

I. F. C.

DR FRANCISCO CERVANTES PEREZ

- 1 -

Análisis de mecanismos visuales y su importancia en la coordinación sensorio-motora*

Francisco Cervantes-Pérez

RESUMEN

En este trabajo presentamos el análisis de procesamientos tipo *dentro-dentro* y *dentro-fuera* que son llevados a cabo por la interacción entre varias regiones del sistema nervioso. Asimismo, resaltamos la importancia de realizar estudios multidisciplinarios que involucren la combinación teoría-experimento, para analizar los posibles mecanismos utilizados por el sistema nervioso central para el control del comportamiento del animal bajo diferentes situaciones específicas.

INTRODUCCIÓN

Los artículos precedentes hacen énfasis en los procesos que se llevan a cabo intracelularmente, el primer trabajo, e intercelularmente, el segundo, sobre las relaciones neuronales entre elementos de diferentes estructuras del sistema visual. Aquí, presentamos un análisis teórico-experimental sobre cómo las interacciones entre diferentes regiones del sistema nervioso central (SNC) de los anfibios podrían ser el sustrato neuronal de procesos relacionados con la coordinación visuomotora. Así, dentro de nuestra escala de niveles de análisis, discutida en la introducción general a esta serie de artículos, nuestro trabajo es el primero que cubre procesamientos del tipo *dentro-fuera*.

En el análisis de la coordinación sensorio-motora, como en muchos otros temas, la teoría desempeña un papel preponderante en la generación de avances significativos. El progreso real, sin embargo, no está representado por la teoría misma sino por el tipo de investigaciones que genera; esto es, sólo al realizar investigación aprenderemos el funcionamiento del sistema bajo estudio, en nuestro caso particular, la coordinación sensorio-motora. Estos procesos se relacionan con una de las preocupaciones más importantes en la vida de cualquier animal, incluyendo los humanos, la supervivencia. Los animales la aseguran al controlar sus interacciones con sus dos mundos: el interno y el externo. Las interacciones de un organismo vivo con el mundo externo están representadas por la coordinación de procesos sensorio-motores, esto es, al percibir su medio ambiente pueden modificarlo o adaptarse a él.

Recibido el 18 de febrero de 1986
Aceptado en forma revisada el 22 de julio de 1987

El Dr Francisco Cervantes Pérez obtuvo el título de ingeniero mecánico electricista en la Facultad de Ingeniería de la UNAM durante 1978. Desde el desarrollo de su tesis profesional "Simulación de procesos plásticos en la sinapsis" se interesó en la aplicación de métodos formales al estudio de problemas de neurociencias. Cursó los créditos de maestría en electrónica y obtuvo el grado en 1981 en la misma Facultad de Ingeniería. Viajó a la Universidad de Massachusetts para obtener el grado de doctor en ciencias de la computación (1985) bajo la dirección del Dr Michel Arbib. Actualmente dirige el laboratorio de bioingeniería del Instituto de Fisiología Celular de la UNAM, en el que desarrolla estudios teóricos y experimentales sobre la coordinación visuomotora de anfibios e insectos.

* Este trabajo se dedica a la memoria de mi gran amigo el Dr Rolando Lara y Zavala, quien fuera uno de los primeros investigadores en México en resaltar la importancia de combinar teoría y experimento en el estudio del cerebro.

Por muchos años, científicos de diferentes disciplinas (filosofía, fisiología, anatomía, etología, psicología y estudios teóricos del cerebro) han estudiado los fenómenos sensorio-motores involucrados en la vida animal, los cuales son controlados por el organismo mediante el sistema nervioso central, en adelante referido como "cerebro" o como SNC sin distinción. Así, el entendimiento de estos fenómenos se ve reducido a conocer cómo el sistema nervioso central, basado en su representación interna del mundo, lleva a cabo la coordinación de comportamientos motores.

El entendimiento de cómo el cerebro integra información sensorial para permitir al animal interactuar adecuadamente con su medio ambiente es estudiado desde diferentes puntos de vista, tanto experimentales como teóricos, y en diferentes niveles de análisis. En un extremo existen análisis que tratan de explicar el comportamiento en términos de mecanismos *acopladores* entre unidades funcionales que representan percepciones y acciones del animal; mientras que en el otro extremo el análisis se efectúa al correlacionar la conducta con procesos de *cooperación/competencia* en circuitos de redes neuronales.

Este trabajo persigue dos objetivos: primero, resaltar la importancia del trabajo interdisciplinario, específicamente la combinación de estudios teóricos y experimentales en el campo de las neurociencias; segundo, estudiar cómo las interacciones entre elementos de diferentes regiones del SNC podrían ser la base neuronal que controla la emisión de pautas motoras específicas. En la primera parte presentamos las similitudes entre disciplinas experimentales y teóricas, tomando como ejemplos la neuroetología y los estudios teóricos del cerebro; mientras que en la segunda parte discutimos dos modelos de mecanismos neuronales que permiten analizar cómo las interacciones entre varias estructuras del SNC controlan procesos involucrados en la coordinación visuomotora.

NEUROETOLOGÍA Y ESTUDIOS TEÓRICOS DEL CEREBRO

La neuroetología, cuya preocupación es el análisis de los mecanismos de activación y control de conducta (Ewert, 1980;

Ewert, Capranica e Ingle, 1983; Gruesser y Gruesser-Cornehls, 1976; Ingle, 1976), y los estudios teóricos del cerebro, cuyo interés es el estudio del funcionamiento del SNC mediante modelos matemáticos y simulaciones en computadora (Arbib, 1972 y 1981; Reichardt y Poggio, 1981), siguen enfoques interdisciplinarios similares, en los diferentes niveles de análisis, al estudiar los procesos de percepción y control motor.

A partir del hecho de que las acciones de los animales son el resultado del procesamiento de información llevado a cabo por circuitos neuronales dentro del SNC, la neuroetología y los estudios teóricos del cerebro tratan problemas similares en el campo de las neurociencias y comparten el interés por desarrollar nuevos caminos, tanto experimentales como teóricos, para identificar los mecanismos neuronales que fundamentan comportamientos específicos.

