetos fijos.

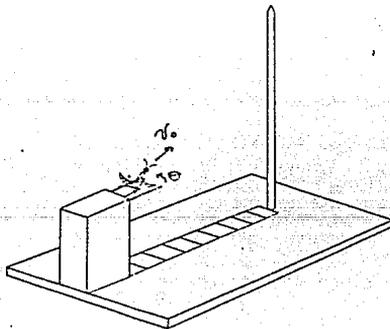


Figura 1.4. Dispositivo experimental utilizado por Lara y col. (1984, 1990) para evaluar la conducta de salto, tanto en mantis binoculares, como monoculares. Las variables que registraron para la pauta motora del salto fueron: V_0 = velocidad inicial; θ = ángulo inicial de salida medido en forma positiva.

Posteriormente, nuestro grupo de investigación centró su atención en la conducta de balanceo de la mantis, para ver si era posible establecer una correlación entre los resultados de Wallace, sobre la utilización de la clave de flujo óptico de la langosta y el de los mantidos. Para analizar esto, al igual que Wallace, se utilizaron dos grupos experimentales: uno monocular y otro binocular; pero se recurrió a un diseño experimental distinto, ya que no solo se intentaba confirmar la utilización monocular en el cálculo de la distancia que realiza la mantis a través de la conducta de balanceo, sino que, a su vez, se intentaba comprobar la participación del flujo óptico como clave monocular indispensable en el cálculo de la distancia. Con esto en mente, Lara y col. se ven en la necesidad de recurrir a dos dispositivos experimentales escalonados.

En el primero, Lara y col. utilizaron dos postes. Uno lo colocaron más lejos que el otro con el propósito de determinar si existía alguna diferencia entre el grupo monocular y el binocular en lo que refiere a la preferencia del mantido respecto a la distancia en que se colocaban los postes. Lo que observaron en este experimento fue que los dos grupos de mantis siempre se dirigían hacia el poste más cercano. De donde se podía inferir que, al colocar los postes a diferentes distancias, posiblemente la mantis, al balancearse, detectaba sobre su retina que el movimiento de la imagen del poste más cercano era mayor que el movimiento de la imagen del poste más lejano y que, al balancearse, la mantis normalmente prefería aquel objeto cuyo movimiento fuera mayor. Con esto, estos autores propusieron que la mantis siempre se dirigía hacia el poste más cercano debido a la información de profundidad que le proporciona la clave monocular de flujo óptico.

Para comprobar esto Lara y col. diseñaron un segundo experimento también utilizando dos postes, pero colocando frente al poste más lejano un cilindro transparente lleno de agua, con el fin de modificar la manera como el mantido, al balancearse, percibía la imagen de este poste (fig. 1.5). La parte convexa del cilindro, provocaba que el movimiento de la percepción de la imagen del poste sobre el ojo del mantido aumentara de esta manera Lara y col. aumentaban la información de la clave de flujo óptico.

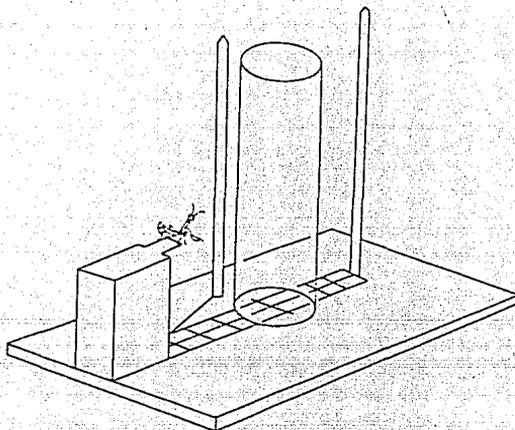


Figura 1.5. Dispositivo experimental de Lara y col. para evaluar la clave monocular del flujo óptico. Tomado de Lara y col. (1990)

Como en el experimento anterior, Lara y col. establecieron que el mantido eligiría el poste más cercano debido a que el flujo óptico de la imagen era mayor, se esperaba que, al introducir un cilindro con agua enfrente del poste más lejano, lo que provocarían sería que el movimiento de la imagen del poste más lejano fuera mayor que el del más cercano. Con este diseño experimental era factible predecir que la mantis elegiría al poste más lejano debido a que, con el auxilio del cilindro, el movimiento de la imagen del poste lejano sería mayor que el de la imagen del poste más cercano. Resultado que se encontró experimentalmente.

Lo interesante de estos experimentos es que, no solo se corrobora la participación de la clave de flujo óptico a través de la observación de los cambios conductuales del mantido, al introducir el cilindro lleno de agua entre este y el poste, sino que a su vez, demuestran que la clave de flujo óptico (el movimiento de la imagen sobre la retinula del mantido) es indispensable para la percepción de la profundidad de este insecto, debido a que se lograron producir claros cambios conductuales al controlar esta clave monocular.

Con base en todos estos estudios, es posible hacer una clasificación de aquellas posibles claves de percepción de la profundidad, utilizadas por los mantidos para calcular la distancia de los objetos, tanto fijos como móviles.

1) El insecto utiliza fundamentalmente la clave de estereopsis cuando se le presentan estímulos en movimiento y a distancias al alcance de sus patas protorácicas:

2) pero, es mayor la participación de la clave de flujo óptico cuando el estímulo es fijo y se localiza a distancias fuera del alcance de sus patas protorácicas.

MODELADO DEL FLUJO OPTICO

Cuando un sistema de procesamiento de información visual se encuentra en movimiento relativo con respecto a su entorno, en la retina, o en el conjunto de receptores del sistema, se genera un particular movimiento de la imagen, que se define con el nombre de flujo óptico (*Helmholtz, 1925*).

En cada instante de tiempo, el flujo óptico representa una combinación tanto de los movimientos de los objetos del entorno, como del movimiento del sistema mismo. El entorno puede estar en movimiento o en reposo, pero si, el observador y el entorno están estáticos, no hay flujo óptico.

El resultado del análisis e interpretación del flujo óptico que realiza el sistema de procesamiento de información (el cerebro de los seres vivos, o una computadora) proporciona la información necesaria sobre las relaciones espacio-temporales que guarda el sistema con respecto a los diferentes elementos de su entorno.

El flujo óptico representa un patrón de movimiento y, como tal, está representado por dos parámetros: la magnitud y la dirección. Cada uno de estos parámetros puede ser utilizado para determinar una o varias característica espacio-temporales del medio ambiente (*Nakayama, 1984*).

Un robot (etológico o computacional) puede detectar la magnitud de la velocidad del flujo óptico con objeto de (*Nakayama, 1984*):

a) Determinar la profundidad a la que se encuentran los objetos fijos.

b) Realizar la segmentación de una escena al detectar las diferentes posiciones espacio-temporales de los objetos que se localizan en el entorno, lo cual significa, poder detectar que objetos están más próximos y cuales más lejanos. Para realizar la segmentación de la escena, sin embargo, el sistema debe realizar otro tipo de procesamiento de información.

c) Estimar el tiempo de colisión con un objeto, esto es, si un objeto se localiza en la parte frontal del campo visual del sistema y se aproxima, la detección de la velocidad con que se

acerca el objeto, le permite al robot obtener una estimación del tiempo de colisión con este.

Si además el robot detecta la dirección del movimiento del flujo óptico, el robot puede llevar a cabo un mayor procesamiento de la información y obtener otras características como son (Nakayama, 1984):

- a) Decidir si es posible la colisión con un objeto o no.
- b) Detectar su propio movimiento; esto es, en combinación con la información cinética, los animales pueden controlar su postura y orientación.
- c) Acceder "instantáneamente" a la configuración tridimensional de los objetos en movimiento.

y quizá algunas otras que aun no han sido analizadas.

MODELOS PARA LA OBTENCION DEL FLUJO OPTICO

El desarrollo de los modelos formales del flujo óptico se ha orientado, tanto a la construcción de mecanismos computacionales, como al análisis de mecanismos neuronales. A través de estos modelos se han intentado obtener las características del flujo óptico (magnitud o dirección), sin proponer una interpretación específica sobre la manera como se obtiene la información espacio-temporal del entorno. En algunas áreas, como son la inteligencia artificial y las ciencias de la computación, los modelos se han desarrollado para resolver un problema particular del flujo óptico, y, en otras (cibernética o neurociencias) para tratar de explicar algún fenómeno biológico específico.

En ambas áreas los modelos tienen una base en común: la existencia de cuando menos dos receptores sensitivos a cambios en la posición y en la frecuencia espacial del estímulo.

En todos los modelos los receptores se encuentran separados por una distancia s , y, como consecuencia de esta separación, su respuesta temporal está desfasada un tiempo t . Para llevar a cabo la interacción de las señales de los receptores, se necesita el mismo tiempo t de retardo (fig. 1.6). Los receptores que participan en los mecanismos de estos modelos pueden estar representados tanto por fotoreceptores, como por campos receptivos en la corteza visual, como por fotosensores. El tipo de representación depende del área de estudio.

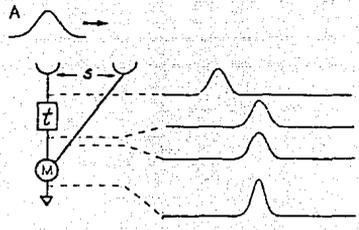


Figura 1.6. Representación esquemática del modelo base para el análisis de detección de movimiento.

Los modelos han sido clasificados en dos categorías (Borst y Egelhaaf, 1989).

- El tipo gradiente.- Donde los gradientes locales de intensidad de la imagen son utilizados para obtener el flujo óptico.
- El tipo correlación.- Donde una correlación de la respuesta de los receptores activados por el estímulo sirve para obtener el flujo óptico.

1. MODELOS DEL TIPO GRADIENTE

Los modelos del tipo gradiente provienen de la Ingeniería para resolver problemas específicos, i. e., como medir la velocidad del piso a través del cual un avión toma fotos aéreas. El componente básico de estos modelos es una ranura paralela a una retícula, la cual obstruye a un fotosensor para obtener una relación entre la respuesta del fotosensor y el movimiento de la imagen. La obtención de la velocidad del flujo óptico se logra, pues, dividiendo la respuesta de la frecuencia temporal del fotosensor entre la frecuencia espacial de la retícula (Ator, 1963, 1966, Agar & Sivchne, 1968). Dentro de este grupo también se encuentran aquellos modelos que utilizan a los fotosensores para realizar medidas simultáneas de los gradientes temporales y espaciales de la imagen del estímulo en las direcciones x/y (Hadani et al 1980, Horn & Schunk, 1981). Con estas medidas se obtiene una relación entre la iluminación y el flujo óptico (la

velocidad de la imagen), siempre y cuando la iluminación no sea constante, como se muestra en la siguiente ecuación.

$$V_x = \frac{\partial I / \partial t}{\partial I / \partial x}$$

Donde:

V_x = velocidad en la dirección x ;
 dI/dt y dI/dx representan los gradientes locales, temporal y espacial de la intensidad.

Modelos más recientes dentro del grupo del tipo gradiente, intentan generar mecanismos computacionales semejantes a los que utiliza el SNC de los animales para obtener el flujo óptico. Para lograrlo se consideran dos tipos de metodologías: la primera consiste en tratar de adaptar el modelo de tipo gradiente a algunos de los resultados obtenidos en distintas áreas de la biología; y, la segunda consiste en buscar, en distintas preparaciones biológicas, los mecanismos que utiliza el SNC para obtener el flujo óptico que se asemejen a los mecanismos teóricos propuestos por estos modelos. Normalmente, en la construcción de este tipo de modelos se mezclan los dos tipos de metodología, esto es, en algunos casos el modelo se modifica de acuerdo a los resultados biológicos y, en otros, se busca el mecanismo biológico apropiado para poder dar cuenta de los resultados del modelo.

Marr y Ulman (1981), por ejemplo, utilizan el concepto de campo receptivo de la corteza visual, obtenido de los estudios neurofisiológicos en mamíferos, para modificar su modelo de tipo gradiente. Ellos modifican su modelo al utilizar filtros que representan los campos receptivos de la corteza visual. Así, mientras que los antiguos modelos solo utilizaban los gradientes locales de la intensidad de la imagen para obtener el flujo óptico, Marr y Ulman proponen filtrar los gradientes locales para limpiar a la imagen de información irrelevante para el cálculo del flujo óptico. En este caso solo utilizan el primer tipo de metodología. Sin embargo, Marr (1982), al analizar el modelo original de tipo gradiente, se percató de que la utilización de diferentes filtros hace más eficiente la obtención del flujo óptico y propone la existencia de campos receptivos en la corteza visual de los mamíferos que responden, tanto a las diferentes frecuencias, como a las diferentes escalas espaciales de la imagen. Idea que, por supuesto, debía buscarse en diversas preparaciones biológicas y que solo podía llevarse a cabo con el auxilio de la segunda metodología.

2. MODELOS DEL TIPO CORRELACION

Los modelos del tipo correlación, en contraste con los del tipo gradiente, no forman parte de la ingeniería, sino que surgen del análisis específico de los fenómenos biológicos.

El primer modelo biológico del tipo correlación para el flujo óptico fue propuesto por Reichard (1961), quien, basado en la respuesta optomotora de la mosca, propone la existencia de una correlación entre la excitación de los fotoreceptores del insecto (omatiidas) con otros fotoreceptores vecinos, para dar cuenta de la obtención de la velocidad del flujo óptico. En este modelo Reichard propuso que para obtener la velocidad del flujo óptico era necesario que intervinieran las diferentes omatiidas que se activaban en distintos tiempos, pero que se correlacionaban al mismo tiempo.

El siguiente modelo de este tipo, fue propuesto por Barlow & Levick (1965). Estos autores, al hacer registros electrofisiológicos en las células ganglionares de la retina del conejo, observaron que, cuando el estímulo se movía en cierta dirección, ciertas células ganglionares presentaban una excitación, mientras que otras se inhibían; pero si el estímulo se movía en dirección contraria, aquellas células que habían presentado una actividad de excitación anteriormente, ahora se inhibían, y las que se habían inhibido, ahora se excitaban. De esta observación, estos autores sugirieron la existencia de dos mecanismos para medir la dirección del movimiento en la retina del conejo, uno que inhibe la actividad de la célula cuando el estímulo viaja en cierta dirección; y otro que excita la actividad de la misma célula, cuando el estímulo viaja en dirección contraria. A través de la propuesta de estos mecanismos Barlow y Levick supusieron que el SNC de los animales podía calcular la dirección del movimiento del estímulo.

Richard junto con Poggio (1981) posteriormente utilizan la propuesta de Barlow y Levick en torno a la existencia de dos mecanismos para calcular la dirección del movimiento, para completar su propio modelo. Así, estos investigadores fueron capaces de obtener tanto la velocidad, como la dirección del flujo óptico en su nuevo modelo. El resto de los modelos que se han generado de tipo correlación (Srinivasan, 1977; Torre & Poggio, 1978; Van Santen & Sterlin, 1984; Grzywacs, 1987; Reichard, 1987), no han sido capaces de superar las ideas básicas propuestas por Richard, Barlow y Levick por lo que sus aportaciones son de menor importancia.

MODELOS PARA LA RECUPERACION DE LA INFORMACION TRIDIMENSIONAL A PARTIR DEL FLUJO OPTICO

Para dar cuenta del flujo optico, son dos las preguntas que deben de tratar de analizarse: la primera, corresponde a la propuesta en torno a la existencia de los mecanismos que dan cuenta del flujo optico; la segunda, corresponde a la necesidad de dar cuenta de la manera como el sistema (biologico o computacional) es capaz de utilizar el flujo optico para especificar distintas relaciones espacio-temporales en relacion con su medio ambiente. Esta seccion lo que intenta es hablar de los modelos que se han desarrollado en torno a la segunda pregunta.

Las investigaciones mas relevantes en torno a la manera como un sistema es capaz de utilizar el flujo optico para obtener las relaciones espacio-temporales con su entorno, han sido llevadas a cabo con el proposito de contruir sistemas automátatas capaces de desenvolverse en un medio complejo. No es sorprendente, pues, que el desarrollo de este problema haya sido abordado, principalmente, por el área de la ingeniería.

Los investigadores que han enfocado su atención hacia la utilizacion del flujo optico para obtener sistemas capaces de adquirir la informacion necesaria para formar un mundo tridimensional, estudian el procesamiento de la informacion tomando en cuenta dos posibles situaciones del sistema con el ambiente: a) La primera refiere a la informacion que recibe el sistema cuando el ambiente esta inmóvil (*Longuet-Higgins & Prazdny, 1980; Lawton, 1982*); b) la segunda refiere a la informacion que recibe el sistema cuando existen objetos en movimiento (*Ullman, 1979*).

Para que un sistema pueda recuperar la informacion tridimensional a partir del flujo optico, normalmente se utilizan dos tipos de metodos:

El primer metodo contempla dos tareas (*Ullman, 1979*): a) la primera refiere a la capacidad que pueda tener un sistema para medir la posicion de la escena en distintos tiempos; b) la segunda refiere a la obtencion de la estructura tridimensional a partir de que el sistema ya cuenta con la posicion de la escena en distintos tiempos.

El segundo metodo (*Hildreth, 1983, Lawton, 1984*) consiste en estudiar la manera como el sistema puede seguir el movimiento de ciertos puntos individuales (donde se establecen con anterioridad los puntos que se van a seguir). El sistema puede construir, al mismo tiempo que sigue el movimiento de los puntos, el campo bidimensional que representa el desolazamiento o la velocidad de los objetos del ambiente. La interpretacion de este campo bidimensional es el que determina la estructura tridimensional de la escena en el sistema.

