Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas
Subárea Neurociencia
PEDECIBA 2016

Evidencias de la naturaleza háptica del sentido eléctrico activo en peces.

Ana Carolina Pereira Larronde

Orientador: Dr. Ángel A. Caputi
Departamento de Neurociencias Integrativas y Computacionales
Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable

Tribunal:

Dr. Omar Macadar
Dr. Michel Borde
Dr. Leonard Maler

A Joaquín y Paula por esperarme para jugar.

Agradecimientos

A Joaquín, Paula y Mauricio por acompañarme en esta odisea en que los embarqué sin consultarles, gracias por su amor y tolerancia.

A mis padres, hermanas, tíos y primos, que durante todos estos años han estado pendientes de mis avances y retrocesos, en los cuales siempre he encontrado palabras de aliento.

A Blanca, por su disposición para cubrir mis frentes cuando lo necesitaba, gracias por el tiempo dedicado a mis hijos cuando no pude estar.

A mis compañeros del IIBCE, con los que durante tantos años compartimos esta tarea tan gratificante y a la vez muchas veces frustrante.

A Angel Caputi, por recibirme en su laboratorio como su aprendiz y retarme a pensar durante todos estos años. Sin su orientación e incentivo esta tesis no habría sido posible.

A Alejo y Pedro, con los que hemos compartido largas horas de registros y discusiones.

Al resto de los integrantes del Departamento de Neurociencias Integrativas y Computacionales del IIBCE, los que están y los que han tomado nuevos caminos, compañeros de pescas, almuerzos e intercambios siempre enriquecedores y estimulantes.

A los integrantes del tribunal, Omar Macadar, Michel Borde y Leonard Maler, por su buena disposición para leer este extenso manuscrito y sus valiosas sugerencias para mejorar el mismo.

A mis compañeros y amigos docentes, con los que compartimos el placer de enseñar. Sin su apoyo constante en esta otra faceta de mi vida esta tesis no habría podido ser posible.

El desarrollo de esta tesis fue posible gracias a:

PEDECIBA (Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas)

ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación)

CFE – ANEP (Consejo de Formación en Educación, Administración Nacional de Educación Pública)

IIBCE (Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable)

IBRO (Internationa Brain Research Organization)

Índice

Resumen 6

Abreviaturas 7

Capítulo 1: Introducción general 8

Capítulo 2: Antecedentes: características del sistema estudiado. 13

El sistema electromotor-electrosensorial 13

De la imagen física a la primera imagen neural 16

Procesamiento central de la información electrosensorial 17

Capítulo 3: El problema que aborda esta tesis: hipótesis y objetivos. 25

Hipótesis 25

Objetivos 28

Capítulo 4: La formación de la imagen física de un objeto 30

Introducción 30

Métodos: análisis teórico y registro experimental de la imagen eléctrica 32

Resultados 33

4.1. Análisis teórico de la escena electrosensorial y de la formación de las imágenes físicas. 33

4.2. Los efectos del agente sensorial en la formación de las imágenes físicas. 39

4.2.1 El cuerpo del pez forma parte de la escena electrosensorial. 39

4.2.2. El agente sensorial como fuente eléctrica. 40

4.2.3. La forma del cuerpo del pez afecta el perfil espacial de la imagen eléctrica 42

4.3. Las características globales y locales del objeto se codifican en el perfil de *rms*DOEL en la fóvea electrosensorial. 46

4.3.1. El tamaño del objeto 47

4.3.1.1. La estampa de un objeto y su efecto en la imagen física. 47

4.3.1.2. Registro de las imágenes eléctricas de objetos de tamaños diferentes. 49

4.3.2. La posición del objeto 51

4.3.4. La textura eléctrica 52

Discusión 55

Efectos que resultan de la interacción cuerpo-objeto. 57

Efectos globales del objeto. 58

Efectos locales del objeto. 59

Capítulo 5: Respuesta de las neuronas en la vía electrosensorial lenta del lóbulo eléctrico en *Gymnotus omarorum.* 60

Introducción 60

Métodos: registro extracelular de las unidades del lóbulo eléctrico. 64

Resultados 65

5.1. Patrones basales de descarga de las unidades del LE de *G. omarorum*. 65

5.1.1 Unidades “phase locked” 65

5.1.2. Unidades monomodales 66
5.1.3. Unidades multimodales 68
5.1.4. La evidencia de inhibición y su potencial relevancia 69
5.2. Respuesta de las unidades del LE de *G.omarorum* ante un objeto en movimiento. 71
5.2.1, Características generales de la respuesta de las neuronas del LE a un objeto en movimiento. 71
5.2. 2. Estructura espacial de los campos receptivos de las neuronas del LE. 73
5.2.3. La respuesta de las neuronas del LE depende de la velocidad de objeto respecto al pez. 74
Discusión 77
Los patrones basales de descarga de las unidades del LE 77
Los cambios en la probabilidad de descarga de las unidades del LE ante un objeto en movimiento. 80
Estructura de los campos receptivos 80
Sensibilidad de las neuronas del LE a la velocidad del objeto respecto al pez. 81
Capítulo 6: Alcance espacial de la electrorrecepción activa 84
Introducción 84
Métodos: evaluación biofísica, comportamental y electrofisiológica del alcance de la electrorrecepción activa. 87
Resultados 89
6.1. Los campos del estímulo en diferentes posiciones de la superficie electrosensorial. 89
6.2. El doble efecto de la distancia en la electrorrecepción activa. 92
6.2.1 El análisis teórico del efecto de la distancia predice los resultados experimentales. 92
6.2.2 La imagen eléctrica de un objeto al aumentar la distancia entre el objeto y el pez. 97
6.3 Evaluación comportamental del rango espacial de la electrorrecepción activa 97
6.3.1. Análisis ROC de la probabilidad de las respuestas de la novedad para estimar el rango de detección de un objeto. 98
6.3.2. Evaluación comportamental del rango espacial de la electrodetección. 100
6.3.3. Rango de detección *versus* rango de discriminación. 103
6.4. Actividad de las células del LE ante la presencia de un objeto en movimiento al aumentar la distancia del objeto al pez. 104
Discusión 107
Efecto de la distancia objeto-pez sobre la imagen eléctrica de un objeto. 107
La extensión del campo del estímulo depende de la posición sobre el mosaico electrorreceptivo. 108
Evidencias comportamentales del corto alcance de la electrorrecepción activa. 109
Evidencias electrofisiológicas del corto alcance de la electrorrecepción activa. 110
Capítulo 7: Efectos de contexto en la electrorrecepción activa 112
Introducción 112
Métodos: evaluación de los efectos de contexto. 114
Resultados 115
7.1. Análisis teórico de los efectos de contexto de grandes objetos y fronteras en la escena. 115

7.2. Cambios en la imagen eléctrica de un objeto en presencia de otro objeto de conductancia variable. 116
7.3. Relación entre la amplitud de la imagen y la impedancia eléctrica de los objetos en la escena. 117
7.4. Evaluación a través de la respuesta de novedad de las consecuencias sensoriales de la interacción de los objetos en la escena. 119
Discusión 122
Capítulo 8: Discusión final 124
8.1. Los efectos globales y locales en la imagen física determinan los atributos de un objeto. 124
8.1.1. Los atributos de la superficie representados en la imagen física pueden ser evaluados por las neuronas del LE. 124
8.1.2. Los atributos globales solo pueden resolverse con la información del esquema corporal. 126
8.2. La burbuja electrosensorial. 127
8.3. Los patrones de descarga de las unidades del LE son modulados por un objeto en movimiento. 128
8.4. ¿Cuál es el uso más probable de la electrorrecepción activa en el hábitat natural del pez? 130
Capítulo 9: Conclusiones y perspectivas 132
Capítulo 10: Métodos 135
10.1. Animales y configuración general de los experimentos 135
10.2. Medición de la descarga del órgano eléctrico local. 135
10.2.1. Protocolos experimentales y procesamiento de las señales 138
10.2.2. Determinación de la imagen eléctrica de un objeto. 138
10.2.3. Evaluación del efecto de la distancia sobre la imagen eléctrica. 139
10.2.4. Determinación de las imágenes eléctricas ante pares de objetos. 140
10.2.5. Efectos del cuerpo del pez sobre la imagen de un objeto. 141
10.2.6. Medición del campo del estímulo 141
10.3. Experimentos comportamentales 142
10.3.1. Diseño experimental 143
10.3.2. Evaluación del rango espacial de la detección de objetos. 144
10.3.3. Comparación del rango de detección con el de localización. 145
10.3.4. Respuesta de novedad ante pares de objetos. 145
10.4. Registro extracelular de la actividad de las células del lóbulo electrosensorial. 146
10.4.1. Descerebración y procedimiento quirúrgico. 147
10.4.2. Registros electrofisiológicos en condiciones basales. 147
10.4.3. Registros electrofisiológicos ante el movimiento del objeto- estímulo 149
10.4.4. Análisis de la actividad de las unidades del LE. 151
Referencias 153

Publicaciones de la tesis

Los resultados que se presentan en esta tesis forman parte de las siguientes publicaciones:

1. Pereira, A.C., Caputi, A.A. (2010) Imaging in Electrosensory Systems. *Interdisciplinary Sciences-Computational life Sciences* 2, 291 – 307.
2. Caputi, A.A., Aguilera, P.A., Pereira A.C. (2011). Active Electric Imaging: Body-Object Interplay and Object´s "Electric Texture". *PLoS ONE* 6(8): e22793.
3. Pereira, A.C., Aguilera, P.A., Caputi, A.A. (2012) The active electrosensory range of *Gymnotus omarorum*. *The Journal of Experimental Biology*, *215*(18), 3266-3280.
4. Aguilera, P.A., Pereira, A.C., Caputi A.A. (2012) Active electrolocation in pulse gymnotids: sensory consequences of objects' mutual polarization. *The Journal of Experimental Biology*, *215*(9), 1533-1541.
5. Caputi, A. A., Aguilera, P. A., Pereira, A. C., Rodríguez-Cattáneo, A. (2013). On the haptic nature of the active electric sense of fish. *Brain research*, *1536*, 27-43.
6. Pereira, A.C., Rodríguez-Cattáneo, A., Caputi, A.A. (2014). The slow pathway in the electrosensory lobe of *Gymnotus omarorum*: Field potentials and unitary activity. *Journal of Physiology-Paris*, *108*(2), 71-83.

Resumen

Los sentidos hápticos hacen al animal sensible al mundo adyacente a su cuerpo mediante el uso de su propio cuerpo. Son entonces, por definición, sentidos de corto alcance espacial donde las acciones del individuo sobre el entorno son esenciales para el reconocimiento y la discriminación sensorial. Son además sistemas doblemente eferentes: móviles y activos. Durante la exploración de un objeto, el movimiento del animal modifica la posición relativa de las superficies sensoriales respecto a este, a la vez que el propio animal crea el campo de energía portador de las señales sensoriales. Las características particulares observadas en la electrorrecepción activa, permiten suponer que esta modalidad sensorial forma parte, junto a la mecanorrecepción y la propiocepción, de un sistema sensorial háptico. En este sentido, los resultados que se presentan en esta tesis confirman que la electrorrecepción activa tiene un corto rango espacial, y destacan la influencia que los movimiento exploratorios podrían tener en el reconocimiento de los atributos de un objeto.

Los resultados obtenidos del análisis teórico de los mecanismos biofísicos de la formación de las imágenes en sistemas electrosensoriales, describen además de los aspectos inherentes a la formación de la imagen física, el efecto de las propiedades eléctricas pasivas del agente sensorial que forma parte de la escena y la influencia del contexto sobre la electrorrecepción.

A través del registro de los campos eléctricos locales asociados a la descarga del órgano eléctrico, se exploró el rol del cuerpo del pez y el efecto de la geometría del objeto sobre la el perfil espacial de su imagen eléctrica en *Gymnotus omarorum.* Se determinaron las imágenes eléctricas de diferentes objetos sobre distintas regiones de la superficie receptora del pez, especialmente en la región perioral donde se ha descrito una fóvea. En las imágenes eléctricas activas se identificaron dos componentes: el componente “global” que depende del volumen, la forma y la impedancia eléctrica del objeto así como de la orientación y la posición del objeto en el campo, y el componente “local” que depende de los atributos de la superficie del objeto (“textura eléctrica”).

A través de experimentos biofísicos, comportamentales y electrofisiológicas (registro de la actividad de las neuronas del lóbulo eléctrico), se evaluó el rango espacial de electrolocación activa en *Gymnotus omarorum*. Las medidas biofísicas mostraron que a distancias muy cortas del pez, las diferencias entre el campo en presencia del objeto y en ausencia del mismo desaparecen tal cual predicen los estudios teóricos. Experimentos comportamentales confirmaron el corto rango de detección a través de la electrorrecepción activa. Este rango de detección se incrementa al aumentar la dimensión del objeto en la dirección del campo. Resultados comportamentales también indican que la habilidad de pez de electrolocar con precisión un objeto disminuye más con la distancia que su habilidad de detectarlo.

Se examinaron además los efectos no lineales del contexto sobre la imagen eléctrica de un objeto en la región perioral de *Gymnotus omarorum.* A través de experimentos comportamentales se evaluaron las consecuencias sensoriales de la polarización mutua de dos objetos cercanos. Los resultados obtenidos sugieren que el rango de detección y la discriminación de un objeto pueden verse afectados por la presencia cercana de otros elementos en la escena.

Por último, se analizó la respuesta de las neuronas del lóbulo eléctrico (primer núcleo de relevo al que proyectan las aferentes sensoriales desde los electrorreceptores distribuidos sobre la piel del pez) en condiciones basales y ante la presencia de un objeto en movimiento. El registro extracelular de las neuronas del lóbulo eléctrico de *G. omarorum* permitió caracterizar los patrones de probabilidad de descarga de estas unidades en condiciones basales, así como los cambios en su probabilidad de descarga ante un estímulo específico. En particular, se evaluaron los efectos de la velocidad y de la distancia a la que se movía un objeto conductivo respecto al pez sobre las actividad de las células registradas. Los resultados muestran que las neuronas del lóbulo eléctrico son sensibles a la velocidad del movimiento del objeto (magnitud y sentido de la velocidad). Además, la descarga de las unidades deja de ser modulada por el movimiento del objeto a muy cortas distancias de la piel.

Abreviaturas

DOE: descarga del órgano eléctrico

DOEL: descarga del órgano eléctrico local

EGp: eminencia granularis posterior

LE: lóbulo electrosensorial de la línea lateral

nP: núcleo praeminencialis

OE: órgano eléctrico

Capítulo 1

Introducción general

Los sistemas sensoriales son capaces de extraer información del entorno y del cuerpo del propio animal a través de la detección de patrones de "energía sensorial específica" (Müller, 1826 citado por Fulton, 1946) por medio de receptores con una sensibilidad máxima a la misma. Mientras que en algunos sistemas sensoriales existe un único tipo de receptor de máxima sensibilidad a un tipo de energía específica, otros presentan un mosaico sensorial compuesto por diferentes clases de receptores espacialmente ordenados, que responden selectivamente a diferentes bandas de energía (como ocurre en la visión y en la audición donde diferentes receptores responden selectivamente a diferentes bandas de frecuencia), y algunas veces a diferentes tipos de energía (como ocurre en el tacto donde los receptores pueden ser subdivididos según su sensibilidad a diferentes tipos de estímulos mecánicos o térmicos). La energía sensorial específica llega a los receptores modulada por la presencia de objetos- incluido entre estos el propio cuerpo del animal- y potencialmente desde otras fuentes primarias del mismo tipo de energía, presentes en el entorno del animal. Así, mientras que la propia energía específica es la portadora del mejor estímulo para los receptores, la información extraída del estímulo reside en el patrón espacio-temporal de la modulación de dicha portadora. Aunque cualquier tipo de energía puede servir como portadora de las señales sensoriales, la información disponible para el animal está limitada en ancho de banda, tiempo, espacio y dominios de amplitud por las propiedades físicas (o químicas) de los mecanismos pre-receptoriales y la capacidad de respuesta de los receptores específicos. Por lo tanto, el repertorio sensorial de un animal le provee un marco de referencia y establece los límites a la forma en que el animal puede detectar un estímulo y, por consiguiente, puede comportarse en respuesta a este.

El curso espacio-temporal de la propagación de los distintos tipos de energía es diferente, por lo que las imágenes generadas en cada campo de energía representan el mismo entorno físico de manera particular. Cada sistema sensorial está inevitablemente ligado a las propiedades de la portadora sensorial, lo que limita su alcance así como su resolución espacial y temporal. La energía útil que estimula a los receptores sensoriales decae con la distancia desde la fuente debido a dos razones: a) la atenuación de la densidad de energía de la portadora con la distancia a la fuente al distribuirse la misma cantidad de energía sobre una superficie cada vez mayor (atenuación de la portadora), y b) el trabajo del campo sobre las partículas del medio de propagación (disipación de la portadora). Esto provoca una disminución en el amplitud del campo de energía local con la distancia a la fuente que en general no es homogéneo. La atenuación de la energía portadora con la distancia a la fuente, depende de la heterogeneidad del medio que rodea a la fuente generadora. El contexto donde un sistema sensorial opera es a menudo complejo e influye considerablemente sobre la atenuación y la disipación de la portadora, afectando de manera significativa la generación de las imágenes físicas de los objetos cercanos (también llamadas "estímulos

proximales" por el pioneros de la Gestalt). Por consiguiente, no solo es importante tener en cuenta las propiedades del objeto de interés (tales como su tamaño y forma, o la capacidad para conducir a la portadora), sino también su contexto con el fin de determinar el rango espacio-temporal de un sistema sensorial. Además, en casi todos los casos la propagación de la señal portadora es afectada específicamente por estructuras pre-receptoriales actuando como filtros sensoriales cuyas propiedades también pueden ser controladas para responder selectivamente a la energía del estímulo, como por ejemplo el cambio en el diámetro de la pupila, la direccionalidad de la oreja o la tensión de la fibra intrafusal en los husos musculares (Mountcastle, 1980). Suele existir una correlación entre los órganos pre-receptoriales, el comportamiento y el hábitat de una especie dada (Darwin, 1861).

Teniendo en cuenta el rango espacial habitual de una modalidad sensorial en el hábitat de la especie, clásicamente se han clasificado a los sentidos como de largo y de corto alcance. Ejemplos de modalidades sensoriales de largo alcance son la visión y el oído de los mamíferos, y a sus receptores se los llama telerreceptores (Sherrington, 1906). Por otra parte, el tacto y el gusto constituyen ejemplos de modalidades de corto alcance. Un caso intermedio es el olfato, donde las moléculas se mueven lentamente de acuerdo con la ley de Graham y pueden indicar la presencia de una fuente de estímulo (también llamado "estímulo distal" por los pioneros de la Gestalt) mucho después de que la fuente ha emitido la señal.

Los sistemas teleceptivos permiten detectar objetos a distancias mucho mayores a la longitud del cuerpo del animal (Sherrington, 1906). Estos sistemas hacen posible que el animal construya un marco de referencia allo-céntrico y relativamente estático al cual referir su comportamiento (Llinás, 2001). Por otra parte, las modalidades sensoriales basadas en el contacto mecánico, o en portadoras térmicas o eléctricas, tienen cortos alcances espaciales. Aunque no es una característica exclusiva de las modalidades sensoriales de corto alcance espacial, la mayoría de éstas combinan en el mismo mosaico sensorial múltiples tipos de receptores que responden ya sea a distintas portadoras o a diferentes rangos de la misma portadora (Sherrington, 1906). Estos receptores, llamados exteroceptores, se encuentran en la piel y las mucosas que constituyen la frontera entre el individuo y el medio ambiente, y en la mayoría de los animales forman parte del órgano sensorial más extendido.

En el trabajo pionero de Lissman y Machin (1958) sobre el sentido eléctrico activo, se inicia una nomenclatura particular para describir de forma general el proceso de formación de imágenes físicas. Lissman y Machin (1958) introdujeron la expresión traducida como “campo de la perturbación del objeto” *(“object perturbing field”)* para referirse a la diferencia entre los campos de energía en presencia y en ausencia de un objeto. También acuñaron el término *imprimancia* al referirse a las propiedades del objeto que en presencia de la portadora dan lugar al campo de la perturbación del objeto. Esta nomenclatura original puede extenderse y articularse con nuevos términos introducidos más recientemente por nuestro laboratorio. Solo aquellos elementos del ambiente que son fuentes primarias de energía portadora o son capaces de transformar la energía potencial asociada a un campo de energía existente en trabajo, pueden

ser detectados por los receptores sensoriales. En el último caso, el objeto se comporta como una nueva fuente virtual de energía del mismo tipo que el campo portador. En ambos casos puede caracterizarse a la fuente de energía, real (fuente primaria) o virtual (fuente secundaria asociada a un objeto), a través del concepto de *estampa* (Caputi et al., 2008). La estampa de un objeto hace referencia al conjunto de fuentes de energía que ubicadas en lugar del objeto provocan el mismo efecto sobre el campo de energía basal. Por su parte, el conjunto de elementos que pueden modificar a la portadora sensorial constituyen la *escena*. El cambio en el patrón de energía sobre el mosaico sensorial se conoce como *imagen física*, y la fracción de esta imagen física a la que responden los receptores sensoriales se le llama *imagen estímulo*. Por último, la transformación de la energía de la imagen-estímulo en un patrón de señales neurales (graduadas o potenciales de acción) en los receptores sensoriales constituye la primera *imagen neural*.

Es importante señalar que, aunque diferentes especies pueden compartir el mismo tipo de portadora de energía, las imágenes-estímulo son específicas de la especie, ya que además de ser definidas por la sensibilidad diferencial de los receptores sensoriales que da lugar a cierta variabilidad en sus respuestas ante el mismo estímulo físico entre las diferentes especies, las imágenes-estímulo dependen del comportamiento del animal (Poincaré, 1902; von Holst y Mittlestaedt, 1950). En este sentido, cabe destacar que algunos sistemas eferentes han evolucionado para servir a funciones sensoriales participando en la construcción de las imágenes sensoriales de tres maneras: a) proporcionando la portadora para las señales sensoriales en los sistemas sensoriales activos, generando así la energía que activa a los receptores[1], como por ejemplo la electrorrecepción activa, ecolocalización y tacto activo; (B) controlando los mecanismos pre-receptoriales que acondicionan las señales sensoriales, por ejemplo el control de la luz por la pupila y de la intensidad del sonido por los músculos del oído medio; y (c) orientando las superficies sensoriales, tales como los movimientos del ojo en la visión o de los dedos en el tacto activo (Caputi, 2004). Cabe destacar que junto con la movilidad de la superficie sensorial han evolucionado estructuras especiales con una gran densidad y variedad de receptores y gran representación en el sistema nervioso central. Un caso típico es la mácula o fóvea en la retina del ojo de los vertebrados, que se mueve para enfocar el objeto de interés en el sitio de mejor resolución del mosaico sensorial (foveación). Por extensión, los términos fóvea y foveación puede aplicarse a los extremos de los dedos u otras estructuras móviles con alta resolución espacial que participan activamente en la construcción de las imágenes sensoriales en diferentes sistemas.

Para diferenciar a las señales autogeneradas de las que no lo son, von Holst y Mittlestaedt (1950) introdujeron los términos de reaferencia y exaferencia. Mientras que el término reaferencia describe la entrada aferente provocada como resultado de las acciones del individuo, el término exaferencia se refiere a la entrada aferente desencadenada por influencias externas[2]. A su vez, como se mencionó previamente,

1 En estos sistemas sensoriales las imágenes físicas del entorno resultan de la interacción de la portadora auto-generada con la impedancia de los objetos cercanos. Estos sistemas sensoriales comúnmente llamados activos (Bennett, 1971) son más precisamente llamados "sistemas sensoriales emisores de energía" (Camhi, 1984).