La interacción conductual de los seres vivos con el medio ambiente requiere de la existencia de receptores sensibles a estímulos externos y de la incorporación de estos estímulos a la representación interna de la situación ambiental dada (ver Fig 1). Los sistemas sensoriales procesan y transmiten esta información hacia centros superiores (CS) en el SNC, los cuales participan en las funciones de localización e identificación de los estímulos y envían, directa o indirectamente, eferentes hacia los centros motores (CM), que son estructuras del cerebro que deciden el próximo movimiento del animal. Los CM activan programas motores que representan el comportamiento más apropiado para interactuar con la situación prevaleciente.

Los programas motores activados por los CM se manifiestan por medio de grupos específicos de músculos al producir patrones de movimientos coordinados espacial y temporalmente, esto es, *comportamiento*. Una vez que la acción motora es ejecutada, nuevos estímulos actualizan la representación interna del organismo al modificar la percepción de su situación y, al mismo tiempo, su decisión sobre la próxima conducta a realizar. De esta manera forman un ciclo de *percepción-acción* (Arbib, 1981a; Neisser, 1976).

En la mayoría de los estudios sobre vertebrados inferiores, el medio ambiente se representa en términos de las características paramétricas de pocos estímulos, los cuales se clasifican como presas, enemigos y obstáculos. En estudios experimentales en



Figura 1. Interacción entre un organismo y su medio ambiente. Procesamiento de información en el sistema nervioso central que conduce a una acción conductual en respuesta a una situación externa (adaptado de Ewert, 1980).

anfibios (Ewert, 1980; Ewert y Burhagen, 1979; Gruesser y Gruesser-Cornehls, 1976; Ingle, 1982, Ingle y Cook, 1977) se demuestra que la eficiencia de un estímulo externo para producir un comportamiento específico depende también del estado motivacional del animal. Así, los objetivos y conductas motoras de estos animales son definidos por el SNC pero también pueden ser modulados por variables internas del organismo (por ejemplo, el sistema endócrino) o por señales provenientes del exterior, tales como los cambios de estación, el olor a alimento, estímulos amenazantes, etcétera (ver Fig 1).

Sin embargo, al pasar a estudiar la conducta humana sabemos que nuestro comportamiento está determinado por un conocimiento mucho más amplio que el proporcionado por la estimulación sensorial prevalente. Nuestras acciones están enfocadas no sólo a una interacción inmediata con el medio ambiente, sino que también se trata de actualizar nuestro "modelo interno del mundo exterior". El comportamiento frente a una nueva situación puede ser guiado al combinar nuestro conocimiento sobre cosas que nos son familiares con la percepción de las mismas dentro de nuevos contextos. Por lo tanto, parece razonable plantear que el modelo interno del medio ambiente debe estar constituido por unidades de conocimiento, cada una de las cuales corresponde aproximadamente a un dominio de interacción, que puede ser un objeto en el sentido sensorial, la atención marcada hacia un detalle del objeto o algún tipo de interacción social.

Los estudios teóricos del cerebro ofrecen análisis conceptuales sobre las estructuras del SNC que utilizan información sensorial para guiar las interacciones del organismo con un medio ambiente complejo. Estos análisis incluyen a los mecanismos y procesos íntimamente relacionados con disciplinas experimentales (anatomía, fisiología y etología), y a los que, desde un punto de vista lógico, parecen necesarios para el control de conductas complejas pero que no se han comprobado experimentalmente. Dentro de esta disciplina, la teoría de esquemas de Arbib (1981a, 1981b) sugiere que la coordinación sensorio-motora se puede descomponer en tres tipos de entidades (ver Fig 2):

1. *Esquema perceptual (EP)*, se define como la unidad de conocimiento que representa, dentro del cerebro, una situación del medio ambiente con la cual el organismo puede interactuar.
2. *Esquema motor (EM)*, definido como la unidad de control motor que usa información generada por uno o varios EP para dirigir una acción del animal que le permita interactuar adecuadamente con una situación dada.
3. *Planificación*, se define como el mecanismo que selecciona información para optimar la adecuación entre esquemas perceptuales y motores, esto es, con base en la información generada por los EP activa los EM más adecuados de acuerdo con los objetivos prevalentes del organismo.

Es importante notar que la tesis de Arbib (1981a) propone que la percepción de un objeto (la activación de los EP apropiados)



Figura 2 Coordinación sensorio-motora de acuerdo a la teoría de esquemas. El estado interno del organismo se actualiza con nuevos estímulos, cuya representación interna (esquema perceptual) es usada por el organismo (planificación) para decidir que acción (esquema motor) debe ser producida (adaptado de Arbib, 1981)

Involucra acceder rutinas (EM) que permitan interactuar con este objeto, pero no necesariamente involucra la ejecución de ninguna de estas rutinas. Esto es, aunque el animal puede percibir muchos aspectos del medio ambiente, sólo algunos de ellos llegan a ser objeto de interacción. Por eso, la percepción activa define un espacio de búsqueda (dibuja un mapa) y la planificación concentra la atención (dibuja la ruta a seguir).

zando planes de interacción, debe ser capaz de afinar su relación con la situación externa prevaiente, de tal manera que pueda anticipar facetas del ambiente antes de que éstas se presenten (referirse al ciclo externo de la figura 3).

Ciclo percepción-acción

Para una mejor apreciación de la íntima relación que existe entre percepción y acción, consideremos la figura 3. El ciclo interno se denomina como el ciclo perceptual (Neisser, 1976). La exploración del sujeto de su mundo visual es dirigida por esquemas anticipatorios, definidos por Neisser como "planes" para acción perceptual. La información recibida modifica las anticipaciones del observador sobre ciertas estructuras de información que, una vez modificadas, dirigen la exploración del ambiente y preparan al sujeto para recibir más información. Arbib (1981a) resalta que la percepción no puede entenderse a menos que esté dentro del contexto de la interacción continua del organismo con su medio ambiente. Adicionalmente, puesto que el organismo se mueve en un ambiente complejo, elaborando, ejecutando y actuali-