MODELOS QUE INTENTAN DAR CUENTA DEL FLUJO OPTICO Y DE LAS RELACIONES ESPACIO-TEMPORALES

El modelo a partir del cual se desarrolla este trabajo, es un modelo que tuvo su origen a partir del analisis de los sistemas biológicos y esta orientado hacia la construcción de los mecanismos necesarios para la obtención del flujo optico y la interpretación que realiza el sistema del flujo optico para obtener la tercera dimension de los objetos inmoviles (Lara, *et. al.*, 1990).

La preparación biológica que estudiaron Lara y col. fue la mantis religiosa. El modelo fue propuesto a partir del estudio de la interacción de la mantis con objetos inmoviles. Para dar cuenta de la manera como la mantis obtenia el flujo optico, estos autores postularon la existencia de un mecanismo formado por celulas capaces de medir la velocidad del flujo optico. Para dar cuenta de la manera como la mantis obtenia la tercera dimension de los objetos a partir de la clave de flujo optico, Lara propone que la estimación de la profundidad se obtiene inmediatamente después de que el insecto (mantis) adquiere la magnitud del flujo óptico (V_o) a través de la siguiente ecuación:

$$Z = r \frac{V_x}{V_o}$$

- Z = profundidad del objeto.
- V_o = Magnitud de la velocidad del flujo óptico.
- V_x = Magnitud del flujo óptico.
- r = radio del ojo del insecto.

Esta ecuación se obtuvo de la observación de la conducta de balanceo que presenta el mantido cuando se encuentra ante un poste fijo. Lara y col. mostraron (1990) con anterioridad, que el balanceo del insecto es un factor importante para el calculo de la profundidad. Como el balanceo del insecto se realiza siempre perpendicular al poste, Lara propuso la siguiente geometría para la deducción de la ecuación (fig. 1.7).

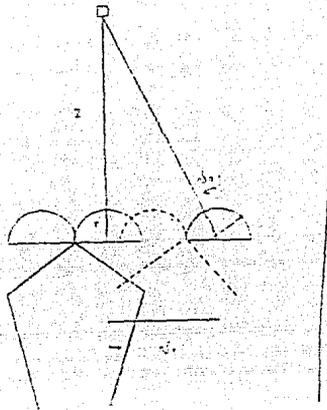


Figura 1.7. Geometría utilizada por Lara para la deducción de la ecuación. Tomada de Lara y col. (1990).

En la geometría propuesta por Lara se considera únicamente la proyección de la imagen del poste sobre uno de los ojos del mántido, debido a que la clave de percepción que se supone que utiliza la mantis ante objetos inmóviles es fundamentalmente el flujo óptico. Cabe mencionar, que en este trabajo Lara y col. dirigieron su atención principalmente a los mecanismos del CNS del mántido responsables de la obtención del flujo óptico. Sin embargo en su ecuación para el cálculo de la distancia proponen la utilización del valor numérico de la velocidad del movimiento de balanceo y no proponen de que manera el CNS de estos animales podría calcular este valor.

CAPITULO 2

DESARROLLO DEL MODELO

En este capítulo se presenta el desarrollo de un modelo basado en la conducta de balanceo de la mantis, para dar cuenta de la manera como este insecto utiliza la clave de flujo óptico para calcular la distancia a la que se localizan los objetos fijos. El orden de este capítulo pretende resaltar la importancia de la utilización, tanto de la parte teórica, como de la parte experimental, para lograr un ciclo teoría-experimento. El análisis de datos experimentales nos permitió establecer las bases biológicas de nuestro modelo, mientras que la construcción del mismo modelo nos dio la pauta para proponer y diseñar nuevos experimentos. Dentro de cada una de las secciones de este capítulo, se describen solo aquellos resultados biológicos que sirvieron como fundamento para el desarrollo de la etapa correspondiente al modelado que nos ocupa en cada sección. En el anexo se presenta un análisis más detallado de los datos experimentales que fueron utilizados en la construcción global del modelo.

BASES EXPERIMENTALES GLOBALES

El criterio que nos permitió determinar la capacidad de los mantidos para estimar la distancia a la que se encuentran los objetos inmóviles, se basó en la conducta de chantlita (Lara y col., 1984). Se eligió esta conducta porque, cuando el mantido es colocado en un espacio abierto y al descubierto, se observa que el insecto se dirige hacia un hábitat que se encuentra normalmente a una altura mayor de aquella a la que se localiza original-

mente el insecto. Dependiendo de las relaciones paramétricas entre la mantis y el estímulo fijo, se ha observado que el insecto utiliza diferentes estrategias para alcanzar su objetivo (Franco, 1990). Una de ellas es el salto. La mantis siempre salta cuando la distancia entre ella y su objetivo queda fuera del alcance de sus patas delanteras y existe una zanja que los separe.

El dispositivo experimental que utilizamos fué una plataforma y un poste colocado enfrente de la plataforma (fig. 2.1). Los valores de la altura de la plataforma y la distancia a la que se coloca el poste, se eligieron de tal manera que, cuando el mántido es colocado sobre la plataforma, el mántido sólo tiene la opción de saltar hacia el poste para alcanzarlo (Franco, 1990).

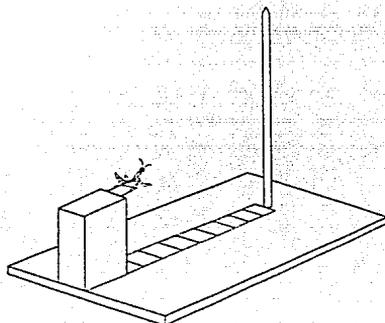


Figura 2.1. Dispositivo experimental para evaluar percepción de profundidad en los mántidos.

Se eligió la conducta de salto como referencia para saber que la mantis fué capaz de estimar adecuadamente la distancia a la que se localiza el poste, porque un salto con éxito es un indicativo de que la mantis ha calculado la distancia del objeto fijo con éxito.

La tabla I muestra la descripción de las diferentes pautas motoras que realiza la mantis cuando es colocada en el dispositivo experimental ilustrado en la fig. 2.1. En la primera columna de la tabla se describen los principales movimientos que se han observado cuando la mantis se prepara para saltar; mientras que en la segunda columna se encuentra la interpretación psicológica que se le dió a cada una de las diferentes conductas observadas con el propósito de inferir cuál de ellas es la que participa en el cálculo de la distancia (Lara y col. 1990).

TABLA I
 Descripción e interpretación de la conducta
 de chantlitiáxia, cuando se usa el diseño
 Experimental de la fig. 2.1

CONDUCTA	INTERPRETACION
Movimiento del cuerpo y la cabeza, en donde se involucra traslación y rotación del cuerpo.	Exploración
Detenimiento y dirección del cuerpo y la cabeza hacia un objetivo fijo (en este caso un poste).	Orientación
Desplazamientos laterales de la cabeza en forma alternada hacia ambos lados (denominado balanceo) . Este movimiento se realiza teniendo como pivote el punto que une al torax con el abdomen y en ocasiones con flexiones y extensiones de las patas traseras. El movimiento de la cabeza se realiza sobre un plano perpendicular con respecto a la posición del poste.	Parametrización donde ocurre la estimación de la distancia de los objetos fijos
Un salto hacia el poste, despues de que la mantis realizó por lo menos dos balanceos.	Alcance

ANALISIS DE LA CONDUCTA DE BALANCEO

En el desarrollo de nuestro modelo hemos considerado que es durante la conducta de balanceo donde se lleva a cabo el cálculo de la distancia del objeto fijo. Nuestro modelo está basado en los resultados de Lara y colaboradores (1990; ver capítulo anterior).

Se ha observado que la conducta de balanceo la presentan todos los mántidos antes de saltar hacia un estímulo fijo. En esta sección analizamos la conducta de balanceo que realizan los mántidos de dos especies (*Stagmomantis limbata* Hahn y *Yersiniops* sp) antes de saltar, con el fin de inferir cuáles podrían ser tanto los mecanismos, como el procesamiento de la información sensorial que lleva a cabo el SNC de estos animales, para estimar la distancia a la que se encuentran los objetos fijos.

La siguiente figura muestra una fotografía de uno de los movimientos de la conducta de balanceo realizado por una mantis de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn del quinto estadio, con el propósito de ilustrar cómo se realiza esta conducta.



Figura 2.2. Fotografía estroboscópica de un balanceo, en donde se muestran diferentes posiciones de la mantis durante este movimiento.

A través del análisis de la conducta de balanceo se ha establecido que los mántidos calculan la distancia de un estímulo fijo, a través de la clave monocular de percepción de profundidad de flujo óptico, ya que Lara y col. (1990) mostraron claramente, que la mantis utiliza la información referente a cambios en el movimiento de la imagen del estímulo, que se genera en su retina durante la conducta de balanceo para estimar la distancia a la que se localiza un objeto fijo. En la construcción de nuestro modelo consideramos la estrecha relación entre la clave de flujo

optico y la conducta de balanceo, para proponer la existencia de ciertos mecanismos capaces de procesar la información sensorial necesaria para que el mantido pudiese estimar la distancia a la que se encuentran los objetos fijos. Nosotros inferimos que, si el movimiento de la imagen proyectada sobre el ojo del insecto, es generado a través de la conducta de balanceo, entonces era necesario suponer la relación entre dos tipos de sistemas para procesar la información que se generaba durante el balanceo:

a) un mecanismo que procesara la información mecánica (SM) proveniente de la actividad de los diferentes mecanorreceptores que se estimulan durante la conducta de balanceo.

b) otro mecanismo que procesara la información visual (SV) proveniente de la activación de un grupo de fotoreceptores causada por el movimiento de la cabeza del insecto.

Con base en la dinámica de la conducta de balanceo propusimos que la información procesada por ambos sistemas durante la conducta de balanceo, servía para dos cosas: por un lado para controlar el movimiento del balanceo (CM); y, por el otro para estimar la distancia a la que se localizan los objetos fijos (CADI) como se muestra en la siguiente figura:

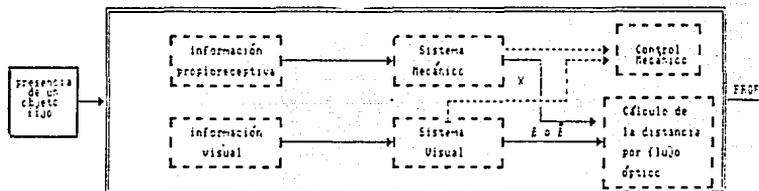


Figura 2.3. Diagrama de bloques de la participación e interacción de los procesos que se llevan a cabo durante la conducta de balanceo. Las líneas que salen de SV y de SM, indican la interacción que suponemos debe de existir entre ambos sistemas, tanto para obtener un control preciso del movimiento (CM) de balanceo, como para determinar la distancia a la que se localizan los objetos fijos (CADI). Las líneas punteadas indican la trasmisión de señales de control, mientras que las líneas continuas indican la transferencia de datos.

Nosotros supusimos que debe de existir una interacción entre la información que es procesada tanto por el SV como por el SM, porque durante la realización de la conducta de balanceo parece que ambos sistemas procesan información de manera simultánea. Para solventar esta hipótesis llevaremos a cabo un análisis detallado de los datos experimentales durante la construcción de nuestro modelo de tal manera que se puedan resolver los signos de interrogación que se muestran en la fig. 2.4.

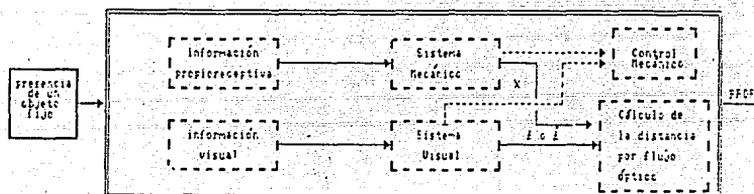


Fig 2.4. Los signos de interrogación muestran los aspectos que, por falta de información empírica, deben ser analizados con más detalle para inferir como se procesa la información que llega a cada uno de los bloques que conforman la conducta de balanceo.

El siguiente paso consistió en averiguar qué tipo de información podía generar el SV y el SM de acuerdo a la información sensorial que llegaba a cada sistema, para que el insecto pudiera, tanto controlar su propio movimiento corporal (CM), como calcular la distancia a la que se encuentran los objetos fijos (CADI).

2.1 MODULO DE PROCESAMIENTO DE INFORMACION VISUAL

2.1.1 INFORMACION QUE ENVIA EL SV AL CADI.

El análisis de datos experimentales conductuales que se realizó para conocer la relación entre la amplitud del desplazamiento de la cabeza de la mantis y la distancia del poste, mostró que el valor de la amplitud del balanceo aumentaba conforme se aumentaba la distancia a la que se colocaba el poste. Un análisis estadístico nos mostró que este aumento era significativo (ver anexo), por lo que la relación que existía entre la amplitud del balanceo y la distancia del poste nos sugirió que que la imagen proyectada en la retinula de la mantis debía desplazarse a una cierta distancia angular necesaria para que el mántido pudiera estimar la profundidad del poste.

Esto concuerda con la evidencia encontrada en la langosta, donde se observó que, para que este insecto se orientara hacia un estímulo (*Kien, 1975*), se requería que al menos 50 omatidias fueran excitadas por el estímulo (sin importar su intensidad). En el caso de la mantis, nosotros supusimos que el desplazamiento de la imagen sobre la retinula ocasionaba la excitación de un número mínimo de omatidias para que este insecto pudiera calcular la distancia de un estímulo fijo a través de la conducta de balanceo.

Nosotros hemos postulado la existencia de un desplazamiento mínimo de la imagen del estímulo sobre el ojo del insecto necesario para que la mantis pueda calcular la distancia de un objeto fijo; de donde se sigue que el módulo de procesamiento de la información SV, debe calcular el desplazamiento angular de la imagen (θ) y no la de la velocidad con que se mueve la proyección de la imagen del poste sobre la retinula del insecto. Esto es, nosotros hemos supuesto que para el cálculo de la distancia, la mantis requiere, sobre todo, de la información referente al desplazamiento angular de la imagen y no de la información de la velocidad del desplazamiento angular de la imagen.

2.1.2 MECANISMO DE OBTENCION DEL PARAMETRO θ A TRAVES DEL SISTEMA VISUAL

Para que el SV pueda obtener el valor del desplazamiento de la imagen (θ) propusimos la existencia de un mecanismo capaz de contar las omatidas activadas por el desplazamiento de la imagen durante la conducta de balanceo. Para establecer cuál es el valor del desplazamiento de la imagen (θ) en relación al número de omatidas activadas durante un balanceo, utilizamos la información etológica obtenida de la observación de la conducta de

orientación, donde se detectó que la mantis se detiene y orienta su cabeza en dirección a un objeto fijo (en este caso un poste) antes de realizar las conductas de balanceo y de salto (ver tabla I). Como la mantis tiende a orientar su cabeza hacia el poste, inferimos que la imagen del poste se proyectaba en el área de la fovea. Por lo que proponemos que la relación matemática entre el valor del desplazamiento de la imagen (β) y el número de omatidias excitadas es de la forma siguiente:

$$\beta = f(\Delta\phi) * \text{num. om.} \quad (1)$$

Se ha demostrado que el ángulo interomatidido no varía demasiado en la zona de la fovea de los insectos (Horridge, 1978, Snyder, 1977), por lo que en este trabajo consideramos, como primera aproximación, que, para obtener el valor del desplazamiento de la imagen (β) a partir del número de omatidias que se activan, se requiere de una relación lineal entre el número de omatidias activadas y el desplazamiento angular de la proyección de la imagen (β), como se muestra en la siguiente ecuación.

donde:

$$\beta = \Delta\phi * \text{num. om} \quad (2)$$

donde:

$\Delta\phi$ = ángulo interomatidido para la zona de la fovea.

num. om. = número de omatidias activadas durante el balanceo.

De esta manera, dependiendo del número de omatidias activadas, obtenemos, de manera proporcional, el valor específico del desplazamiento de la imagen.

2.1.3 SEÑALES DE CONTROL QUE GENERA EL SV

En nuestro modelo proponemos la intervención de dos señales, generadas en el SV, que son enviadas hacia el bloque procesador denominado CM y que participan en el control motriz de la conducta de balanceo.

a) La primera refiere a una señal de control, encargada de iniciar el movimiento de balanceo, una vez que se detecta la presencia de un objetivo a alcanzar.

b) La segunda refiere a una especie de control encargado de enviar una señal anticipada para detener el movimiento de balanceo una vez que el desplazamiento de la imagen ha alcanzado a excitar el mínimo número de omatidias requeridas por el SV para calcular la distancia del objeto. Al desplazamiento que está correlacionado con la cantidad de omatidias excitadas requeridas para la estimación de la distancia se le denomina B_{min} .

La figura 2.5 muestra en términos de diagramas de bloques, el análisis que hicimos para dar cuenta de los dos tipos de señales que genera el SV: la que participa en el cálculo de la distancia (B); y la que controla el movimiento de balanceo (B_{min}).

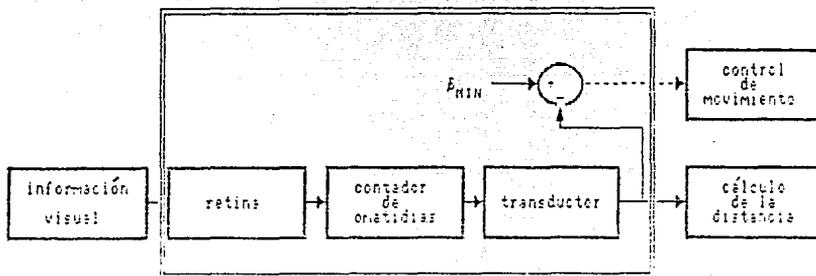


Figura 2.5. Diagrama de bloques que muestran la participación de las señales que se generan en el SV, tanto para calcular la distancia de los objetos fijos, como para controlar el movimiento de balanceo. Las líneas punteadas indican las señales de control que son generados en el SV, mientras que las líneas continuas corresponden a la transferencia de información que el SV envía al CADI.