2 La reaferencia fue definida como el "aferencia. . . evocada a través de los efectores y receptores por la eferencia" y la exaferencia se definió como "la alteración de la aferencia que no es una consecuencia directa de una eferencia sino que surge a través de

los sistemas sensoriales reaferentes se clasifican en *activos* o *no-activos* en función de si la portadora sensorial es generada o no por el agente sensorial (Bennett, 1971; Caputi, 2004)[3]. De acuerdo con esta clasificación de los sistemas sensoriales, se puede considerar a la visión como un ejemplo de un sistema sensorial reaferente no-activo. Aunque la foveación y la acomodación del cristalino son acciones necesarias para enfocar la imagen en la retina, la generación de la portadora sensorial (iluminación) resulta de un agente externo. Por su parte, el tacto durante la manipulación de un objeto es un ejemplo de sistema reaferente activo. Al manipular un objeto, la mano genera la presión necesaria para activar a los receptores del tacto (generación de la portadora sensorial) y, simultáneamente, modifica la posición relativa de la superficie sensorial y el objeto. En el tacto es difícil establecer un límite claro entre las dos acciones (generación de la portadora sensorial y posicionamiento de la superficie sensorial), ya que involucran al mismo tipo de energía. Sin embargo, en otros sistemas reaferentes sensoriales como la electrolocalización activa (Lissmann, 1958; Bullock et al., 1961) y la ecolocalización (Griffin, 1958), este límite es claro, ya que la generación de la portadora sensorial y la reorientación de la superficie sensorial involucran diferentes tipos de energía. En estos sistemas sensoriales, es necesario el seguimiento sensorial de las consecuencias de las acciones autogeneradas, tanto para mejorar la precisión del control motor como para evaluar los resultados de la acción de acuerdo al contexto cognitivo. Por lo tanto, es necesaria la integración motora y sensorial en el proceso de construcción de un objeto sensorial vinculado a un elemento de la escena.

No solo podemos asegurar que la electrorrecepción activa es un modalidad sensorial reaferente activa al igual que el tacto, sino que además existen numerosas evidencias experimentales que sugieren que la misma es parte de un sistema sensorial háptico. Esta constituye la hipótesis principal que vertebra a esta tesis. Evaluar la naturaleza háptica de la electrorrecepción activa supone comprender en un sentido amplio qué significa que un sistema sensorial sea háptico, más allá de la concepción clásica que asocia al término *"háptico"* al tacto activo en los seres humanos (Révész, 1950; Gibson, 1962, 1966; Katz, 1989). De acuerdo con esto, Gibson (1966) define al sistema háptico como *"la sensibilidad de un individuo al mundo adyacente a su cuerpo por el uso de su cuerpo"*[4].

Los sistemas hápticos son multimodales e incluyen múltiples receptores sensoriales distribuidos por todo el cuerpo del animal. Además, incluyen sentidos de corto alcance espacial, reaferentes y, a menudo activos, en los cuales las acciones del individuo sobre el entorno circundante son imprescindibles para el reconocimiento y la discriminación sensoriales. La naturaleza móvil y activa de un sistema sensorial háptico

influencias externas" (von Holst y Mittlestead, 1950).

3 Es preciso notar que los sistemas activos tienen un rango espacial más corto que los no activos debido a la doble atenuación de la portadora con la distancia. La atenuación resulta del producto de las funciones potenciales que describen la atenuación de la portadora en cada dirección (de la fuente al objeto y del objeto a la superficie receptora) .

4"The sensibility of the individual to the world adjacent to his body by the use of his body will here be called the haptic system. The word haptic comes from a Greek term meaning "able to lay hold of." It operates when a man or an animal feels things with his body or its extremities. It is not just the sense of skin pressure. It is not even the sense of pressure plus the sense of kinesthesis. […] The haptic system, then, is an apparatus by which the individual gets information about both the environment and his body. He feels an object relative to his body and the body relative to an object." (Gibson, 1966, p. 97).

hace que durante la exploración de un objeto, cambie la posición relativa de las superficies sensoriales respecto a ese objeto, a la vez que el propio animal crea el campo de energía portador de las señales sensoriales. Por lo tanto, para que el animal sea capaz de crear una representación coherente del mundo circundante requiere un sistema de coordenadas egocéntrico con doble referencia: una relativa a la posición de la superficie sensorial y la otra a la posición de la fuente del campo de energía que genera la portadora. Aunque se ha postulado la naturaleza autónoma del espacio háptico (Révész, 1950), la integración de la información háptica con la de otros sistemas sensoriales, como por ejemplo la del sistema visual, a un nivel superior de procesamiento concluiría en la percepción espacial (Gibson, 1962, 1966 ; Katz, 1989). Por último, cabe señalar que a diferencia del sistema visual en el cual durante la visualización de una escena las imágenes sobre la retina de los elementos que la constituyen ocurren casi al mismo tiempo, un sistema háptico requiere más tiempo para explorar secuencialmente una escena e integrar la información sensorial adquirida con el flujo de las acciones motoras (Révész, 1950).

En resumen es posible afirmar que los sistemas sensoriales hápticos comparten varias características: a) combinan diferentes tipos de receptores distribuidos por todo el cuerpo del animal que son sensibles a diferentes portadoras de energía (allo o auto-generados) y por lo tanto pueden ser capaces de detectar imágenes sensoriales multimodales; b) tienen un rango espacial corto; c) presentan especializaciones con alta densidad y variedad de receptores y una gran representación central (fóveas), con alta sensibilidad para la evaluación de las superficies de los objetos (debido al corto alcance espacial); y d) se basan en la postura del cuerpo y su evaluación sensorial-motora para discriminar y reconocer la forma y el tamaño de los objetos. Además, están estrechamente relacionados con los movimientos del cuerpo que pueden influir directamente en las sensaciones hápticas. En este sentido, el movimiento relativo entre la superficie sensorial y los objetos-estímulo es esencial para evaluar algunos aspectos como la textura (Gibson 1962, 1966; Katz, 1989).

Tal cual mencioné previamente, existen múltiples evidencias respecto a la electrorrecepción activa que sugieren que esta modalidad forma parte de un sistema sensorial háptico. Los resultados que se presentan en el desarrollo de esta tesis a favor de la hipótesis sobre la naturaleza háptica de la electrorrecepción activa incluyen cuatro tipos de evidencias: modelos teóricos sobre la formación de la imagen física, registros biofísicas de campos locales, experimentos comportamentales y registros electrofisiológicos centrales. Considero que las conclusiones a las que se arriba del análisis de estos resultados van más allá del modelo biológico y sistema sensorial estudiado. Puesto que los seres humanos carecemos de la experiencia sensorial directa, la electrorrecepción activa nos brinda una excelente oportunidad de trascender al concepto clásico de sistema sensorial háptico a la luz de las evidencias experimentales y ampliar su significado, sin los preconceptos e ideas equivocadas que podrían ser inducidas por la transferencia inconsciente de ideas intuitivas basadas en la experiencia.

Capítulo 2

Antecedentes: características del sistema estudiado.

El sistema electromotor-electrosensorial

Los animales electrorreceptivos usan la electricidad como portadora sensorial. La imagen física (imagen eléctrica) está constituida por el patrón transcutáneo de corrientes, asociado a la presencia de una fuente eléctrica en el entorno del animal, capaz de estimular a los electrorreceptores. Este patrón puede resultar de la descarga de fuentes eléctricas primarias (electrorrecepción pasiva) o de fuentes secundarias que resultan de la polarización de objetos inmersos en el campo eléctrico generado por el propio animal (electrorrecepción activa).

En la electrorrecepción pasiva, los campos eléctricos son generados por fuentes externas al animal tales como otros animales o plantas. Más de un tercio de las especies de peces y algunos otros vertebrados son sensibles a señales eléctricas generadas por los animales (piel, músculos), plantas (actividad metabólica) y otras fuentes primarias presentes en el medio circundante. Los campos eléctricos externos sirven a estos animales para rastrear a sus presas (Hopkins, 2005), orientarse en el campo magnético de la Tierra (Kalmijn, 1974), y también en el caso de peces eléctricos para reconocer la presencia de un individuo de la misma especie (Mc Gregor y Westby, 1992). Esta modalidad sensorial conocida como electrorrecepción pasiva, constituye un sistema reaferente como la visión, donde las acciones auto-generadas como la ubicación de la superficie sensorial o el control prerreceptorial son esenciales en la generación de las imágenes físicas.

En la electrorrecepción activa, la portadora eléctrica se origina de la descarga de un órgano eléctrico (DOE) que polariza el cuerpo del pez, transformándolo en una fuente eléctrica distribuida y generando un patrón especie-específico de fuerza electromotriz (Caputi, 1999, 2011; Caputi et al., 2005; Rodríguez-Cattáneo et al., 2008). En un entorno conductor, esta fuerza electromotriz establece un campo eléctrico auto-generado cuyas características espaciales y temporales dependen de la distribución de impedancias en el medio (Lissmann y Machin, 1958; Heiligenberg, 1973; Scheich y Bullock, 1974; Bacher, 1983; Caputi y Budelli, 1995; Rasnow, 1996; Caputi et al., 1998; Budelli and Caputi, 2000; Chen et al., 2005; Sanguinetti-Scheck et al., 2011). En presencia de este campo, los objetos no electrogénicos se polarizan según cuan diferente sea su impedancia de la del agua circundante. Las señales que llevan información sobre los atributos del objeto consisten en las modulaciones del campo eléctrico auto-generado introducidas por la presencia del objeto en el entorno del animal (Lissmann y Machin, 1958; Machin y Lismann, 1960; Heiligenberg, 1974; Scheich y Bullock, 1974).

En los peces eléctricos de descarga débil, la electrorrecepción combina ambos sistemas. Mientras que el sistema pasivo permite al animal detectar campos eléctricos exógenos, el sistema activo detecta

cambios en la forma de onda estereotipada especie-específica generada por la descarga del órgano eléctrico. En la electrorrecepción activa, la escena eléctrica resulta de la polarización de los objetos cercanos al pez debido a la DOE. La constancia de la forma de onda de la DOE permite que los electrorreceptores respondan selectivamente a la descarga de la especie (respuesta al gradiente de potencial eléctrico a través de la piel). La imagen-estímulo sobre la piel se transduce y codifica de modo que el patrón de disparos de la población de aferentes en respuesta a la DOE constituye la primera imagen neural.

Existen dos grupos principales de peces eléctricos de descarga débil: los gymnotiformes de América del Sur y Central (que comprende las familias Apteronotidae, Sternopygidae, Hypopomidae, Rhamphychthydae y Gymnotidae) y los mormyriformes de África (que comprende las familias Mormyridae y Gymnarchidae). En ambos grupos se encuentran especies de onda y especies de pulso. Mientras que en las especies de onda el intervalo entre descargas consecutivas es del orden de la duración de la DOE de modo que la portadora emitida es similar a una onda sinusoidal, en las especies de pulso el intervalo medio entre DOEs consecutivas es varias veces mayor que la duración de la DOE (Lissmann, 1958). En estas últimas, cada DOE genera una única imagen física. Un núcleo comando controla el tiempo de cada descarga, determinando la sucesión de imágenes físicas (Bennett, 1970).

Además de las diferencias observadas en la frecuencia de descarga del órgano eléctrico entre las diferentes especies de peces eléctricos, la evolución conjunta de la forma del cuerpo del pez y los movimientos natatorios dieron lugar a diferentes tipos de natación, tal como ocurre en otros peces. Estas diferencias en el control esqueleto-motor determinan los movimientos activos de la superficie sensorial durante la exploración de un objeto en la escena. Dentro de los patrones de natación se destacan la natación carangiforme y la balistiforme (Blake, 1983). Las diferencias observadas entre los diferentes grupos de peces eléctricos en las conductas electro-motoras (especies de onda y especies de pulso) y esqueleto-motoras (natación cangiforme y balistiforme), se asocian a diferencias en los sistemas electrosensoriales de estos peces.

Los Mormyridae africanos son peces carangiformes que emiten una DOE breve, pulsátil, con un intervalo inter-DOE irregular. Este pulso es generado por un órgano electrogénico (OE) ubicado en el pedúnculo caudal. Por la localización y extensión del OE, el campo generado por la DOE es muy similar en todas partes, de modo que en ausencia de objetos el estímulo de los electrorreceptores tiene el mismo curso temporal en toda la piel del pez (Caputi et al., 1998; Pedraja et al., 2014). Los objetos resistivos cambian el patrón de amplitud de la DOE local (DOEL) sin modificar su forma de onda. Además, los movimientos de la cola cambian la posición relativa del OE respecto al cuerpo del pez, de modo que las imágenes eléctricas que resultan de la DOE sobre el mosaico sensorial cambian de amplitud y posición durante la natación. Estos cambios son cancelados en el primer núcleo de relevo electrosensorial central: el lóbulo electrosensorial de la línea lateral (LE; Sawtell, 2010).

Los gymnotiformes de pulso (Hippopotamidae, Rhamphichthys y Gymnotidae) también emiten una DOE pulsátil pero con intervalos inter-DOE regulares. Estos peces presentan un OE distribuido en el 90% de la región caudal de su cuerpo fusiforme. Las diferentes regiones del cuerpo del pez descargan diferentes formas de onda, de modo que la descarga total consiste en un patrón espacio-temporal complejo pero estereotipado (Caputi et al., 1989, 1994, 1998, 2005; Caputi, 1999). Estos peces nadan impulsados por la ondulación de una sola aleta anal. La velocidad y la dirección de esta ondulación son controladas por una red de motoneuronas morfológica y funcionalmente independientes del sistema principal motor que controla los movimientos laterales y la curvatura del cuerpo del pez (Trujillo-Cenóz et al., 1986).

Por último, Gymnarchidae africano y los gymnotiformes de onda americanos (Apteronotidae, Sternopygidae) también tienen una forma de cuerpo fusiforme pero emiten una portadora continua tipo onda. Los peces de onda presentan un OE distribuido a lo largo del 90% caudal del cuerpo del pez, de modo que las formas de onda regionales asociadas a la DOE se desfasan (Pedraja et al., 2014).

En particular, *Gymnotus omarorum* (Richer de Forges et al., 2009) es un gymnótido de pulso con un órgano eléctrico distribuido a lo largo de una considerable extensión del cuerpo del pez, cuya descarga genera campos eléctricos complejos (Caputi et al., 1989). Como consecuencia de esto, el curso temporal de la DOE (forma de onda) y la orientación del campo eléctrico que polariza a un objeto (de forma análoga a la visión podría decirse que "*ilumina a un objeto"*) y por ende su imagen física, dependen de la posición del objeto respecto al cuerpo del pez. Además, la forma alargada del cuerpo del pez y la alta conductividad de los tejidos corporales hacen que las corrientes generadas por la DOE sean orientadas en la dirección del eje longitudinal del cuerpo del pez, incrementando la densidad de corriente en sus extremos (efecto "funneling", Caputi y Budelli, 1995; Castelló et al., 2000). El aumento en el área de sección transversal del cuerpo del pez en la dirección caudo-rostral facilita el flujo de corriente en este sentido incrementando la corriente a nivel de la región peri-oral. En esta región se han descrito la presencia de una alta densidad de electrorreceptores y una amplia representación central, lo cual ha permitido atribuirle el carácter de fóvea electrosensorial (Castelló et al., 2000; Caputi et al., 2002; Pusch et al., 2008)

También han sido descritos detalladamente los patrones temporales de la DOE asociados a diferentes comportamientos (por ejemplo: alimentación, apareamiento, exploración) en los peces de pulso (Lissmann, 1958; Carlson y Hopkins, 2004; Silva et al., 2008; von der Emde et al., 2008). Uno de estos patrones presentes en la mayoría de peces eléctricos se llama respuesta de novedad (Lissmann, 1958). La respuesta de novedad consiste en una reducción transitoria del intervalo entre descargas consecutivas del órgano eléctrico seguida de un lento retorno exponencial a la frecuencia basal de descarga. Esta aceleración se desencadena por la presencia de nuevos elementos en la escena y resulta en un aumento del número de imágenes eléctricas por segundo (Caputi et al., 2003). Este comportamiento ha sido ampliamente utilizado como indicio comportamental de que el animal ha detectado un elemento novedoso o ha discriminado un

cambio en la escena. Las respuestas de novedad provocadas por estímulos controlados muestran que los peces eléctricos de descarga débil son capaces de detectar y discriminar los cambios en la escena "iluminada" por su DOE y estimar los efectos de estos cambios en la imagen eléctrica (Lissmann, 1958; Meyer, 1982; von der Emde y Zelick, 1995; Post y von der Emde, 1999; Aguilera y Caputi, 2003; Caputi et al., 2003; Caputi et al., 2008).

De la imagen física a la primera imagen neural.

El patrón de corrientes transcutáneas generado tanto por una fuente real como por una virtual puede ser detectada por células electrorreceptoras que transducen la imagen física del objeto en una primera imagen neural. Estas células forman los órganos electrorreceptores localizados en invaginaciones de la piel del pez pero comunicadas con la superficie. La densidad de estos órganos electrorreceptores distribuidos sobre toda la superficie corporal es alta en la región cefálica.

En ambos grupos de peces eléctricos, Gymnótiformes y Mormyriformes, se pueden distinguir dos tipos de órganos electrorreceptores: los receptores ampulares y los receptores tuberosos (Bullock, 1982; Zakon, 1986).

Los electrorreceptores ampulares son inervados por fibras aferentes provenientes del ganglio del nervio anterior de la línea lateral. La frecuencia de descarga de estas fibras es modulada por cambios en el potencial transcutáneo asociados a campos eléctricos de baja frecuencia, tales como los generados por la actividad eléctrica de otros seres vivos (Bennet, 1971; Kalmijn, 1974).

Por su parte, los electrorreceptores tuberosos responden a las corrientes transcutáneas asociadas a la DOE de la especie (presentan su máxima sensibilidad a la forma de onda de la especie). A través de estos electrorreceptores, el patrón espacio-temporal de corrientes transcutáneas asociado a la imagen física de un objeto proyectada sobre la piel del pez, es transducido en señales neurales. Desde el punto de vista electrofisiológico, en los Gymnotiformes se distinguen dos categorías principales de electrorreceptores tuberosos: los que codifican la ocurrencia de la DOE y los que codifican su amplitud. En la primera categoría se incluyen a los receptores T (*phase coders,* Scheich et al., 1973) en las especies de onda y a los receptores M (*pulse markers,* Bastian, 1976b) o tipo I (Szabo, 1974) en peces de pulso. Estos electrorreceptores informan sobre el tiempo de ocurrencia de las señales eléctricas a través de la descarga de una única espiga por ciclo (en las especies de onda) o pulso (en las especies de pulso) a una fase precisa. De esta forma codifican el instante en el que ocurre la DOE. Las fibras aferentes tipo M también codifican la amplitud del estímulo local a través de la latencia relativa de su única espiga con respecto a la de las fibras que inervan regiones vecinas. La otra categoría de electrorreceptores "modulados en amplitud" incluye a los receptores tipo-P (*probabilty coders,* Scheich et al., 1973) en las especies de onda y tipo-B (*burst duration coders,* Szabo y Fessard, 1974; Bastian, 1976b) en las especies de pulso. La probabilidad (receptores tipo-P) o el número de espigas en la ráfaga (receptores tipo-B) de la descarga de estos receptores depende de la

amplitud de la DOE y por lo tanto codifican la información sobre la amplitud de los estímulos eléctricos. En particular, en las aferentes primarias de los receptores tipo-P de los gymnótidos de onda se han descrito respuestas adaptativas ante un cambio en la amplitud de la DOE (Hopkins, 1976).

En los peces mormyriformes de pulso (familia Mormyridae) además de los electrorreceptores ampulares, se han descrito otros dos subtipos de electrorreceptores llamados mormyromastos y knollenórganos. Dentro de los mormyromastos se encuentran a su vez dos tipos de células receptoras inervadas por aferentes distintas (aferentes A y B, Bell et al., 1989). Los mormyromastos típicamente descargan un único potencial de acción por DOE y la latencia de esta espiga respecto a la DOE depende de la intensidad del estímulo. A su vez, los knollenórganos descargan una única espiga en fase con la DOE y por lo tanto codifican cambios en la frecuencia de la DOE. Los knollenórganos individuales responden a varias fases de una DOE, por lo cual las diferencias relativas en la ocurrencia de las descargas entre knollenórganos codifica además la forma de onda de la DOE.

Por último, en los mormyriformes de onda se han descrito los receptores O y los receptores S que codifican la amplitud y la frecuencia de la DOE respectivamente. Mientras que los receptores O exhiben propiedades similares a los receptores P de los gymnótidos de onda, los receptores S son similares a los receptores T de estos peces (Fortune y Chacron, 2011).

Procesamiento central de la información electrosensorial.

El primer núcleo de relevo neural de la información electrosensorial es una estructura de tipo cerebelosa ubicada en el romboencéfalo, conocida como lóbulo electrosensorial de la línea lateral (LE). En ambos grupos de peces eléctricos, gymnótidos y mormíridos, las aferentes primarias proyectan somatotópicamente al lóbulo electrosensorial estableciendo mapas de la superficie sensorial (Maler et al., 1973; Bell and Russell, 1978). Mientras que el LE de los mormíridos esta dividido en tres zonas: medial, dorsolateral y ventrolateral (Bell y Russell, 1978), el de los gymnótidos se organiza en cuatro segmentos diferentes a lo largo del eje rostrocaudal del LE: medial , centro medial , centro lateral y lateral (Carr et al., 1982; Heiligenberg y Dye, 1982).

Las fibras aferentes primarias de los electrorreceptores ampulares terminan en la zona ventrolateral del LE en los mormíridos, y en el mapa medial de gymnótidos (Bell y Szabó, 1986). Esta vía electrosensorial originada en los receptores ampulares es conocida como “pasiva o ampular”, y es sensible a variaciones lentas de los potenciales transcutáneos y también en menor medida a la propia DOE y a estímulos mecánicos (Kalmijn, 1974; Bell, 1979, 1981).

Por su parte, las fibras aferentes primarias que inervan a los electrorreceptores tuberosos proyectan a los otros segmentos del LE y dan origen a dos vías que responden a cambios transitorios en el campo eléctrico a través de la piel (Szabó, 1965; Szabó, 1967; Szabó y Fessard, 1974). Estas vías se conocen como: a) la vía electrosensorial rápida originada en los electrorreceptores tuberosos que codifican la frecuencia de

la DOE detectando transiciones rápidas o cambios en el sentido del campo eléctrico asociado a la DOE de la especie (Szabo, 1967; Szabo, 1974; Sotelo et al., 1975; Szabo et al., 1975; Hopkins y Bass, 1981; Bullock, 1982; Zakon, 1986; Bell, 1989; Bell y Grant, 1989, 1992; Bell et al., 1992, 1993; Castelló et al., 1998; Nogueira et al., 2006; Nogueira y Caputi, 2011, 2013; Matsushita et al., 2013), y b) la vía electrosensorial lenta originada en los electrorreceptores tuberosos que codifica cambios en la amplitud y en la forma de onda del campo eléctrico específico de la especie (Scheich y Bullock, 1974; Bell, 1979; Bastian, 1986b, 1986c; von der Emde, 1990; Bell y Grant, 1992; Bell et al., 1992; Aguilera y Caputi, 2003; Caputi et al., 2003, 2008; Pereira et al., 2005). La vía electrosensorial lenta ha sido ampliamente explorada en los mormyriformes de pulso y en los gymnotiformes de onda (gymnotiformes de onda: Maler, 1979; Maler et al., 1981, 1982; Bastian, 1986a, 1986b, 1986c, 1995; Carr y Maler, 1986; Bastian et al., 1993, 2004; Turner et al., 1996; Berman y Maler, 1998a, 1998b, 1998c; Turner y Maler, 1999; Turner et al., 2002; Chacron et al., 2005, 2011; Fernández et al., 2005; Mehaffey et al., 2008; Marsat et al., 2012; Clarke et al., 2013; Khosravi-Hashemi y Chacron, 2014; Krahe y Maler, 2014. Mormyriformes: Bell y Grant, 1992; Bell et al., 1992, 1997a, 1997b; Meek et al., 1999; Han et al., 2000; Mohr et al., 2003a, 2003b; Sawtell et al., 2007; Engelmann et al., 2008; Sawtell y Bell, 2008; Sawtell y Williams, 2008; Kennedy et al., 2014). Sin embargo, pocos estudios han explorado la fisiología del lóbulo eléctrico de los gymnotiformes de pulso (Réthelyi y Szabo, 1973a, 1973b; Schlegel, 1973; Stoddard, 1998; Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008) o en mormyriformes de onda (Kawasaki, 1993, 2005; Kawasaki y Guo, 1996; Matsushita y Kawasaki, 2004).