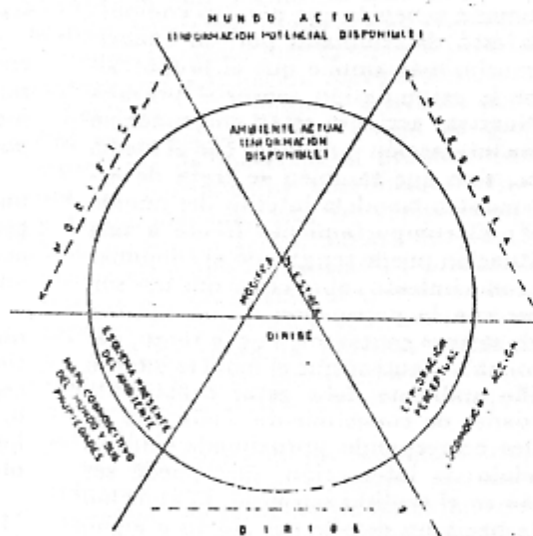


Figura 3. Ciclo percepción-acción. Ver texto (tomado de Arbib 1981; adaptado de Neisser, 1976)

El animal integra sistemáticamente toda la información percibida durante su interacción dinámica con el ambiente para actualizar su modelo interno del mundo. En la siguiente sección estudiaremos la posible materialización, dentro del SNC, de algunas de las estructuras conceptuales, esquemas perceptuales y motores, presentados en esta parte.

MODELO DE CONTROL MOTOR DISTRIBUIDO

Una de las características más importantes del SNC es la proyección ordenada de algunas de sus regiones. Por ejemplo, las proyecciones topográficas de la retina hacia varias de las regiones visuales y la somatotópica de la corteza motora a la musculatura. En esta sección discutimos brevemente cómo estas proyecciones ordenadas podrían servir como "áreas de control", de tal manera que los patrones de actividad en una región (mapa) representen los datos de entrada de algún sistema de control dentro del cerebro.

MODELO DE CONTROL OCULOMOTOR POR EL COLÍCULO SUPERIOR

Pitts y McCulloch (1947) desarrollaron un modelo del procesamiento distribuido realizado por el colículo superior para controlar el movimiento oculomotor. Este modelo representa un ejemplo de cómo la interacción entre regiones cerebrales, que se comunican topográficamente, forma el sustrato neuronal que fundamenta una conducta específica. Estos autores se basaron en los datos generados por Apter (1945 y 1946), quien mostró que cada mitad del campo visual del gato se proyecta topográficamente sobre el colículo superior contralateral. Además de estudiar el mapa sensorial, esta autora analizó la relación entre el colículo y el mapa motor, y encontró que el mapa sensorial y el motor son casi idénticos. La trayectoria visuomotora que sigue la información desde su entrada al organismo hasta la ejecución de la respuesta motora empieza en la retina, de donde pasa al colículo superior, que proyecta a su vez al núcleo oculomotor. Esta vía controla los músculos que dirigen la mirada, de tal manera que ésta se centre en el punto de interés (centro de atención de la característica de interés del estímulo visual) (ver Fig 4).

Pitts y McCulloch notaron que un estímulo en la mitad derecha del campo visual produce excitación en una región del colículo superior izquierdo, lo que provoca un movimiento ocular hacia la derecha. Cuando la excitación del colículo superior izquierdo está balanceada con la del derecho la mirada se centra y no existe movimiento. Este modelo (ver Fig 4) propone que cada motoneurona que controla fibras en los músculos que se contraen para mover los ojos hacia la derecha debe recibir una excitación igual a la suma del nivel de actividad dentro de una determinada región transversal del colículo izquierdo. Este proceso provee toda la excitación requerida por los músculos para dirigir la vista hacia el punto de interés. Mediante una inhibición

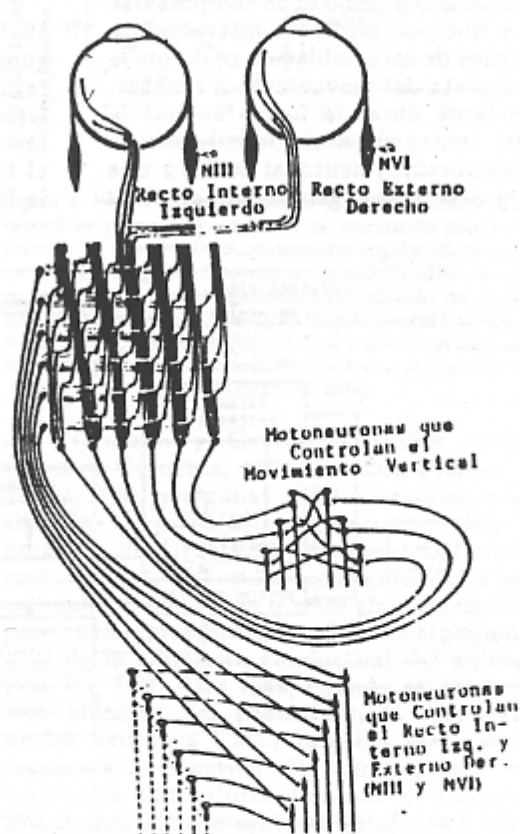


Figura 4. Esquema del control de la posición del ojo vía colículo superior. El ojo puede permanecer estático solo cuando la actividad en las dos mitades del colículo está balanceada (tomado de Arbib, 1981; adaptado de Pitts y McCulloch, 1947)

recíproca entre motoneuronas que controlan músculos antagonistas del ojo, se lleva a cabo la función de suma algebraica que define la amplitud del movimiento a realizar. El centro de máxima actividad vertical se calcula de manera similar. El movimiento ocular cesa solamente cuando el punto de fijación coincide con el centro de atención dentro del colículo superior.

El esquema de la figura 4 muestra el diseño de una red neuronal, organizada retinotópicamente, de las interacciones entre la retina, el colículo superior y el núcleo oculomotor que forman el sustrato neuronal para el control de movimientos oculares. En este modelo, no existe ningún tipo de neurona ejecutiva que controle la respuesta global del sistema, sino que cada motoneurona controla únicamente la dinámica de los efectores correspondientes a su proyección; esto es, el modelo propone la existencia de una población de neuronas que sólo posee información local sobre cómo debe comportarse el sistema y que por medio de interacciones entre elementos de esta población se define la dirección correcta del movimiento a realizar.