2.2 MODULO DE PROCESAMIENTO DE INFORMACION MECANICA (SM)

2.2.1 MECANISMO DE OBTENCION DEL PARAMETRO X A TRAVES DEL SISTEMA MECANICO

Para el modulo de procesamiento de información visual (SV) propusimos que SV debe calcular el valor del desplazamiento de la imagen del estímulo (β). Con base en esto, nosotros pensamos que, de manera semejante, el SM debía calcular el valor del desplazamiento de la cabeza de la mantis (x). Para que el bloque SM pudiera obtener el valor del desplazamiento de la cabeza de la mantis (x) durante un balanceo, propusimos, en nuestro modelo, la existencia de un mecanismo capaz de calcular este valor (x). Según nosotros, a través de los cambios de posición que sufren los propioceptores del cuello de la mantis, cuando esta mueve su cabeza durante el balanceo, junto con la información que proviene del movimiento de traslación del centro de masa del cuerpo del insecto, el modulo de procesamiento de información puede calcular el valor de (x). La propuesta de la participación de los propioceptores se basó en el hecho de que Mittelstaed (1957) anteriormente había demostrado la utilización de los propioceptores del cuello de la mantis, para obtener el valor del desplazamiento angular de la cabeza del insecto con respecto al torax. Según Mittelstaed esta información era utilizada por el insecto junto con la información visual, para localizar la posición de sus presas, cuando estas estaban al alcance de sus patas delanteras.

Nosotros proponemos, a partir de la fig. 2.6, que el valor del desplazamiento corporal del insecto se puede obtener de la siguiente manera:

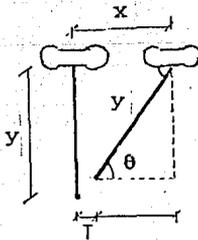


Figura 2.6. Diagrama del movimiento de balanceo, para obtener el desplazamiento de la cabeza.

$$x = y \cdot \cos \theta + T \quad (3)$$

donde:

y = longitud del torax del insecto

T = traslación del centro de masa (punto definido por la unión del torax con el abdomen del insecto).

θ = ángulo de la cabeza medido con respecto al torax, entre la posición inicial y final del movimiento.

El ángulo se mide a través de la diferencia de la presión entre los propioceptores de ambos lados del cuello, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$\theta = \left\{ \begin{array}{l} |P(i) - P(d)| - |\theta| \\ \text{sig}(P(i) - P(d)) - \text{dirección del mov.} \end{array} \right. \quad (4)$$

donde P(i) = presión entre el cuello y los propioceptores del lado izquierdo.

donde P(d) = presión entre el cuello y los propioceptores del lado derecho.

Esta propuesta se basó en ciertos resultados electrofisiológicos que se realizaron en torno a la respuesta de los nervios sensoriales correspondientes a los propioceptores del cuello de la mantis (*Liske, 1982*). Cuando la cabeza de la mantis se encontraba alineada con el eje protorácico, los registros electrofisiológicos que se registraban en ambos lados del cuello del insecto, presentaban el mismo espectro de frecuencia, esto es, tenían tanto el mismo valor en lo que respecta a la amplitud de la señal, como el mismo número de picos en la señal. En estos mismos estudios, Liske observó que un movimiento de la cabeza hacia la derecha, provocaba un aumento en la actividad del nervio derecho, mientras que la actividad del nervio izquierdo disminuía y vice versa.

De los resultados de Liske nosotros supusimos que era la presión que el movimiento de la cabeza generaba sobre los propioceptores del cuello de la mantis lo que provocaba una descarga en los nervios sensoriales de los propioceptores, por lo que nosotros relacionamos el valor del desplazamiento de la cabeza (x) con la diferencia de presión que sufrían los propioceptores en ambos lados del cuello del insecto.

2.2.2. SEÑALES DE AUTOCONTROL DEL SM

Para inferir cuales podrian ser las señales de control sobre la conducta de balanceo generadas en el bloque SM, consideramos el hecho de que, cuando la distancia entre el poste y la mantis rebaza cierto rango (Franco, comunicacion personal), la mantis no salta a pesar de que se produce la conducta de balanceo. Esto podia deberse a dos posibles causas: la primera podia responder a que, durante el balanceo, la mantis pudiera calcular la distancia del poste, pero metabolicamente fuera incapaz de realizar el salto de esa longitud; la segunda podia responder a que, durante el balanceo, el valor del desplazamiento de la imagen del objeto (β) sobre la retina del insecto fuera menor que valor necesario para que este pudiera estimar la distancia del poste, esto es, que (β) fuera menor que (β_{min}).

Aunque no teniamos suficiente evidencia para desechar la alternativa de que la mantis metabolicamente fuera incapaz de realizar el salto cuando el poste se encontraba demasiado alejado de ella, si contabamos con suficientes datos experimentales para favorecer la hipotesis de que la mantis no saltaba bajo estas circunstancias, debido a que no tenia suficientes datos para poder calcular la distancia de su objetivo.

Anteriormente habiamos mencionado que, al analizar la conducta de balanceo de la mantis ante un objeto fijo, encontramos que la amplitud del balanceo (x) aumentaba conforme se aumentaba la distancia del poste. El analisis de la amplitud del balanceo, sin embargo, originalmente solo lo realizamos para estudiar dicha conducta cuando la mantis saltaba hacia el poste. Por lo que en un estudio posterior, analizamos, no solo los casos en donde la mantis ejecutaba la conducta de salto, sino tambien aquellos donde el insecto no saltaba, con el proposito de observar si la amplitud del balanceo (x) sufria algún tipo de modificación conductual en los casos en donde la mantis no saltaba hacia el poste. Lo que obtuvimos de este estudio fueron dos cosas: la primera tiene que ver con el hecho de que hay ocasiones, donde la distancia del poste, causa que la mantis disminuya considerablemente su opcion de saltar, lo que nos llevo a pensar que la conducta de balanceo en ocasiones puede darle a la mantis la informacion necesaria para calcular la distancia del poste y en otras no, dependiendo de las características mecánicas de su propio balanceo. La segunda tiene que ver con la amplitud del balanceo en los casos limite, esto es, en aquellas ocasiones donde la distancia del poste es tal, que puede que la mantis salte hacia el o no salte. Lo que obtuvimos al medir la amplitud del balanceo, en estos casos, es que el valor del balanceo (x), estadísticamente hablando, no manifiesta mayor variabilidad ya sea que la mantis salte o no hacia el poste (ver anexo).

En la sección anterior nosotros habíamos propuesto la existencia de un desplazamiento mínimo de la imagen del poste (β_{\min}) sobre la retina del insecto para que la mantis pudiera calcular la distancia del poste. Con base en nuestras observaciones conductuales nosotros interpretamos que lo que provocaba que la mantis saltara o no hacia el poste en los casos límite, se debía al hecho de que había ocasiones en que el desplazamiento de la imagen (β) sobre la retina del insecto no alcanzaba el valor mínimo requerido (β_{\min}) para calcular la distancia.

Si durante el balanceo del insecto, el desplazamiento de la imagen no alcanzaba el valor de β_{\min} , de acuerdo a nuestra propuesta anterior, el sistema visual no tenía la suficiente información para generar la señal de control que iniciara la detención del movimiento de balanceo. Con base en nuestros datos experimentales nosotros habíamos propuesto la existencia de una relación entre la amplitud del balanceo y el cálculo de la distancia del poste, por lo que se podía suponer que si la mantis no alcanzaba a calcular la distancia del poste con determinada amplitud de su balanceo, tendería a aumentar la amplitud hasta poder calcular la distancia. Sin embargo, el caso es que la mantis tiene restricciones mecánicas para poder aumentar la amplitud de su propio balanceo hasta un límite específico que depende de su tamaño. Según nosotros, cuando SM detecta que el límite del balanceo corporal ha sido alcanzado antes de que SV determine que β_{\min} se alcanzó, SM debe generar una señal de manera independiente, pero asociado a el SV, en lo que refiere al control de su propio movimiento. Con base en esta suposición lo que propusimos fue que, cuando el desplazamiento corporal del insecto alcanzaba cierto valor, que nosotros denominamos desplazamiento umbral (X_{umbral}), SM generaba una señal de control para detener el movimiento de balanceo sin rebasar los límites mecánicos del cuerpo del insecto.

El valor de X_{umbral} , según nosotros, está definido por las limitaciones mecánicas del insecto y la propuesta de la existencia de un valor X_{umbral} nos permite explicar el por qué el insecto no rebasa sus capacidades mecánicas al realizar la conducta de balanceo para calcular la distancia de un objeto fijo.

La figura 2.7 muestra en términos de diagramas de bloques, el análisis que hicimos para dar cuenta de los dos tipos de señales que genera el SM: la que participa en el cálculo de la distancia (x); y la que controla el movimiento de balanceo (X_{umbral}).

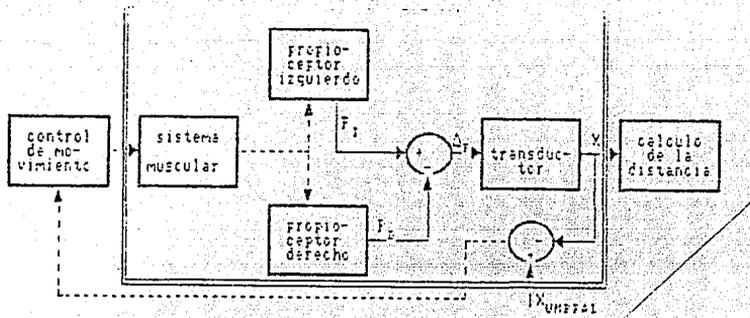


Figura 2.7. Diagrama de bloques que muestran la participación de las señales que se generan en el SM, tanto para calcular la distancia de los objetos fijos, como para controlar el movimiento de balanceo. Las líneas punteadas indican las señales de control que son generados en el SM, mientras que las líneas continuas corresponden a la transferencia de información que el SM envía al CADI y que suponemos se requiere para que el insecto realice el cálculo de la profundidad.

2.3. MECANISMO DEL CONTROL DEL MOVIMIENTO (CM)

Del análisis de la conducta de balanceo que realizamos para poder inferir las posibles señales encargadas de controlar el movimiento corporal del mantido, nosotros hemos propuesto la existencia de cuando menos tres señales:

1) una señal que es generada por el SV, cuando existe la presencia de un objeto fijo (poste). Esta señal indica el inicio de la conducta de balanceo.

2) una señal que es generada por el SV, cuando el desplazamiento de la imagen β sobre la retina del insecto alcanza el valor de β_{min} . Esta señal indica el inicio de la desaceleración del balanceo.

3) una señal que es generada por el SM, cuando el desplazamiento de la cabeza (x) alcanza el valor de Xumbrial, sin que que el desplazamiento de la imagen haya alcanzado el valor de β_{min} . Esta señal, al igual que la señal anterior, indica el inicio de la desaceleración del movimiento de balanceo.

Cuando se genera alguna de estas señales, el CM debe poder calcular la aceleración con la que se va a realizar el movimiento de balanceo, ya sea para iniciar el balanceo (aceleración positiva), o para comenzar la desaceleración del mismo (aceleración negativa). Para estudiar si se presentaban valores constantes o una gama de valores de aceleraciones (positivas o negativas) durante la conducta de balanceo analizamos experimentalmente lo siguiente:

Para calcular las diversas aceleraciones con que la mantis realizaba el movimiento de balanceo, tomamos fotografías estroboscópicas (fig. 2.2) de diversos balanceos, colocando el poste a distintas distancias de la mantis. Las fotografías de cada balanceo nos permitieron tomar diversas escenas de un mismo movimiento de la mantis para medir, a partir de las distintas posiciones de la cabeza de la mantis en distintos intervalos de tiempo, la aceleración de cada uno de los intervalos captados por la fotografía.

Una vez que habíamos calculado el valor de las diversas aceleraciones a partir del análisis de las fotografías de los distintos movimientos de balanceo de la mantis, hicimos una prueba estadística que mostro que la aceleración de los distintos balanceos no tenían diferencias significativas cuando variábamos la distancia del poste (ver anexo). Este resultado nos permitió inferir que existía un gama de valores para la aceleración con que el insecto realiza la conducta de balanceo. Para corroborar esto experimentalmente, medimos la duración del balanceo de la mantis con el propósito de observar si el tiempo que duraba un balanceo, aumentaba conforme se aumentaba la distancia del poste. Al analizar los datos experimentales, lo que obtuvimos fué que, estadísticamente, existía una diferencia significativa ($P < 0.05$) entre los promedios del tiempo del balanceo en relación a la distancia del poste; esto es, lo que aumentaba era el tiempo que duraba el balanceo conforme la distancia del poste se aumentaba (ver anexo); mientras que la aceleración del movimiento mismo permanecía alrededor de un mismo valor. Nosotros supusimos, durante el desarrollo del modelo, que esta gama de valores de la aceleración no está elegido al azar, sino que está predeterminado por las características mecánicas del insecto.

2.4 MODELO DEL CALCULO DE LA DISTANCIA (MOCADI)

El desarrollo de nuestro módulo para el cálculo de la distancia (MOCADI) consistió, fundamentalmente, en la observación experimental del movimiento de balanceo del mántido. Nos basamos en la conducta de balanceo para construir este modelo debido a que Lara y col. (1990) ya habían demostrado que este movimiento era esencial para que este insecto pudiese estimar la distancia de los objetos fijos. Por ello, consideramos los siguientes datos experimentales de la conducta de balanceo:

a) La posición relativa entre un estímulo fijo y la mantis al inicio del balanceo. El análisis de la relación espacial entre el insecto y un poste nos permitió discernir si era necesaria alguna orientación en particular de la mantis con respecto al poste para iniciar el movimiento de balanceo: esto es, si existía alguna posición específica del insecto para que la imagen del estímulo incidiera, de manera particular, sobre una zona de la retina de la mantis, para que el insecto iniciara la estimación de la distancia del poste. Los resultados experimentales mostraron que el 84% de las veces que se colocaban a las mantis ante un poste, los insectos tendían a dirigir la línea media de la cabeza hacia el poste antes de iniciar el movimiento de balanceo (ver anexo).

b) La magnitud de los desplazamientos laterales de la cabeza del insecto para estimar la amplitud de dichos desplazamientos con respecto a una distancia dada del poste. Del análisis etológico de la conducta de balanceo, observamos que la mantis ejecutaba cuando menos dos movimientos de balanceo antes de saltar. Esta observación no llevó a suponer que era necesario diferenciar la importancia y la aportación de cada uno de estos movimientos para que la mantis pudiera calcular la distancia del poste. Para diferenciar entre los distintos balanceos realizados por el mántido antes de saltar, analizamos la amplitud de cada movimiento. El análisis estadístico nos mostro que las diferencias entre las amplitudes de los distintos desplazamientos no eran estadísticamente significativos ($P < 0.05$) (ver anexo). Este resultado lo interpretamos diciendo que, cada balanceo contribuía de la misma manera para que la mantis pudiera calcular la distancia de los objetos fijos, ya que no existía una diferencia significativa entre la amplitud de los distintos balanceos. Resultado que utilizamos para el desarrollo de CADI, donde consideramos solamente un movimiento de balanceo.

c) La relación espacial del movimiento del balanceo que realiza la mantis con respecto a la ubicación del poste. Se había demostrado con anterioridad (ver figura 2.2) que la mayoría de los movimientos de balanceo son realizados por la mantis manteniendo su cabeza en un plano perpendicular a la dirección donde se localiza el poste. La forma como la mantis realiza este movimiento sugiere el tipo de información visual que este insecto requiere para poder estimar la distancia al poste.

Del análisis de estos tres puntos podemos resumir los resultados experimentales afirmando: a) que en la mayoría de los casos, la mantis inicia la conducta de balanceo, orientando la línea media de su cabeza hacia el poste; b) que la mantis siempre realiza el movimiento de balanceo en un plano perpendicular con respecto a la ubicación del poste; y c) que no hay diferencias significativas en lo que refiere a la amplitud de los diversos balanceos que realiza la mantis antes de saltar.

La figura 2.8 representa geoméricamente un balanceo cuando el poste se encuentra a la distancia Z de acuerdo a los resultados anteriores.

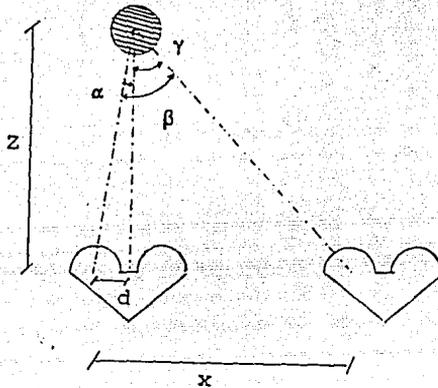


Figura 2.8 Representación geométrica de un balanceo, obtenida a través de las características del movimiento. Para fines del modelado se considera únicamente la proyección de la imagen sobre el ojo izquierdo, ya que analizamos un proceso monocular. Donde x =ampl.balanceo; z =distancia del estímulo; β =despl.angular de la imagen; d =sep. entre los ojos.