En los mormyriformes de pulso, las aferentes primarias de los knollenórganos terminan en el núcleo del LE (Enger et al., 1976a, b) y codifican principalmente el tiempo de ocurrencia de la DOE. Por su parte, las fibras aferentes de los mormyromastos que responden a cambios en la amplitud del estímulo terminan somatotópicamente en las capas más profundas de las zonas medial y dorsolateral del LE (Bell et al., 1989), donde establecen contactos sinápticos con diferentes neuronas (Bell y Maler, 2005). Entre estas se destacan las células ganglionares medias (interneuronas inhibitorias tipo-Purkinje que terminan localmente sobre las células eferentes del LE, muy numerosas y con múltiples dendritas y espinas en la capa molecular del LE, Meek et al., 1996; Bell et al., 1997a) y las células eferentes del LE (células ganglionares grandes y células fusiformes grandes) cuya actividad es fuertemente afectada por la entrada aferente desde la periferia. En ambos tipos de células, se distingue un subtipo que es inhibido por el estímulo electrosensorial (célula ganglionar media MG1 y célula eferente del LE ganglionar grande) y otro que es excitada por el mismo estímulo (célula ganglionar MG2 y célula eferente del LE fusiforme grande) (Bell y Grant, 1992; Bell et al., 1997a). En el LE de los mormíridos se han descrito otros tipos de interneuronas como las células granulares, las células estrelladas y las células fusiformes medias (Meek et al., 1996).

Una característica particular de esta familia de peces es la existencia de una descarga corolario asociada al comando motor que desencadena a la DOE. A nivel del LE, la información descendente provista por la

descarga corolario se integra a la entrada reaferente de origen periférico desde los electrorreceptores activados por la DOE (Zipser y Bennett, 1976; Bell, 1981, 1982, 1989). Tanto las células ganglionares medias como las células eferentes del LE reciben la entrada electrosensorial, vía las células granulares del LE, sobre sus dendritas basilares. A su vez, ambos tipos de células presentan dendritas apicales que se extienden en la capa molecular del LE donde establecen contacto con las fibras paralelas originadas en la eminencia granularis posterior (EGp). De esta forma , estas células son capaces de integrar las dos entradas principales del LE (Bell y Grant, 1992; Bell et al., 1997a; Mohr et al., 2003a). Los efectos de la descarga corolario sobre las unidades del LE son plásticos (Bell y Grant, 1992). La modulación plástica de las propiedades de integración de las células ganglionares medias jugarían un rol central en el procesamiento de las señales del lóbulo eléctrico.

En los gymnótidos, cada fibra aferente primaria desde los electrorreceptores tuberosos se trifurca y termina en los mapas centro-medial, centro-lateral y lateral del LE (Carr et al., 1982; Heiligenberg y Dye, 1982). Estos tres segmentos del LE exhiben una organización laminar muy similar (Réthelyi y Szabo, 1973a; Maler, 1979; Sas y Maler, 1983, 1987; Schumway, 1989b; Berman y Maler, 1999). Desde la superficie ventral a la dorsal, se distinguen: (1) la capa de fibras profunda, donde se encuentran las fibras aferentes primarias y los somas de las células multipolares, (2) la capa de neuropilo profunda donde las aferentes electrosensoriales terminan sobre las células esféricas y sobre las dendritas basilares de las células piramidales e interneuronas. Esta capa también contiene a las células ovoides, (3) la capa granular con las interneuronas granulares (Maler, 1979) y los somas de las neuronas piramidales basilares profundas (Bastian y Courtright 1991; Bastian y Nguyenkim 2001); (4) la capa plexiforme formada por los axones eferentes de las células piramidales; (5) la capa polimórfica con los somas de las neuronas piramidales clasificadas como basilares o no-basilares según la presencia o ausencia de dendritas basilares; (6) el estrato fibroso a través del cual las células piramidales envían sus dendritas apicales dorsales y además se encuentran los axones descendentes desde el núcleo praeminentials (nP, vía de retroalimentación directa). Las dendritas apicales se extienden dorsalmente en la capa ventral molecular (7) donde terminan las fibras excitatorias del estrato fibroso, y por último a la capa molecular dorsal (8). La capa molecular dorsal contiene a las fibras paralelas desde la eminencia granularis posterior ipsilateral y contralateral, así como a las células estrelladas (inhibidoras).

En los gymnótidos de onda, los axones de las aferentes primarias del tipo T establecen sinapsis con las células esféricas (vía rápida), mientras que las del tipo P contactan de forma directa o indirecta con dos tipos de neuronas piramidales: basilares y no-basilares (Bell y Maler, 2005). Las células piramidales basilares (o células E) reciben entradas aferentes directas y son excitadas al aumentar la amplitud del estímulo. Por su parte las células piramidales no-basilares (o células I) reciben una entrada inhibitoria de forma indirecta a través de las células granulares y aumentan su descarga ante una disminución en la amplitud del estímulo

(Maler, 1979; Saunders y Bastian, 1984)[5].

Las aferentes electrosensoriales también establecen sinapsis con varios tipos de interneuronas incluyendo las interneuronas granulares tipo 1 y 2, las células ovoides y las células polimórficas que participan en circuitos locales. Las células granulares son interneuronas inhibitorias que contactan con los somas de las células piramidales. Las células granulares del tipo 2 (GABAérgicas) estarían implicadas en modelar las propiedades temporales de la respuesta de las células piramidales y su actividad sería regulada por sistemas de retroalimentación descendentes (Bastian 1986b, c; Shumway and Maler, 1989). Por su parte, las células granulares del tipo 1 generarían una periferia inhibitoria en los campos receptivos de las células piramidales (Shumway y Maler, 1989). Las células polimórficas, también GABAérgicas, terminarían principalmente sobre las células granulares del tipo 1 (Maler and Mugnani, 1994) y estarían involucradas en un feedback electrosensorial que regula las propiedades de filtro de la frecuencia espacial de las células piramidales (Maler, 1989; Shumway and Maler, 1989). Tal como se ha observado en los gymnótidos de onda, la eminencia granularis posterior y el núcleo praeminintialis estarían involucradas en este control descendente que mejoraría la sensibilidad de las células piramidales ya sea al estímulo global o a la detección de contraste local (Shumway and Maler, 1989; Maler and Mugnani, 1994). Por último, los axones GABAérgicos de las células ovoides proyectan bilateralmente al LE contralateral (Maler et al., 1982; Berman and Maler, 1998a) y suben la longitud de las dendritas basales de las células piramidales (Bastian et al., 1993; Maler y Mugnaini, 1994) donde establecen múltiples sinapsis inhibitorias.

Las dendritas apicales de las neuronas piramidales basilares y no-basilares se ramifican en la capa molecular del LE donde reciben múltiples entradas descendentes a las que se atribuyen distintos roles funcionales. Entre estas entradas descendentes se destaca el haz de fibras paralelas originadas en la EGp que provee al lóbulo de un contexto sensorio-motor que resulta de otras modalidades sensoriales y de comandos motores (Bell y Maler, 2005). Se ha postulado que los patrones de actividad de las células piramidales reflejan en gran medida el resultado de la integración de señales aferentes y expectativas sensoriales (Bell et al., 1993, 1997; Bell y Maler, 2005).

Por otra parte, el núcleo praeminencialis participa en dos importantes vías de retroalimentación electrosensorial de las neuronas piramidales superficiales e intermedias. Las neuronas de este núcleo reciben fibras directas del lóbulo eléctrico (axones de las células piramidales profundas, Bastian et al., 2004) y proyectan a su vez –directa e indirectamente a través de la EGp- sobre de las neuronas piramidales (Berman y Maler, 1999; Bell y Maler, 2005). La ubicación de estos contactos sinápticos (particularmente los

5 Las células piramidales basilares y no-basilares también se han subdividido en células superficiales, intermedias y profundas según la posición dorso-ventral de su soma (Bastian y Courtright, 1991; Bastian et al., 2004). Las células piramidales superficiales muestran los árboles dendríticos apicales más grandes, tasas bajas de descarga espontánea y reciben la mayor cantidad de retroalimentación (Bastian et al., 2004). En contraste, las neuronas piramidales profundas tienen los árboles dendríticos más pequeños, altas tasas de descarga espontánea (Bastian y Nguyenkim, 2001; Bastian et al., 2002) y reciben poca o ninguna retroalimentación (Bastian et al., 2004; Chacron et al., 2005). Las neuronas piramidales intermedias tienen propiedades intermedias entre las observadas en los otros subtipos (revisión en Maler, 2009a , 2009b)

inhibitorios) permitirían regular el peso relativo de la entrada sináptica proveniente de las fibras paralelas sobre la probabilidad de descarga de la neurona (Bastian, 1986b) y la capacidad oscilatoria de las mismas (Bastian y Bratton, 1990; Bratton y Bastian, 1990; Turner et al., 1996; Turner y Maler, 1999; Fernández et al., 2005) La existencia de este bucle en gymnotiformes de onda ha llevado a postular su función como control automático de ganancia (Bastian, 1986c; Bastian y Bratton, 1990; Bratton y Bastian, 1990; Berman y Maler, 1999; Bastian y Nguyenkim, 2001; Bastian et al., 2004).

Aunque los tres segmentos del LE reciben idéntica información aferente, difieren en las características de su procesamiento. Por ejemplo, las neuronas piramidales de los tres mapas tienen campos receptivos de diferentes tamaños (Shumway, 1989a; Maler, 2009a). Además las células piramidales tipo-E de los tres mapas filtran de manera diferente las modulaciones de amplitud del estímulo (Chacron et al., 2003; Chacron, 2006; Krahe et al., 2008). Las diferencias fisiológicas entre las células piramidales de los tres mapas han sido relacionadas con diferencias en las propiedades intrínsecas de las neuronas y de la red que integran (Fernández et al., 2005; Mehaffey et al., 2006; Ellis et al., 2007; Krahe et al., 2008; Mehaffey et al., 2008a).

En los gymnótidos de pulso, la información sensorial de los electrorreceptores tuberosos es conducida por dos tipos de fibras aferentes primarias. Las fibras aferentes tipo M desde los receptores que codifican fase (marcadores de pulso), contactan con las células esféricas del LE que a su vez envían sus axones al núcleo magnocelular mesencefálico (vía electrosensorial rápida) (Réthelyi y Szabó, 1973a; Castelló et al., 1998). Por otra parte, las fibras aferentes tipo B desde los receptores que codifican amplitud, contactan con diferentes neuronas de la denominada vía electrosensorial lenta. Aunque la anatomía y fisiología del LE en los gymnótidos de pulsos no es tan bien conocida como en los de onda, existen numerosas similaridades entre ambos grupos . A nivel del LE, el circuito general correspondiente a la vía electrosensorial lenta se organiza de forma similar al descrito en los gymnótidos de onda (Réthely y Szabó, 1973a; Maler, 1979; Maler et al., 1982; Carr y Maler, 1986; Bell y Maler, 1986). Dentro de los componentes celulares de esta vía a nivel del LE se destacan: a) las células ovoides (capas profundas) y las células polimórficas (capas intermedias) que proyectan al lado contralateral del LE donde ejercen un potente efecto inhibitorio (Bastian et al., 1993; Maler y Mugniani, 1994); b) las células piramidales de las capas intermedias que proyectan al nP el cual a su vez participa en un bucle de retroalimentación sobre el mismo LE a través de una vía directa y otra indirecta que involucra a la EGp e integra otras señales sensorio-motoras (Sas y Maler, 1993; Bastian, 1986b, 1986c; Bastian y Braton, 1990); y c) las células piramidales dorsales que integran las diferentes señales de los contactos que se establecen en diferentes regiones de sus árboles dendríticos y proyectan al nP y al torus semicircularis (Réthelyi y Szabó, 1973a; Maler, 1979; Maler et al., 1981).

Pocos estudios se han realizado sobre la fisiología del LE de gymnotiformes de pulso. Schlegel

(1973) describió varios tipos de unidades del lóbulo electrosensorial según su respuesta a pulsos cuadrados que sustituían a la DOE del propio pez (silenciada por la aplicación de curare) en *Gymnotus carapo.* Por su parte Stoddard (1998) mostró la importancia de un filtro espacial en el LE de *Brachyhypopomus pinnicaudatus.* Estudios anatómicos y fisiológicos en preparados in vitro y en peces implantados, han abordado el estudio desde el punto de vista celular y circuital del lóbulo eléctrico de *Gymnotus omarorum* (Castelló et al., 1998; Pereira et al., 2005, Nogueira et al., 2006; Caputi et al., 2008, Nogueira y Caputi, 2011) y han relacionado la función de dicha estructura con el comportamiento sensorial de estos peces (Aguilera y Caputi, 2003, Caputi et al., 2003). Los resultados de estos estudios sugieren tanto a través de evidencias comportamentales (Caputi et al, 2003) como electrofisiológicas (Pereira et al, 2005, Caputi et al, 2008) la existencia de mecanismos de adaptación sensorial.

Los potenciales de campo del LE de *G.omarorum* muestran una secuencia de componentes que sugiere un patrón de activación complejo y estereotipado del LE ante la DOE basal (Pereira et al., 2005; Pereira et al., 2014). En estos potenciales de campo se ponen en evidencia dos partes principales: una espiga breve de corta latencia post-DOE que correspondería a la activación de la vía electrosensorial rápida (Castelló et al., 1998; Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008) y una onda lenta que se inicia entre 2 y 4 ms después de la DOE y se mantiene durante todo el intervalo inter-DOEs (Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008). Un análisis más detallado de esta onda lenta, permite distinguir: a) un componente temprano que comienza entre 2 y 4 ms después de la DOE y dura aproximadamente 5 ms, y b) una serie de ondas lentas tardías a partir de los 7-10 ms después de la DOE y hasta el final del intervalo. La variabilidad de este componente tardío ante cambios en la escena electrosensorial es mayor que la del componente temprano (Pereira et al., 2005) por lo que podría corresponder a la actividad de las capas más dorsales del LE (Maler, 1979). Además, se observó que mientras que el componente temprano de la respuesta de la vía electrosensorial lenta se mantiene casi inalterado ante un cambio en la escena electrosensorial, el componente tardío se atenúa en las sucesivas DOEs (Pereira el al., 2005; Caputi et al., 2008). Esto sugiere que el componente temprano de la respuesta de la vía lenta sin adaptación podría corresponder a la actividad de los elementos ventrales del LE (fibras aferentes primarias y células granulares) mientras que el componente tardío que adapta correspondería a la actividad de las capas más superficiales que incluyen a las células polimórficas y el efecto de las entradas recurrentes de centros superiores. A su vez, la tasa de adaptación del componente tardío de la respuesta de la vía lenta no sigue el mismo curso exponencial a lo largo de toda su duración. Al inicio de este componente, la respuesta al cambio de la imagen sensorial se atenúa en unos pocos ciclos hasta un nivel de actividad similar al registrado sin estímulo. Por su parte, al final del componente tardío la tasa de adaptación es muy lenta. Estas observaciones podrían ser explicadas por la existencia en la vía de dos tipos de neuronas, con y sin respuestas adaptativas, que descargan en diferentes momentos del intervalo inter-DOEs y que están implicadas en diferentes partes del bucle recurrente. En el LE de los gymnótidos de onda ya han sido descritas neuronas piramidales con diferentes

tasas de adaptación a un estímulo y plasticidad sináptica (Bastian et al., 2004; Bastian y Nguyenkim, 2001). Las diferencias fisiológicas observadas se han relacionado con distintas morfologías celular, con la posición de los somas en la estructura laminar del LE y con la extensión de sus dendritas apicales.

Al igual que en los gymnótidos de onda, se han descrito dos tipos de neuronas piramidales en el LE de los gymnótidos de pulso: las neuronas piramidales basilares y las no basilares. Las aferentes primarias de tipo B contactan directamente con las dendritas basales de las neuronas piramidales basilares a nivel de la capa de neuropilo profunda (Maler, 1979). Estas fibras aferentes a su vez inhiben a las neuronas piramidales no-basilares a través de interneuronas (células granulares de tipo 1 y 2). Las dendritas apicales de ambos tipos de neuronas se extienden a través de la capa molecular. A través de la correlación anátomo-funcional en rodajas de cerebro *in vitro* (Nogueira, 2011) se identificó claramente los dos tipos de neuronas piramidales en el LE de *G.omarorum*. Las células piramidales basilares, generalmente silentes en reposo, descargan trenes de potenciales de acción al ser despolarizadas (Nogueira, 2011). El número de espigas de cada tren y el patrón del intervalo inter-espiga se relaciona con la intensidad del estímulo. Ante estímulos de alta intensidad, estas células responden de forma rápida y muestran adaptación. Además, en la descarga de estas neuronas se identifican claramente dobletes. La similitud de esta respuesta con los registros realizados en el LE de peces de onda sugiere que la segunda espiga del doblete, de menor amplitud y con una post-hiperpolarización más pronunciada, se origina en el árbol dendrítico apical (Turner et al., 1994; Lemon y Turner, 2000). En *A. Leptorhynchus* se ha mostrado que entre los dos potenciales de acción del doblete puede establecerse un régimen de descarga oscilatorio entre el soma y el árbol dendrítico apical que aumentaría la ganancia de la respuesta neuronal (Mehaffey et al., 2005). Este efecto, que además puede ser modulado por sinapsis inhibitorias a nivel del soma o de la dendrita apical de la neurona piramidal, da lugar a un mecanismo de control de ganancia en la que se podría basar la respuesta adaptativa observada en los potenciales de campo de la vía electrosensorial lenta ante un cambio en la escena (Pereira et al., 2005).

Por su parte, las neuronas piramidales no-basilares registradas en *G. omarorum* mostraron importantes diferencias con lo observado en *A. leptorhynchus* (Nogueira, 2011). En la especie de pulso, estas neuronas exhibieron una descarga espontánea repetitiva de potenciales de acción de un solo tipo, interrumpida por periodos prolongados de hiperpolarización (Nogueira, 2011). La frecuencia de descarga de estas neuronas se moduló linealmente con la intensidad del estímulo intracelular, sugiriendo que estas células podrían codificar de forma lineal diferencias en la intensidad de la imagen electrosensorial (Nogueira, 2011). La respuesta de las neuronas piramidales no-basilares podría estar relacionada al componente no-adaptativo de la onda lenta del potencial de campo registrado ante un cambio en la escena electrosensorial (Pereira et al., 2005). Las diferencias observadas en las propiedades funcionales de las neuronas piramidales de *A. leptorhynchus* (Bastian, 198b) y *G.omarorum* (Nogueira, 2011), podrían indicar diferencias en el procesamiento central de la información sensorial entre los gymnótidos de pulso y los de

onda.

A pesar de las similitudes anatómicas del LE y la relación evolutiva entre los gymnótidos de pulso y los de onda, es probable que el procesamiento sensorial en ambos sistemas sea diferente debido a que involucran diferentes tipos de señales sensoriales. En los gymnótidos de onda la información de la superficie sensorial llega al LE como un flujo constante de actividad aferente de amplitud modulada por el estímulo sensorial, de modo que el procesamiento sensorial implica la evaluación de la envolvente que modula la onda (Savard et al., 2011; Stamper et al., 2013). Por su parte, en los peces de pulso, la información de la superficie sensorial llega al LE en forma de pulsos discretos y separados, de modo que el procesamiento sensorial se realiza pulso a pulso (Caputi et al., 2003; Pereira et al., 2005; Nogueira et al., 2006; Nogueira y Caputi, 2011; Caputi y Nogueira, 2012; Nogueira y Caputi, 2014). De esta forma, en los peces eléctricos de pulso la actividad de las neuronas centrales pueden ser fácilmente sincronizadas respecto a la DOE y establecerse secuencias temporales de esta actividad (Bell, 1979).

Capítulo 3

El problema que aborda esta tesis : hipótesis y objetivos.

Esta tesis se centra en la evaluación de los aspectos relacionados con la formación de la imagen física de un objeto sobre la superficie sensorial, su procesamiento temprano en el sistema nervioso, y las respuestas comportamentales ante el cambio de la misma que sustentan la idea de que la electrorrecepción activa puede ser parte de una modalidad sensorial háptica.

Los conocimientos previos sobre el sistema electrosensorial activo señalan:

- la naturaleza del campo de energía asociado a la portadora sensorial en esta modalidad, determina el alcance espacial de la electrorrecepción activa (Knuden, 1975; Bastian, 1981a; Bastian, 1981b; Chen et al., 2005; Nelson y MacIver, 2006);
- las características geométricas y eléctricas del cuerpo del pez potencian la "iluminación eléctrica" por la DOE de los objetos en el entorno cercano al animal (Caputi and Budelli, 1995; Aguilera et al., 2001; Caputi et al., 2002);
- existe una fóvea electrosensorial en la región cefálica de *G. Omarorum* (Castelló et al., 2000);
- el análisis dinámico de la respuesta de novedad de *G. omarorum* a cambios en la amplitud del estímulo sugieren que el pez compara cada nueva imagen neural con un patrón que resulta de la integración dinámica de las imágenes previas en una memoria de trabajo (Caputi et al., 2003);
- los registros de los potenciales de campo en el lóbulo eléctrico de *G.omarorum* ante cambios globales en la amplitud del estímulo exhiben adaptación (Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008);
- las neuronas piramidales del lóbulo electrosensorial en gymnótidos de onda responden a cambios en la amplitud del estímulo (Bastian y Heiligenberg 1980; Bastian, 1981b; Saunders y Bastian, 1984; Carr y Maler, 1986; Shumway y Maler, 1989).

A la luz de estos antecedentes sobre la electrorrecepción activa así como de los datos preliminares obtenidos en nuestro laboratorio, se plantean las siguientes **hipótesis de investigación**:

Hipótesis 1

Un objeto cercano al pez tiene un doble efecto sobre el perfil espacial de las corrientes transcutáneas: un efecto global que depende del tamaño del objeto en la dirección del campo, y un efecto local que refleja las características de la superficie del objeto y depende de la presencia de bordes o de cambios locales de la impedancia eléctrica en la superficie del objeto enfrentada a la piel del pez.

Esta hipótesis tiene los siguientes corolarios: a) al aumentar el radio de curvatura del objeto respecto a la curvatura de la superficie sensorial, los efectos locales introducidos por la existencia de bordes

desaparecen mientras que permanece el efecto global; b) el efecto local de las irregularidades de la superficie del objeto sobre el perfil de la imagen solo es evidente a distancias muy cortas (casi de contacto) entre el objeto y la piel del pez; c) la forma del cuerpo del pez afecta la formación de las imágenes eléctricas. En particular, la forma de la cabeza del pez determina que los perfiles normalizados de las imágenes de objetos con diferentes formas pero con curvaturas que exceden las dimensiones de la cabeza, sean similares sobre la fóvea. La amplitud de estos perfilles depende del tamaño del objeto en la dirección del campo; y d) la interacción de un objeto con otro objeto cercano afecta su imagen eléctrica y la capacidad del pez de detectarlo.

Hipótesis 2

Existe una "burbuja electrosensorial activa" centrada en el pez donde la electrorrecepción activa puede ocurrir.