Es importante notar la forma en que la posición del centro de actividad dentro de una capa (estructura) neuronal codifica una señal tal que el mapa generado por estas

neuronas forma un área que da la información requerida por un sistema dentro del cerebro que controla algún comportamiento específico. Pitts y McCulloch (1947) consideran las capas del colículo superior como el área de control en el sistema de control de movimientos oculares.

MODELO DE DISCRIMINACIÓN PRESA-DEPREDADOR EN RANAS Y SAPOS

Otro modelo biológico con grandes ventajas para el estudio de cómo las interacciones entre diferentes regiones del cerebro pueden ser la base neuronal de algunas conductas específicas, lo conforma el sistema visuomotor de los anuros (ranas y sapos); el cual es estudiado desde diferentes puntos de vista, por la neuroanatomía, la electrofisiología, la etología y los estudios teóricos del cerebro.

En estudios anatómicos (Székely y Lázár, 1976; Lázár, 1984; Fite y Scalin, 1976; Montgomery y col, 1985) se demuestra que la retina proyecta retinotópicamente hacia diferentes zonas del cerebro, tales como el tectum, el núcleo óptico basal, el pretectum, el tálamo anterior y el núcleo uncinado. En la figura 5 se representan algunas conexiones

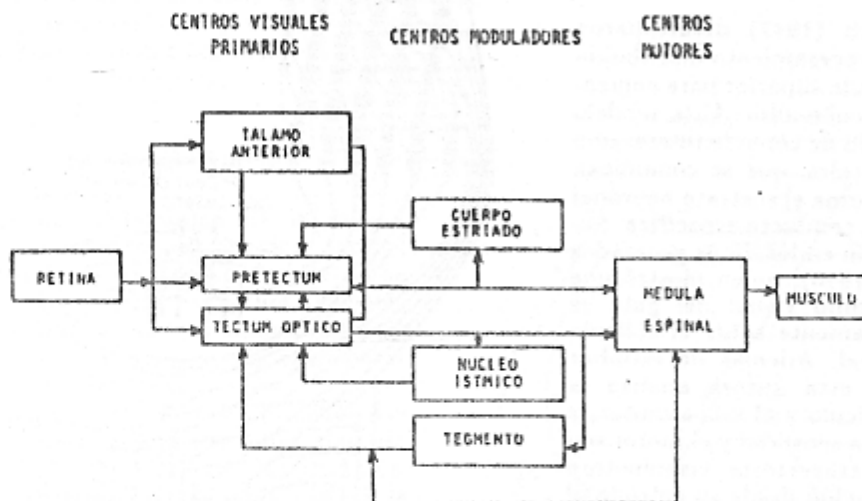


Figura 5. Organización general del sistema visuomotor en anuros. La retina proyecta topográficamente hacia el tectum, el pretectum y algunas zonas del tálamo anterior. Estas regiones establecen interacciones con otros centros nerviosos que actúan como moduladores de su actividad, especialmente de la del tectum. El tectum y el pretectum, posiblemente en combinación con el tectum, podrían controlar la respuesta motora del organismo por medio de sus proyecciones eferentes hacia los centros motores, la médula espinal entre ellos.

del sistema visual de los anfibios y se nota que se establecen vías de comunicación entre regiones que reciben proyección directa de la retina, algunas veces formando mallas cerradas como en el caso de la interacción tectal-pretectal, al mismo tiempo que éstas reciben aferentes de otros centros cerebrales que actúan como moduladores de su actividad neuronal interna, tales como el núcleo istmico y el tegmento (ver Fig 5). Finalmente, se postula que probablemente la actividad de estas regiones (tectum y pretectum) en combinación con la del tegmento, proporcionan la información necesaria para controlar la respuesta motora del animal por medio de sus proyecciones hacia la médula espinal (ver Fig 5).

En estudios etológicos de ranas y sapos (Ewert, 1976 y 1980; Ingle, 1976; Gruesser y Gruesser-Cornehls, 1976; Schuerg-Pfeiffer y Ewert, 1981) se demostró que existen patrones conductuales que son activados por señuelos (estímulos falsos) relativamente simples. El tamaño y la geometría del estímulo en relación con la dirección del movimiento desempeñan un papel importante durante el comportamiento de captura de presas del animal: los objetos rectangulares cuyo eje largo se mueve paralelamente a la dirección de movimiento ("gusanoides") son tratados como presas; mientras que cuando el mismo objeto se mueve con el eje longitudinal perpendicular a la dirección del movimiento ("antigusanoides"), el animal no sólo no exhibe la conducta de orientación sino que puede tomar una postura paralizante o, dependiendo de las dimensiones del estímulo, puede exhibir una conducta de huida (ver Fig 6B(a)). En sapos esta discriminación entre "gusanoides" y "antigusanoides" es invariante, dentro de ciertos límites, de la dirección de movimiento (Ewert, Borchers, Weiterschein, 1979) y de la velocidad del estímulo (Ewert, 1976, 1980, 1984). Ewert (1976) realizó experimentos con animales en los que se lesionó el pretectum, una de las regiones involucradas en el procesamiento de información visual, y encontró que la capacidad del sapo para distinguir presas de depredadores no se presenta, esto es, el animal responde a cualquier objeto en movimiento como si se tratara de una presa, incluyendo a los que anteriormente consideraba como depredadores (ver Fig 6B(b)).