Como se puede apreciar en la figura 2.8, nuestro modelo sólo consideró la proyección de la imagen sobre un sólo ojo del mántido. La razón de esto es que nuestro modelo se basa en el hecho de que el mántido utiliza la clave monocular de flujo óptico para estimar la distancia de los objetos fijos. Para poder obtener una relación matemática entre las características geométricas del movimiento de balanceo y la ubicación del poste, realizamos los siguientes pasos:

De la figura se tiene que:

$$z - \frac{d}{2 \tan \alpha} = \frac{2x - d}{2 \tan \gamma} \quad ; \quad y \quad \alpha + \gamma = \beta \quad (5)$$

sustituyendo la relación de los ángulos se obtiene:

$$\frac{d}{\tan(\beta-\gamma)} = \frac{2x-d}{\tan\gamma} \quad (6)$$

$$\frac{\tan\gamma}{\tan(\beta-\gamma)} = \frac{2x-d}{d} \quad \text{pero} \quad \tan(\beta-\gamma) = \frac{\tan\beta - \tan\gamma}{1 + \tan\beta \tan\gamma} \quad (7)$$

$$\therefore \frac{\tan\gamma(1 + \tan\beta \tan\gamma)}{\tan\beta - \tan\gamma} = \frac{2x-d}{d} \quad (8)$$

simplificando y reagrupando,

$$\tan\beta \tan^2\gamma + \left(1 + \frac{2x-d}{d}\right) \tan\gamma - \frac{2x-d}{d} \tan\beta = 0 \quad (9)$$

resolviendo la ecuación se obtiene:

$$\tan\gamma = \frac{-\frac{2x}{d} \pm \sqrt{\frac{4x^2}{d^2} + 4\tan^2\beta \left(\frac{2x-d}{d}\right)}}{2\tan\beta} \quad (10)$$

simplificando,

$$\tan\gamma = \frac{-x \pm \sqrt{x^2 + d\tan^2\beta (2x-d)}}{d\tan\beta} \quad (11)$$

sustituyendo en la primera ecuación se obtiene:

$$2 = \frac{1}{2} \left\{ \frac{(2x-d)d\tan\beta}{-x \pm \sqrt{x^2 + d\tan^2\beta (2x-d)}} \right\} \quad (12)$$

simplificando aún más la ecuación anterior,

$$\pm \sqrt{x^2 + d \tan^2 \beta (2x-d)} - \frac{(2x-d) d \tan \beta}{2z} + x \quad (13)$$

elevando al cuadrado.

$$x^2 + d \tan^2 \beta (2x-d) - \frac{(2x-d)^2 d^2 \tan^2 \beta}{4z^2} + \frac{x(2x-d) d \tan \beta}{z} + x^2 \quad (14)$$

simplificando.

$$d \tan^2 \beta (2x-d) - \frac{(2x-d)^2 d^2 \tan^2 \beta}{4z^2} + \frac{x(2x-d) d \tan \beta}{z} \quad (15)$$

eliminando factores comunes,

$$\tan \beta - \frac{(2x-d) d \tan \beta}{4z^2} + \frac{x}{z} \quad (16)$$

despejando a z,

$$4z^2 \tan \beta - 4xz - d(2x-d) \tan \beta = 0 \quad (17)$$

resolviendo la ecuación,

$$z = \frac{4x \pm \sqrt{16x^2 + 16 \tan^2 \beta (2x-d) d}}{8 \tan \beta} \quad (18)$$

simplificando.

$$z = \frac{x}{2 \tan \beta} \pm \sqrt{\left(\frac{x}{2 \tan \beta}\right)^2 + \frac{(2x-d) d}{4}} \quad (19)$$

en esta última ecuación se observa claramente que el valor de la raíz es mayor que el del otro término, por lo que la solución adecuada corresponde al valor positivo de la raíz. Si hacemos una aproximación para los valores del ángulo del desplazamiento de la imagen al considerar que $\beta \approx (x/z)$ obtenemos que estos valores aproximadamente varían entre 0.03 y 0.06 radianes, lo que nos permite hacer la siguiente simplificación a la ecuación:

$$\tan \beta \approx \beta \quad (20)$$

Por lo tanto la ecuación se convierte a:

$$z - \frac{1}{2} \left\{ \frac{x}{\beta} + \sqrt{\left(\frac{x}{\beta}\right)^2 + (2x-d)d} \right\} \quad (21)$$

De la última expresión se observa que, para estimar la distancia de un objeto fijo, es necesario que durante el movimiento de balanceo el SM envíe al CADI el valor del desplazamiento de la cabeza (x). Por lo que la participación del SM durante la conducta de balanceo no sólo sirve para procesar la información referente al control del movimiento de balanceo, sino que también participa en la estimación de la distancia de los objetos fijos.

El análisis de los diversos sistemas que suponemos contribuyen para que la mantis calcule la distancia de los objetos fijos a través de la conducta de balanceo, nos permitió, en un primer paso, ilustrar dicha conducta como una representación esquemática formada por un diagrama de bloques (fig. 2.3), que ahora pueden ser descompuestos en bloques más pequeños como se ilustra en la figura 2.9.

La figura 2.9 muestra la ilustración, en diagramas de bloques, de la esquematización que hicimos de la conducta de balanceo de la mantis, con el propósito de relacionar, tanto los mecanismos que proponemos utiliza este insecto para obtener los parámetros x y β , como las señales de control que envían SV y SM a CM para que la mantis pueda controlar su movimiento de balanceo. Nuevamente las líneas punteadas indican las funciones de control y las líneas continuas las vías de transmisión de la información. El diagrama muestra lo que sucede durante un sólo balanceo.

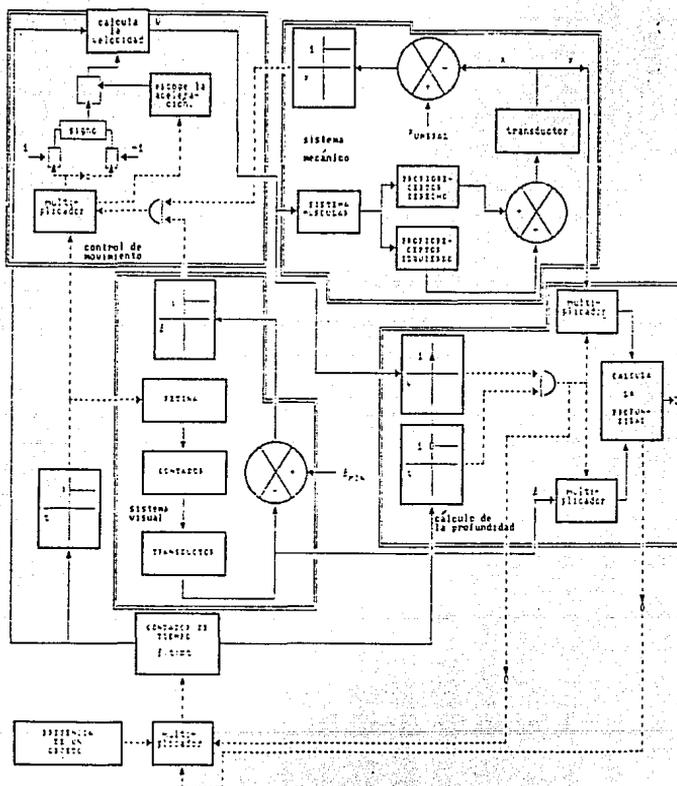


Figura 2.9 Conducta de balanceo descompuesta en diagrama de bloques. Se incluye el mecanismo de control del movimiento, así como la obtención de los parámetros para el cálculo de la profundidad.

2.5 MECANISMO DE COMPARACION DE BALANCEOS CONSECUTIVOS

La ecuación obtenida en nuestro modelo MOCADI para dar cuenta de la manera como la mantis puede obtener la distancia de los objetos fijos, sugiere que basta un sólo balanceo para que la mantis sea capaz de estimar la distancia de su objetivo. Sin embargo, nuestras observaciones etológicas muestran claramente que el insecto siempre lleva a cabo cuando menos dos balanceos antes de saltar hacia el estímulo. Esto podría indicar que para que la mantis pueda genuinamente estimar la distancia de un objeto fijo, no le basta un sólo balanceo. De esta observación, podíamos suponer que, si el mántido no era capaz de estimar la distancia de su objetivo con un sólo balanceo, podía deberse a que con un solo balanceo no se generaba la información suficiente para que el insecto pudiera calcular la distancia del poste, por lo que era de esperarse que cada balanceo manifestara características diferentes para así contribuir con información distinta para la estimación de la distancia. Sin embargo, cuando medimos la amplitud de los diversos balanceos, llevados a cabo por la mantis antes de saltar, observamos que, en términos estadísticos, la amplitud de estos no diferían uno del otro. Esto nos llevó a proponer que era posible que la mantis realizara un mínimo de dos balanceos, no porque no fuera capaz de calcular la distancia del objeto fijo con uno solo, sino porque esta era una forma de obtener una mayor exactitud de la estimación de la distancia a la que se localizaba el estímulo. Si esto era así, entonces nosotros podíamos suponer que el mántido utilizaba un mínimo de dos balanceos, para comparar los valores estimados de la profundidad del objeto obtenidos en cada uno de estos balanceos, lo cual nos permitió sugerir la existencia de un mecanismo que le permitiera a la mantis realizar, tanto una comparación del valor de la distancia del objeto obtenido en cada balanceo para minimizar la posibilidad de un error, como calcular la profundidad final del estímulo.

Según nosotros, el módulo SV sólo calcula el valor de (B) ; mientras que el módulo SM sólo calcula el valor de (x) ; es decir, los módulos SV y SM calculan los valores de (x) y (B) de manera independiente durante el balanceo. Cada módulo envía el parámetro que calculó (x) o (B) al módulo CADI para que a través de la ecuación que es función de ambos valores, CADI pueda calcular la distancia del estímulo. Con base en esto, hemos propuesto que la precisión en el cálculo de la profundidad durante el balanceo del insecto, depende de la exactitud con que cada mecanismo obtenga y envíe el valor que le corresponde a CADI.

Una manera para explicar cómo podría utilizar el insecto la información que obtiene de cada uno de sus balanceos, consistió en suponer que la mantis promediaba la estimación de la distancia del estímulo obtenida durante cada balanceo. Esta hipótesis era

factible siempre y cuando no existieran diferencias significativas entre la amplitud de cada balanceo realizado por la mantis antes de saltar y la distancia del estímulo. Experimentalmente nosotros sabíamos (ver anexo) que no había diferencias significativas en la amplitud de los balanceos por lo que consideramos como válida nuestra hipótesis. El mecanismo de comparación que propusimos en nuestro modelo consideró la aportación de la información que se obtenía a lo largo de todos los balanceos realizados por la mantis antes de saltar, y consistió en lo siguiente:

Un mecanismo que calculara un promedio ponderado; esto es, el valor de la distancia denominada $Z(i+1)$, que es asociado con el balanceo $i+1$ que realiza el insecto, equivale al promedio entre la distancia $Z(i)$ obtenida por el balanceo i y la distancia estimada con el balanceo en cuestión, como se muestra en la siguiente ecuación.

$$Z_{i+1} = \frac{1}{2} (Z_{i+1} + Z_i) \quad (22)$$

Para que el insecto pueda obtener el valor final de la estimación de la distancia, a partir de este promedio, es necesario proponer la existencia de un criterio de convergencia. El criterio que propusimos implica que es necesario que la diferencia entre las distancias estimadas durante el penúltimo y el último balanceo sea menor a un error (ϵ) definido a priori por la parte que se encarga de estimar la distancia final del estímulo visual del SNC del insecto. Cuando la diferencia de las distancias obtenidas por el penúltimo y el último balanceo es menor al parámetro del error que permite el SNC para el cálculo de la distancia, propusimos que el módulo CADI envía una señal de control al proceso CM para dar por terminada la emisión de la conducta de balanceo e iniciar la conducta de salto hacia el poste.

SUMARIO

Dentro del análisis que realizamos de la conducta de balanceo, hemos propuesto diferentes hipótesis; algunas de ellas surgen del análisis de los resultados de los experimentos etológicos de la mantis, mientras que otros tuvieron que proponerse como hipótesis de trabajo para responder a los problemas que surgieron durante el desarrollo de nuestro modelo para dar cuenta la manera como la mantis calcula la distancia de los objetos fijos a través de la conducta de balanceo. Estas hipótesis se muestran de manera resumida en la siguiente lista.

1) Durante la conducta de balanceo se procesan dos tipos de información sensorial: una visual y la otra propioceptiva.

2) Durante cada balanceo el SM calcula la amplitud del desplazamiento de la cabeza (x) de la mantis a través información propioceptiva.

3) Al mismo tiempo que SM calcula el valor de (x), SV, a través de un contador de omatidias, calcula el valor del desplazamiento angular de la imagen (β) del estímulo sobre el ojo del insecto, de acuerdo al número de omatidias que se activen durante el balanceo de la mantis.

4) Para el cálculo de la distancia de un estímulo fijo es necesario que el mantido obtenga el valor del desplazamiento de la imagen y no el de su velocidad.

5) El SV y el SM durante la conducta de balanceo participan tanto en el cálculo de la distancia como en el control del movimiento de balanceo.

6) Existe un desplazamiento de la imagen β_{min} necesario para calcular la distancia del poste.

7) Existe un desplazamiento mecánico. Xumbral, para no exceder las capacidades mecánicas del insecto.

8) Existe un mecanismo de comparación para las distintas distancias estimadas durante los distintos balanceos realizados por la mantis antes de saltar.

9) Existe un mecanismo de convergencia que le permita a la mantis dar por terminado el proceso de la estimación de la profundidad a la que se localiza un estímulo fijo.

CAPITULO 3

SIMULACIONES COMPUTACIONALES

En este capítulo se presentan los resultados de una serie de simulaciones computacionales que realizamos para lograr los siguientes objetivos: primero, reproducir los datos experimentales que sirvieron de base para la construcción de nuestro modelo, esto, con la finalidad de establecer la viabilidad de las hipótesis: a) durante la conducta de balanceo el CNS de la mantis procesa de manera paralela y distribuida, dos tipos de información, una, necesaria para que el insecto controle la conducta de balanceo, y, la otra, necesaria para que el insecto pueda calcular la distancia a la que se encuentran los estímulos inmóviles; b) existe una interacción entre los mecanismos que controlan la conducta de balanceo y aquellos que procesan la información de la actividad de las omatidias, para el control de la conducta de balanceo; c) el insecto pueda calcular la distancia de un objeto a partir de datos generados por el procesamiento de información visual y mecánica; d) La existencia de dos parámetros: un desplazamiento angular mínimo (β_{min}) de la imagen del poste sobre el ojo del insecto y un desplazamiento corporal umbral, necesarios para que el insecto logre un control sobre la conducta de balanceo y pueda estimar la distancia del estímulo, que incluimos en el modelo; el segundo objetivo de las simulaciones fue: llevar a cabo un análisis de la dependencia de parámetros de nuestro modelo, de tal manera que nos permita proponer nuevas hipótesis, que posteriormente puedan ser la base de nuevos estudios tanto teóricos como experimentales.

- CONSIDERACIONES GENERALES PARA LAS SIMULACIONES

Para poder realizar las simulaciones fue necesario incluir modelos de caja negra en el programa de computadora. tanto de la retina, como de los mecanorreceptores del insecto. para dar cuenta de la manera como el insecto puede recibir la información sensorial.

El modelo de caja negra de la retina del insecto consiste en una hilera de receptores (fig 3.1). Esta representación la escogimos porque en nuestra observación etológica observamos que el mantido realiza el movimiento de balanceo sobre un mismo plano con respecto a la posición del poste. y supusimos que es suficiente con una sola hilera de receptores para que el insecto pueda estimar la distancia a la que se encuentra un estímulo fijo (ver capítulo 1). Durante las simulaciones en computadora consideramos que estos receptores se encuentran separados por una distancia angular igual al ángulo interomático de la zona de la fovea del ojo del insecto. Cada uno de estos receptores simulados es activado durante la simulación en el momento en que la imagen del poste se proyecta sobre su propio campo receptivo (fig. 3.1).

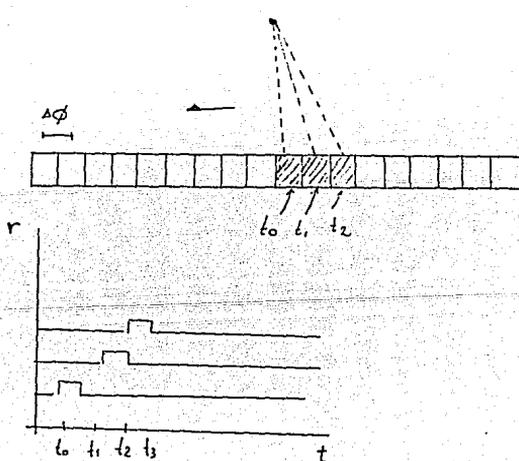


Figura 3.1. Representación esquemática de la retina del insecto. Se muestra también como se activan los receptores durante la simulación.

Para la representación de los mecanoreceptores en nuestro programa consideramos: primero, un sistema de referencia cuyo origen se localiza en el centro de masa del insecto; segundo, el movimiento de traslación del insecto que se realiza con extensiones y flexiones de las patas de apoyo de la mantis, se considera únicamente en la dirección del movimiento debido a que la mantis realiza el desplazamiento de su cabeza sobre un mismo plano (ver capítulo 1); y, tercero, propusimos un valor de base para la presión que existe entre los propioceptores y el cuello cuando la cabeza se encuentra alineada con el torax (Liske, 1982); consideramos que esta presión aumenta de manera proporcional cuando el ángulo que existe entre los propioceptores y el cuello disminuye, y la presión se reduce cuando en ángulo es mayor (fig 3.2).

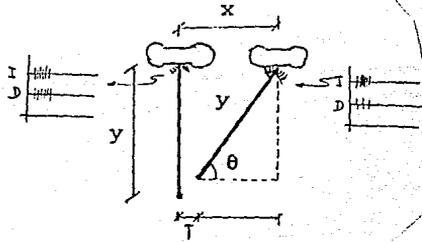


Fig 3.2. Esquema de un movimiento de balanceo.

- Obtención de los parámetros necesarios para las simulaciones.

Para realizar las simulaciones fué necesario, también, dar cuenta de los valores del conjunto de parámetros que están incluidos en las diferentes ecuaciones de nuestro modelo (ver cap. 2). Algunos de estos valores los obtuvimos de mediciones directas realizadas en los insectos, mientras que otros los dedujimos a partir de los datos obtenidos de los experimentos etológicos de la mantis.