Esta hipótesis tiene los siguientes corolarios: a) debido a la geometría del campo asociado a la DOE, la dimensión de esta burbuja es distinta a lo largo de las diferentes direcciones; b) el alcance espacial de la electrolocalización activa es menor al alcance de la electrodetección; c) el alcance espacial de la electrorrecepción activa puede ser modificado por el contexto; d) la respuesta de las neuronas del LE está acotada al alcance espacial limitado por esta burbuja electrosensorial.

Hipótesis 3

En Gymnotus omarorum, las neuronas del lóbulo electrosensorial exhiben patrones de descarga peri-DOE característicos y son sensibles a la presencia de un objeto cercano. Además, algunas de estas neuronas responden característicamente de forma diferente al sentido y la velocidad del movimiento de un objeto enfrentado a la piel del pez.

Esta hipótesis tiene los siguientes corolarios: a) la existencia de circuitos locales o local-regionales permite que las neuronas del LE responden de manera diferente a los objetos en movimiento en función del sentido y la velocidad del movimiento; b) diferentes neuronas deben mostrar diferentes patrones peri-DOE de respuesta.

Además, los resultados preliminares muestran que al igual que en gymnotiformes de onda, algunas neuronas del lóbulo electrosensorial aumentan su probabilidad de descarga en presencia de un objeto conductivo (y la reducen en presencia de un objeto de plástico) delante de sus campos receptivos, mientras que otras se comportan de forma opuesta. Sin embargo, a diferencia de los gymnotiformes de onda, las neuronas expresan información electrosensorial de una segunda manera. Las neuronas se caracterizan por patrones temporales peri-DOE de descarga que son moduladas por la presencia y el movimiento de objetos cercanos. Aunque los datos son aún insuficientes para dilucidar el código electrosensorial, estos sugieren

que en los gymnotiformes de pulso puede existir una forma de procesamiento de las señales diferente a lo que ocurre en los gymnotiformes de onda.

Estas hipótesis articuladas en su conjunto con datos de la litertura me conducen a proponer la hipótesis general de que ***la electrorrecepción activa de los peces eléctricos de pulso de descarga débil es parte de un sistema sensorial háptico.***

Un sistema sensorial háptico implica la exploración de objetos adyacentes al cuerpo con el uso del propio cuerpo (Gibson, 1966). Esto es esencialmente lo que ocurre en el electrorrecepción activa, las características físicas del campo de energía asociado a la portadora sensorial en la electrorrecepción activa limitan su alcance espacial y, por lo tanto, a través de la DOE el pez genera las imágenes físicas de los objetos lo suficientemente cerca a la superficie de su propio cuerpo.

Estudios comportamentales previos apoyan la idea del corto alcance espacial de la electrorrecepción activa (Caputi et al., 2008; Pereira, 2009). Esto sugiere que de hecho, los objetos explorados por medio de la electrorrercepción activa son adyacentes al cuerpo del pez. Pero cabe preguntarse: *¿cómo los atributos físicos de un estímulo distal (objeto) son representados en el correspondiente estímulo proximal (imagen física sobre la superficie sensorial)?*, *¿cuán lejos puede un agente electrorreceptivo activo detectar un objeto?, ¿cómo depende la discriminación sensorial de la distancia entre el objeto y el pez?*, *¿cómo depende el alcance espacial de este sistema sensorial del contexto?, y por último ¿cómo responden las neuronas del lóbulo eléctrico a la información del estimulo?*

La geometría particular de la región cefálica del pez (donde se ha descrito la existencia de una fóvea electrosensorial) no ha sido contemplada en muchos de los modelos teóricos desarrollados que predicen la formación de las imágenes eléctricas sobre una superficie electrosensorial plana. Sin embargo, por la relevancia funcional de la fóvea en la exploración activa de un objeto, es importante comprender los aspectos particulares de la formación de la imagen eléctrica de un objeto sobre la superficie curva de la cabeza del pez y evaluar como las características del objeto se representan en su imagen.

El uso del propio cuerpo por el agente sensorial para la exploración de los objetos es otra característica de los sistemas sensoriales hápticos. En todos los sistemas sensoriales activos, como en este caso, la naturaleza de la fuente de energía implica el uso del cuerpo en la formación de la imagen física de un objeto. Pero además de esto, la re-orientación de la superficie sensorial cambia el "punto de vista" mientras un objeto es explorado, por lo que este sistema es doblemente reaferente como lo es el tacto activo. Esta reorientación de la superficie sensorial respecto al objeto trae como consecuencia cambios locales en la amplitud del estímulo sobre el mosaico receptorial. Al respecto, podemos preguntarnos: *¿es diferente el rango espacial de la electrodetección en las distintas regiones del cuerpo del pez, favoreciendo la exploración de la escena con la región rostral donde es mayor la densidad de receptores?, ¿cómo*

responden las neuronas del lóbulo electrosensorial de G. omarorum al movimiento relativo entre el objeto y el pez que provoca un cambio local en la amplitud del estímulo durante la exploración de la superficie del objeto?

Las hipótesis e interrogantes planteadas previamente se evaluaron a través del diseño e instrumentación de experimentos biofísicos, experimentos comportamentales y registros electrofisiológicos en el lóbulo electrosensorial, de acuerdo a los siguientes objetivos específicos:

Objetivo especifico 1

Determinar los efectos de la geometría del cuerpo del pez y las características de un objeto resistivo (tamaño, forma, conductividad, posición y la presencia de irregularidades en la superficie del objeto) enfrentado a la piel del pez en el perfil espacial de la imagen eléctrica sobre el mosaico electrorreceptivo cuando la superficie de proyección no es plana. Para esto se propone registrar y comparar los perfiles espaciales de las imágenes de diferentes objetos enfrentados tanto a la fóvea como a la superficie lateral plana del cuerpo del pez.

Objetivo especifico 2

Evaluar las características de la electrorrecepción activa que sugieren que la misma forma parte de un sistema sensorial háptico. Con el fin de lograr este objetivo:

- Para determinar cómo la formación de la imagen eléctrica afecta el alcance espacial de la electrorrecepción activa, se propone evaluar: a) la incidencia de la distancia sobre los efectos global y local de un objeto en su imagen eléctrica; b) las características de la portadora que condicionan el corto alcance espacial de esta modalidad sensorial; y c) las características del agente sensorial que inciden sobre este alcance.
- Para determinar el alcance espacial de la electrorrecepción activa se propone evaluar: a) la ocurrencia de respuesta de novedad ante el máximo cambio en la resistencia eléctrica de un objeto de prueba enfrentado a la piel del pez a lo largo de distintas direcciones; b) la capacidad del pez de electrolocalizar un objeto *versus* su capacidad de electrodetectarlo; c) los cambios en el alcance espacial de la electrodetección activa introducidos por cambios en el contexto.
- Para evaluar si existen evidencias a nivel del procesamiento temprano de la información electrosensorial de que el movimiento relativo entre el objeto y la superficie sensorial mejora la detección de rasgos de superficie (efecto local), se propone: a) caracterizar las respuestas basales de las células del lóbulo eléctrico de *G.omarorum* ante la descarga espontánea del órgano eléctrico; b) evaluar los cambios en las respuestas basales de estas células ante el movimiento de un objeto conductivo enfrentado a la piel del pez (de forma similar a lo que ocurra durante la exploración activa de un objeto por el pez).

En los capítulos siguientes (del capítulo 4 al 7) se exponen y discuten: a) el análisis teórico y los resultados experimentales de la formación de las imágenes físicas que muestran la existencia de un estrecho rango espacial donde puede ocurrir la electrorrecepción activa y ponen en evidencia los aspectos particulares de la formación de las imágenes eléctricas en esa región; y b) los resultados de los experimentos comportamentales y los registros electrofisiológicos de la actividad de las neuronas del LE que también muestran el pequeño alcance espacial (casi de contacto) de esta modalidad sensorial. Estos resultados también sugieren que los cambios locales en la amplitud del estímulo en la región de la fóvea electrosensorial pueden mejorar la detección de irregularidades en la superficie del objeto, tal cual ocurre cuando la superficie de un objeto es explorada por el tacto activo. Cada uno de estos capítulos incluye una introducción específica, una breve descripción del diseño experimental y, finalmente, una discusión de los resultados específicos. Una descripción detallada de los métodos aparece al final (Capítulo 10). Por último, en los capítulos "Discusión de la tesis" y "Conclusiones y perspectivas" (capítulos 8 y 9, respectivamente) se integran todas las conclusiones parciales y desarrollan los argumentos que fundamentan a la hipótesis general.

El capítulo 4 "*La formación de la imagen física de un objeto"* presenta los resultados obtenidos en la caracterización de la imagen física de un objeto sobre la superficie electrosensorial así como el análisis de los factores que la determinan. En la imagen física de un objeto se pueden distinguir dos componentes: un efecto global y un efecto local. Mientras que el primero depende de la forma, el tamaño y la impedancia eléctrica del objeto así como de su posición y orientación respecto a las líneas del campo asociado a la DOE, el efecto local se debe a la existencia de inhomogeneidades en la superficie del objeto enfrentada a la piel del pez. Ambos efectos llevan información diferente sobre el mismo objeto. Los resultados de este capítulo fueron publicados en Pereira y Caputi (2010) y Caputi et al. (2011).

En el capítulo 5 "*Respuesta de las neuronas del lóbulo eléctrico de Gymnotus omarorum"* se describen las respuestas basales de las neuronas del LE a la propia DOE (descarga espontánea del animal) y se caracterizan sus patrones de probabilidad de descarga peri-DOE. Además, se analizan las respuestas de estas neuronas ante un objeto conductivo moviéndose paralelo a la piel del pez a distintas velocidades. Los resultados presentados en este capítulo permiten comprender algunas claves del procesamiento temprano de la información sensorial. Algunos de estos resultados fueron publicados en Pereira et al. (2014).

En el capítulo 6 *"Alcance espacial de la electrorrecepción activa"* se evalúa el rango espacial de la electrorrecepción a través del registro de las imágenes físicas, de experimentos comportamentales y de las respuestas de las neuronas del lóbulo eléctrico cuando un objeto conductivo se mueve a distancias crecientes del animal. Los resultados de este capítulo fueron publicados en Pereira et al. (2012).

El capítulo 7 *"Efectos de contexto sobre la electrorrecepción"* muestra cómo el contexto determina no solo la generación de las imagen física de un objeto cercano al pez sino también la capacidad del animal de detectarlo. Los resultados de este capítulo fueron publicados en Aguilera et al. (2012).

Capítulo 4

La formación de la imagen física de un objeto

Los elementos que componen a una escena particular así como la posición relativa de los mismos, determinan las características de las imágenes que estimulan a un sistema sensorial (imágenes-estímulo). Para entender a la electrorrecepción activa es necesario conocer el proceso de formación de las imágenes físicas de los objetos del entorno cercano del animal y las características de estas. Estos objetos al ser polarizados por el campo basal asociado a la DOE actúan como fuentes virtuales de energía eléctrica y proyectan una imagen eléctrica física en la piel del pez cubierta de electrorreceptores.

En este capítulo, se abordan los mecanismos biofísicos de la formación de la imagen en el sistema electrosensorial activo y se discuten los efectos de las propiedades eléctricas pasivas del agente sensorial así como el papel de la exploración en la electrorrecepción. Además, se evalúa como las características del objeto, en particular su tamaño, posición y textura eléctrica, son representadas en su imagen eléctrica.

Al analizar cómo se arma el escenario electrosensorial surgen las siguientes preguntas: (a) ¿cómo se representa un elemento de una escena en la imagen-estímulo que se transducida por los receptores sensoriales?, (b) ¿cómo las características del objeto aparecen representadas en su imagen física?; (c) ¿cómo depende la imagen física de un objeto de la presencia del agente sensorial que explora la escena? , (d) ¿cómo las acciones del agente sensorial podrían influir en la construcción de un objeto sensorial?

A través del análisis teórico de la escena electrosensorial y la formación de la imagen eléctrica, y del registro directo del campo local asociado a la DOE, fue posible extraer importantes conclusiones al respecto. Los resultados presentados en este capítulo ayudan a comprender el rol del cuerpo del pez y la incidencia de la geometría del objeto en la formación de las imágenes eléctricas particularmente a nivel de la fóvea electrosensorial. Los mismos se organizan de la siguiente forma:

1) Análisis teórico de la escena electrosensorial y la formación de la imagen eléctrica. Por medio del método de las imágenes fue posible describir la naturaleza de las imágenes físicas de objetos simples inmersos en el campo de la DOE. A pesar de que este análisis arroja importantes resultados al respecto, la formación de las imágenes físicas sobre el mosaico sensorial depende de las características reales del medio en el que ocurre la electrorrecepción activa, donde se encuentran más de un objeto. En este caso, cada objeto afecta al campo generado por los otros de modo que la perturbación del campo basal que introduce un objeto en particular está determinado por la presencia de otros objetos en la escena (Caputi y Budelli, 2006) y la imagen física resultante sobre la superficie electrosensorial del pez no es la simple suma de las imágenes de los componentes elementales sino que está condicionada por la distribución de impedancias del espacio que rodea al pez (Budelli et al, 2002; Rother et al., 2003; Pereira et al., 2005; Migliaro, 2006,

Pereira, 2009). En este sentido, el análisis teórico también permitió predecir los efectos del cuerpo del propio pez al actuar como una carga para las fuentes virtuales generadas por otros objetos inmersos en el campo de la DOE (Migliaro et al., 2005; Caputi y Budelli, 2006;).

2) Los efectos del agente sensorial en la formación de las imágenes físicas. El análisis teórico de la formación de la imagen física de un objeto tanto en la región curva de la fóvea como sobre la superficie plana del costado del pez, y el registro directo de las imágenes eléctricas de objetos de diferentes formas y tamaños enfrentados a la piel, permitió concluir sobre la incidencia de la conductividad y la forma del cuerpo del pez en el perfil espacial de la imagen eléctrica de un objeto. La influencia del cuerpo del pez sobre la imagen física de un objeto se hace más evidente para objetos muy cercanos al pez, aumentando la amplitud de la imagen de un objeto y constituyendo entonces un verdadero mecanismo pre-receptorial (Migliaro et al., 2005; Sicardi et al., 2000). Además, la geometría del cuerpo condiciona el perfil espacial de la imagen física de un objeto. Como la electrorrecepción activa es una modalidad sensorial de corto alcance, es importante considerar la complejidad del campo en el espacio cercano al pez, las variaciones locales en la geometría del campo debidas a las características geométricas del cuerpo del pez y el efecto del cuerpo conductivo sobre la amplitud y la atenuación de las imágenes físicas de objetos muy próximos. Las irregularidades geométricos de la región cefálica del cuerpo del pez (por la presencia de la boca, las papilas olfatorias, los ojos y las agallas), hacen muy difícil desarrollar modelos computaciones más realistas de las imágenes eléctricas en esta región. Además, las particularidades geométricas de la cabeza del pez están asociadas a cambios de la resistencia cutánea lo cual también afecta al campo local. De aquí la importancia de registrar en detalle las imágenes de objetos muy próximos al pez sobre superficies curvas para verificar las predicciones de un modelo general de formación de imágenes que complemente los resultados obtenidos del registro y modelado de las imágenes eléctricas sobre la superficie plana del costado del cuerpo. Las consideraciones previas sobre la geometría de la superficie receptora y la necesidad de una exploración experimental más detallada de las imágenes eléctricas sobre la región de la cabeza del pez, cobran especial relevancia al considerar que es en la región perioral donde se ha descrito una fóvea electrosensorial (Castelló et al., 2000).

3) Las características globales y locales del objeto se codifican en el perfil de *rms*DOEL en la fóvea. Por último, el registro de las imágenes eléctricas de diferentes objetos permitió evaluar cómo se representan el tamaño y la posición del objeto en el perfil espacial de su imagen física, y si existen evidencias de una "textura eléctrica" en los perfiles registrados.

Métodos: análisis teórico y registro experimental de la imagen eléctrica.

Los resultados de este capítulo se obtuvieron a través de dos aproximaciones: el análisis teórico de la situación y el registro experimental del campo local asociado a la DOE (DOEL) contra la piel del pez.

Análisis teórico de la formación de la imagen eléctrica. Mediante el método de las imágenes (Jackson, 1975) se calcularon analíticamente las imágenes eléctricas correspondientes a diferentes distribuciones de cargas puntuales que modelaban las fuentes eléctricas (primarias y secundarias) involucradas en la electrorrecepción[6]. La aproximación teórica al problema de entender la formación de las imágenes eléctricas en la piel del pez, consistió en un espacio compuesto por dos regiones (hemi-espacios) de diferentes conductividades separadas por una superficie plana (correspondiente a la piel del pez). El medio de mayor conductividad representa al cuerpo del pez. Las fuentes eléctricas (cargas puntuales) se ubicaron a uno u otro lado de la frontera entre ambas regiones según la condición que se deseará simular (fuente primaria o secundaria). En esta disposición, el gradiente de potencial a través de la superficie de separación de ambos hemi-espacios (campo eléctrico) es proporcional a la densidad de corriente a través de la misma (Ley de Ohm, Sears y Zemanski, 1954). Cuando la fuente eléctrica se ubica en el medio de menor conductividad (simulando el efecto de un dipolo cercano al pez), la componente de la densidad de corriente normal a la interfase es una buena descripción de la imagen eléctrica correspondiente a esa fuente (Sicardi et al., 2000). Por otra parte, cuando la fuente eléctrica se ubica en el medio de mayor conductividad (correspondiente al cuerpo del pez), el análisis teórico permitió comprender el efecto del cuerpo del pez en el campo generado por la DOE. Para determinar las imágenes físicas de grandes objetos o sobre superficies curvas, se debe recurrir a aproximaciones numéricas computacionales. Esto se hizo para el análisis teórico de la formación de la imagen sobre una superficie curva que simulaba a la cabeza del pez.

Registro directo del campo eléctrico local. Para determinar la imagen eléctrica de un objeto enfrentado a la piel del pez, se midió el campo eléctrico local contra la piel del pez por dos métodos: (a) medida directa de la diferencia de potencial transcutánea (T-DOEL) entre un electrodo interno al cuerpo del pez y otro electrodo externo (método restringido a la región perioral), y (b) cálculo del campo local en el agua adyacente a la piel del pez a través del registro de la diferencia de potencial a lo largo de las 3 dimensiones espaciales ortogonales del campo (3D-DOEL, ver capítulo 10 para la descripción detallada de ambos métodos). En ambos tipos de registro, se calculó el valor eficaz (valor cuadrático medio, *rms*) de las DOELs en un periodo de 10 ms en presencia y en ausencia del objeto. Se determinó el perfil de la imagen eléctrica del objeto como el incremento (ΔrmsDOEL= *rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$ - *rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$) o la modulación (Modulación = *rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$ /*rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$) de este valor.

6 El método de las imágenes se basa en el teorema de unicidad del potencial (Jackson, 1954; Nunez, 1981) y permite abordar el problema de una o más cargas puntuales en presencia de una superficie límite (frontera) que separa dos medios de diferentes conductividades. El teorema de unicidad del potencial indica que si una función satisface la ecuación de Poisson-Laplace dentro de una región del espacio y se fija la condición de frontera en los límites de esta región, entonces esta función es única. En consecuencia, las distribuciones de carga que crean el mismo campo son equivalentes, de modo que se puede tomar la distribución de carga más simple con el fin de calcular el efecto de los elementos en un campo eléctrico.

Resultados

4. 1. Análisis teórico de la escena electrosensorial y de la formación de las imágenes físicas.

La escena electrosensorial está constituida por el conjunto de objetos que al modificar a la portadora eléctrica, pueden ser sensados por el animal. Los objetos que componen una escena particular así como la posición relativa de los mismos, determinan las características de las imágenes que estimulan a un sistema sensorial (imágenes-estímulo). Para comprender la electrorrecepción activa es preciso entender la formación de las imágenes físicas de los objetos que constituyen a la escena electrosensorial. El análisis teórico sobre la formación de las imágenes físicas, basado en el método de las imágenes, permite extraer importantes conclusiones al respecto.

La Fig. 1 muestra una diagrama de la situación más simple que pueda tenerse: un medio ideal constituido por 2 hemiespacios infinitos de conductividades homogéneas y diferentes σ_1 y σ_2, siendo σ_1 menor a σ_2. Se considera un monopolo eléctrico (+) de intensidad I ubicado en el lado de menor conductividad (σ_1) a una distancia h del plano de separación entre los dos hemiespacios. La tierra del sistema (punto de potencial eléctrico nulo) se encuentra en el infinito. Para simplificar el análisis de esta situación, se toma un sistema de coordenadas cilíndricas con su cero en la intersección entre el plano de separación de los medios y el eje perpendicular que pasa por el punto de aplicación de la corriente. En este sistema de coordenadas, z es la dimensión a lo largo del eje perpendicular y r es la distancia al eje. La distancia entre la fuente de corriente y un punto de coordenadas (z, r) viene dada por:

$$D = (r^2 + (z + h)^2)^{½} \qquad \text{(Ec. 1)}$$

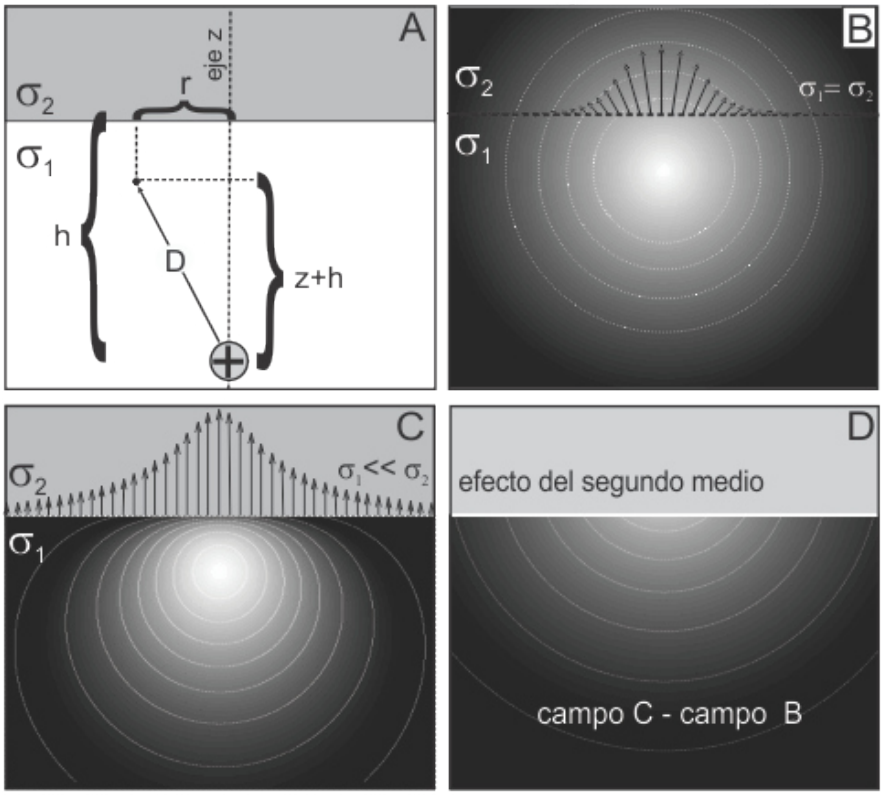

Figura 1. Imagen eléctrica de un monopolo.. A) El esquema muestra los parámetros usados para modelar el campo eléctrico de un monopolo. Se consideró un sistema de coordenadas cilíndrico con el cero en la intersección entre el plano de separación entre los medios y el eje perpendicular que pasa por el punto de aplicación de la corriente (0); z es la dimensión a lo largo del eje y r es la distancia al eje. Debido a la simetría axial del problema, el cálculo realizado para un plano dado que contiene al eje es equivalente a cualquier otro plano que lo contenga. B) Potencial generado por un monopolo en un medio homogéneo ($\sigma1 = \sigma2$). C) Potencial generado por el mismo monopolo en un medio no homogéneo que consiste en dos hemiespacios de conductividades muy diferentes separados por un plano ($\sigma1 << \sigma2$). Las flechas en A y B indican el campo en el límite entre ambos medios. D) Campo inducido por la polarización del medio más conductivo.