Estos experimentos etológicos han sido complementados con estudios fisiológicos, en los cuales se describe que, en sapos (Ewert, 1976, 1980; Roth y Jordan, 1982) y en ra-

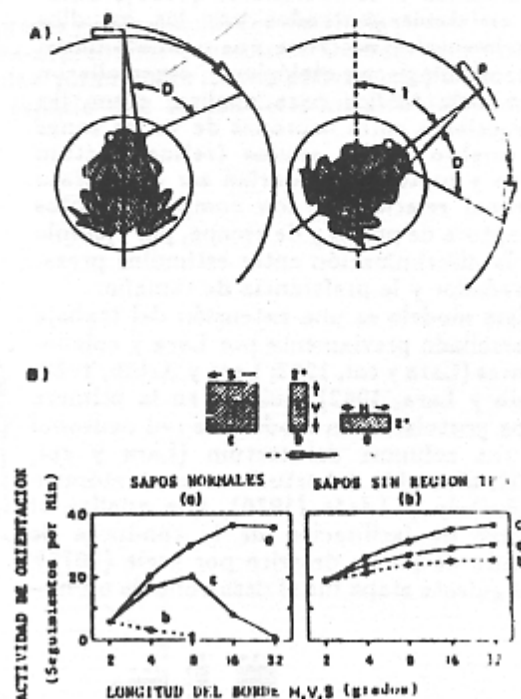


Figura 6. Respuesta de orientación durante la conducta de captura de presas. (A) reacciones de orientación cuando se presenta un señuelo. D: desplazamiento angular efectivo del estímulo p; T: ángulo del movimiento de rotación. (B) respuesta de orientación a tres configuraciones del estímulo: rectángulo horizontal ("gusanoides", tipo a), rectángulo vertical ("antigusanoides", tipo b) y cuadrado (tipo c). B(a) respuesta de animales intactos. B(b) respuesta de animales con lesión en el pretectum (tomada de Ewert, 1976).

nas (Gruesser y Gruesser-Cornehls, 1976; Gruesser-Cornehls, 1984; Schuerg-Pfeiffer y Ewert, 1981), algunas células tectales, clasificadas como T5(2) por Ewert siguiendo la notación de Gruesser y Gruesser-Cornehls, responden a diferentes configuraciones de estímulos visuales con niveles globales de disparo cuya representación gráfica es semejante a la de la respuesta conductual del animal (ver Fig 7C). Aún más, cuando se produce una ablación del pretectum, la respuesta de las neuronas T5(2) también asienta la respuesta conductual del animal, esto es, responden indiscriminadamente a cualquier objeto móvil que cruce su campo receptivo (ver Fig 7D y compararla con la Fig 6B(b)). Adicionalmente, Ewert (1971) encontró en el pretectum neuronas, clasificadas como T13, que responden mejor a estímulos tipo depredador ("cuadrado" y "antigusanoides"). Esto se muestra en la figura 7A.

Cervantes y colaboradores (1985), basados en datos generados por los estudios experimentales descritos (neuroanatómicos, electrofisiológicos y etológicos), desarrollaron un modelo teórico para analizar cómo las interacciones entre neuronas de varias zonas del cerebro de los anuros (retina, tectum óptico y pretectum) podrían ser el sustrato neuronal relacionado con comportamientos de captura de presas y de escape, por ejemplo con la discriminación entre estímulos presa-depredador y la preferencia de tamaño.

Este modelo es una extensión del trabajo desarrollado previamente por Lara y colaboradores (Lara y col., 1982; Lara y Arbib, 1982; Arbib y Lara, 1982), quienes en la primera etapa postularon un modelo de red neuronal de una columna del tectum (Lara y col., 1982), abstraído del estudio neuroanatómico de Székely y Lázár (1976), que analiza el proceso de facilitación de la conducta de captura de presas descrito por Ingle (1975). La siguiente etapa fue el desarrollo de un mo-

dulo unidimensional de columnas del tectum (Arbib y Lara, 1982), el cual explica la facilitación en la respuesta fisiológica de células tectales cuando se incrementa la longitud del estímulo visual que se mueve paralela a la dirección de movimiento (Ewert, 1976). En la tercera etapa (Lara y Arbib, 1982), se incorporaron algunos conceptos sobre cooperación y competencia en redes neuronales (Didday, 1976; Amari y Arbib, 1977) para desarrollar un modelo de las interacciones entre retina, tectum y pretectum que explica el proceso de selección de presas (Ingle, 1973a y b).

La figura 8 muestra la arquitectura propuesta en el modelo sobre las interacciones entre neuronas de la retina (células ganglionares tipo R2, R3 y R4) y elementos de las columnas del tectum (glomérulo, células piriformes grandes y pequeñas, célula piramidal y neurona estrellada) y del pretectum (neurona TH3). En la parte superior de la figura 8A se observa la forma de la proyección topográfica entre estas regiones (Fite y Scalia, 1976) y en la parte inferior, la existente entre el tectum y el pretectum (Ewert, 1976; Montgomery, 1985) mostrando sólo tres líneas de neuronas TH3 proyectando hacia su correspondiente columna del tectum para mayor claridad de la figura. La figura 8B presenta una descripción más detallada de las interacciones entre estas neuronas; las células ganglionares tipo R2 activan a las células piriformes grande y pequeña, al glomérulo y a la célula piramidal; mientras que las tipo R3 y R4 estimulan a la célula piramidal y a la neurona pretectal TH3. Como las ganglionares tipo R2 responden mejor a estímulos pequeños (potencialmente presa) y las tipo R3 y R4 a estímulos más grandes (potencialmente depredador), con esta arquitectura se prueba la hipótesis de que el tectum reconoce información concerniente a estímulos tipo presa, mientras que el pretectum reconoce la de estímulos tipo depredador. Siguiendo la hipótesis original de Ewert (1976) y los datos anatómicos de Székely y Lázár (1976), en el modelo se considera que cada una de las neuronas TH3 ejerce un efecto inhibitorio sobre la actividad de las células piriformes grandes, piriformes pequeñas y piramidales de la columna del tectum que le corresponde. Se postula que es esta inhibición del pretectum sobre el tectum lo que permite a este último discriminar entre estímulos tipo presa y depredador. Finalmente, se postula que la actividad de la célula piramidal, que

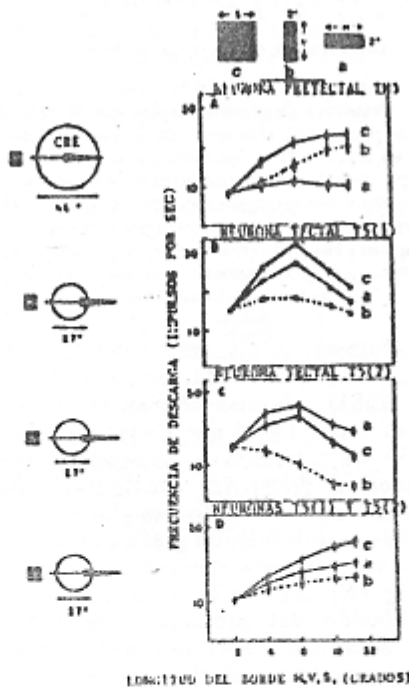


Figura 7. Respuesta de neuronas tectales y pretectales. Respuestas de células tectales y pretectales, en tipos, a diferentes configuraciones de un estímulo en movimiento. A) Neurona TH3; B) neurona T5 (1); C) neurona T5 (2); D) neurona T5 (2) cuando se produce una lesión en el pretectum (tomada de Ewert, 1976).