Los parámetros que medimos directamente del insecto fueron:

- a) radio del ojo (r)
- b) separación entre los ojos del insecto (d)
- c) la longitud del torax de la mantis (y).

El radio del ojo lo medimos de la parte frontal de los ojos del insecto, esto es, del área de los ojos donde consideramos que la imagen del estímulo se proyectaba durante el balanceo del insecto; en esta misma zona medimos la separación entre los ojos del insecto. La longitud del torax del insecto lo medimos a partir de la parte final de la cabeza hasta donde se une el torax con el abdomen. Todas estas mediciones las realizamos por lo menos tres veces en cada insecto con el fin de disminuir el error de medición.

Los valores que obtuvimos a partir de los datos de los experimentos etológicos de la conducta de balanceo de la mantis fueron:

- a) el desplazamiento visual mínimo (β_{min}) de la proyección de la imagen del estímulo sobre el ojo del insecto
- b) el desplazamiento mecánico umbral (X_{umbral})
- c) la aceleración del movimiento de balanceo (a).

Para deducir el valor de β_{min} consideramos el significado teórico que habíamos dado a este parámetro. Esto es, β_{min} es el valor del desplazamiento mínimo de la proyección de la imagen del poste sobre la retina del insecto, necesario para que la mantis pueda calcular la distancia a la que se encuentra un estímulo fijo. Con esta suposición, el valor de β_{min} lo calculamos con el menor resultado que obtuvimos del cociente de la profundidad del poste entre el promedio de la amplitud del balanceo (x/z).

El valor del desplazamiento mecánico umbral (X_{umbral}) lo obtuvimos de dos maneras: la primera, refiere a la manera cómo obtuvimos el valor de X_{umbral} de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*, y, la segunda refiere a la manera cómo obtuvimos el valor de X_{umbral} de la mantis de la especie *Yersiniops sp*.

Para la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*, el valor de X_{umbral} se midió a partir de las gráficas que relacionan la velocidad contra el tiempo del balanceo (fig.3.3.). Estas gráficas las obtuvimos de las fotografías estroboscópicas (fig. 2.2) de los balanceos del insecto considerando sólo aquellos casos donde la mantis no salta hacia el poste a pesar de que presenta la conducta de balanceo (caso límite). A partir de estas gráficas observamos, de forma aproximada, el momento en que comenzó la desaceleración del movimiento, para deducir el valor del desplazamiento de la cabeza para ese instante de tiempo. Con los valores de los desplazamientos obtenidos del análisis de las fotografías, calculamos un promedio para determinar el valor de X_{umbral} , correspondiente a cada insecto.

Para la mantis de la especie *Yersiniops sp* para obtener el valor de X_{umbral} optamos por establecer una relación de proporcionalidad con respecto a los datos de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*, que pudiera ser utilizada para calcu-

lar un valor de X_{umbral} aproximado para la mantis de la especie *Yersiniops sp.* de la siguiente manera:

$$k = \frac{X_z}{X_{\text{umbral}}}$$

donde:

k = constante de proporcionalidad.

X_z = Amplitud de balanceo cuando el poste se localiza a la distancia z .

X_{umbral} = el valor del desplazamiento umbral para el caso de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn.*

Utilizamos la constante de proporcionalidad (k) de la ecuación anterior con el proposito de obtener el valor de X_{umbral} para la mantis de la especie *Yersiniops sp.* de la siguiente forma:

$$X_{\text{umbral}} = X_z/k$$

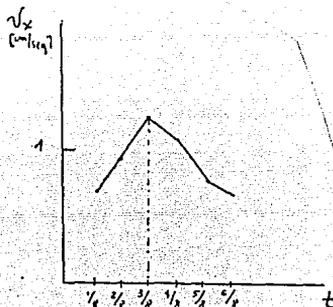


Fig. 3.3. Gráfica de velocidad vs tiempo del balanceo del insecto, obtenida del análisis de las fotos estroboscópicas del balanceo de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn.*

Las aceleraciones de los balanceo las calculamos a partir de los valores de la velocidad y el tiempo del balanceo que obtuvimos directamente de las fotografías estroboscópicas (ver fig. 3.3). De acuerdo a nuestro análisis, la mantis utiliza una gama

de valores de aceleración para realizar la conducta de balanceo, por lo que tomamos los valores de las aceleraciones obtenidas a partir de las fotografías y formamos una vector de aceleraciones que fue utilizado durante todas las simulaciones. En cada simulación para encontrar el valor de la aceleración necesario en la simulación, se seleccionaba al azar un elemento de este vector.

El ángulo intermatidido fue inferido a partir de datos obtenidos en especies diferentes (Horridge 1977b).

Los datos de los parámetros que corresponden a los animales de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn, se muestran en la tabla 3.I; mientras que los datos que corresponden a los animales de la especie *Yersiniops sp* se muestran en la 3.III.

-EVALUACION DE LA HIPOTESIS INCLUIDAS EN EL MODELO

Con las consideraciones anteriores, procedimos a realizar las simulaciones en computadora de nuestro modelo del control de la conducta de balanceo y la estimación de la profundidad de los objetos fijos. El objetivo central de esta serie de simulaciones fue reproducir los datos experimentales obtenidos del análisis etológico del insecto que sirvieron de base para la construcción de nuestro modelo. El poder lograr la reproducción de los resultados experimentales, nos permite estudiar la viabilidad de las hipótesis que fueron generadas por los datos experimentales o que fueron incluidas durante el desarrollo del modelo.

Los datos experimentales los representamos por medio de gráficas donde se relaciona la distancia a la que se encuentra el poste con respecto a dos parámetros del balanceo: la amplitud y el tiempo de duración del balanceo, estas gráficas se pueden observar en las figuras 3.4, 3.5, 3.6. Para realizar la comparación de los datos obtenidos de las simulaciones con los resultados experimentales, representamos los resultados de las simulaciones en términos de gráficas sobre la relación que existe entre la profundidad del poste y los parámetros de la amplitud y del tiempo del balanceo obtenidos por la simulación (ver fig. 3.4, 3.5, 3.6, 3.7 y 3.8)

-Simulaciones con los parámetros de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn (Tabla 3.I).

En la Tabla 3.I se muestra el conjunto de valores de los parámetros que fueron utilizados en el modelo durante las simulaciones, estos valores se midieron de tres mantis de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn del quinto estadio.

Tabla 3.I
 Datos experimentales para la especie
Stagmomantis limbata Hahn

parámetro	mantis 1	mantis 2	mantis 3
beta min. (rad)	0.03	0.029	0.02
ángulo inter- omatidio (rad)	0.01	0.008	0.016
radio ojo (cm)	0.081	0.067	0.083
sep. ojos (cm)	0.233	0.244	0.301
torax (cm)	0.944	0.983	0.919
xumbral (cm)	0.5	0.6	0.4

En la simulación se considera que se realiza un "salto" cuando el modelo obtiene un valor para la profundidad a la que se encuentra el estímulo. Con esta idea se realizaron 3 simulaciones para cada conjunto de parámetros de la tabla 3.I, cuando el estímulo se encontraba a las distancia dentro del intervalo de 6-14 cm. De estas simulaciones se obtuvieron las amplitudes del balanceo cuando se realizaba un "salto". Para cada distancia a la que se encontraba el estímulo, calculamos un promedio de la amplitud del balanceo a partir de las amplitudes calculadas por las simulaciones. En la tabla 3.II se encuentran los valores promedio para la amplitud del balanceo, obtenida de las simulaciones, a las distintas distancias del poste, mientras que, en la figura 3.4 se observa la gráfica de la comparación de los datos simulados con los datos experimentales. Los datos promedios experimentales fueron calculados de la misma manera, esto es, promediamos el valor de las amplitudes de los balanceos realizados por tres mantidos binoculares, en tres ensayos, cuando observamos un salto del mantido hacia el poste; las distancias a las que colocamos el poste están comprendidas en el intervalo de 6-14 cm. En la en la tabla 3.II, también, se muestran los valores promedios de la amplitud del movimiento que obtuvimos de manera experimental.

Tabla 3.II

Promedios de las amplitudes de los balances obtenidos de los experimentos y de las simulaciones.

distancia (cm)	amplitud (experimental)	amplitud (simulación)
6	0.348 ± 0.162	0.444 ± 0.141
7	0.351 ± 0.072	0.438 ± 0.154
8	0.445 ± 0.045	0.573 ± 0.132
9	0.453 ± 0.115	0.617 ± 0.108
10	0.405 ± 0.146	0.565 ± 0.183
11	0.489 ± 0.198	0.703 ± 0.219
12	0.647 ± 0.237	0.806 ± 0.238
13	0.806 ± 0.218	1.055 ± 0.174
14	0.562 ± 0.286	0.964 ± 0.221

amplitud vs distancia

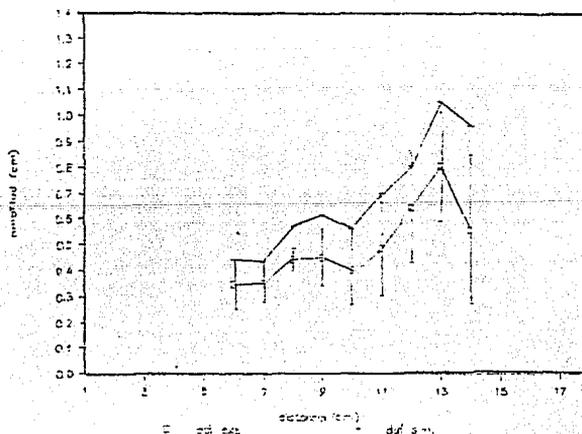


Fig. 3.4. Gráfica de comparación para los valores promedios de la amplitud del balanceo obtenidos, tanto de manera experimental, como teórica.

La curva experimental corresponde a los datos obtenidos de insectos binoculares, mientras que nuestro modelo sólo considera la clave monocular del flujo óptico, sin embargo de la gráfica 3.4 observamos que la tendencia de la curva experimental es similar cualitativamente a la curva obtenida por medio de las simulaciones de nuestro modelo. Debe notarse que la curva experimental queda en promedio por debajo de la curva simulada. Las implicaciones de este resultado se discuten más adelante.

-Simulación con el conjunto de parámetros obtenidos de la especie *Yersiniops sp* (Tabla 3.III).

La Tabla 3.III muestra los parámetros de la mantis de la especie *Yersiniops sp* utilizados durante las simulaciones. Estos valores se midieron de cinco mantis adultas de la especie *Yersiniops sp*.

Tabla 3.III
Datos para la simulación de
la especie *Yersiniops sp*.

parámetro	mantis 1	mantis 2	mantis 3	mantis 4	mantis 5
beta min. (rad)	0.022	0.015	0.02	0.025	0.0175
ángulo inter- omatidio (rad)	0.005	0.008	0.006	0.005	0.007
radio ojo (cm)	0.0575	0.055	0.06	0.052	0.0615
sep. ojos (cm)	0.27	0.265	0.275	0.27	0.273
torax (cm)	0.88	0.94	0.91	0.87	0.92
xumbral (cm)	0.3	0.4	0.3	0.2	0.4

Realizamos una serie de 5 simulaciones para cada conjunto de parámetros de la tabla 3.III, cuando consideramos que el estímulo se encontraba en las distancias de 5, 10 y 15 cm. De la misma manera que para los datos de las simulaciones con los parámetros de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*, obtuvimos las amplitudes del balanceo cuando se realizaba un "saio" en la simulación. Para cada distancia del estímulo (5,10,15 cm) obtuvimos un promedio para las amplitudes calculadas por las simulaciones. En la tabla 3.IV se encuentran los valores promedio, tanto para la amplitud, como para el tiempo del balanceo obtenidos por las simulaciones a las distintas distancias del estímulo, mientras que, en la figura 3.5 se observa la gráfica de comparación con los datos experimentales. Los datos promedios experimentales fueron calculados de la misma manera, esto es, promediamos el valor de las amplitudes y el tiempo del balanceo realizados por cinco mantidos binoculares, cuando el mantido saltó hacia el estímulo en cinco ensayos, para cada distancia del poste. También en la tabla 3.IV se muestran los valores promedios de la amplitud del balanceo del insecto obtenidos de manera experimental.

Tabla 3.IV
Valores promedios, tanto de los datos de la simulación,
como de los datos experimentales,
para el tiempo y la amplitud del balanceo.

distancia (cm) simulados	amplitud (cm)	tiempo (seg)
5	0.284 ± 0.06	0.798 ± 0.2
10	0.485 ± 0.11	1.152 ± 0.3
15	0.669 ± 0.18	1.254 ± 0.38
experimentales		
5	0.268 ± 0.147	0.688 ± 0.184
10	0.363 ± 0.219	0.928 ± 0.414
15	0.489 ± 0.207	0.98 ± 0.26

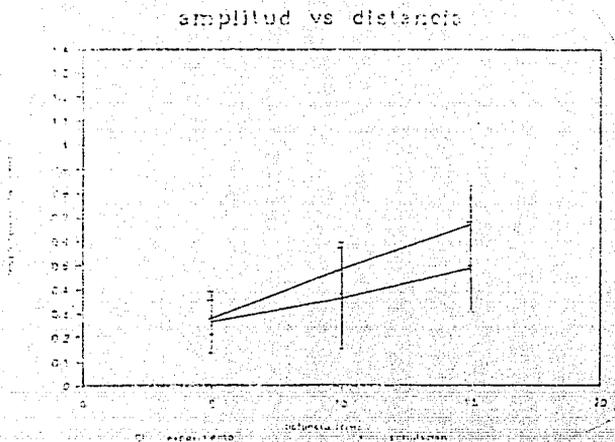


Fig. 3.5 Gráfica de comparación para los valores promedios de la amplitud del balanceo obtenidos, tanto de manera experimental, como teórica.

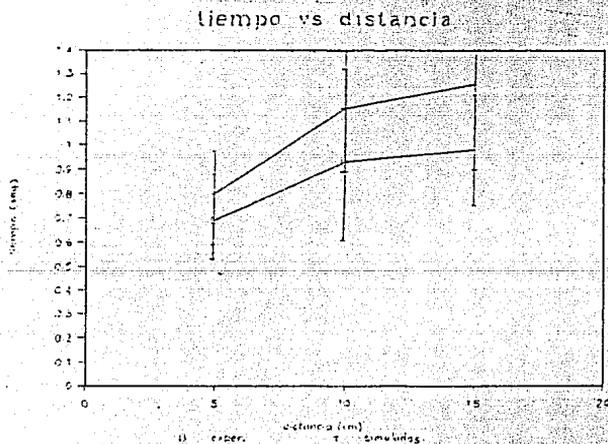


Fig. 3.6. Gráfica de comparación para los valores promedios del tiempo del balanceo obtenidos, tanto de manera experimental, como teórica.

En las fig. 3.5 y 3.6, que comparan los resultados experimentales con los simulados, tanto al tiempo del balanceo, como la amplitud de balanceo, en relación a la distancia a la que se encuentra el poste, observamos: primero, la tendencia de las curvas simuladas son cualitativamente análogas a las curvas experimentales; y, segundo, la curva experimental queda por debajo de la curva obtenida por la simulación.

-Discusión de las simulaciones que realizamos para la evaluación de las hipótesis incluidas en el modelo.

De las figuras 3.4, 3.5 y 3.6 podemos observar que cuando utilizamos los parámetros más adecuados de cada una de las especies, nuestro modelo a través de las simulaciones, nos permite reproducir de manera cualitativa los datos experimentales, tanto de la amplitud, como del tiempo de duración del balanceo a diferentes distancias del estímulo, a pesar de que las curvas experimentales las obtuvimos de datos de mantis binoculares, mientras que nuestro modelo sólo considera la clave monocular del flujo óptico. La diferencia de los niveles cualitativos que encontramos en las gráficas, hasta este momento no podemos explicarlos en términos de que los datos experimentales en ambas especies (*Stagmomantis* y *Yersiniops*), corresponden a insectos en condiciones de binocularidad, mientras que las simulaciones realizadas corresponden únicamente al modelado de la clave monocular de flujo óptico. Ya que Lara y col. (1990), demostraron que, tanto los insectos monoculares, como los insectos binoculares, calculan correctamente la distancia a la que se localiza el estímulo, debido a que la eficiencia de la conducta de salto es la misma en ambos grupos de insectos para el caso de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn, sin embargo la frecuencia de salto disminuye en los insectos monoculares, con respecto a lo que hemos observado en los animales binoculares. Para el caso de la mantis de la especie *Yersiniops* sp. se han encontrado resultados similares (Manzanares, 1990) en cuanto a la frecuencia de salto; aunque también se ha observado que el salto en los insectos monoculares no es tan eficiente como en los binoculares en lo que se refiere a la llegada del insecto al poste, esto es, los insectos monoculares saltan hacia el estímulo pero arriban a un lado del poste. De acuerdo a nuestras simulaciones esperaríamos que al realizar un análisis cuantitativo para la conducta de salto de la mantis de la especie *Yersiniops* sp. no encontraríamos diferencias significativas entre los insectos monoculares y binoculares.

De acuerdo a los resultados (Lara et al. 1990) donde se encontró que no existían diferencias en la eficiencia de la conducta de salto, para insectos, tanto monoculares, como binoculares, junto con nuestros resultados de las simulaciones, en torno a que es suficiente con la información monocular para que el insecto pueda calcular la distancia del estímulo, podemos decir que el hecho de que la probabilidad de que se realice la conducta de

salto sea mayor para el caso de los insectos en condición de binocularidad, puede ser debida a la participación conjunta de los procesos binoculares y monoculares; y, que para el caso de los insectos monoculares es menor la probabilidad de que el insecto realice la conducta de salto. Esto nos daría la pauta para decir que la conducta de salto en la mantis, se lleva a cabo a través de la cooperación entre dos sistemas, es decir, para aumentar la probabilidad de la conducta de salto del insecto, el CNS de los mantidos requiere de la cooperación de las claves monocular y binocular.