El potencial eléctrico en el hemiespacio más conductivo (σ_2 , z> 0) puede calcularse como (Nunez, 1981) (Fig. 1C):

$$\Phi z>0 = I / (2.\pi. (\sigma_1 + \sigma_2) .D) \quad \text{(Ec. 2)}$$

La polarización del hemiespacio más conductivo afecta al otro lado donde se ubica el monopolo eléctrico. La Fig. 1D muestra este efecto, el cual puede cuantificarse como la diferencia del campo de potencial en estas condiciones (Fig. 1C) y el obtenido cuando las conductividades de los dos medios son iguales (Fig. 1B).

Si se suman los efectos de varios monopolos como este, actuando como fuentes y sumideros, es posible calcular el campo en una situación más realista a la obtenida al considerar un único monopolo eléctrico. Si se suponen dos polos eléctricos de igual magnitud (I) pero de polaridad opuesta orientados a lo largo de z, se obtiene la siguiente expresión para el potencial en el punto de coordenadas (z,r):

$$\Phi z>0 = I (D_1 - D_2) / (D_1 * D_2). (2.\pi. (\sigma_1 + \sigma_2)) \quad \text{(Ec. 3)}$$

Si en lugar de tener un par de monopolos eléctricos de igual magnitud pero signos contrarios (dipolo eléctrico), se tiene una distribución de pares de dipolos alineados, el potencial eléctrico en el punto (z,r) es la suma del potencial correspondiente a cada dipolo. A una distancia lo suficientemente lejos el efecto de esta distribución de cargas es igual al de un dipolo que la sustituya[7].

A través del teorema de unicidad del potencial en el que se basa el método de las imágenes, es posible calcular el potencial en un punto dado del hemiespacio donde se ubica la fuente (z <0) y derivar de esta expresión el campo eléctrico. En el caso de la fuente de corriente compuesta por varios polos, el potencial viene dado por:

$$\Phi z<0 = [1 / (4.\pi.\sigma_1)] \Sigma [(I_i / D_i + ((\sigma_1-\sigma_2) /(\sigma_1+\sigma_2)).(I_i / S_i)] \quad \text{(Ec. 4)}$$

donde D_i y S_i son las distancia desde el punto donde se evalúa el potencial a los polos en el hemiespacio real (z<0) y a las fuentes virtuales especulares en el otro hemiespacio (z>0) respectivamente.

Cabe aclarar que los polos virtuales y reales se ubican a igual distancia de la frontera entre ambos medios. Gracias a la simetría del potencial respecto a una linea perpendicular desde los polos al plano de separación entre los hemiespacios, basta con considerar únicamente dos dimensiones espaciales para evaluar el campo (en otras palabras, la simetría axial del campo generado por un dipolo perpendicular a la superficie es independiente del acimut).

La imagen-estímulo en el plano de separación entre los dos hemiespacios generada por una fuente y un sumidero (dipolo) ubicados en el hemiespacio menos conductivo, tiene una estructura centro-periferia opuestos debido a que el flujo neto de corriente a través del plano de separación es nulo (teorema de Gauss, Sears y Zemansky, 1954, Fig. 2A y 2B). La Fig. 2C muestra el nuevo campo generado por la

7 En la electrorrecepción activa, la atenuación del campo eléctrico con la distancia hace que la imagen debida a un objeto lejano sea demasiado pequeña como para ser detectada. El campo lejano solo podría ser usado para dos propósitos: para encontrar grandes objetos contextuales como las paredes del tanque y para la electrocomunicación.

polarización del hemiespacio conductivo sobre el lado menos conductivo donde se ubica el dipolo.

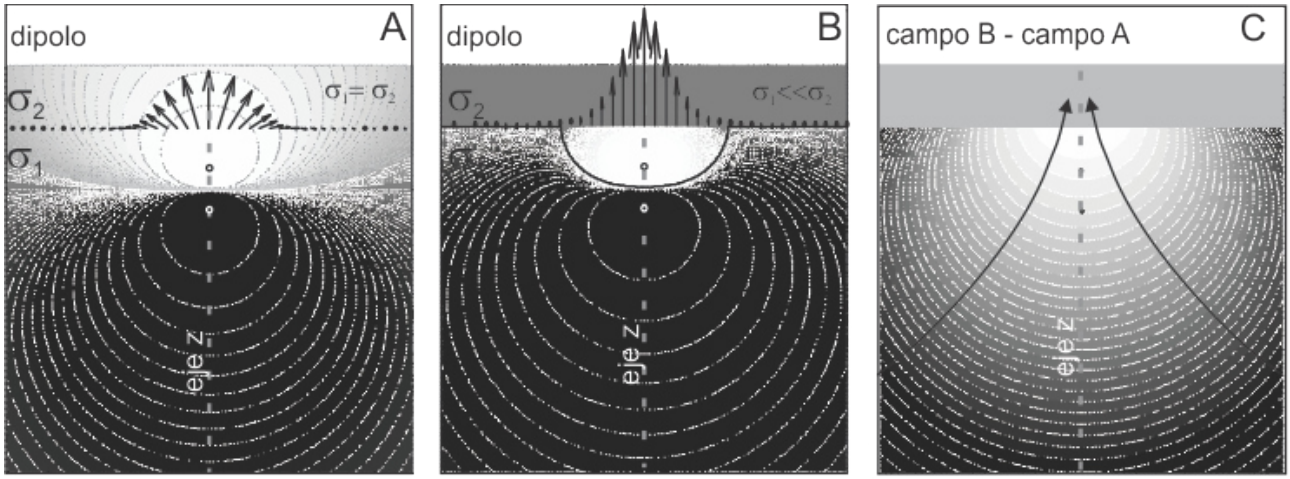

Figura 2. Imagen eléctrica de un dipolo. A) Potencial generado por un dipolo en un medio homogéneo (σ1 =σ2). B) Potencial generado por el mismo dipolo en un medio no homogéneo con dos hemiespacios de conductividades muy diferentes separados por un plano (σ1 << σ2). Las flechas en A y B indican el campo en el límite entre ambos medios. C) La polarización del medio más conductivo indujo un nuevo campo que se puede calcular como la diferencia entre el campo sin el segundo medio de mayor conductividad (campo A) y el campo con el segundo medio (campo B). Las flechas indican un sumidero de corriente delante del dipolo.

Las características de la imagen sobre el plano de separación dependen de la distancia a la pared y de la relación entre las conductividades de ambos medios. Mientras que el ancho de esta imagen aumenta a medida que aumenta la distancia del dipolo a la pared (Rasnow 1996; Caputi et al., 1998; Sicardi et al., 2000), su amplitud máxima (en el punto de proyección ortogonal del dipolo sobre el límite de los dos hemiespacios) es mayor cuanto más diferentes sean las conductividades de ambos medios.

Así por ejemplo, el máximo de la imagen se duplica cuando la conductividad en el hemiespacio más conductivo (σ_2) tiende a infinito y se reduce a 0 cuando σ_2 es nula (Fig. 3A).

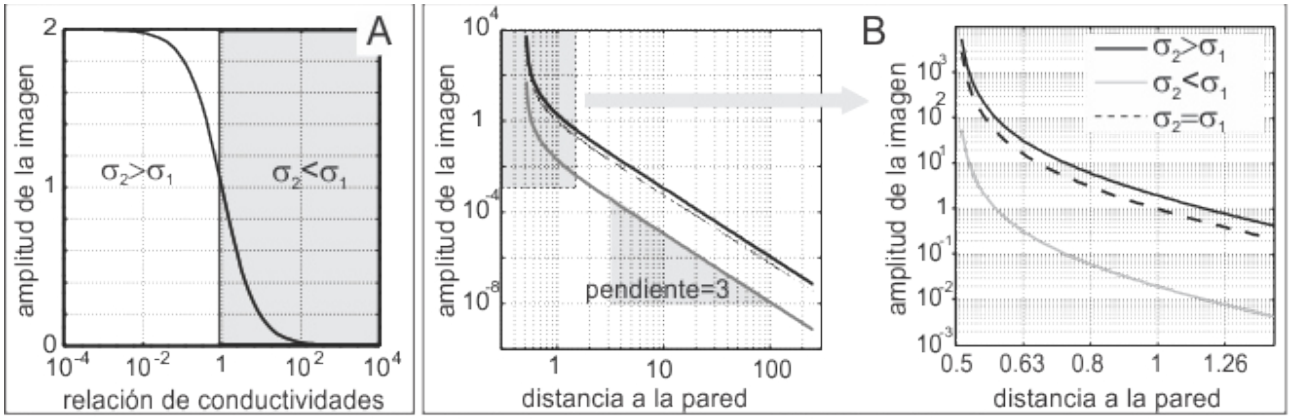

Figura 3. La amplitud de la imagen es función de la relación entre las conductividades de ambos medios y de la distancia. A)Amplitud de la imagen en función de la relación de conductividades σ_2/σ_1(normalizada por la amplitud del campo de un dipolo en un medio homogéneo). B) Amplitud de la imagen (normalizado como en A) en función de la distancia medida en longitudes del dipolo (separación entre las cargas). Cerca del pez (gráfica derecha) la atenuación es más pronunciada que a mayores distancias (gráfica izquierda). La línea punteada corresponde al medio homogéneo; la línea negra al hemiespacio del dipolo con una conductividad mucho menor que la del otro hemiespacio; la línea gris al hemiespacio del dipolo con una conductividad mucho mayor que el otro hemiespacio.

El potencial eléctrico máximo en el centro de la imagen se puede calcular como:

$$\Phi \text{ en el centro de la imagen} = I .a /(2.\pi.(\sigma_1+\sigma_2))] / (d^2 - (a / 2)^2) \quad \text{(Ec. 5)}$$

donde a es la distancia entre los polos (brazo del dipolo) y d la distancia del punto medio entre los polos a la frontera entre los medios. La derivada espacial del potencial eléctrico en la dirección d representa al módulo del campo eléctrico local en el límite entre ambos medios:

$$E_{\text{centro de la imagen}} = [I .a /(2.\pi.(\sigma_1 +\sigma_2))] * [- 2d / (d^2 - (a / 2)^2)^2] \quad \text{(Ec. 6)}$$

Al aumentar la distancia, disminuye el máximo valor del potencial y del campo sobre la superficie que separa ambos medios (Fig. 3B y ec. 6). Esta atenuación del campo con la distancia es muy importante al evaluar el alcance de detección y discriminación en la electrolocalización (ver capítulo 6 de la tesis). La detectabilidad de un dipolo ubicado en una posición dada del espacio, puede evaluarse a través del contraste máximo respecto al ruido sobre la superficie sensorial. El contraste de la imagen es proporcional al campo máximo a través de la superficie de separación de ambos medios. El mayor contraste ocurre en el punto enfrentado al dipolo, cuando el eje del dipolo se orienta perpendicular a la superficie sensorial. A partir de la ecuación 6 es posible predecir como la distancia del objeto a la superficie sensorial afecta su detectabilidad, aspecto que condiciona el alcance espacial de la electrorrecepción activa.

Las ideas generales sobre el campo eléctrico en el espacio formado por dos medios de diferentes conductividades desarrolladas hasta aquí, permiten comprender la naturaleza de las imágenes eléctricas en un sistema electrosensorial. En este caso, se puede considerar que el hemiespacio más conductivo (sin los polos) corresponde al cuerpo del pez y el plano de separación de ambos medios representa su piel, es decir la superficie sensorial donde se forman las imágenes eléctricas de los objetos cercanos al pez. En este caso, las conductividades σ_1 y σ_2 de los medios 1 y 2 corresponderían a las del agua y al pez respectivamente (σ_{agua} y σ_{pez}). Para entender la formación de imágenes eléctricas en la electrorrecepción es necesario considerar al pez como parte integral de la escena para calcular el campo en la superficie sensorial donde se ubican los receptores[8].

Los objetos no-electrogénicos inmersos en un campo eléctrico, al polarizarse, se comportan como fuentes eléctricas "secundarias" (Lissman y Machin, 1958). Mientras que un objeto inmerso en un medio de igual conductividad no tiene ningún efecto sobre el campo basal, en los objetos de diferente conductividad (y / o permitividad) respecto al medio el campo eléctrico original causa una redistribución de carga (y/o reorientación de las mismas) que polariza al objeto en la dirección del campo, lo cual introduce cambios en el campo. La redistribución de carga en los elementos más conductivos que el medio circundante refuerza al campo local, de modo que el objeto actúa como una fuente secundaria que genera corriente en el mismo sentido que el campo original. Por su parte, en los elementos con menor conductividad que el entorno, las cargas se reorientan de modo que se oponen al campo original local y el objeto actúa como una fuente secundaria que genera corriente en el sentido contrario al campo original (Lissmann y Machin, 1958).

8 En el pez real existe una capa de la piel con una conductividad diferente a la del cuerpo, aspecto que no será considerado en el análisis pero que afecta la formación de la imagen (Caputi et al., 1998; Migliaro et al., 2005).

La Fig. 4 muestra el efecto de una esfera de radio ρ y conductividad σ_2 colocada en un medio homogéneo de conductividad σ_1 donde existe un campo de potencial Φ. Según la ecuación 7, el nuevo potencial (ΦN) en un punto dado (cercano a la esfera) es la suma del potencial asociado al campo original (Φ) y el potencial debido a la presencia de la esfera. Este último potencial es equivalente a una nueva fuente ubicada en el lugar de la esfera y corresponde a la estampa de la esfera (Caputi et al., 2008). El campo resultante, identificado por Lissmann y Machin (1958) como "perturbación del campo por el objeto" viene dado por:

$$\Phi N\,(r) = \Phi\,(r) + \Phi\,(r_0)\,[\,(\sigma_1-\sigma_2)\,/(\,2.\sigma_1+\sigma_2)\,]\,.\,(\rho\,/\,r)3 \qquad \text{(Ec. 7)}$$

donde σ_1 corresponde a la conductividad del medio, σ_2 a la conductividad de la esfera, ρ es el radio de la esfera y r es la distancia radial desde el centro de la esfera hasta el punto en el que se calcula potencial.

El campo eléctrico resultante en presencia de la esfera es afectado por el mismo factor que afecta al potencial. Por lo tanto este campo eléctrico en presencia de la esfera puede obtenerse como la suma vectorial del campo del dipolo ("fuente primaria") y el campo de otra fuente colocada en el lugar de la esfera y orientada en la dirección del campo original ("fuente secundaria"). Por lo tanto, el campo resultante en presencia de un solo objeto puede separarse en el campo original en ausencia del objeto y la perturbación del campo por el objeto (Lissmann y Machin, 1958).

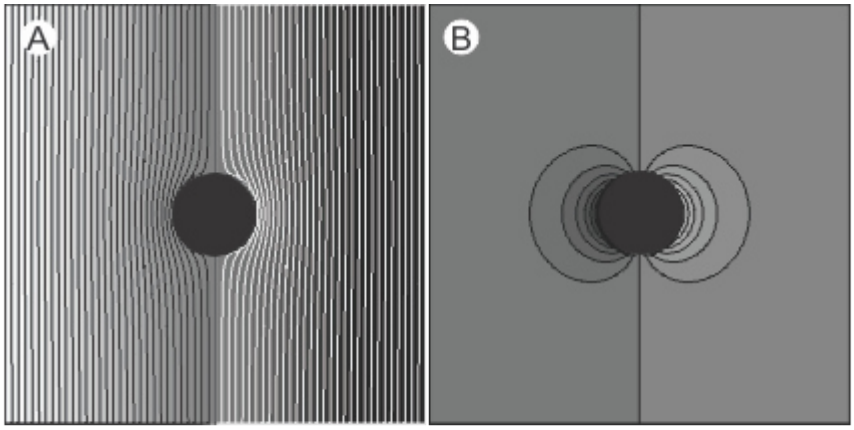

Figura 4. Perturbación del campo perturbado por el objeto. A) Efecto de una esfera conductora en un campo eléctrico uniforme. B) La esfera actúa como una nueva fuente generadora responsable de la perturbación del campo por el objeto. Este campo es similar al de un dipolo ubicado en lugar de la esfera.

La ecuación 8 permite calcular el potencial asociado a la perturbación del campo en un punto dado (r, α), donde α es el ángulo entre el campo local original (E) y la dirección del objeto al punto (r, α):

$$\text{Potencial de la perturbación del campo } (r,\alpha) = E.\,r.\,\cos(\alpha).[(\sigma_1-\sigma_2)\,/(\,2\sigma_1+\sigma_2\,)\,]\,.\,(\rho\,/\,r\,)^3 \qquad \text{(Ec. 8)}$$

La derivada espacial del potencial eléctrico en la dirección definida por α es la perturbación del campo :

$$\text{Perturbación del campo } (r,\alpha) = 2.E.\,\cos(\alpha).[(\sigma_1-\sigma_2\,)\,/(\,2\sigma_1+\sigma_2\,)\,]\,.\,(\rho\,/\,r\,)^3 \qquad \text{(Ec. 9)}$$

Las características de la fuente secundaria generada por la polarización de un objeto inmerso en un campo eléctrico, dependen de 3 factores: a) el campo original (primario) en el sitio donde se ubica al objeto, b) la impedancia relativa del objeto respecto a la del medio y c) el tamaño y la forma del objeto. El desarrollo previo muestra la incidencia de los dos primeros factores (el campo y la relación de

conductividades) sobre la fuente secundaria.

Por otra parte, el volumen (ρ^3), la forma y la conductividad relativa [$(\sigma_1-\sigma_2) /(2\sigma_1+\sigma_2)$] pueden agruparse como una característica intrínseca del objeto que Lissmann y Machin (1958) denominaron imprimancia[9].

Es preciso tener en cuenta que el volumen y la forma del objeto afectan de forma diferente a su impimancia. Si aumenta el volumen del objeto sin cambiar su forma, cambia la amplitud de la perturbación del campo por el objeto. En cambio si se modifica la forma del objeto (cambia la relación entre las dimensiones del objeto), se altera la relación entre las componentes del campo de forma diferente. Podría pensarse que mientras que la forma es una magnitud vectorial, el volumen es una magnitud escalar. Solo en el caso de un campo uniforme, el incremento de la imprimancia con el volumen (y el consiguiente incremento de la perturbación del campo) es independiente de la forma.

Debido a su simetría esférica, la imprimancia de una pequeña esfera se relaciona linealmente con su volumen:

$$\text{imprimancia} = [(\sigma_1-\sigma_2) /(2\sigma_1+\sigma_2)] \cdot \rho^3 \quad \text{(Ec. 10)}$$

A partir de esta ecuación, se puede concluir que mientras que para una esfera perfectamente conductora ($\sigma 2 >> \sigma 1$) la imprimancia es igual a - ρ^3, para una esfera perfectamente aislante ($\sigma_2 = 0$), su imprimancia vale $\rho^3 / 2$.

El razonamiento previo no es válido cuando el campo eléctrico no es uniforme y el objeto es lo suficientemente grande como para cubrir regiones del espacio de campos locales con diferentes direcciones. Sin embargo, en estos campos no uniformes sigue siendo válido que a mayor volumen del objeto, mayor imprimancia. Por su parte, la forma de un objeto está determinada por la relación entre sus diferentes dimensiones espaciales y es independiente del volumen. Sin embargo, la imprimancia de un objeto de forma compleja depende significativamente de su tamaño y su posición respecto al campo. El efecto de la forma es más importante en objetos grandes, ya que los efectos de sus bordes y vértices pueden ser muy diferentes según sea su orientación respecto al campo local. Por esta razón, los objetos grandes inmersos en campos complejos pueden generar campos secundarios cercanos muy complejos y difíciles de interpretar.

A partir de la imprimancia de un objeto y el campo basal que lo "ilumina" (campo polarizador), se puede obtener una expresión que permite calcular la magnitud de la fuente secundaria equivalente al objeto. Esta fuente secundaria se conoce como “estampa del objeto en ese campo”[10] (Caputi et al., 2008).

9 El término imprimancia fue acuñado inicialmente por Lissmann y Machin (1958). Según cita textual: “In the absence of a suitable word to describe quantitatively the effect of an object on an electric field, the word 'imprimence' has been coined. It is derived from 'impriment' ('something that impresses or imprints') with an ending denoting quantitative measure (cf. 'capacitance'). The use of this coined word avoids the subjective implications of such words as 'electrical perceptibility' or 'visibility'.” Otros autores usan expresiones diferentes para el mismo factor, por ejemplo Rasnow (1996) y Nelson (2005) usan el término “contraste”. Sin embargo es más apropiado considerar al “contraste” como una característica de la imagen y no una característica del objeto-estímulo.

10 La estampa de un objeto en un campo dado, es el patrón espacial y temporal de fuerzas electromotrices que en ausencia del objeto generarían la misma perturbación del campo basal que la introducida por el objeto.

En el caso de una pequeña esfera , es una función hiperbólica de su impedancia, proporcional al volumen de la esfera y al campo basal.

$$\text{Estampa} = E.\cos(\alpha).\ [(\sigma_1-\sigma_2)/(2\sigma_1+\sigma_2)]\ .\ \rho^3 \quad \text{(Ec. 11)}$$

Mientras que la imprimancia es una propiedad del objeto y la conductividad del medio, la estampa del objeto es un parámetro medible que representa la fuente equivalente al efecto del objeto polarizado por el campo basal E. Es importante destacar que el concepto de estampa sirve tanto para caracterizar a una fuente secundaria (reemplazando al objeto) como a una fuente primaria (tal como una batería u otro pez). En ambos casos, la estampa produciría la misma imagen-estímulo sobre la superficie sensorial del pez que el objeto o la fuente primaria. Si bien la estampa es un concepto muy útil cuando se quieren entender las bases físicas del proceso de formación de las imágenes físicas, determinar la estampa de un objeto puede resultar difícil cuando el objeto no es una esfera pequeña como la considerada previamente. Por esta razón, para explorar experimentalmente los efectos de la imprimancia sobre la formación de imágenes físicas se diseñó el objeto de prueba cilíndrico de plástico con las bases conductoras descrito en el capítulo de Métodos. Como en el caso de la esfera, la estampa del objeto es una función hiperbólica de su impedancia. También es proporcional a la diferencia de potencial (V) entre los extremos del cilindro de agua desplazado por el objeto, ubicado en el mismo sitio del campo basal en ausencia del objeto.

$$\varepsilon_{objeto} = -V.\ (R_w^{\,2} + R_w\,(R_s - R_o) - R_o.R_s\,) / (R_w\,(R_o + R_s\,)) \quad \text{(Ec. 12)}$$

4.2. Los efectos del agente sensorial en la formación de las imágenes físicas.

Como se explicó en la introducción de este capítulo, el cuerpo del pez además de ser la fuente electrogénica primaria en la electrorrecepción activa, forma parte de la escena electrosensorial y al polarizarse afecta las imágenes de otros objetos cercanos. Además, la forma del mismo determina el perfil de las imágenes físicas sobre el mosaico electrosensorial. Los resultados que se presentan a continuación dan cuenta de esto.

4.2.1. El cuerpo del pez forma parte de la escena electrosensorial.

El cuerpo del pez es siempre parte de la escena y como todo elemento de la escena de conductividad diferente a la del agua, modifica al campo eléctrico original (primario) generado por la DOE. El efecto del cuerpo del pez sobre el campo primario se puede entender a través del ejemplo de los dos hemiespacios homogéneos de conductividades diferentes descrito previamente. Si bien este modelo simplifica bastante la situación real ya que el cuerpo del pez es finito y asimétrico, permite llegar a conclusiones válidas y aplicables a la situación real.