es la única célula eferente del tectum, está relacionada con la determinación de la localización espacial del estímulo, la dirección de la respuesta de orientación durante la captura

de presas y las capacidades discriminativas de presa-depredador del tectum. Cuando varias células piramidales están activas, el punto del espacio que se convierte en el objetivo

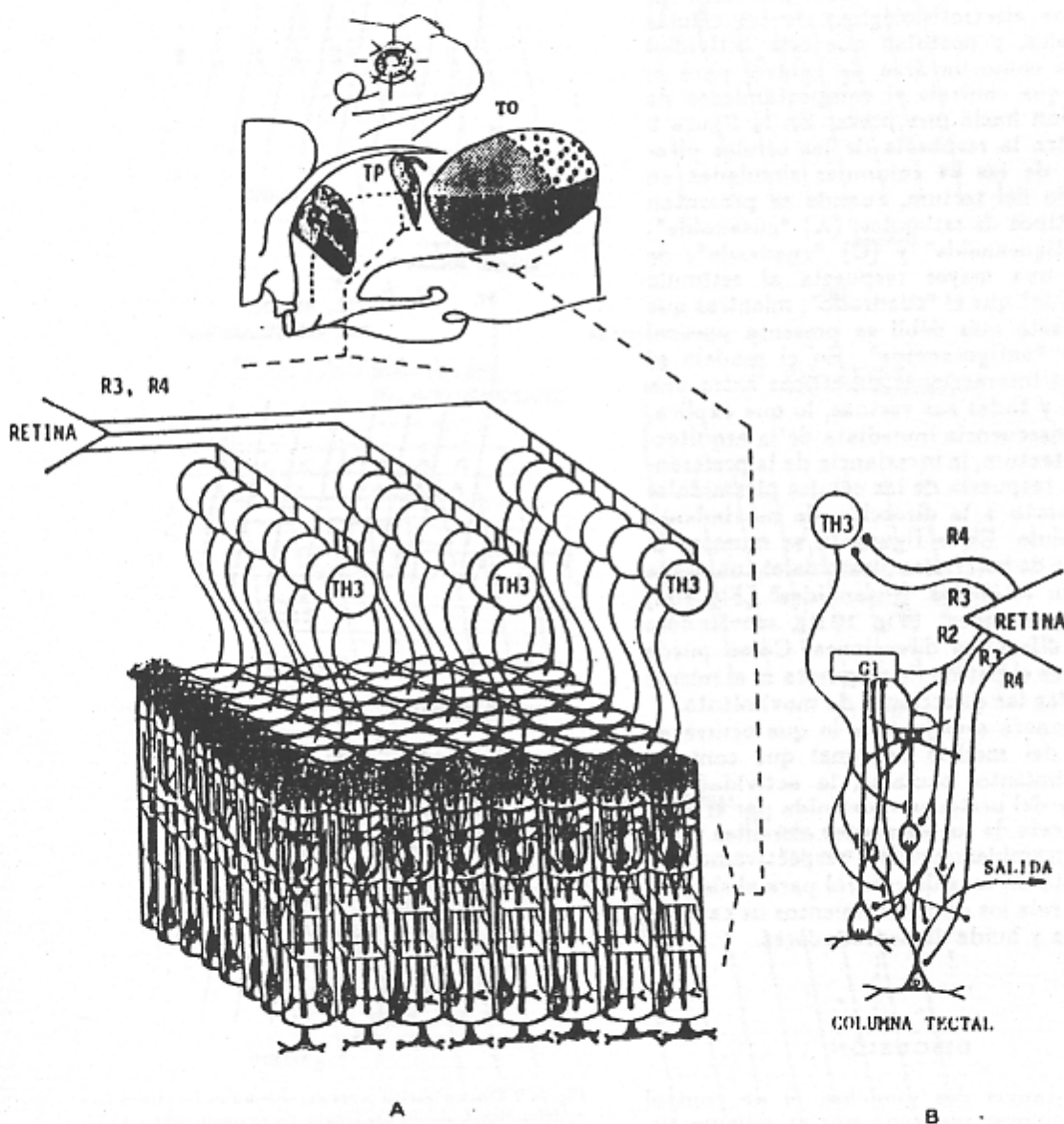


Figura 8. Modelo de red neuronal de las Interacciones entre la retina, el tectum y el pretectum. La retina envía fibras al tectum (ganglionares R2, R3 y R4) y al pretectum (tipo R3 y R4). (A) La neurona pretectal TH3 también proyecta retinotópicamente hacia el tectum, para mayor claridad sólo mostramos la proyección de tres líneas de células TH3 proyectando sobre la correspondiente columna tectal. (B) Un acercamiento de las interacciones entre neuronas retinales, tectales y pretectales. TH3 inhibe a las células piriformes grande y pequeña, así como a la célula piramidal (tomado de Cervantes y col, 1985).

de la respuesta de orientación se determina mediante el promedio de la posición de sus campos receptivos, ponderando de acuerdo al nivel de su actividad.

La simulación en computadora digital, del modelo matemático que representa la red neuronal, permitió a Cervantes y colaboradores (1985) estudiar cómo las interacciones entre el tectum y el pretectum producen las respuestas electrofisiológicas de las células piramidales, y postulan que esta actividad participa como un área de control para el sistema que controla el comportamiento de orientación hacia una presa. En la figura 9 se muestra la respuesta de las células piramidales, de las 64 columnas simuladas en el modelo del tectum, cuando se presentan los tres tipos de estímulos: (A) "gusanoide", (B) "antigusanoide" y (C) "cuadrado". Se observa una mayor respuesta al estímulo "gusanoide" que al "cuadrado", mientras que la respuesta más débil se presenta para el estímulo "antigusanoide". En el modelo se proponen interacciones simétricas entre una columna y todas sus vecinas, lo que explica, como consecuencia inmediata de la arquitectura del tectum, la invariancia de la preferencia en la respuesta de las células piramidales con respecto a la dirección de movimiento del estímulo. En la figura 10 se muestra la respuesta de las células piramidales cuando se presentan estímulos "gusanoides" (Fig 10I) y "antigusanoides" (Fig 10II), moviéndose en tres diferentes direcciones. Como puede observarse el patrón de respuesta es el mismo para todas las direcciones de movimiento.