Nuestras simulaciones nos permiten verificar la viabilidad, tanto de las hipótesis que surgieron del análisis de los datos experimentales, como de aquellas que fueron incluidas durante el desarrollo del modelo (ver inicio del capítulo) con la finalidad de explicar como se lleva a cabo el procesamiento de la información para que el insecto logre el control de la conducta de balanceo y la estimación de la distancia a la que se encuentran los objetos fijos.

ANÁLISIS DE DEPENDENCIA DE PARAMETROS.

En esta sección llevamos a cabo una serie de simulaciones que nos permiten analizar como se afecta el procesamiento de la información que permite a los mantidos el control de la conducta de balanceo y calcular la profundidad a la que se encuentra el estímulo, al cambiar los valores de los parámetros del modelo que tienen un significado biológico. De esta manera buscamos generar predicciones que puedan ser llevadas a cabo de manera experimental o estudiarse a partir de nuevos análisis de los datos experimentales existentes.

Realizamos una serie de simulaciones donde variamos los parámetros β_{umbral} y β_{min} . El análisis de estas simulaciones se realizó en torno a la variación de la amplitud del balanceo de la cabeza del mántido (x) con respecto a la distancia del poste.

- Variación de β_{min} .

En la fig. 3.7 mostramos las gráficas de los promedios de las amplitudes del balanceo obtenidos de tres simulaciones al variar el parámetro de β_{min} . Los valores de β_{min} que se consideraron para las simulaciones fueron: $\beta_{\text{min}}=0.01$, 0.03 y 0.05 rad.

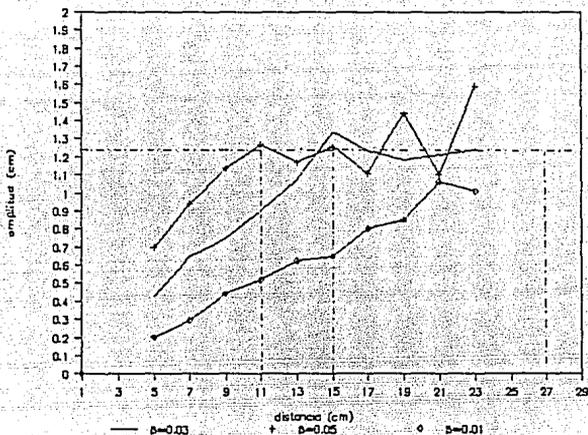


Fig. 3.7. Gráfica de amplitud del balanceo vs distancia a la que se encuentra el poste, al variar el parámetro de β_{min} .

De la fig. 3.7 podemos observar tres aspectos: primero, que el valor de la amplitud del balanceo cuando el poste se localiza a la distancia Z , que se obtiene de la simulación se incrementa conforme el valor del parámetro de β_{min} aumenta; segundo, que todas las curvas alcanzan un valor de amplitud de balanceo máximo (de saturación), que está determinado por el parámetro de Xumbral; y, tercero, se observa que la distancia a la que se alcanza este valor de amplitud máxima del balanceo depende del valor de β_{min} ; esto es, para el valor de $\beta_{min} = 0.05$ se observa que el valor máximo de la amplitud del balanceo ocurre cuando el poste se coloca a la distancia de 11 cm, mientras que para el valor de $\beta_{min} = 0.03$ se observa que la curva llega al límite cuando la distancia del poste es de aproximadamente 14 cm., y finalmente en el caso de $\beta_{min} = 0.01$ se observa que, si seguimos la tendencia de la curva, esto ocurriría cuando el poste se colocara aproximadamente a la distancia de 27 cm.

A partir de estos resultados podemos inferir que el parámetro de β_{min} determina las características de la amplitud de balanceo en las distancias donde el objetivo es alcanzable por el insecto, y que, además β_{min} participa en la determinación de la distancia máxima que puede alcanzar con un salto el insecto. Esto es, tanto el valor de la amplitud del balanceo de los animales, como la distancia máxima del estímulo a la que saltan, parece ser que dependen del valor de β_{min} que posean, así mantidos con valores pequeños de β_{min} pueden alcanzar (saltar) distancias más largas,

mientras que para animales con valores grandes de β_{\min} su capacidad para estimar la distancia a la que se encuentra un objeto fijo es más limitado. Esto nos puede servir como base para explicar las posibles diferencias entre las amplitudes de los balanceos que se observan entre mantidos de diferentes especies o entre animales de la misma especie pero de diferentes estadios. Realizamos un análisis con base en estos resultados para los datos experimentales de la amplitud del balanceo que teníamos para las especies utilizadas en este trabajo; el análisis comparativo entre ambas especies se encuentra más adelante.

-Variación de Xumbral.

En la fig. 3.8 mostramos la gráfica de los promedios de la amplitud del balanceo obtenidos de tres simulaciones, donde variamos el parámetro de Xumbral. Los valores de Xumbral que se consideraron para la simulación fueron: $X_1 = 0.2, 0.5$ y 0.7 cm.

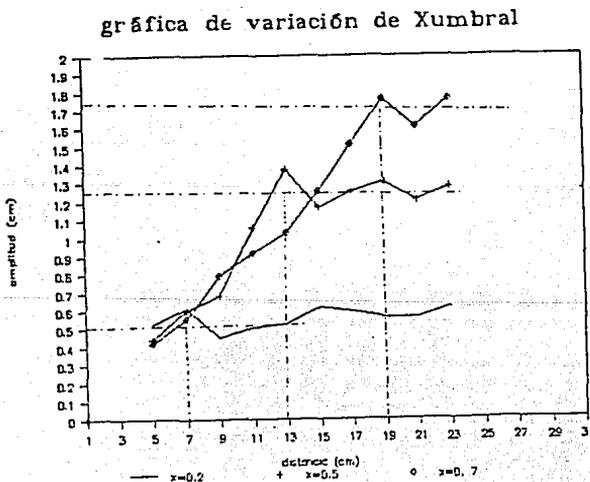


Fig. 3.8. Gráfica de amplitud del balanceo vs distancia a la que se encuentra el poste, al variar el parámetro de Xumbral.

De la figura 3.8 obtenida por la simulación observamos tres aspectos importantes: primero, en todas las curvas la pendiente es similar hasta antes de alcanzar el valor de saturación de la amplitud del balanceo, lo cual es controlado por el valor de β_{\min} ; segundo, que el valor del máximo desplazamiento en cada curva es distinto, siendo el menor valor para $X_{\text{umbral}}=0.2$ cm y el máximo valor para $X_{\text{umbral}} = 0.7$ cm.; y, tercero, que el valor de la distancia del estímulo con la que la curva llega al valor de saturación depende del valor de X_{umbral} ; esto es, para el valor de $X_{\text{umbral}} = 0.2$ cm se observa que la curva llega al máximo desplazamiento cuando la distancia aproximadamente de 7 cm, mientras que para el valor de $X_{\text{umbral}} = 0.7$ cm la curva alcanzó el valor máximo a la distancia de 19 cm.

Estos resultados nos indican que el parámetro de X_{umbral} , determina las características del movimiento para detectar la amplitud máxima del balanceo que puede realizar el insecto, además de que X_{umbral} , al igual que el parámetro de β_{\min} , participa en la determinación de la distancia máxima del estímulo que puede alcanzar el insecto. Esto es, tanto el valor máximo de la amplitud del balanceo del insecto, como la distancia máxima del estímulo a la que saltan, parece ser que dependen del valor de X_{umbral} que posea, así mantidos con X_{umbral} mayores pueden alcanzar (saltar) distancias más largas, mientras que para animales con valores de pequeños de X_{umbral} su capacidad para estimar la distancia a la que se encuentra un objeto fijo es más limitado. Esto nos puede servir como base par explicar las diferencias encontradas entre las amplitudes de los balanceos entre mantidos de diferentes especies o entre animales de la misma especie pero diferentes estadios. Un análisis comparativo de la amplitud del balanceo que encontramos en las especies utilizadas en este trabajo se muestra más adelante.

- Discusión de las diferencias cualitativas que encontramos en las simulaciones que realizamos con la finalidad de estudiar la viabilidad de las hipótesis del modelo.

Con base en el análisis paramétrico de la amplitud del balanceo que realizamos, estamos en la posibilidad de explicar las diferencias que encontramos entre las amplitudes de los balanceos de los datos obtenidos en las simulaciones con respecto a los datos experimentales. De las fig. 3.7 y 3.8 observamos que el valor de la distancia para el cual, la curva llega a la amplitud máxima del balanceo depende tanto del valor del parámetro β_{\min} como del valor de X_{umbral} . Esto es, de la fig. 3.7, donde se varia el valor de β_{\min} , la mayor distancia a la que la curva llega al límite de la amplitud máxima corresponde al valor menor de β_{\min} (

$\beta_{\min} = 0.01$), mientras que en la fig. 3.8 (variación de Xumbral) la mayor distancia corresponde al valor más grande de Xumbral (Xumbral = 0.07).

De la gráfica 3.4 observamos que todos los puntos de la curva simulada el valor de la amplitud del balanceo es mayor que en los puntos de la curva obtenida de datos experimentales. asimismo, el valor máximo de la amplitud que se observa para la curva simulada ($z = 13$ cm) es proporcionalmente mayor a la máxima amplitud que encontramos para los datos experimentales. La diferencia que encontramos para la curva de los datos simulados con respecto a la curva experimental de la fig. 3.4. de la gráfica observamos que corresponde únicamente a un problema de traslación de la curva y creemos que puede ser debida a que los parámetros de β_{\min} y Xumbral que utilizamos en la simulación fueron un poco mayores de manera proporcional con respecto a los de la curva experimental.

De la gráfica 3.5 observamos que la diferencia no se debe sólo a un problema de traslación, sino que existe una diferencia en cuanto a la pendiente de la curva, y creemos que esta diferencia puede ser debida a dos cosas: primero, que β_{\min} y Xumbral fueron un poco mayores pero no de manera proporcional; segundo, a la variabilidad que se tiene en el modelo para obtener la aceleración del movimiento.

-Análisis comparativo entre la mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn y la mantis adulta de la especie *Yersiniops* sp.

Con base en el análisis paramétrico de la amplitud del balanceo que realizamos, estamos en la posibilidad de comparar los valores promedio de las amplitudes obtenidos experimentalmente tanto para la mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn, como de la mantis adulta de la especie *Yersiniops* sp. La fig. 3.9 muestra la gráfica de comparación.

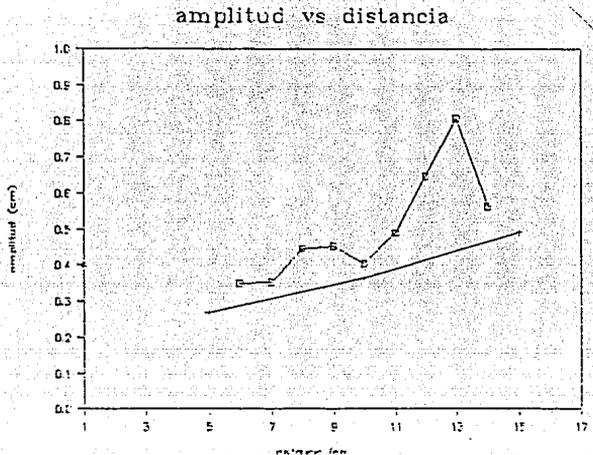


Fig. 3.9. Gráfica de amplitud del balanceo vs la distancia a la que se encuentra el poste, para los datos experimentales, tanto para la mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*, como para la mantis adulta de la especie *Yersiniops sp*.

De la gráfica podemos observar que la curva obtenida a partir de la medición de la amplitud del balanceo en el caso de la mantis de la especie *Yersiniops sp* queda por debajo de la curva obtenida para la mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*. En la gráfica se observa que cuando el poste se encuentra a la distancia de 10 cm, el valor promedio de la amplitud medido para la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn* es ligeramente mayor que el valor promedio de la amplitud del balanceo obtenido para la mantis de la especie *Yersiniops sp*; también se observa que parece que la amplitud máxima en el caso de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn* se alcanza cuando el valor de la distancia del poste es aproximadamente de 12-13 cm, mientras que para la mantis de la especie *Yersiniops sp* no podemos inferir nada al respecto por falta de datos experimentales, sin embargo, el hecho de que la curva correspondiente a los datos de la mantis de la especie *Stagmomantis limbata Hahn* quede por encima de la otra curva, podría ser un indicador de que los parámetros de Xumbral y β_{min} que determinan las características de la amplitud del balanceo del insecto son menores para la mantis de la especie *Yersiniops sp*, que para la mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata Hahn*; hecho que podría deberse a que tanto el cuerpo como los ojos de la mantis de la especie *Yersiniops sp* son ligeramente menores que los de la

mantis de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn del quinto estadio, sin embargo los datos experimentales no nos permiten hacer tal afirmación. Para esto sería necesario realizar un análisis más detallado para la mantis de la especie *Yersiniops* sp de tal manera que podamos completar la curva en la gama de distancia del poste de 5-14 cm.

Las simulaciones nos llevaron a suponer que son válidas las hipótesis que se montaron en el modelo, tales como: a) es necesario la participación de información tanto visual como mecánica para que el insecto pueda estimar la distancia a la que se localizan los estímulos fijos; b) es necesario un desplazamiento mínimo de la imagen del estímulo sobre la retina del insecto para que el insecto calcule la distancia del poste; c) el movimiento de balanceo se realiza de acuerdo a las capacidades mecánicas del insecto, sin embargo, sería conveniente la realización de una serie de experimentos que propondremos como etapas futuras de este trabajo, en el siguiente capítulo, que nos llevarían a corroborar la viabilidad de las hipótesis del modelo o nos llevarían a modificar nuestro modelo a través del ciclo-teoría experimento que hemos venido utilizando. De esta manera podríamos aumentar nuestro conocimiento sobre los mecanismos que participan en el cálculo de la distancia de los objetos fijos para la mantis.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Hemos presentado el desarrollo de un estudio teorico-experimental que trata de dilucidar los posibles procesos que se llevan a cabo en el SNC de los mantidos durante la conducta de balanceo. De la observacion de esta conducta que se ha postulado que el comportamiento le permite a estos animales calcular la distancia a la que se encuentran los objetos fijos a traves de la pista monocular de flujo otico (Wallace, 1959; Lara y cols., 1984, 1990). Nuestro trabajo esta enmarcado dentro de la estructura conceptual que nos proporciona la teoria de esquemas de Arbib para el estudio de la conducta animal en terminos de interacciones especificas entre diferentes procesadores de informacion, tanto sensorial como motora (Arbib, 1981, 1989a, 1989b; Cervantes-Perez, 1989; Lara et al. 1984).

Asimismo, la teoria de esquemas contempla herramientas teoricas que nos permiten estudiar cuales podrian ser los posibles mecanismos neuronales que subyacen el comportamiento animal a traves de una aproximacion "Top-Down" (Arbib 1989a; Cervantes-Perez, 1989).

La teoria de esquemas de Arbib, al formalizar postulados teoricos y experimentales, sugiere que el procesamiento de informacion que debe llevar a cabo el SNC de los seres vivos durante procesos de coordinacion sensorio-motora, puede descomponerse en tres tipos de entidades: Esquemas Perceptivos (EP), Esquemas Motores (EM) y un proceso Planificador (PL). A los EPs los podemos definir como unidades procesadoras de informacion cuya activacion indica la presencia de senales sensoriales que corresponden a ciertos elementos del entorno inmediato con los que el animal puede interactuar (i.e., dominios de interaccion). En esta teoria al mismo tiempo que se activa un EP, se obtienen los valores del conjunto de las caracteristicas parametricas que son necesarias para establecer cualquier tipo de interaccion del animal con el dominio de interaccion correspondiente (Cervantes-Perez, 1989).

Es importante señalar que nuestro estudio sobre los posibles procesos que realiza el SNC de los mantidos para el cálculo de la profundidad se lleva a cabo durante un proceso de coordinación visuomotora, dentro del desarrollo del patrón conductual de la *Chantlitaxia* (Lara et al., 1984; Franco y Cervantes-Pérez, 1990). Esto es, la conducta de balanceo se desencadena una vez que la mantis ha detectado la presencia de un poste, que se encuentre en un estrato superior al que fue colocada en ese momento. En forma específica, el problema que nos ocupa en este trabajo se refiere a la determinación de un valor paramétrico, la profundidad de objetos inmóviles, esencial para que estos animales puedan interactuar adecuadamente con elementos de su medio ambiente, de tal manera que puedan alcanzar un hábitat. Así, podemos decir que en el contexto de la teoría de esquemas nuestro trabajo se refiere al estudio de como se puede llevar a cabo, en el SNC de los mantidos, la estimación de valores paramétricos, que nosotros definimos como una propiedad intrínseca de los EPs.

Existen en la literatura una gran cantidad de trabajos, en diferentes modelos biológicos, que podemos interpretar como si se refirieran al estudio de los posibles mecanismos neuronales involucrados en la implantación de EPs específicos dentro del SNC de los animales. Por ejemplo, Cervantes-Pérez y cols. (1985) desarrollaron un modelo de red neuronal para analizar como las interacciones que existen entre elementos neuronales de diferentes regiones del SNC de los anfibios (i.e., retina, tectum óptico y pretectum) podrían ser el sustrato neural de los EPs que contienen información referente a la presencia tanto de presas como de depredadores potenciales. El tipo de procesamiento que estudiaron estos investigadores se refiere a como los diferentes niveles de actividad fisiológica que se desencadena de acuerdo a la forma, la velocidad y la relación de la configuración geométrica con respecto a la dirección de movimiento de diferentes estímulos visuales, pueden correlacionarse con las conductas globales de depredación y de defensa. Otro ejemplo lo podemos encontrar en el trabajo de Livingston (1988), donde se estudia como tres vías diferentes del sistema visual de los mamíferos (i.e., blops, parvo-interblops y magno) procesan información sensorial proveniente de la retina para determinar el color, la forma y el movimiento y la profundidad de los dominios de interacción presentes en el entorno inmediato de los animales. Un ejemplo más lo tenemos en el trabajo de Phillips y cols. (1988), donde muestran claramente como la actividad de los elementos neuronales de las vías aferentes primarias y de la corteza somatosensorial se correlaciona fuertemente con la forma de diversos estímulos táctiles. Estos autores muestran que cada una de las células de la corteza procesa información parcial de la forma del estímulo, de acuerdo con sus campos receptivos, y que la integración de la actividad de estas neuronas daría como resultado la detección de la forma global del estímulo.