En el análisis previo se consideraba al dipolo eléctrico en el hemiespacio menos conductivo (es decir, fuera del cuerpo del pez), ya que representaba a una fuente eléctrica secundaria en el entorno cercano del animal. Sin embargo, es posible considerar a este dipolo en el lado más conductivo (dentro del

cuerpo del pez) de modo de entender como la presencia del cuerpo conductivo del pez altera al campo generado por el dipolo. En este sentido, las figuras 2 A y B podrían corresponder al campo de un dipolo sin y con la presencia del cuerpo del pez respectivamente. Sustrayendo ambos campos, podría determinarse la perturbación del campo asociada al cuerpo del pez (Fig. 2C). La presencia del cuerpo del pez, de mayor conductividad eléctrica que el agua circundante, determina la existencia de un gran sumidero frente al polo positivo del dipolo. Por esta razón, al ubicar un objeto en esta región será mayor la amplitud de su imagen física. Este efecto, proporcional al cambio en el campo del dipolo causado por la presencia del pez, es mucho mayor a distancias muy próximas al pez. A muy cortas distancias, la mayor parte de la corriente generada por una fuente externa es canalizada por la alta conductividad de los tejidos corporales internos. Es posible asegurar entonces, que el cuerpo del pez se comporta como un mecanismo pre-receptorial que mejora el contraste de la imagen.

También la forma del cuerpo del pez y no solo su alta conductividad, determina las características de la imagen de un objeto. El aumento en el diámetro del cuerpo del pez en la dirección caudo-rostral causa el aumento perioral de los campos generados externamente lo que se ha denominado efecto "funnelling" del cuerpo de pez (Castelló et al., 2000; Caputi et al., 2002; Migliaro et al., 2005)[11]. La geometría del pez determina una mejora significativa de la portadora local y de la imagen-estímulo en la región perioral, donde se ha descrito una fóvea electrorreceptiva (Castelló et al., 2000; Caputi et al., 2002; Baceló et al., 2008). Este efecto depende además de a) la intensidad del campo, b) la orientación del pez respecto a las líneas de campo y c) la longitud y la conductividad del cuerpo del pez.

4.2.2. El agente sensorial como fuente eléctrica.

En los peces eléctricos de descarga débil, el órgano eléctrico genera descargas repetitivas especie-específicas con formas de onda estereotipadas. Como se explicó, puede modelarse esta situación considerando un dipolo ubicado en el medio más conductivo (cuerpo del pez). De igual forma en que el dipolo polariza al hemiespacio en el que se encuentra, la DOE polariza al cuerpo del pez volviéndolo una fuente secundaria que crea un campo eléctrico en el agua circundante. El potencial eléctrico (y por lo tanto la magnitud del campo) en una posición del entorno (lado menos conductivo, z> 0), aumenta en un factor $[2\sigma_{pez} / (\sigma_{pez} + \sigma_{agua})]$ (Nunez, 1981) por la presencia de la fuente primaria (OE) en el interior del medio más conductivo (cuerpo del pez), respecto al potencial obtenido al colocar el dipolo en el medio homogéneo de conductividad más baja.

11 En el caso de un pez con cola cónica la forma del cuerpo se puede aproximar a un cono. La ecuación del cable indica que la amplitud de la corriente transcutánea decae exponencialmente con la distancia desde la fuente. La tasa de decaimiento a una distancia dada depende de la relación entre las resistencias transcutánea e internas la cual es proporcional al diámetro del cuerpo. Si el pez se considerara como un cilindro infinito, una fuente situada en cualquier punto sería atenuada de manera similar a ambas direcciones. Por otra parte, en un pez cónico la relación entre las resistencias transcutánea e interna aumenta proporcionalmente con la distancia al vértice del cono (es decir, la cola), de modo que no se puede definir una sola constante de espacio. Sin embargo, uno puede definir un factor local de atenuación como función de la distancia del vértice, y en consecuencia de la distancia a la fuente. En el caso de los gymnótidos la existencia de un OE distribuido determina que el factor de atenuación con la distancia será diferente para cada fuente (Caputi y Budelli, 1995; Caputi et al., 2002).

Debido a que el órgano eléctrico de un gymnótido es distribuido (Trujillo-Cenóz y Echagüe, 1989), las diferentes regiones del OE contribuyen a la descarga total generando campos eléctricos con diferentes patrones temporales (Caputi et al., 1989; Caputi., 1999; Rodríguez-Cattáneo et al., 2008). Además, la forma del cuerpo del pez que se estrecha hacia la cola determina que las fuentes primarias ubicadas en distintas regiones a lo largo del cuerpo, sean filtradas espacialmente por los tejidos corporales de forma diferente. En consecuencia, el campo que ilumina a la escena varía punto a punto en amplitud, forma de onda y orientación. Puede evidenciarse el efecto del cuerpo del pez sobre el campo primario generado por la DOE a través del registro del campo alrededor de un pez descargando. En la Fig. 5 se muestra el campo de potencial asociado a la DOE en *G. omarorum* en dos momentos de la descarga: V_1 (Fig. 5A) y V_3 (Fig. 5B, ver recuadro en Fig. 5A, la referencia cero se fijó arbitrariamente como el punto de inversión del campo en la piel). Una fuente cabeza-negativa (V_1) situada en la región abdominal del pez genera un campo local. En este caso, la corriente que entra a través de la cabeza abandona el cuerpo del pez justo por detrás de la fuente primaria debido al aumento de la resistencia interna del cuerpo del pez en la dirección caudal por la reducción del diámetro corporal (Fig. 5A). Por otra parte, la onda positiva (V_3) tiene fuentes generadoras localizadas en el tronco y la cola del pez. Las corrientes generadas por las fuentes más caudales, se canalizan rostralmente y aumentan significativamente la amplitud de las

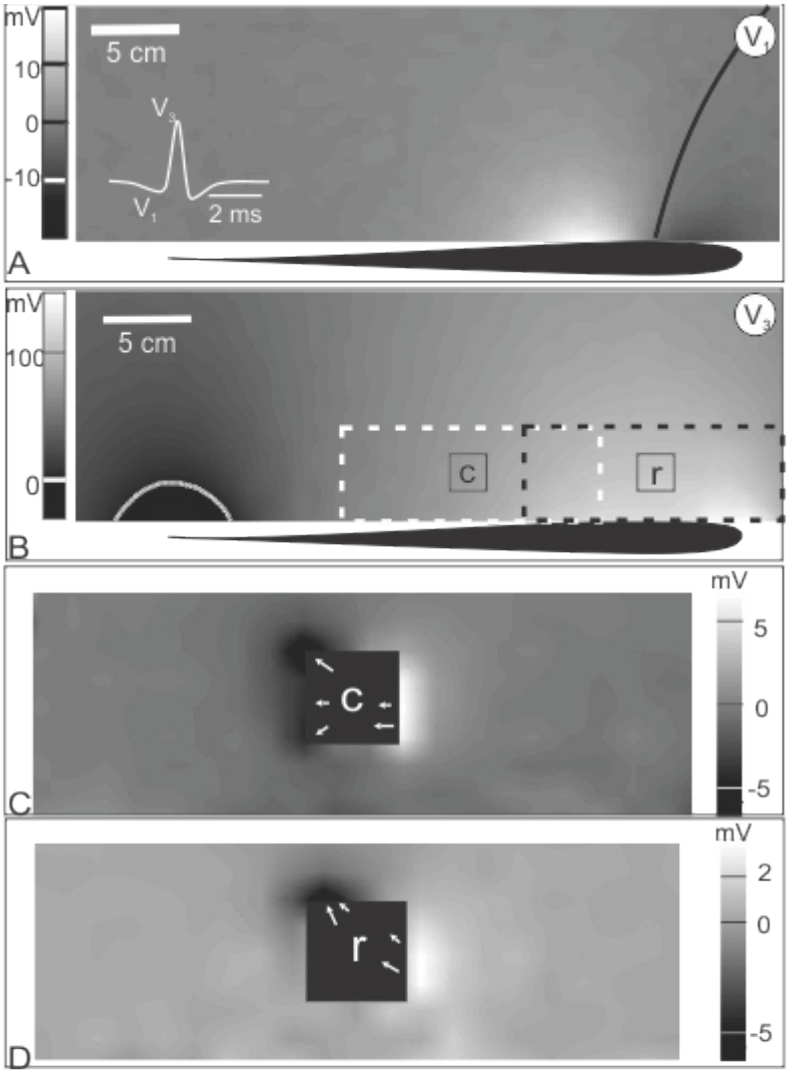

Figura 5. El cuerpo del pez como fuente electrogénica. A partir del registro cabeza-cola de la DOE de *G. omarorum* se identificaron dos de sus componentes V_1 y V_3 (recuadro). A y B muestran los campos de potencial correspondientes al momento de las componentes V_1 y V_3 respectivamente. La componente V_1 es localizada y muestra su punto de inversión en la parte posterior de la cabeza (línea de color negro en A). Por su parte V_3 se genera por la actividad sincrónica de la totalidad del órgano eléctrico que resulta en una fuente extendida en la región rostral y un sumidero en la cola (punto de reversión indicado por la línea blanca en B). C y D) Campo perturbado por el objeto (diferencias entre el campo de potencial con y sin el objeto) en el instante de V_3 por la presencia de un cubo de metal (2 cm de lado) en dos posiciones diferentes indicadas por los rectángulos punteados (c: caudal, panel C; r:rostral, panel D). Son evidentes los efectos de borde generadas por el cubo.

corrientes salientes todo a lo largo del pez (Fig. 5B). Esto explica porqué es mayor la atenuación de los componentes de la portadora electrosensorial activa generados exclusivamente en la región rostral que la de los componentes generados a lo largo del cuerpo del pez (Rodríguez-Cattáneo et al., 2008).

Este campo complejo generado por la DOE de *G.omarorum* determina las estampas de los objetos circundantes. Debido a las diferentes formas de las componentes del campo generadas en las diferentes regiones del cuerpo del pez, la estampa de un cubo en una posición fija respecto al pez tiene múltiples componentes que corresponden a los efectos de las diferentes fuentes primarias (ubicadas en diferentes regiones del cuerpo del pez). La contribución relativa de cada fuente depende de la distancia entre el objeto y la fuente, por lo cual esta contribución varía cuando cambia esta distancia durante el movimiento del objeto a lo largo del cuerpo del pez (Fig. 5C-D). En consecuencia, cuando el mismo objeto pequeño se coloca en diferentes posiciones a lo largo del cuerpo del pez, se polariza de manera diferente por la acción de las diferentes fuentes. Por su parte, si se tuviera un objeto grande cercano al pez, las diferentes regiones del objeto serían polarizadas de forma diferente según su forma, tamaño y orientación respecto a las líneas de campo.

El registro de la DOEL contra la piel del costado pez (3D-DOEL) en presencia de un objeto (Fig. 6) muestra importantes variaciones en las trayectorias de los bucles. Debido a que el punto de reversión de la fuente equivalente a cada componente de la DOE guarda una relación espacial distinta con la posición del objeto, las diferentes componentes de la DOE (V_1 to V_4) son afectadas de forma diferente por la presencia del objeto (Fig 6 B-D).

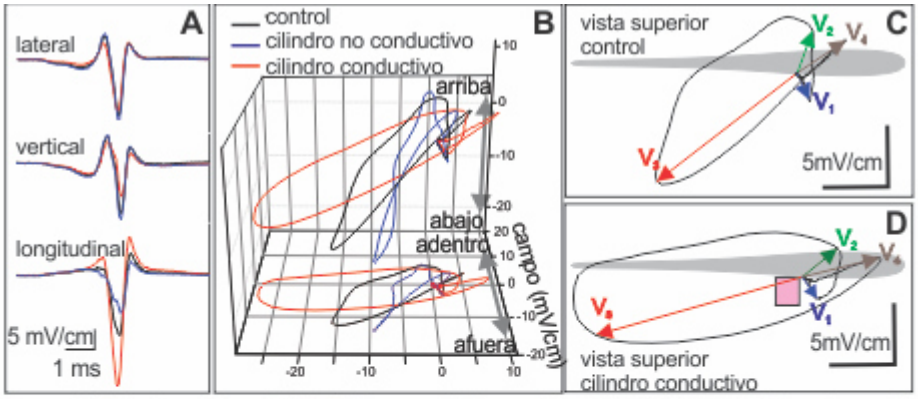

Figura 6. Efectos sobre la DOEL de un objeto enfrentado a la superficie plana del costado del pez. A) Los cursos temporales de las componentes de la DOEL a lo largo de las tres direcciones ortogonales son modificados por objetos conductivos (rojo) y no conductivos (azul) respecto al control (negro). B) Los bucles vectoriales en 3D y sus proyecciones sobre el plano horizontal (mismo código de colores). Los paneles C y D comparan los 4 vectores instantáneos sobre el plano horizontal (V1 a V4) en ausencia (C) y presencia (D) de un cilindro conductivo enfrentado a la superficie del costado del pez. En esta posición del objeto, las componentes de la DOEL generadas caudalmente tienden a alinearse con el eje principal del cuerpo del pez.

4.2.3. La forma del cuerpo del pez afecta el perfil espacial de las imagen eléctrica.

En la introducción de este capítulo se hacía referencia a la importancia de evaluar las imágenes físicas de diferentes objetos sobre superficies curvas por la relevancia funcional de la región perioral (región foveal) durante la electrolocalización activa. La geometría curva de la cabeza del pez afecta de forma

considerable el perfil espacial de la imagen física de un objeto en la región perioral. Cuando un objeto se enfrenta a la superficie convexa de la cabeza el punto de la piel más cercano al objeto actúa como una antena de modo que sobre él se obtiene el máximo de la imagen. La imagen de un dipolo sobre una superficie convexa como la de la cabeza determina que más allá de cierta distancia de la piel, el perfil de la imagen tiende asintóticamente a ser constante (Fig 7 B-D, por simplicidad la cabeza del pez se consideró como una esfera). El cálculo del perfil de la imagen de un dipolo orientado radialmente a una esfera y un plano (Fig. 7B-D, Jackson, 1962) muestra que a cortas distancias de la esfera (2-5 mm) hay un pico localizado en la imagen (Fig 7C), mientras que a distancias mayores la imagen se ensancha, cubriendo una gran porción de la superficie de la esfera (Fig. 7D). A grandes distancias este perfil tiende asintóticamente a una función coseno (Sicardi et al., 2000). Además de estos resultados obtenidos computacionalmente, la presencia de las agallas por detrás de la cabeza en un pez real, determina la existencia de una vía de de baja resistencia que desplaza el efecto de la periferia al límite de la cabeza.

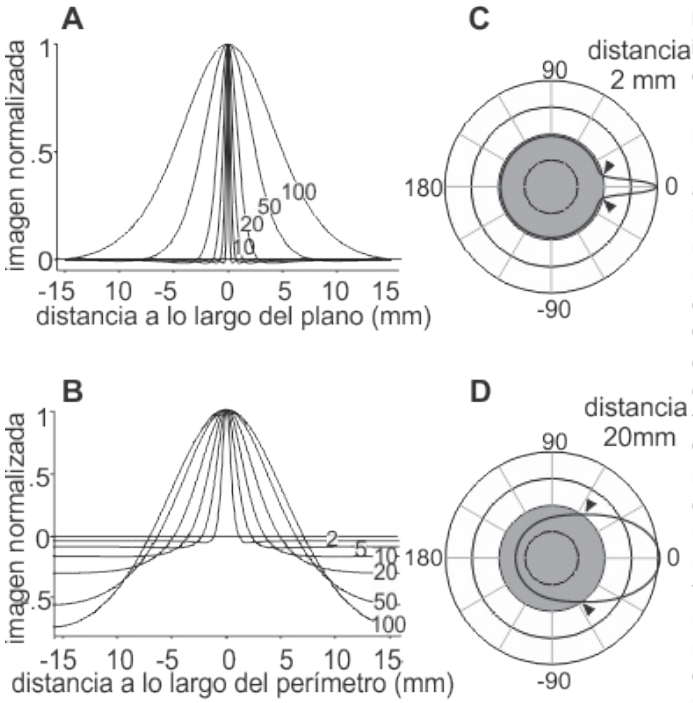

Figura 7. Efecto de la curvatura de la superficie sobre las imágenes eléctricas. A través del método de las imágenes se calculó la imagen de un dipolo sobe una esfera conductiva. (A) La imagen de un dipolo ubicado a 2, 5, 10, 20, 50 y 100 mm de un plano conductivo (caso extremo de una esfera de radio infinito). En este caso se obtiene el perfil de sombrero mejicano cuyo ancho aumenta con la distancia entre el dipolo y el plano. (B)La imagen de un dipolo ubicado a 2, 5, 10, 20, 50 y 100 mm sobre una esfera de 10 mm de diámetro. Los perfiles normalizados de la imagen se graficaron a lo largo de un "meridiano". El dipolo está enfrentado al "ecuador" de la esfera (grado cero). (C) Gráfico en coordenadas polares representando la sección media de la esfera (gris) y el perfil de las corrientes generado por el dipolo (hacia el exterior dentro de la zona gris y hacia adentro, fuera del área gris) para una distancia del dipolo de 2 mm. (D) Gráfico representando la sección media de la esfera (en gris) y el perfil de las corrientes generadas por el dipolo (hacia afuera dentro del área gris y hacia el interior fuera de la zona gris) para una distancia del dipolode 20mm. El área de la esfera cubierta por la corriente hacia el exterior (las puntas de flechas señalan la transición) cuando el dipolo se encuentra a 20mm disminuye notoriamente cuando el dipolo está a 2 mm. Cabe señalar que para generar un dipolo equivalente colocado a 2 mm el objeto debe ser o muy pequeño o consistir en una punta (o vértice) apuntando a la esfera.

Para evaluar este resultado teórico, se determinaron las imágenes eléctricas de diferentes objetos sobre la piel del pez a través del registró del campo local asociado a la DOE (DOEL, estímulo del mosaico receptivo) a lo largo de la línea definida por la intersección de un plano horizontal a nivel de la fóvea con el cuerpo del pez, en presencia y ausencia de los objetos. Los registros fueron realizados por los dos métodos complementarios descritos previamente: a) la medición de las tres componentes ortogonales del campo en el agua adyacente a la piel del pez (se registró la caída de potencial en las direcciones longitudinal, transversal y vertical, 3D-DOEL), y b) la medición de la caída de potencial transcutánea (T- DOEL).

Se calcularon las imágenes eléctricas de objetos resistivos enfrentados a la piel del pez como el cambio en el patrón espacial del valor *rms* (root mean squere value) de la DOEL. Este parámetro (*rms*DOEL),

calculado en una ventana arbitraria de 10 ms, se representó en función de la posición a lo largo de la línea explorada (contra la piel de la mandíbula del pez) de modo de obtener los patrones espaciales del campo local. Al comparar los datos crudos de distintas corridas del mismo registro, se observó una variabilidad al azar (Fig 8A, registros crudos: puntos), y ondulaciones espaciales repetitivas. Se eliminó la variabilidad al azar ajustando los datos sin procesar con una línea suave calculada como una media móvil de tres o cinco puntos de los valores medios de *rms*DOEL obtenidos en cada posición de registro (Fig. 8A, valor medio suavizado: líneas continuas)[12]. Por su parte, las ondulaciones espaciales repetitivas son características del pez y del lugar de registro y están presentes en todas las corridas del misma registro. Las mismas ondulaciones se observan tanto en los perfiles espaciales de *rms*DOEL obtenidos en ausencia (Fig. 8A, línea de negro) como en presencia del objeto (Fig. 8A, línea roja), lo que sugiere que las irregularidades locales del cuerpo del pez (la boca, las papilas olfativas, las aberturas de los canales de la línea lateral, los ojos) causan estas variaciones locales de la densidad de corriente registradas.

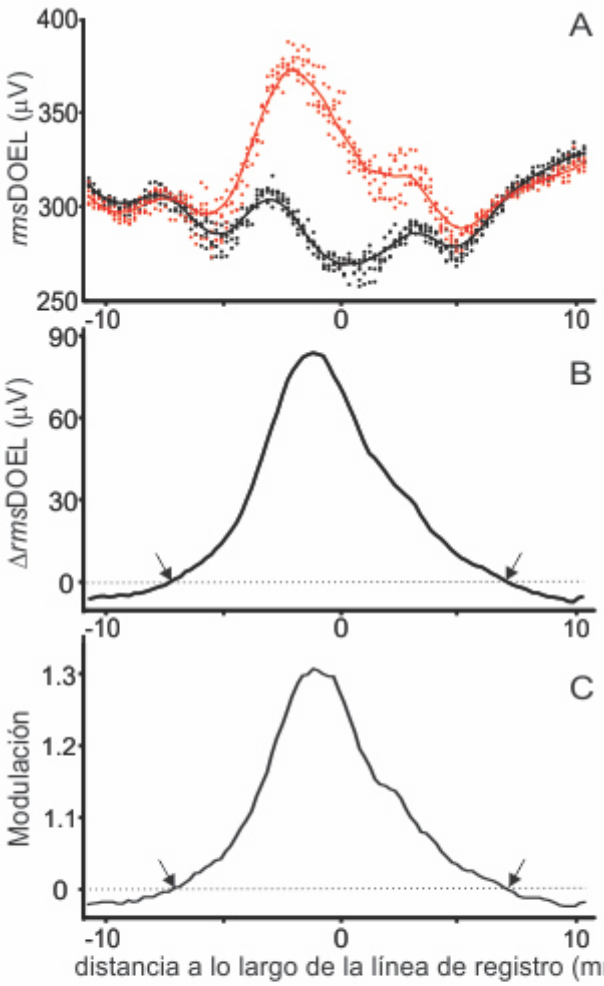

Figura 8. Los perfiles espaciales de la imagen física de un objeto en la fóvea. La imagen de una esfera (16 mm de diámetro ubicada a 1 mm de la piel) obtenida del registro T-DOEL. A) Los perfiles *rms*DOEL (puntos: datos; línea: media calculada por el promedio móvil de los datos) en ausencia (negro) y en presencia del objeto (rojo). B) Incremento en el valor de la DOEL C)Modulación de la DOEL. Las flechas indican la transición entre valores positivos y negativos de la imagen en el sombrero mexicano.

Para esta serie de experimentos se emplearon objetos puramente resistivos de modo de afectar únicamente la amplitud de la DOEL sin modificar su forma. La imagen eléctrica de cada objeto se determinó como el incremento o la modulación del *rms*DOEL (diferencia o cociente entre los perfiles medios suavizados de *rms*DOEL respectivamente). Las figuras 8B y 8C muestran los perfiles obtenidos en cada caso en función de la distancia medida a la largo de la curva registrada sobre la piel del pez. La imagen eléctrica tiene una forma de campana sin las ondulaciones locales del registro crudo. En los objetos colocados en la línea media cuyas proyecciones ortogonales cubren más del 30% de la superficie de la sección transversal anterior del cuerpo del pez, la imagen eléctrica en forma de campana cubre por completo la región de la fóvea (región perioral). El efecto de los valles del sombrero mexicano típico aparece a ambos lados del pez

12 Esta variabilidad aleatoria puede deberse al hecho de que los registros se obtuvieron en diferentes fases del ciclo respiratorio.

(N = 12, la flecha señala el comienzo del valle en el borde del trazo de la Fig. 8C).

Cuando los registros se realizaron sobre la superficie plana del tronco del pez, las imágenes eléctricas muestran el perfil típico de sombrero mexicano. En el panel superior de la figura 9 (trazo rojo) se muestra la imagen eléctrica correspondiente a un cubo metálico (lado 2,0 cm) enfrentado a la piel del pez a 5 mm de esta. Esta imagen es de mayor amplitud e invertida respecto a la de otro cubo no conductor de igual forma y en la misma posición (Fig. 9, panel inferior, trazo azul, N=12 en fóvea y tronco, prueba exacta de Fisher p <0.001).