De manera semejante a lo que ocurre en el caso del modelo neuronal que controla los movimientos oculares, la actividad del tectum y del pretectum, definida por el nivel de respuesta de sus elementos eferentes (neuronas piramidales y TH3 respectivamente), representa un área de control para el sistema que controla los comportamientos de captura de presas y huida de depredadores.

DISCUSIÓN

Presentamos dos modelos, el de control oculomotor realizado por el colículo superior y el de coordinación visuomotora en ranas y sapos, que muestran como estas áreas de investigación, ricas en datos experimentales generados por diferentes disciplinas, pueden contribuir al entendimiento de cómo las

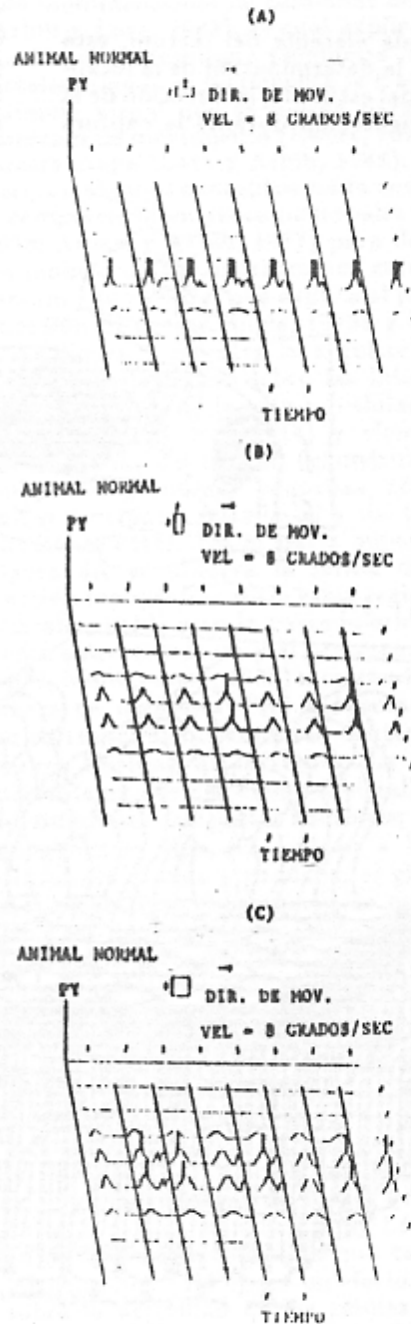


Figura 9. Discriminación presa-depredador en las células piramidales. Resultados de una simulación en computadora del modelo de las interacciones retina tectales pretectales. Se presenta en el eje vertical la actividad de las neuronas piramidales. Todos los estímulos se mueven de derecha a izquierda. (A) Respuesta a un estímulo tipo "gusanoide". (B) Respuesta a un estímulo tipo "antigusanoide". (C) Respuesta a un cuadrado (tomado de Cervantes y col. 1985).