En estos trabajos se destaca que el procesamiento de información se lleva a cabo de manera paralela y distribuida en diferentes tipos de elementos neuronales de diversas regiones del SNC de los animales. Sin embargo, estos estudios se refieren únicamente al procesamiento de un modo sensorial, visual en el caso de Cervantes-Perez y cols. (1985) y de Livingston (1986), y táctil en el caso de Phillips y cols. (1988), mientras que nosotros hemos combinado la participación de dos modos sensoriales. En nuestro trabajo hemos mostrado que para que los mantidos calculen la profundidad de los objetos fijos requiere del procesamiento, en paralelo y de manera distribuida de información proveniente de dos modos sensoriales: el visual y el propioceptivo. Hemos establecido, también, que los datos generados por estos procesos, el desplazamiento angular (β) y la amplitud del balanceo (X) respectivamente, son integrados posteriormente para poder determinar el valor de la distancia a la que se encuentra algún objeto inmovil. Esto es, el trabajo que estamos presentado en esta tesis nos permite establecer que no importa que tan básico o tan complejo sea el parámetro (e.g., forma, tamaño, profundidad, color, movimiento, etc.) que debe calcularse para asegurar una interacción adecuada del animal bajo estudio con algún aspecto del medio ambiente, ni tampoco en qué modelo biológico se este trabajando; cuando se estudian fenómenos relacionados con procesamiento de información sensorial y/o motora, utilizando la teoría de esquemas como marco de referencia, se observa que el tipo de procesos, así como la forma de llevarlos a cabo, se pueden explicar de manera similar en todos los animales, aunque se realice en SNCs con complejidades estructural y funcional completamente diferentes (para una explicación detallada de como, utilizando la teoría de esquemas como punto de referencia, podemos llevar a cabo estudios comparativos entre los procesos de coordinación visuomotora en los anfibios y en los insectos referirse a Cervantes-Perez, 1990).

Por otro lado, en el desarrollo de nuestro modelo hemos establecido un ciclo teoría-experimento: esto es, hemos realizado un estudio híbrido que involucra un intercalamiento de análisis experimentales y teóricos sobre la forma en que la mantis controla tanto la ejecución de la conducta de balanceo como la detección de la profundidad (tercera dimensión) de los objetos fijos.

El análisis de los resultados obtenidos en las series de simulaciones en computadora de nuestro modelo no solo nos ha permitido evaluar la viabilidad de una serie de hipótesis explicativas, generadas a partir de datos empíricos, que pretenden dar cuenta del problema de detección de la profundidad de los objetos inmóviles; sino que también, a partir de un análisis de dependencia de los parámetros que se relacionan con el tamaño del animal y con la morfología de sus ojos y de su fovea, hemos podido estudiar las implicaciones de estas proposiciones en el control de la conducta de balanceo y en la determinación de la gama de

valores de las distancias que puedan ser estimadas por la mantis.

Para el planteamiento de nuestro modelo utilizamos datos generados en experimentos etológicos (Lara y cols., 1984, 1990), donde se demostró, claramente, que las mantis monoculares utilizan, fundamentalmente, la información generada por la clave de flujo óptico para estimar la distancia a la que se encuentran colocados los objetos fijos. Asimismo, estos autores mostraron que este procesamiento ocurre durante la ejecución de la conducta de balanceo que realiza la mantis antes de saltar hacia algún objetivo (e.g., un poste). Con base en estos resultados, dentro del marco de referencia de la teoría de esquemas, seguimos un enfoque top-down (ver Arbib, 1987, 1989). El enfoque "top-down" consiste en tomar al inicio del estudio de una conducta global, al animal como si fuera un sistema de caja negra, tratando de establecer correlaciones entre las características espacio-temporales del patrón de estimulación y de la dinámica del comportamiento. En etapas posteriores, esta caja negra se descompone en bloques más pequeños que interactúan entre sí, los cuales representan los posibles procesos que deben llevarse a cabo dentro del SNC de los animales para dar cuenta de la conducta bajo estudio. Este proceso continúa hasta alcanzar un nivel donde las funciones asignadas a los bloques más pequeños puedan ser explicadas en términos de la actividad de una red neuronal (Arbib, 1987; Cervantes-Perez, 1989). En el desarrollo y análisis de nuestro modelo se presentó un primer diagrama de bloques, donde se establecieron las interacciones entre los sistemas que procesan información visual y mecánica; mientras que en los siguientes diagramas se establecieron los procesos internos que deben llevar a cabo ambos sistemas para poder sustentar dichas interacciones. Sin embargo debe señalarse que este trabajo representa una etapa inicial y que para llegar a establecer correlaciones entre funciones de bloques y la actividad neuronal del SNC de los mantidos que forme el sustrato de la detección de profundidad, todavía se requiere de mucho trabajo tanto teórico como experimental (ver adelante la propuesta de nuevas etapas de investigación).

El modelo que desarrollamos en este trabajo es una extensión del modelo propuesto por Lara y col. (1990), donde se intenta dar cuenta de la manera como la mantis estima la distancia a la que se localizan los estímulos inmóviles a partir de la clave monocular de flujo óptico. Estos autores proponen que la velocidad del movimiento de la proyección de la imagen del poste sobre la retina del ojo del insecto es la información relevante para que el mantido pueda estimar el valor de la profundidad del objetivo. Con base en esto y en la condición de que el poste se encuentre alineado perpendicular a la línea media del ojo de la mantis, propone una relación espacial rígida entre la posición del insecto y del poste al inicio de la conducta de balanceo. Con esto Lara y cols. proponen un modelo geométrico para el cálculo de la distancia a la que se encuentran los objetos fijos. Sin

embargo, en ese trabajo no se discute sobre cuales podrian ser los mecanismos neurales que lleven a cabo estos procesos, sólo se establece que una de las implicaciones de los postulados del modelo seria la existencia de neuronas que sean capaces de medir la velocidad del desplazamiento angular de la proyección de la imagen del poste en el ojo de la mantis, durante la ejecución de la conducta de balanceo.

A través de los datos experimentales encontramos que, en contraparte a lo establecido en el modelo de Lara y col., la relación entre la posición del ojo de la mantis y la del poste no es tan rígida: basta con que la cabeza de la mantis se encuentre colocada en un plano perpendicular a la dirección donde se encuentra colocado el poste. Por otro lado, durante el desarrollo de nuestro modelo sobre los posibles procesos que deben llevarse a cabo en el SNC de la mantis para dar cuenta de la detección de profundidad monocularmente, se estableció que la información relevante para que el insecto pueda estimar la distancia a la que se encuentra el estímulo, es el desplazamiento angular que sufre la proyección de la imagen del objeto sobre la retina durante el balanceo del mantido. Esta hipótesis surgió del análisis de la amplitud del balanceo del mantido en relación a la distancia a la que se encontraba el objeto, donde observamos que el mantido tiende a aumentar la amplitud del balanceo si la distancia del estímulo se incrementa. Al revisar la bibliografía (Aien, 1975) encontramos que en el caso de la langosta era necesario activar al menos 50 omatidias para que el insecto presentara la conducta de orientación hacia el estímulo. Este resultado nos llevo a proponer la existencia de un mecanismo capaz de calcular el valor de este desplazamiento: el mecanismo que propusimos considera que el valor del desplazamiento de la imagen se relaciona con el número de omatidias que son activadas durante el balanceo del insecto. Por otro lado, nuestro modelo no considera únicamente la participación de la información visual en el cálculo de la distancia que realiza el SNC del insecto, sino que hay una estrecha relación entre el procesamiento de información visual con el de la información mecanoreceptiva que se genera durante la conducta de balanceo.

Las principales hipótesis que fueron probadas durante el desarrollo y análisis de nuestro modelo pueden ser agrupadas de la siguiente manera:

- 1) Durante la conducta de balanceo el CNS de estos animales se procesa, de manera paralela y distribuida, dos tipos de información: la primera, necesaria para que el insecto logre un control sobre el movimiento de balanceo; y, la segunda, necesaria para que el insecto pueda estimar la distancia a la que se encuentra el posté objetivo.

2) Existe una serie de interacciones entre los mecanismos que controlan la conducta de balanceo y aquellos que procesan la actividad que se produce en las ommatidias a causa de la presencia de un estímulo visual que puede ser alcanzado por el animal, para el control de la conducta de balanceo.

3) Para que el insecto pueda calcular la profundidad de un objeto inmóvil, es necesaria la integración de datos (i.e. θ y X), generados por el procesamiento de información visual y mecánica.

4) La existencia de dos parámetros: a) un desplazamiento angular mínimo (θ_{\min}) de la proyección de la imagen del poste sobre la retina del ojo del insecto, necesario para que el insecto lleve a cabo tanto el cálculo de la distancia al poste, como para definir el inicio del fin de la conducta de balanceo cuando el objetivo se encuentra colocado a distancias que pueden ser salvadas por el insecto a través de un salto balístico; y b) un desplazamiento corporal umbral (X_{umbral}), que se refiere a las limitaciones mecánicas del cuerpo de la mantis para definir la amplitud máxima de balanceo que puede realizar y que genera una señal de control para definir el inicio del fin del balanceo, cuando el tamaño de la zanja entre la plataforma donde se encuentra la mantis y el poste objetivo, define una distancia que no puede ser salvada por el insecto a través de un salto.

Durante el desarrollo del modelo pudimos identificar varias lagunas respecto al entendimiento de los posibles mecanismos que utiliza el SNC del insecto para controlar la conducta de balanceo. En este sentido, para compensar la carencia de información experimental, fue necesario incorporar en nuestro modelo hipótesis referentes a dos sistemas de procesamiento de información: uno que procesara información visual y otro información mecánica. Creemos que nuevos estudios tanto teóricos como experimentales en torno a la coordinación visuomotora de los mantidos podrían esclarecer la viabilidad de estas hipótesis. Nuestro modelo se basa principalmente en resultados etológicos, por lo que es necesario realizar estudios en otras áreas, como pueden ser estudios fisiológicos o anatómicos del CNS del mantido, que nos permitieran establecer de manera más clara los mecanismos que participan en la conducta de balanceo que realiza la mantis.

El conocimiento de la participación de ciertos elementos, como son los fotoreceptores y los propioceptores del cuello pueden servir como guía para la realización de nuevos experimentos. Las simulaciones con nuestro modelo nos han permitido delinear las posibles etapas futuras, para el estudio de los posibles mecanismos del SNC de los mantidos que permiten al insecto estimar la distancia a la que se encuentran los objetos inmóviles en:

a) Las simulaciones donde variamos el parámetro de θ_{\min} , nos permite proponer una serie de experimentos para comprobar experimentalmente la existencia de este desplazamiento mínimo de la

imagen sobre la retina del insecto para calcular distancia a la que se localiza un estímulo fijo. El experimento que proponemos utiliza el mismo dispositivo experimental en el cual Lara y col. (1990) introducen una lente entre el poste y la mantis. Al introducir la lente entre la mantis y el poste lo que logran estos autores era modificar el movimiento de la imagen del poste que recibe el ojo del insecto. En este caso, como se comentó cuando se analizó el experimento de estos investigadores (cap 1), al introducir la lente se produce un aumento, tanto de la velocidad, como del desplazamiento de la imagen, por lo que esperaríamos, de acuerdo a nuestra hipótesis de la existencia de un desplazamiento mínimo de la imagen para que el insecto pueda calcular la distancia del estímulo, una disminución en el valor de la amplitud del balanceo del insecto cuando se introdujera el lente, con respecto a la amplitud del balanceo del insecto cuando no exista la lente entre el poste y la mantis.

b) Las simulaciones donde variamos el parámetro de Xumbral junto con la hipótesis de que la información mecánica participa en el cálculo de la distancia, nos permiten proponer experimentos que permitan comprobar experimentalmente la existencia y participación de este desplazamiento umbral en el cálculo de distancia a la que se encuentra el estímulo. El experimento consiste en modificar la información mecanoreceptora que recibe el insecto, esto es, cortar los propioceptores del cuello. De esta manera si los propioceptores participan en la conducta de balanceo esperaríamos una modificación en la conducta, como puede ser que el insecto no pueda detener el movimiento de balanceo o tal vez que el insecto no pueda llevar a cabo la conducta de balanceo.

Esperamos que este modelo estimule nuevos estudios, tanto teóricos como experimentales, alrededor del mantido que permitan dilucidar como su SNC lleva a cabo el procesamiento de información relacionada con la coordinación sensoriomotora.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Francisco Cervantes-Pérez por su valiosa ayuda durante el desarrollo de este trabajo. También quisiera agradecer de manera muy especial a Nydia Lara Zavala por su constante apoyo.

Asimismo, reciban un agradecimiento las personas que formaron parte del jurado, por las atenciones que tuvieron para leer este trabajo. Por último aquellas personas que intervinieron de una manera directa o indirecta en el proceso de esta tesis.

Referencias

- Agar WO & Blythe JH (1968); " *An optical method of measuring transverse surface velocity*"; J. Phys. serie 2; 25-28.
- Arbib, MA (1981a); " *Perceptual structures and distributed motor control*"; in Brooks Handbook of physiology. The nervous system II. Motor control. American Physiological Society Bethesda M.D.
- Arbib MA, Conklin EJ, Hill J (1987); " *From schema theory to language*"; Oxford University Press.
- Arbib MA. (1989a); " *Visuomotor Coordination: Neural Models and Perceptual Robotics*"; in Visuomotor Coordinations (Amphibians, Comparison, Models and Robots. Edited by Jorge Peter Ewert and Michel A. Arbib. Plenum Press N.Y. and London
- Arbib MA (1989b); " *The metaphorical Brain 2. neural networks and beyonds*". Ed. John Wiley & sons.
- Ator JT (1963); " *Image velocity sensing with parallel-slit-reticles*"; J. Op. Soc Am 53; 1416-1422.
- Ator JT (1966); " *Image velocity sensing by optical correlation*"; Appl. Opt. 5; 1325-1331.
- Barlow HB & Levick WR (1965); " *The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina*"; J. of Physiol. 178; 477-504.
- Barros-Pita JC, Maldonado H. (1970); " *A fovea in the praying mantis eye II. Some morphological characteristics*"; Z. Vergl. Physiol. 67; 79-92/
- Bishop PO, Henry GH (1971); " *Spatial Vision*"; Annu. Rev. Psychol 22; 119-161.
- Borst A & Egelhaaf M. 1989); " *Principles of visual motion detection* "; TINS 12 (8); 297-306.
- Bough, EW (1970); " *Stereoscopic vision in macaque monkeys: A behavioral demonstration* "; Nature 225. 42-5.
- Cervantes-Perez F., Lara R, Arbib MA (1985); " *A neural model of interactions subserving prey-predator discrimination and size preference in anuran amphibians* "; J. Theor. Biol. 113; 117-152

Cervantes-Pérez F (1989): " *Scheme theory as a common language to study sensori-motor coordination* "; in *Visuomotor Coordinations (Amphibians, Comparison, Models and Robots*, Edited by Jorge Peter Ewert and Michel A. Arbib. Plenum Press N.Y. and London

Collet TS (1978): " *Peering: a locust behavior pattern for obtaining parallax information* "; *J. Exp. Biol.* 76. 237-241.

Collet T and Harkness L (1982); " *Depth vision in animals*". In: Ingle DJ, Goodale MA, Mansfield RJ: *Analysis of visual behavior*", MIT Press Cambridge. 111-176.

Ewert, JP (1980) " *Neuroethology: an introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior* "; Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. New York.

Franco A. (1990): " *Estudio teorico-experimental de la conducta de "Busqueda de refugio" o "Chantlilitaxia" de la mantis religiosa Stagmomantis limbata Hahn* "; Tesis para obtener el grado de Maestría en Investigación Biomédica Básica; UNAM.

Fox RS, Lehmkuhle S, Bush RC. (1977); " *Stereopsis in the falcon*"; *Science* 497. 79-81.

García R M (1990): " *Modulación de la captura de presas en anfibios: estímulos visuales y motivación* "; Tesis para obtener el grado de Maestría en Investigación Biomédica Básica; UNAM

Grzywacz NM & Koch C. (1987); *Synapse* 1; 417-434

Hadani I, Ishai G y Gur M (1980); " *Visual stability and space perception in monocular vision: mathematical model* "; *J. Op. Soc. Am.* 70; 60-65.

Harkness L (1977a); " *Chameleons use accommodation cues to judge distance* "; *Nature* 267: 346-349

Helmholtz H (1925) " *Treatise on Physiological Optics*"; vol III; J.P.C. Southall, ed Translation of third German edition (1909-1911), New York: Columbia University Press (for Optical Society of America).

Hildret EC (1983); " *The measurement of visual motion* ", Ph.D. Dissertation. Dept. of Elec. Eng. and Com. Sci., MIT Cambridge .

Horn BKP y Schunk BG (1981); " *Determining optical flow*"; *Artificial Intelligence* 17. 185-203.

Horridge GA (1977b); " *The insects wich turn and look*"; *Endeavour* 1. 1-10.