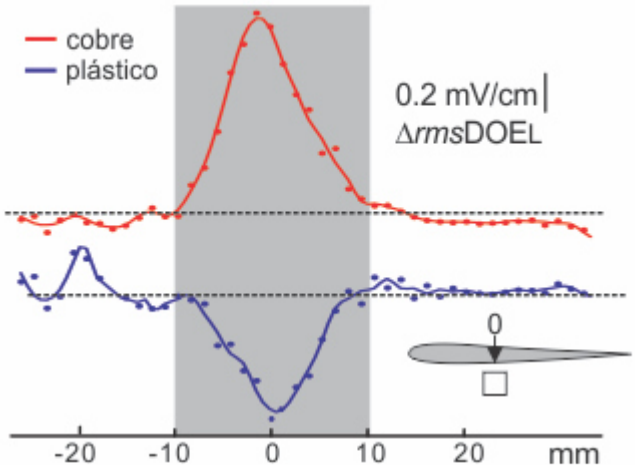

Figura 9. Imagen eléctrica de un cubo sobre el costado del pez. La imagen de un cubo (20 mm de lado ubicado a 4 mm de la piel) obtenida del registro 3D-DOEL. La imagen consiste en el perfil de sombrero mejicano típico. Arriba: un cubo de cobre causa un aumento del centro y una disminución de la periferia en el patrón de *rms*DOEL. Abajo: un cubo de plástico tiene el efecto contrario. El área sombreada indica la proyección ortogonal del cubo. Las líneas puntadas son la referencia de Δ*rms*DOEL nulo.

Las diferencias observadas entre las imágenes registradas en la cabeza y el tronco pueden explicarse por la notoria diferencia en la geometría de estas regiones del cuerpo del pez. Mientras que la forma de la cabeza corresponde a un medio ovoide, el cuerpo del pez se asemeja a un cono aplanado. Se evaluaron entonces por separado la incidencia de la forma del cuerpo del pez sobre el perfil espacial del *rms*DOEL en cada región del cuerpo. En la región cefálica, todos las imágenes de esferas enfrentadas a la fóvea y centradas en la línea media del pez, muestran perfiles normalizados de *rms*DOEL muy similares. En esta región del cuerpo, al alejar el objeto a lo largo del eje longitudinal del pez, la amplitud de la imagen disminuye (Fig 10A), mientras que los perfiles espaciales normalizadas no muestran cambios significativos.

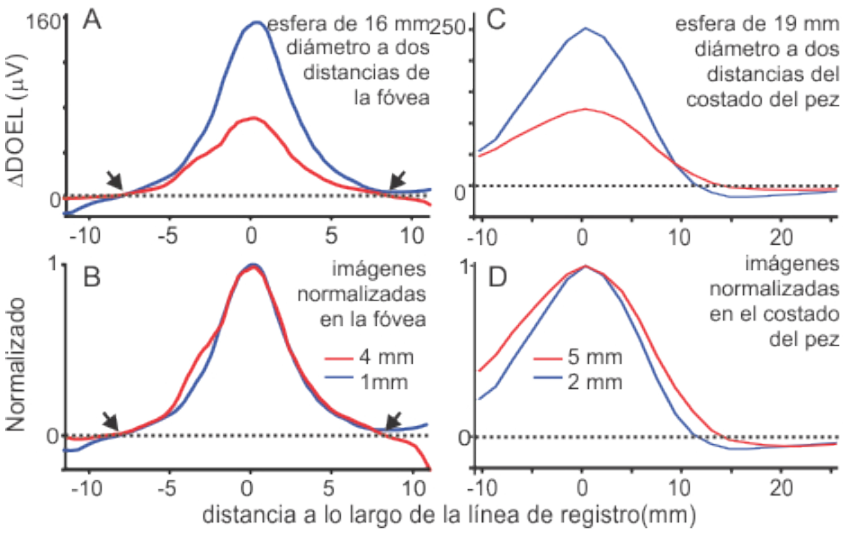

Figura 10. El efecto del cuerpo del pez sobre la imagen eléctrica de un objeto. A) En la fóvea, las imágenes de la misma esfera a dos distancias (16 mm de diámetro, distancia de la piel: 1 y 4 mm) muestran una reducción en la amplitud al aumentar la distancia. B) Los perfiles normalizados de las imágenes en la fóvea son muy similares. Las flechas indican la transición entre el centro y la periferia del sombrero mejicano. C) En el costado del pez, el ancho de la imagen aumenta cuando el objeto se aleja. Las imágenes de la misma esfera colocado a dos distancias (16 mm de diámetro, 2,5 y 5 milímetros de distancia de la piel) muestran una reducción en la amplitud. D) Los perfiles normalizados de las imágenes muestran el aumento en el ancho de la imagen con la distancia.

Al comparar las líneas rojas y azules en la figura 10B (seis experimentos pareados, las diferencias en la pendiente relativa no fueron significativamente diferentes a cero, test de signos, p = 0,68) se constata la similitud entre los perfiles espaciales normalizados obtenidos al alejar el objeto del pez.

Un resultado muy distinto se obtiene al repetir el registro del campo sobre la superficie lateral del cuerpo del pez. En esta región del cuerpo, los perfiles de las imágenes eléctricas son del tipo sombrero mexicano y dependen de la distancia del objeto al pez (Fig. 10 C-D). Al aumentar esta distancia, el ancho de la imagen aumenta lo cual provoca una reducción significativa de la pendiente relativa del perfil (signo-test, N = 6, p< 0,05) tal como se ha descrito en estudios previos (Caputi et al., 1998; Sicardi et al., 2001).

Para poner en evidencia el efecto de la geometría del cuerpo del pez en la imagen eléctrica de un objeto, se generó un campo eléctrico externo y uniforme entre las paredes anterior y posterior del tanque y se registró el cambio en el campo local (ΔVL) debido a la presencia de un cubo de cobre en dos condiciones: cuando el cubo se enfrentó a la mandíbula del cuerpo de un pez muerto (Fig. 11, puntos y línea rojos) y sobre la misma superficie definida por la mandíbula en ausencia del cuerpo del pez (Fig. 11, puntos y línea negros). La Fig. 11 muestra que la diferencia entre ambos perfiles es máxima en el centro de la imagen (40% del efecto máximo del cubo solo, línea azul) y mínima en los lados (menos de 5%).

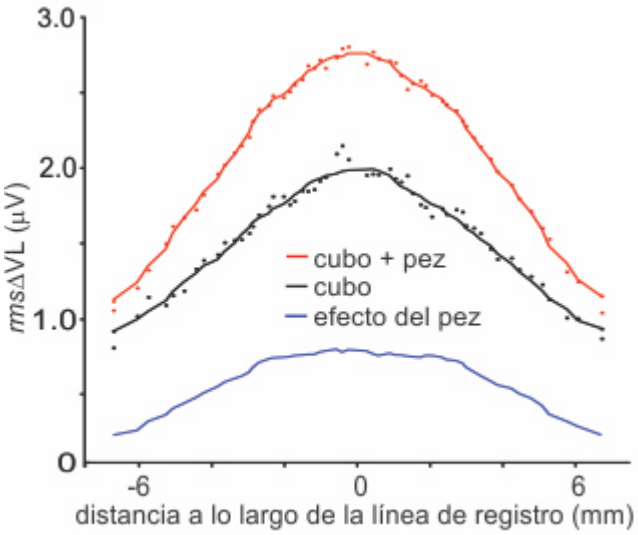

Figura 11. Efecto del cuerpo del pez sobre la imagen de un objeto sobre la fóvea. Registro del perfil del campo sobre la trayectoria adyacente a la superficie de la mandíbula de un cadáver de pez, al aplicar un campo sinusoidal entre dos electrodos ubicados contra las paredes rostral y caudal del tanque. Mientras que los símbolos rojos corresponden al registro del campo en presencia de un cubo de cobre enfrentado al cadáver del pez, los símbolos negros corresponden al registro sobre la misma trayectoria en ausencia del cuerpo del pez. La diferencia entre ambos registros muestra el efecto del cuerpo del pez sobre la imagen del cubo (trazo azul).

4.3. Las características globales y locales del objeto se codifican en el perfil de *rms*DOEL en la fóvea electrosensorial.

Debido a la relevancia funcional de la fóvea en este sistema sensorial, se evaluó el efecto del tamaño, la posición y las irregularidades en la superficie ("textura eléctrica") de un objeto resistivo enfrentado a la piel del pez, sobre el campo local a este nivel.

4.3.1. El tamaño del objeto.

El efecto de un objeto conductivo sobre el patrón de corrientes transcutáneas depende de su tamaño. El análisis teórico a través del concepto de estampa permite entender como al aumentar el tamaño del objeto aumenta su estampa y por consiguiente la imagen física del mismo sobre la superficie electrosensorial. El registro de las imágenes físicas sobre la piel del pez correspondientes a objetos de tamaños diferentes, permiten entender cómo el tamaño del objeto aparece representado en la imagen.

4.3.1.1. La estampa de un objeto y su efecto en la imagen física.

El concepto de estampa sirve para entender el efecto de un objeto sobre la el campo basal. La polarización de un objeto próximo al pez modifica el campo generado por la DOE de una forma análoga al efecto de una nueva fuente ubicada en el lugar ocupado por el objeto (estampa del objeto en una escena dada, Caputi et al., 2008; Pereira, 2009). Con este fin de entender como cambia la estampa de un objeto al modificar su imprimancia, se diseñó un objeto de prueba cilíndrico de plástico con sus bases de grafito (conductoras) conectadas por una resistencia variable cuyo valor puede ser cambiado por el experimentador (von der Emde, 1990; Aguilera y Caputi, 2003; Caputi et al., 2003).

Para simplificar la interpretación de los resultados experimentales, generalmente se coloca al objeto a lo largo de las líneas del campo basal, de modo que puede despreciarse el flujo lateral de corriente. En esta disposición experimental, se puede representar a la escena electrosensorial por dos elementos: a) una fuente equivalente, que consta de una resistencia en serie (R_S) con una fuerza electromotriz (ε_S) y b) la impedancia longitudinal del objeto de prueba cilíndrico (R_O, Fig. 12A panel izquierdo). Cuando la corriente fluye a través del cilindro, este se polariza y se puede registrar una caída de potencial entre sus bases conductoras. El circuito equivalente para el objeto es una fuente eléctrica (la fuente secundaria) caracterizada también por una fuerza electromotriz (la estampa del objeto: S) y una resistencia en serie correspondiente a la resistencia longitudinal del cilindro de agua desplazado por el objeto (R_W, Fig. 12A, panel derecho).

El voltaje de esta fuente (S) es proporcional a la diferencia entre la resistencia longitudinal del objeto (Ro) y la resistencia del cilindro equivalente de agua (Rw):

$$S = I_O (R_O - R_W) \qquad \text{(Ec. 13)}$$

La constante de proporcionalidad (I_o) entre la estampa del objeto y la diferencia entre las resistencias ($R_O - R_W$), corresponde a la corriente que fluye a través del objeto y depende de los parámetros de la escena "vista" desde el objeto (es decir, el equivalente de Thevenin caracterizado por la fuerza electromotriz ε_S y la resistencia en serie R_S) y R_O (Pereira et al.,2005; Caputi et al., 2008; Pereira, 2009). A su vez, el valor de ambas resistencias (R_O y R_W) está determinado por las dimensiones del objeto.

Los valores de ε_S y R_S pueden determinarse a partir de la medición de la caída de potencial (V_O) generada por el pico positivo de la DOE entre las bases de grafito del objeto de prueba ubicado a cierta

distancia del cuerpo del pez (medida equivalente al al valor *rms* de esta diferencia de potencial porque no existen cambios significativos en la forma de onda de la DOE). La caída de potencial V_o es una función hiperbólica de la resistencia de carga del objeto (R_o). La asíntota de la curva $V_o = f(R_o)$ cuando R_o tiende a infinito corresponde al valor de la f.e.m ε_s (Fig. 12B).

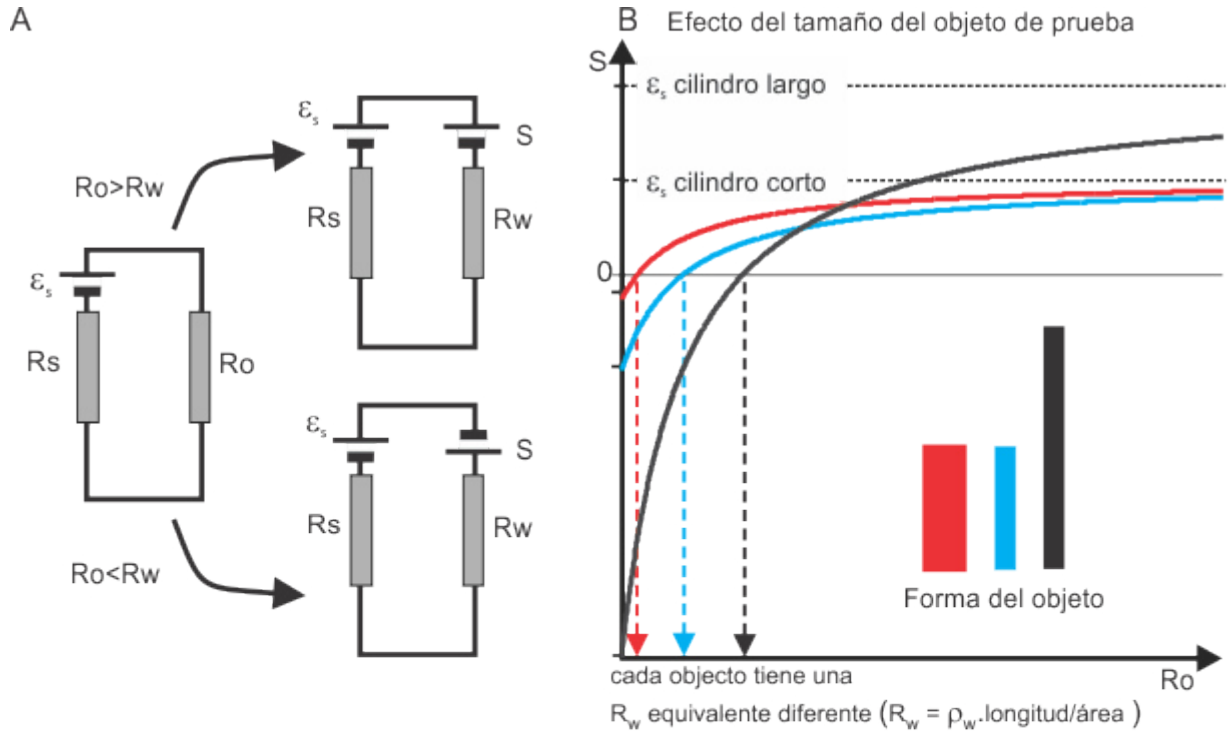

Figura 12. Efecto de la forma del objeto sobre su estampa. (A) El circuito eléctrico que representa a la escena electrosensorial (caracterizada por su fuerza electromotriz ε_s y resistencia en serie Rs) y al objeto (resistencia del objeto: Ro), es equivalente a otro donde Ro se sustituya por la estampa del objeto (S) en serie con la resistencia del cilindro de agua equivalente (Rw). (B) La estampa del objeto depende de sus dimensiones. Al duplicarse el diámetro del cilindro de prueba, tanto la resistencia del objeto Ro como la del cilindro de agua de igual tamaño se reducen a la cuarta parte. Si se duplica la longitud del objeto, se duplican Ro y Rw y también aumenta la fuerza electromotriz ε_s. Dependiendo del diámetro y largo del cilindro de prueba, cada objeto tendrá una resistencia Rw equivalente diferente.

Al graficar la diferencia de potencial medida entre las bases del cilindro (V_o) en función de la intensidad de corriente a través del objeto (I_o), es posible determinar la fuerza electromotriz equivalente como el valor del voltaje en el punto de corte con el eje de las ordenadas, y calcular la resistencia en serie del resto de la escena a través de la pendiente del gráfico (Pereira et al., 2005, Caputi et al., 2008, Pereira, 2009):

$$V_o = \varepsilon_s - R_s \cdot I_o \qquad \text{(Ec. 14)}$$

Como la intensidad de corriente a través del objeto (I_o) es igual al cociente $I_o = V_o / R_o$, el valor de S en función de R_o viene dado por :

$$S = \varepsilon_s \ (R_o - R_w) / (R_o + R_s) \qquad \text{(Ec. 15)}$$

Teniendo en cuenta los parámetros eléctricos que determinan la estampa de un objeto cilíndrico, es posible analizar el efecto de las dimensiones del objeto sobre su estampa. En este sentido se tiene que un

aumento en el diámetro del objeto, reduce tanto la resistencia del objeto (R_O) como la resistencia del cilíndro equivalente de agua (R_W). Así por ejemplo, al duplicar el diámetro del cilindro de prueba, se reduce Ro a la cuarta parte (comparar con líneas rojas y celestes en Fig. 12B). Por otra parte, al aumentar la longitud del cilindro, aumentan ambas resistencias en igual proporción (por ejemplo R_O y R_W se duplican al duplicar la longitud del cilindro de prueba), y también aumenta ε_S (comparar las líneas rojas y negras en Fig. 12B). Es necesario considerar que los cambios en las dimensiones del objeto, afectan no solo su volumen sino su forma. Los registros con objetos de dimensiones diferentes con estampas diferentes, ponen en evidencia cómo el volumen y la forma de los objetos determinan la amplitud de las imágenes electrosensoriales. Debido a que la forma de un objeto puede implicar diferencias ya sea en la proporción entre sus dimensiones (por ejemplo para un objeto cilíndrico la relación entre su longitud y su diámetro) o en la "forma cualitativa" (por ejemplo un objeto cilíndrico *vs.* una esfera), forma y volumen afectan la estampa del objeto de forma no-independiente. Cabe destactar que el efecto de la forma y el volumen de un objeto sobre su estampa también depende de su conductividad respecto a agua circundante.

4.3.1.2. Registro de las imágenes eléctricas de objetos de tamaños diferentes.

Al registrar la DOEL en la región de la fóvea frente a objetos de igual forma y conductividad, pero tamaños diferentes, los resultados experimentales muestran imágenes eléctricas similares, en forma de campana, pero con amplitudes muy diferentes. La amplitud de la imagen correspondiente a un cilindro de cobre (diámetro de la base: 10 mm) enfrentado a la piel, aumentó linealmente con la longitud del cilindro (Fig. 13A, datos similares se obtuvieron en 4 peces). La figura 13B muestra que los perfiles de las

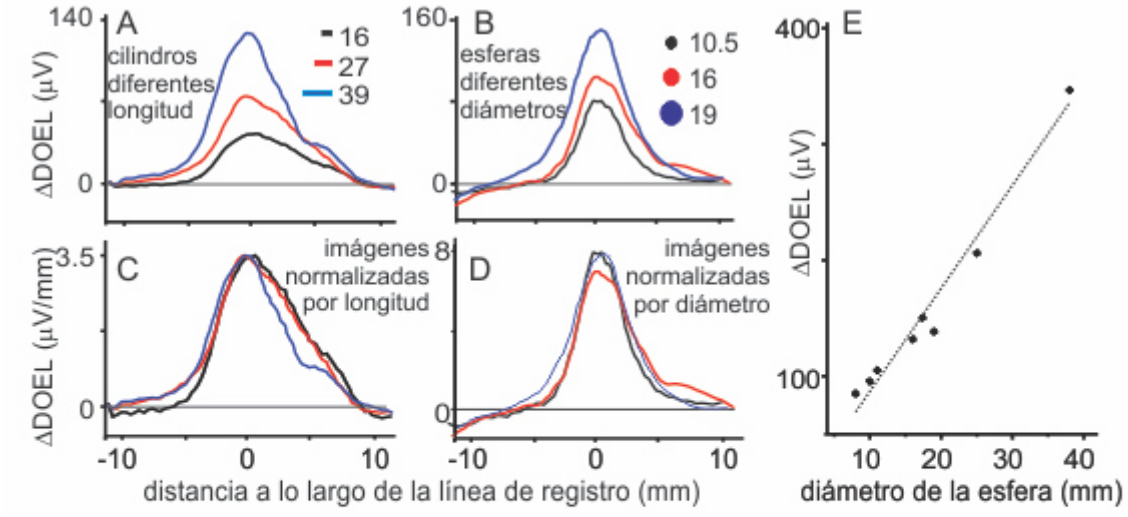

Figura 13. La amplitud del efecto global del objeto aumenta con su tamaño en la dirección del campo. A y B) Imágenes de tres cilindros de 10 mm de diámetro de base y tres longitudes diferentes (16, 27 y 39 mm), alineados con su eje principal en la dirección del campo basal. Los perfiles normalizados de las tres imágenes son iguales de modo que la amplitud de la imagen aumenta linealmente con la longitud del cilindro. C y D) Imágenes de tres esferas de acero de diámetros diferentes (10.5, 16 y 19 mm) con iguales perfiles normalizados, cuya amplitud aumenta linealmente con el diámetro E) La amplitud de la imagen vs. el diámetro de la esfera. Los datos corresponden a 8 esferas ($r^2 = 0{,}96$ N = 8).

imágenes obtenidas con tres cilndros de igual base y diferentes alturas, normalizados por la longitud del cilindro, son muy similares. Para esferas (diámetros comprendidos entre 8 y 36 mm) también se encontró que los perfiles registrados son simílares y existe una relación lineal entre la amplitud de la imagen y el diámetro de la esfera (Fig. 13C a E, datos similares se obtuvieron de 4 peces).

Por otra parte, cuando el objeto se orienta en distintas direcciones respecto a las líneas del campo basal, el resultado puede ser ambiguo. El análisis teórico de la presencia de un objeto en un campo eléctrico, indica que manteniendo constante la distancia entre la superficie del objeto y la piel, la amplitud de imagen es función de la polarización del objeto y esta, a su vez, crece con la diferencia de potencial máxima (en el campo basal y en ausencia del objeto) que existe en la región donde se ubicará el objeto. Si se considera un campo bidimensional, esta diferencia de potencial dependería de la dimensión del objeto en la dirección perpendicular a las líneas equipotenciales (dirección del campo eléctrico). Si se comparan las imágenes de un mismo objeto orientado en diferentes direcciones, se puede evaluar cómo el número de líneas equipotenciales que intercepta el objeto afecta la amplitud de su imagen. Para esto, se determinó la imagen de un esferoide alargado de cobre (13.5 x 20 mm) con su eje mayor orientado en diferentes direcciones respecto al campo basal (N= 3 peces). Las predicciones teóricas permiten suponer que la imagen del mismo objeto esferoidal debería ser mayor cuando su eje mayor está alineado con el campo, ya que en esta orientación es mayor la diferencia de potencial que existe entre las posiciones extremas del objeto en el campo basal (número de líneas equipotenciales afectadas por la presencia del objeto)[13]. Se registró el campo local (*rms*DOEL) contra la piel del pez colocando al esferoide a 1 mm de esta con su eje mayor orientado en tres direcciones ortogonales (longitudinal, Fig. 14A rojo; vertical, Fig. 14B azul, o transversal, Fig. 14C verde; referido al eje principal de pez). La figura 14 muestra que la amplitud del campo registrado es mayor en las orientaciones del objeto que determinan la mayor proyección del campo basal sobre el eje principal del objeto (orientaciones longitudinal y vertical).