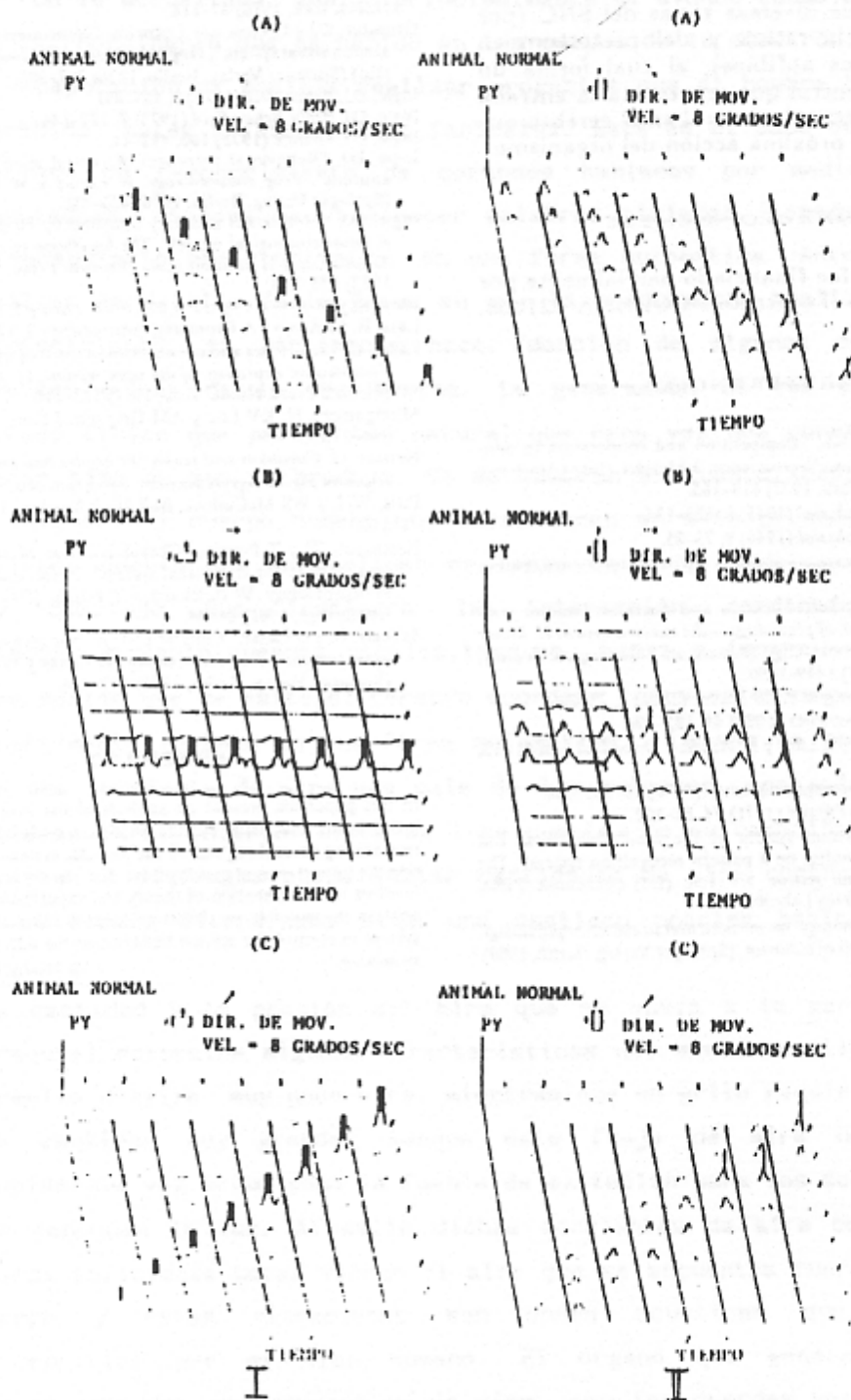


Figura 10. Invariación de la respuesta de las células piramidales a la dirección de movimiento de estímulo en el tiempo en el animal normal. (A) y (B) en una única dirección de movimiento, (C) en tres diferentes direcciones de movimiento.

interacciones interregionales dentro del SNC podrían ser el sustrato neuronal del comportamiento. Adicionalmente, se presentó el concepto de mapa neuronal (por ejemplo, en el tectum óptico y en colículo superior) que resulta de la integración de información proveniente de diversas zonas del SNC (por ejemplo, de la retina y del pretectum en el caso de los anfibios), el cual forma un espacio de control que representa la entrada de algún sistema de control en el cerebro que determina la próxima acción del organismo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por Conacyt bajo el contrato PCCBBNA-021005.

REFERENCIAS

- Amari, S, y M Arbib, "Competition and cooperation in neural nets", *Systems Neuroscience*. J Metzler (Ed) (Academic Press, Nueva York, 1977) 119-165.
- Apter, JT, *J Neurophysiol* (1945) 8, 123-134.
- Apter, JT, *J Neurophysiol* (1946) 9, 73-85.
- Arbib, M, *The metaphorical brain*, (Wiley-Interscience, Nueva York, 1972).
- Arbib, M, "Perceptual structures and distributed motor control", *Handbook of physiology - the nervous system II. Motor control*. VB Brooks (Ed) (American Physiological Society, Bethesda, 1981) 1449-1480.
- Arbib, M, *Cognition and Brain Theory* (1981) 4, 23-29.
- Arbib, M, *Biol Cybernetics* (1982) 44, 185-196.
- Cervantes-Pérez, F, R Lara y M Arbib, *J Theor Biol* (1985) 113, 117-152.
- Didday, R, *Mathematical Bioscience* (1976) 30, 169-180.
- Ewert, JP, *Z Verlag Physiol* (1971) 74, 81-102.
- Ewert, JP, "The visual system of the toad: Behavioral and physiological studies on a pattern recognition system", *The amphibian visual system*. KV Fite (Ed) (Academic Press, Nueva York, 1976) 142-202.
- Ewert, JP, *Neuroethology: an introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior*, (Springer Verlag, Berlin, 1980).
- Ewert, JP, W Borchers y A Weitenstein, *J Comp Physiol* (1979) 132, 191-201.
- Ewert, JP y H Burglengen, *Brain Behav Evol* (1979) 16, 99-116.
- Ewert, JP, RR Capranica y DJ Ingle, *Advances in vertebrate neuroethology*, (Plenum Press, Nueva York, 1983).
- Fite, KV y F Scalin, "Central visual pathways in the frog", *The amphibian visual system*. KV Fite (Ed) (Academic Press, Nueva York, 1976) 87-118.
- Gruesser, OJ y U Gruesser-Cornehls, "Neurophysiology of the anuran visual system", *Frog neurobiology*. R Lindás y W Precht (Ed) (Springer Verlag, Berlin, 1976) 297-385.
- Ingle, DJ, *Behav Biol* (1973) 9, 485-491.
- Ingle, DJ, *Brain Behav Evol* (1973) 7, 127-144.
- Ingle, DJ, *Science* (1975) 180, 442-44.
- Ingle, DJ, "Behavioral correlates of central visual function in anurans", *Frog Neurobiology*. R Lindás y W Precht (Ed) (Springer Verlag, Berlin, 1976) 435-451.
- Ingle, DJ, "Motivation and prey selection by Frogs and toads: A neuroethological model", *The handbook of motivation*. P Tittelbaum y E Satinoff (Ed) (Plenum Press, Nueva York, 1983) 235-264.
- Lara, R, y M Arbib, *Cognition and Brain Theory* 5, 149-171.
- Lara, R, M Arbib y A Cromarty, *Neuroscience* 2, 521-530.
- Lázár, G, "Structures and connections of the frog optic tectum", *Comparative neurology of the optic tectum*. H Vanegas (Ed) (Plenum Press, Nueva York, 1984) 185-210.
- Montgomery, N, KV Fite y AM Grigoris, *J Comp Physiol* 234, 264-275.
- Neisser, U, *Cognition and reality: Principles and implications of cognitive psychology*, (Freeman, San Francisco, 1976).
- Pitts, WI, y WS McCulloch, *Bull Math Biophys* (1947) 9, 127-147.
- Reichardt, W, y T Poggio, "Characterization of non linear interactions in the fly's visual system", *Theoretical approaches in neurobiology*. W Reichardt y T Poggio (Ed) (MIT Press, Cambridge, 1981) 64-84.
- Székey, G, y G Lázár, "Cellular and synaptic architecture of the optic tectum", *Frog Neurobiology*. R Lindás y W Precht (Ed) (Springer Verlag, Berlin, 1976) 407-434.

ABSTRACT

In this paper we present an analysis of the processing types inside-inside and inside-outside which are made by the interaction among several regions of the nervous system. We emphasize the importance of making inter-disciplinary research which involves the combination of theory and experiment in order to analyze the possible mechanisms used by the central nervous system to control the animal behavior under different spexyte situations.