- Horridge GA (1978); " *A diferent kind of vision: the compound eye*"; Handbook of Perception vol VIII, Academic Press Inc: 1-80.
- Ingle D (1972); " *Depth vision in monocular frogs*"; Psychonom Sci. 29: 37-38.
- Jones R (1977); " *Anomalies of disparity deteccion in the human visual sistem* "; J. Physiol 264: 621-640.
- Julez B (1971); " *The foundations of Cyclopean Perception*"; University of Chicago Press.
- Kien J (1975); " *Motion deteccion in locust and grasshoppers*"; In: G. A. Horridge Ed. *The compound eye and vision of insects*; N.Y. Oxford Univ. Press; 410-422.
- Lara R, Franco A, Sala E, Alcantara V (1984); " *Coordinación Visuomotora en la Mantis Religiosa* "; Rev. Mex. Ing. Biom 5(1): 91-111.
- Lara R, Franco A, Sandoval M.E., Cervantes-Pérez F. (1990); " *Monocular Depth Perception*"; en elaboración
- Lawton DT (1982); " *Motion, analysis via local translational processing* "; Proc of the workshop in computes vision; Rindge NH; 59-72.
- Lawton DT (1984); " *Processing dynamic image sequences from a moving sensor*"; Ph.D. dissertation, Dept. Comp. Inf. Sci. Univ. Mass, Amhers, TR 84-05.
- Liske E (1982); " *Propioceptive control of head position and head movements in the praying mantis tenodera anidiforia*"; Naturwissenscgaften 69 (9); 452-453.
- Livingston M. (1988); " *Art, Illusion and the visual system* "; Scientific American.; enero: 68-75.
- Longuet-Higgins & Prazdny K (1980); " *The interpretation of moving retinal images*"; Proc. R. Sco. Lon. B 208: 385-387.
- Maldonado H, Barros-Pita JC (1970a); " *A fovea in the praying mantis eye. I Estimation of the catching distance*"; Z Vergl. Physiol. 67: 58-78.
- Maldonado H, Levin L (1967); " *Distance estimation & the monocular cleaning reflex in the praying mantis*"; Z. Vergl. Physiol. 56: 258-267.

Maldonado H, Benko M, Isern M (1970b); " *Study of the role of the binocular vision in the mantis to estimate long distance using the deimatic reaction as experimental situation* "; *Sverg Physiol.*

Maldonado H, Rodríguez E (1972); " *Depth perception in the praying mantis* "; *Physiology and Behavior* 8: 751-759.

Manzanares, M (1990); trabajo de tesis de licenciatura no terminado; comunicación personal.

Marr D & Ulman S (1981); " *Directional Selectivity and its use in early visual processing* "; *Proc. Roy. Soc. London*: B211: 151-180.

Marr D (1982); " *Vision* "; Freeman, San Francisco, C.A.

Mittelstaed H (1957); " *Control systems of orientation in insects* "; *Ann. Rev. of Entomology* vol7: 177-198 (1962)

Nakayama K (1984); " *Biological image motion processing: A review*"; *Visio Res.* 25; 625-660.

Phillips JR, Johnson KO and Hsiao SS (1987); " *Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex*"; *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*: 85; 1317-1321.

Reichard W (1961); " *Autocorrelation, a principle of the evaluation of sensory information by the central nervous sistem* "; In *Sensory communication* (Ed. by Tosenblith W. A.) Wiley N.Y.

Reichard W & Poggio T (1981); " *Characterization of non-linear interaccions in the fly visual sistem* "; *Theoretical approaches in neurobiology*. W Reichard y T Poggio. Ed. MIT Press, Cambridge, 1981; 64-84.

Reichard W (1987); " *Evaluation of optical motion information by movemete detectors* "; *J. Comp. Physiol. A* 161: 533-547.

Rosell S (1983); " *Binocular stereopsis in an insect* "; *Nature* 302. 822-822.

Rosell S (1986); " *Binocular spatial localization in the praying mantis* "; *J. Exp. Biol.* 120: 265-281.

Snyder AW (1977); " *Acuity of compound eyes: Physical limitations and design* "; *J. Opt. Soc. Am.*, 67; 696-698.

Srinivasan MV (1977) " *A visually evoked roll response in the housfly* "; *J. Comp. Physiol.* 119; 1-14.

Torre V and Poggio T (1978): " *A synaptic mechanism possibly underlying directional selectivity to motion* "; Proc R. Soc. London B 202; 409-416.

Ulman S (1979): " *The interpretation of visual motion* "; Cambridge Massachusetts MIT Press.

Van Santen JP y Sperling G (1984): " *A temporal covariance model of human motion perception* "; J. opt. Soc. Am 11, 451-473

Wallace GK (1959): " *Visual scanning in the desert Locust, Schistocerca Gregoria (Forsk)* "; J. Exp. Biol. 36; 512-525.

ANEXO

Metodología experimental general

La metodología experimental que describimos a continuación fué utilizada en cada uno de los experimentos que realizamos en torno a la conducta de balanceo de la mantis religiosa.

Se colocó al mántido en el dispositivo experimental que se muestra en la figura A.1. La altura de la plataforma con respecto a su base era de 15 cm e intentaba asemejar una posible zanja del medio donde se desenvuelve el insecto; esta altura nos permite asegurar que el organismo realice la conducta de salto para alcanzar el poste (Franco, 1990). La conducta de balanceo que realizaba la mantis antes de saltar fué grabada a través de una cámara de video que se localizaba en la parte superior del diseño experimental. La imagen del balanceo, que captó la cámara, correspondió al movimiento del balanceo que se observaba desde una vista en un plano superior al movimiento. Para el análisis de la conducta de balanceo, reproducimos la imagen del balanceo en un monitor de televisión que se encontraba conectado a la videocasetera. La conducta de balanceo fué analizada posteriormente de acuerdo al interés de cada experimento, como son observaciones etológicas de la conducta o mediciones directas de algún parámetro de interés.

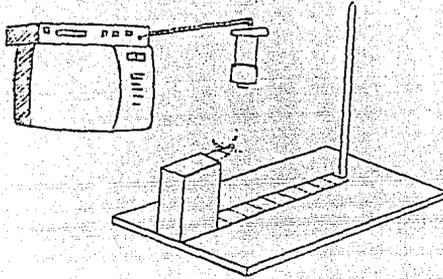


Figura A.1. Dispositivo experimental utilizado para la evaluación de la conducta de balanceo.

1) Análisis de la amplitud del desplazamiento con respecto a la distancia a la que se localiza el poste.

Para el análisis de la relación que existe entre la magnitud del balanceo de la mantis con respecto a la distancia a la que se encuentra el poste, analizamos los datos de las amplitudes de los distintos balanceos realizados por cinco mantis adultos de la especie *Yersiniops sp* cuando la distancia del poste era de 5, 10 y 15 cm. Los datos de las amplitudes fueron obtenidos de las grabaciones de los balanceos realizados por cinco mantidos cuando estos insectos llevan a cabo cinco saltos con éxito (Manzanares, 1990; comunicación personal).

Se realizó una prueba de comparación múltiple de medias para la media de la amplitud del balanceo de la mantis, con el fin de detectar si existía una diferencia significativa entre los promedios de la amplitud del balanceo y las distintas distancias en que se encontrara el poste. Las hipótesis que se plantearon para la prueba de comparación múltiple de medias fueron:

$$H_0: \mu_{15} = \mu_{10} = \mu_5$$

H_a : al menos una es diferente.

La tabla A.I, muestra la tabla de analisis de varianza.

Tabla A.I
Tabla de anova para la relación entre
distancia-magnitud del desplazamiento.

F. de variacion	Suma de cuadrados	grados de libertad	C.M.	F.C.
entre grupos	273.20	2	136.60	36.33
dentro de grupos	1175.95	312	3.76	
total	1449.15			

Con $\alpha = 0.05$ se obtiene que el valor crítico para $F(2, 312)$ es 2.60. Como $F.C. > 2.60$ nos indica que existe al menos para un par de medias de la amplitud del balanceo, una diferencia significativa entre los valores de los promedio de las amplitudes y las distancias a las que se encontraba el poste. Realizamos una prueba de Tukey en donde observamos que la diferencia se encontraba entre las amplitudes de las distancias de 5cm y 15 cm del poste, este es, existe un gradiente para la amplitud del balanceo con respecto a la distancia a la que se encuentra el poste. Este hecho nos permite inferir que el tamaño de la amplitud del desplazamiento del mantido se relaciona con el cálculo de la distancia a la que se localiza el estímulo.

Las medias para la amplitud del desplazamiento a las distancias de 5, 10 y 15 cm fueron:

$$\mu_5 = 0.268 \text{ cm}; \quad \mu_{10} = 0.485 \text{ cm}; \quad \mu_{15} = 0.669 \text{ cm}$$

2) Análisis de la amplitud del balanceo de la mantis con respecto a las distancias límite del poste.

Para el análisis de la relación que existe entre la magnitud del balanceo con respecto a la distancia del estímulo en los casos límites, esto es los casos en que la mantis realiza la conducta de balanceo pero en ocasiones no salta hacia el poste, analizamos los datos de las amplitudes de los distintos balanceos realizados por tres mantis del quinto estadio de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn cuando la distancia del poste era de 21, 22 y 23 cm.

Se realizó una prueba de comparacion multiple de medias para la media de la amplitud del balanceo de la mantis, con el fin de

detectar si existía una diferencia significativa entre los promedios de la amplitud del balanceo y las tres distancias a las que se encontraba el poste. Las hipótesis que se plantearon para la prueba de comparación múltiple de medias fueron:

$$H_0: \mu_{21} = \mu_{22} = \mu_{23}$$

$$H_a: \text{al menos una es diferente.}$$

La tabla A.II, muestra la tabla del análisis de varianza.

Tabla A.II
Tabla de anova para la relación entre
distancia-magnitud del desplazamiento en los casos límite.

F. de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	C.M.	F.C.
entre grupos	0.6606	2	0.3303	4.4335
dentro de grupos	2.0111	27	0.0745	
total	2.6717			

Con $\alpha = 0.05$ se obtiene que el valor crítico para $F(2,27)$ es 5.39. Como $F.C. < 5.39$ nos indica que no existe una diferencia significativa entre los valores de los promedio de las amplitudes entre las tres distancias a las que se encontraba el poste. El hecho de que estadísticamente las diferencias entre las tres medias del balanceo que realiza la mantis para las tres distancias del poste, no sea significativo, nos permite inferir que el tamaño de la amplitud del desplazamiento del mántido en estos caso no se relaciona con el cálculo de la distancia a la que se localiza el estímulo.

3) Análisis para la aceleración del movimiento de balanceo a las distintas distancias del poste.

Se realizó una prueba de comparación múltiple de medias para la media de la aceleración y la distancia a la que se encontraba el poste, con el fin de detectar si existía una diferencia significativa entre los promedios de la aceleración del balanceo a las distintas distancias en que se encontrara el poste. Las aceleraciones se obtuvieron a través del análisis de las fotografías estroboscópicas del balanceo de la *Stagmomantis limbata* Hahn del

5to. estadio. Las hipótesis que se plantearon para la prueba de comparación múltiple de medias fueron las siguientes:

$$H_0: a_6 = a_7 = a_8 = a_{10} = a_{11} = a_{12}$$

H_a : al menos una es diferente.

donde el número a la derecha de (a) significa la distancia a la que se encontraba el poste, esto es a_6 indica el promedio de la aceleración obtenida por el análisis del balanceo cuando el poste se encontraba a 6 cm. La tabla A.III, muestra los resultados obtenidos.

Tabla A.III
Tabla de anova para la relación entre la distancia y la aceleración del desplazamiento.

F. de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	C.M.	F.C.
entre grupos	7.3577	5	1.471	1.782
dentro de grupos	28.9031	35	0.825	
total	35.2608			

Con $\alpha = 0.05$ se obtiene $F(5,35) = 2.49$. Como F.C. es menor que 2.49 podemos decir que no existe una diferencia significativa entre las aceleraciones cuando el poste se localiza a las distancias de 6, 7, 8, 10, 11, y 12 cm. La interpretación que hicimos de este resultado, fué que la aceleración del movimiento no dependía de la distancia a la que se encontrara el poste.

4) Análisis del tiempo de duración del balanceo de la mantis con respecto a la distancia a la que se localiza el poste.

Se analizaron los tiempos promedios de la duración del balanceo de la mantis adulta de la especie *Yersiniops sp* cuando el estímulo se encontraba a las distancias de 5, 10 y 15 cm. Se realizó nuevamente una prueba de comparación múltiple de medias, con el fin de detectar si existía una diferencia significativa entre los valores promedios del tiempo del balanceo del mantido

cuando el poste se encontrara a diferentes distancias. Se plantearon las siguientes hipotesis para la prueba de comparación múltiple de medias:

$$H_0: \mu_{15} = \mu_{10} = \mu_5$$

$$H_a: \text{al menos una es diferente.}$$

La tabla A.IV. muestra los resultados obtenidos.

Tabla A.IV
Tabla de anova para la relación entre
distancia-tiempo del desplazamiento.

F. de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	C.M.	F.C.
entre grupos	5.227	2	2.613	29.82
dentro de grupos	27.62	312	0.0876	
total	32.84			

Con $\alpha = 0.05$ se obtuvo $F(2,312) = 2.60$. Como F.C. es mayor que 2.60 nos indica que existe al menos para un par de medias del tiempo del balanceo, una diferencia significativa entre los valores de los promedio del tiempo del balanceo y las distancias a las que se encontraba el poste. Realizamos una prueba de Tukey en donde encontramos que la diferencia se encontraba entre el tiempo de duración del balanceo cuando el poste se encontraba a las distancias de 5cm y 15 cm. este es, existe un gradiente para el tiempo de duración del balanceo con respecto a la distancia a la que se encuentre el poste. Este hecho que permite inferir que el tiempo de duración del desplazamiento del mántido se relaciona con el calculo de la distancia a la que se localiza el estímulo.

Las medias para el tiempo del desplazamiento a las distancias de 5, 10 y 15 cm fueron:

$$\mu_5 = 0.688 \text{ s}; \quad \mu_{10} = 0.928 \text{ s}; \quad \mu_{15} = 0.98 \text{ s.}$$

5) Analisis entre la posición relativa entre un estímulo fijo y la mantis religiosa al inicio de la conducta de balanceo.

Para observar la relación espacial que existía entre el estímulo y el insecto al iniciar la conducta de balanceo, observamos, de las imágenes de los balanceos de la mantis grabadas por la video, la posición del insecto cuando éste iniciaba el movimiento de balanceo. El inicio del balanceo estaba indicado en el momento en que la mantis realizaba la conducta de orientación hacia el poste (ver tabla I cap. 2). Para este análisis grabamos 5 conductas de balanceo de 5 mantidos del primer estadio de la especie *Stagmomantis limbata* Hahn. Los resultados del análisis de estas grabaciones se muestran en la tabla A.V.

Tabla A.V
Posición entre el estímulo y el mantido
al iniciar la conducta de balanceo.

salto/ mantis	s1	s2	s3	s4	s5
m1	√	√	√	√	x
m2	√	x	√	√	√
m3	√	√	√	√	√
m4	√	√	x	x	√
m5	√	√	√	√	√

donde √ indica que la mantis centraba su cabeza con relación a la posición del poste; y, X indica que la mantis no centraba su cabeza con relación a la posición del poste.

De la tabla A.V podemos observar que el 84% de las veces que se colocaba al insecto en la plataforma del dispositivo experimental (fig A.1), el insecto iniciaba la conducta de balanceo centrando su cabeza con respecto a la posición del poste.

Para este análisis utilizamos mantidos del primer estadio, debido a la facilidad de obtener en la misma imagen de video, tanto la imagen de la cabeza del insecto, como la imagen del poste. Se realizaron observaciones para otros estadios de la mantis, y se observo una conducta similar.

6) Análisis de la relación de la amplitud de los balanceos de la mantis dada una distancia del poste.

Para el análisis entre los diferentes balanceos realizados por de la mantis cuando el estímulo se localiza a una misma distancia, utilizamos los valores de la amplitud del balanceo de la mantis adulta de la especie *Yersiniops sp.*, cuando el poste se encontraba a 5cm. Estas mediciones como se mencionó anteriormente fueron obtenidas por Mercedes Manzanares, como parte de su trabajo de tesis. Este análisis lo realizamos con el fin de inferir la importancia de la amplitud de los balanceos realizados por la mantis antes de saltar, en el cálculo la distancia del poste. Los datos los agrupamos por el lugar de ejecución que tenían dentro de la conducta de balanceo, es decir, último, penúltimo, antepenúltimo, etc.. Una vez que teníamos agrupados los distintos balanceo, realizamos una prueba de comparación múltiple de medias con las siguientes hipótesis:

$$H_0: \mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \dots\dots\dots$$

$$H_a: \text{al menos una es diferente.}$$

donde el subíndice indica: 1 = último balanceo; 2 = penúltimo balanceo; 3 = antepenúltimo balanceo, etc. La tabla A.VI, muestra la tabla de anova obtenida del análisis de los datos.

Tabla A.VI

Tabla de anova para la magnitud del balanceo de la mantis cuando el poste se localizaba a 5cm.

F. de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	C.M.	F.C.
entre grupos	31.60	10	3.16	1.54
dentro de grupos	182.74	89	2.05	
total	214.34			

con $\alpha = 0.05$ se tiene $F(10,90) = 1.91$, como $F.C. < F$, el resultado nos indica que no existe una diferencia significativa entre la amplitud de los distintos balanceos que realiza la mantis antes de saltar para una distancia dada, esto nos permite decir que la amplitud de los distintos balanceos que realiza la mantis antes de saltar no difieren entre si.

Se realizó el mismo análisis, cuando la distancia al poste era de 10 y 15 cm respectivamente. El resultado obtenido fue el mismo, pero no se incluyen las tablas de anova correspondientes.