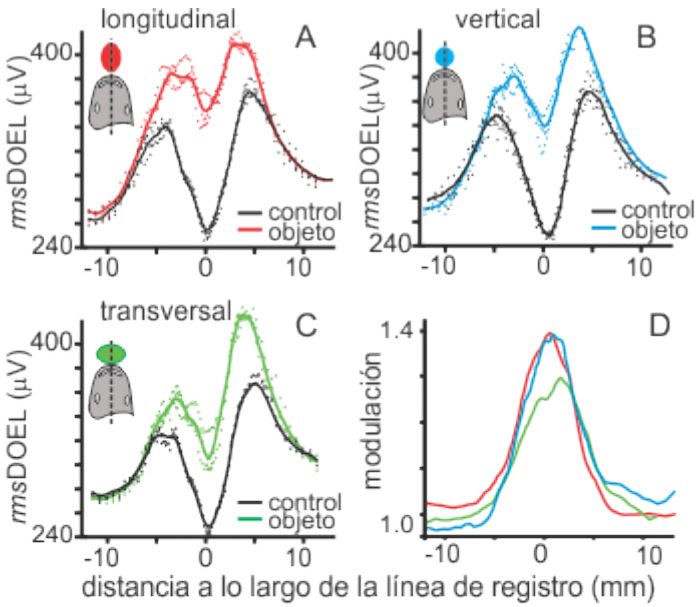

Figura 14. Efecto de la alineación del objeto con las líneas de campo sobre su imagen física. Imágenes de un objeto esferoidal alargado de cobre ubicado a la misma distancia de la piel del pez pero con distinta orientación respecto al campo. A-C: datos crudos (puntos) y curvas ajustadas de perfiles (líneas). Orientación del eje principal del objeto: A) longitudinal (rojo), B) vertical (azul), C) transversal (verde). D) Los perfiles de modulación muestran que en la orientación transversal (dimensión más corta alineada con el campo) la imagen es la de menor amplitud.

13 Cuanto mayor es el tamaño del objeto en la dirección del campo, mayor es la caída de potencial entre sus extremos lo que resulta en una mayor estampa del objeto y por consiguiente en una mayor imagen.

Para explicar este resultado, hay que tener en cuenta dos características físicas del campo. En primer lugar, el campo basal en el plano sagital está orientado hacia arriba, por lo que los objetos orientados vertical y longitudinalmente son "iluminados" por las proyecciones de las mayores componentes del campo basal. En segundo lugar, la dirección de estas componentes tiende a alinearse con el eje mayor de un objeto conductivo. Por su parte, cuando el objeto se orienta transversalmente, la proyección de la mayor componente del campo basal esta en la dimensión más corta del objeto y en consecuencia la imagen es más pequeña (Fig. 14D). También cabe señalar que aunque la proyección ortogonal sobre la piel del pez del esferoide colocado en el posición transversal fue más grande a lo largo de la línea de registro, el ancho de la imagen fue el mismo que en las otras orientaciones, confirmando la observación mostrada en la Fig. 13.

En conclusión, se puede decir que el tamaño del objeto influye en la amplitud de la imagen de dos formas. En primer lugar porque un objeto de gran tamaño da lugar a un mayor cambio de la impedancia local, y en segundo lugar, los objetos alargados tienen una orientación óptima a lo largo de las líneas de campo.

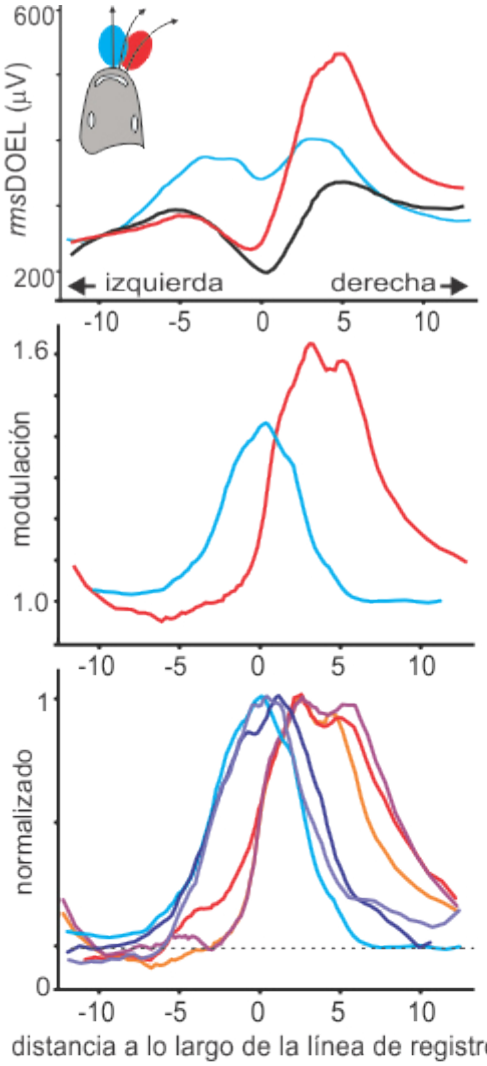

Figura 15. El perfil de la imagen depende de la posición del objeto. A) Patrones del estímulo (*rms*DOEL) en condiciones basales (negro), con el objeto centrado (azul) y con el objeto lateralizado (rojo). En cada caso, el eje principal del objeto se alineó con la mayor componente de campo. En el registro con el objeto lateralizado frente al pico en el campo basal, el mayor cambio se registró en la región enfrente al objeto mientras que en el lado opuesto el registro fue menor que el control. B) Los perfiles de modulación para el objeto lateralizado muestran un gran pico y una depresión sobre el lado contra-lateral. D) Superposición de los perfiles normalizados obtenidos a partir de seis experimentos con el esferoide orientado de distintas maneras, pero con el punto más cercano enfrentado al mismo punto sobre la piel del pez (colores frios: objeto ubicado sobre el eje principal medio, colores cálidos: objeto lateralizado).

4.3.2. La posición del objeto.

Para evaluar como se representa la posición del objeto en su imagen eléctrica a nivel de la fóvea, se compararon los perfiles del campo basal en presencia del esferoide ubicado a la misma distancia de la piel de pez en dos posiciones diferentes: orientado con su eje principal a lo largo de la línea media (Fig. 15A, trazo celeste) y ubicado sobre el lado de la cabeza (Fig. 15A, trazo rojo) donde se registró un máximo relativo del perfil de la DOEL en ausencia del objeto (Fig. 15A, trazo negro).

Los registros realizados en 3 peces muestran que la imagen del esferoide de cobre en el lado de la cabeza es claramente diferente en forma y amplitud de las

imágenes obtenidas con el objeto alineado al eje principal del animal. La ubicación lateral del esferoide mostró un efecto de sombrero mexicano en el lado contralateral y un perfil más amplio (Fig. 15B). La modulación fue mayor cuando el eje principal del objeto se orientó en la dirección del campo enfrente a una región donde la DOEL basal era máxima (líneas rojas, Fig. 15A-B). Además, al comparar las imágenes normalizadas del mismo esferoide colocado enfrente, ya sea sobre la línea media o en el lado de la cabeza, pero con diferente orientación se registraron perfiles similares pero desplazados (Fig. 15C; colores fríos: medio, colores cálidos: laterales). Este cambio en la pendiente del perfil con la posición del objeto sugiere que el sistema electrosensorial podría recibir la mayor parte de la información sobre la forma del objeto a través de cambios en los flancos de la imagen sobre la fóvea usando pequeños movimientos de la cabeza.

4.3.3. La textura eléctrica.

Por último, para evaluar como las características de la superficie del objeto (textura eléctrica) se representan en su imagen sobre la fóvea, se exploraron las imágenes de objetos pequeños y con irregularidades eléctricas (cambios locales en la impedancia del objeto) en sus superficies.

En una primera serie de estos experimentos, se registraron los perfiles de la corriente transcutánea en la región de la cabeza, al colocar pequeños objetos enfrentados a la piel del pez a muy corta distancia. En los perfiles registrados se observan claramente picos que corresponden tanto a los bordes del objeto (N = 3, Fig. 16), como a cambios puntuales en la conductividad de su superficie (N = 2, Fig. 22). En la Fig. 16 pueden compararse las imágenes generadas por la presencia de un objeto de acero en forma de clavo (3 mm de diámetro, 25 mm de largo) enfrentado a la piel ya sea por su extremo afilado o por el extremo romo. En este último caso, al enfrentar a la piel la base plana del objeto, la imagen registrada fue en promedio 2,1 veces más ancha que cuando se enfrentó la punta

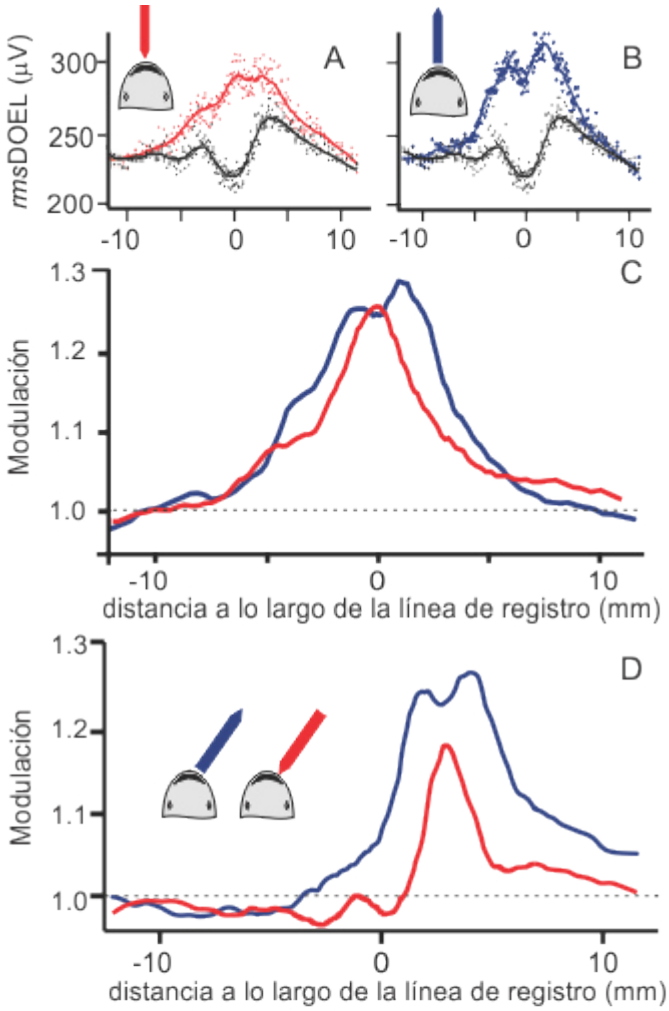

Figura 16. Efectos de borde sobre la imagen de un objeto. A y B) Datos crudos y curva ajustada de la DOEL en ausencia (negro) y presencia de un objeto en forma de clavo (25 mm de longitud y 3 mm de diámetro salvo en el extremo cónico) orientado con la punta (rojo) o la parte posterior (azul) hacia la fóvea. C) Los perfiles de la modulación muestran un pico cuando la punta del objeto está enfrentada al pez y dos picos sobre el perfil del efecto global correspondientes a los liímites de la base circular del objeto. D) Al lateralizar al objeto, el efecto observado es similar. En el lado contra-lateral se hace evidente el efecto de sombrero méxicano.

del objeto (N = 3, Fig. 16 A-C). Debido al pequeño diámetro del objeto, es posible observar como los bordes laterales de la cabeza del clavo causan dos máximos relativos en la imagen registrada en la piel del pez. Estos efectos de borde se hacen más notorios al lateralizar el objeto,y además en este último caso es más evidente una pequeña depresión entre los picos laterales de la imagen, lo que sugiere que la lateralización del objeto permite observar el efecto de sombrero mexicano (Fig. 16D).

Las imágenes correspondientes a objetos más grandes con heterogeneidades eléctricas en su superficie, además de un perfil global que se relaciona a la forma, la conductividad, el volumen y la orientación del objeto en el campo, pueden presentar picos que dan cuenta de las características de su superficie (efectos locales). En la Fig. 17, se identifican las diferencias entre el efecto local y el global de los objetos más grandes, al comparar las imágenes de objetos en cuya superficie alternan puntos conductores con puntos no conductores (objetos con "textura eléctrica"), colocados a dos distancias diferentes de la piel. Si bien la "textura eléctrica" aparece representada en la imagen de un objeto muy próximo al pez, cuando el objeto se aleja de la superficie electrosensorial los efectos de la textura eléctrica representados en la imagen física del objeto desaparecen. Para ilustrar este último aspecto, se diseñó un experimento donde los objetos empleados consistían en alambres con la forma adaptada a la curvatura de la región mandibular del pez (esquema superior inserto en la Fig. 17). Se utilizó un alambre de 1,5 mm de diámetro, aislado excepto en las puntas conectados entre sí a 30 mm del pez. En la primera serie de registros, se utilizó uno de estos alambres al cual se le habían realizado con un bisturí cuatro pequeñas incisiones (de aproximadamente 0,5 mm) en la parte anterior del alambre (ubicada contra la piel del pez), de modo de remover la aislación del alambre en esos puntos. Con el objeto enfrentado a la región perioral del pez, se registró la DOEL. La figura 17 compara los patrones del estímulo (*rms*DOEL, rojo: objeto cercano, azul: objeto lejano, negro: ningún objeto, Fig. 17A) y las imágenes eléctricas (modulaciones, Fig. 17B) obtenidas cuando el objeto se ubicó a una distancia de 1 mm y 3 mm de la piel. En la posición más cercana, la imagen registrada mostró claramente dos picos que coinciden con el par central de remociones del barniz y dos pequeñas jorobas a los lados. Estas características de la imagen se desvanecieron cuando el objeto se movió a 3 mm de distancia de la superficie sensorial (Fig. 17A y B).

En un nuevo experimento, se compararon los patrones del estímulo (*rms*DOEL, rojo: tres puntos; azul: cable desnudo; negro: ningún objeto, Fig. 17C) y las imágenes eléctricas (modulaciones, Fig. 17D) obtenidos con el mismo alambre en dos condiciones de "textura eléctrica". Mientras que en el primer registro el alambre presentaba tres pequeñas incisiones del barniz, el segundo registro se obtuvo con el mismo objeto, en igual posición, pero después de eliminar por completo el barniz aislante del alambre sobre el lado orientado hacia la piel del pez. Cuando la superficie del alambre orientada hacia el pez presentaba tres puntos conductores la imagen eléctrica registrada fue tri-modal, mientras que el mismo cable sin barniz (superficie conductora continua) proyectó una imagen suave y más amplia con un pico de modulación más pequeño (Fig. 17C y D).

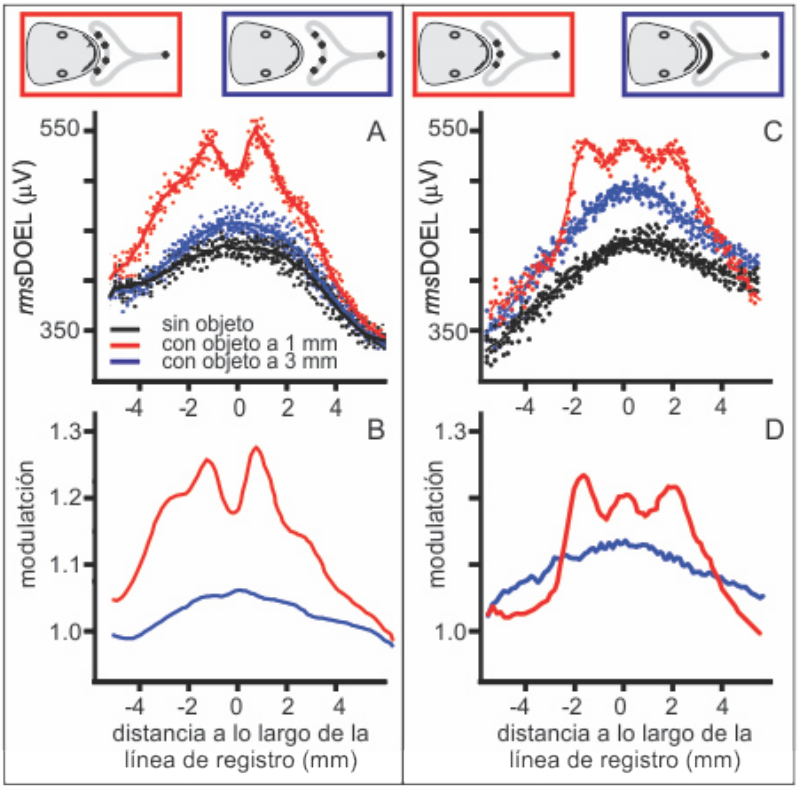

Figura 17. Características de la superficie eléctrica ("textura eléctrica"). Para explorar los efectos locales, se diseñó un objeto a partir de un alambre de cobre (1,5 mm de diámetro) esmaltado salvo en las puntas conectadas entre sí a 30 mm del pez. Las figuras insertas en los paneles izquierdo y derecho ilustran el diseño experimental. Los gráficos A y B (correspondiente a los recuadros insertos en rojo y azul de cada panel) muestran la presencia del efecto local y como este desaparece a distancias muy cortas del pez. A) Datos crudos de *rms*DOEL (puntos) y las curvas ajustadas (líneas). B) Comparación de la modulación cuando el objeto se ubicó cerca (rojo) y lejos (azul) del pez. Los picos evidentes en la imagen del objeto cercano se desvanecen al alejar al objeto. Los gráficos C y D (correspondiente a los recuadros insertos en rojo y azul de cada panel) muestran el perfil del campo y la imagen del objeto con diferentes superficies: con y sin "textura eléctrica" . C) Datos de *rms*DOEL crudos (puntos) y curvas ajustadas (líneas). D) La modulación calculada para estos registros muestra tres picos correspondientes a los puntos del alambre sin barniz , que desaparecen al remover todo el barniz de la superficie del alambre enfrentada a la piel del pez.

Discusión

A partir de los resultados presentados al inicio de este capítulo, se analizaron las bases físicas de la formación de las imágenes eléctricas en la electrorrecepción activa, las cuales condicionan la representación electrosensorial del entorno del animal y permiten entender los aspectos más relevante de esta modalidad sensorial. Sin embargo, pueden haber dificultades al interpretar a la luz de este análisis los resultados experimentales que se obtienen en escenas más reales, en las cuales entorno al pez se encuentran diversos objetos de formas, tamaños e impedancias eléctricas diferentes.

En primer lugar, a pesar de que las características de las imágenes-estímulo se relacionan directamente con los objetos que componen la escena, la identificación de un objeto de la escena a partir de la imagen-estímulo puede ser ambigua. Objetos distintos en ubicaciones y orientaciones distintas pueden dar lugar a imágenes muy similares .

En segundo lugar, la escena electrosensorial suele ser compleja y en la misma coexistir múltiples objetos. Podría suponerse que la imagen-estímulo de una escena compleja donde se encuentran varios objetos, resulta de la suma lineal de los efectos de las fuentes secundarias calculadas individualmente y ubicadas sustituyendo a los objetos. Sin embargo, en la realidad no ocurre esta independencia entre las fuentes individuales correspondientes a los diferentes objetos inmersos en el campo generado por la DOE. La presencia de un nuevo objeto en una escena genera una fuente secundaria que afecta al campo basal y por lo tanto modifica la "iluminación" del resto de los objetos inmersos en ese campo. Por consiguiente, cada objeto incluido en la escena es polarizado no sólo por el campo original, sino también por los campos secundarios de los demás elementos. Por esta razón, las estampas de todos los objetos que constituyen la escena se modifica al introducir un nuevo objeto a la misma. Esta dependencia mutua de las fuentes secundarias correspondientes a los distintos objetos que componen la escena, se opone al supuesto de que el campo total resulta de la suma lineal del campo primario (campo original) y los campos secundarios generados por los objetos aislados. Dado que todos los campos secundarios actúan sobre el resto de los objetos, esto causa un efecto recursivo. Aunque la solución analítica para este problema no tiene una forma general, hay modelos computacionales con limitaciones bien definidas que pueden calcular la imagen eléctrica de varios objetos de una escena (Rother et al., 2003; Migliaro et al., 2005).

A partir de lo expresado es posible concluir que al igual que en los otros sistemas sensoriales, la escena electrosensorial es un todo indisoluble. La misma fuente de energía primaria, en contextos diferentes, da lugar a "iluminaciones" diferentes. A modo de ejemplo, la Fig. 18 muestra una fotografía del mismo objeto iluminado por la misma fuente primaria en diferentes contextos. Cuando el objeto de interés (mate) se ubica sobre la mesa cubierta con un paño negro, la imagen-estímulo del objeto en la retina aparece oscura. (Fig. 18A). Al retirar el paño e incluir otros objetos formando parte de la escena, la imagen-

estímulo cambia por la luz reflejada en los otros objetos (Fig. 18B). Si en particular se agrega a la escena otro objeto altamente reflexivo, cambia significativamente la iluminación de la escena global (Fig. 18C). En esta nueva escena mientras que la fuente de luz principal sigue siendo el sol, los otros objetos actúan como fuentes "secundarias" y modifican la iluminación de la escena.

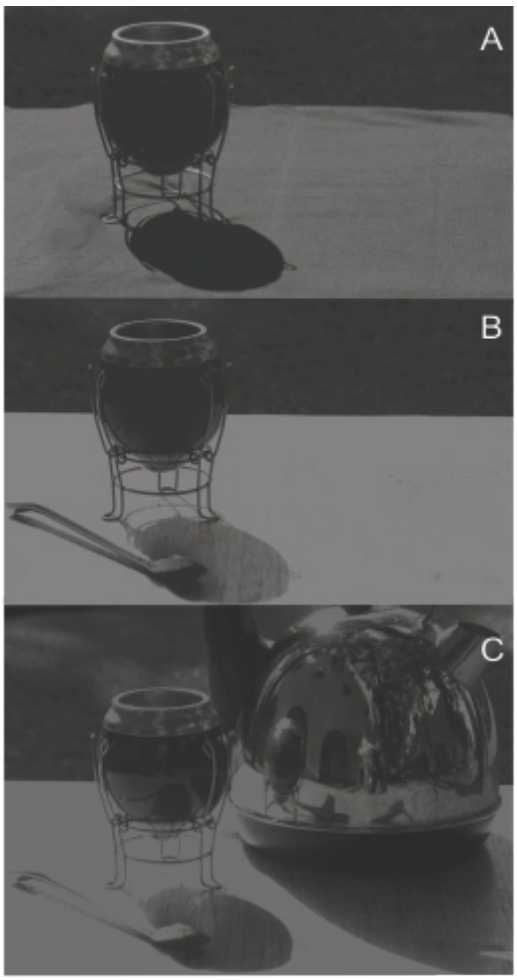

Figura 18. El rol de las fuentes de energía primarias y secundarias en la formación de la imagen física. A) Fotografía del objeto (mate) situado sobre una mesa cubierta por un paño negro. La luz no es reflejada sobre el lado visible de la superficie del objeto por lo que esta zona aparece oscura en la imagen. B) Al quitar el paño negro y agregar otro objeto (bombilla) a la escena, el patrón de iluminación de la misma cambia significativamente debido a que tanto la superficie de la mesa como el otro objeto actúan como fuentes secundarias reflejando la luz sobre la superficie visible del mate. C) La presencia de un objeto altamente reflexivo hace más notorio el efecto de las fuentes secundarias ya que induce múltiples fuentes.

Los resultados señalan que en la electrorrecepción activa el peso relativo de cada objeto en la escena depende tanto de sus propiedades intrínsecas (impedancia eléctrica, forma y volumen) como de las variables del contexto (campo polarizador y posición relativa a la superficie sensorial). Mientras que la impedancia y el volumen son generalmente invariantes para un objeto en particular, la forma (cuando el objeto no es rígido), la orientación y los factores contextuales pueden variar. Para mejorar la detección de los objetos y su discriminación, los peces eléctricos podrían controlar algunos de los parámetros contextuales cambiando la posición del objeto respecto al pez. Un cambio en la posición del cuerpo del animal, no solo cambia la posición del objeto respecto a la superficie sensorial sino que también modifica la orientación del campo polarizador ya que es el propio agente sensorial la fuente eléctrica responsable del campo primario, lo cual podría tener un rol significativo en electrolocalización. La forma de onda de la DOEL, estimulo a los receptores, puede ser una clave para la codificación no sólo de la impedancia del objeto sino también de su tamaño, forma, orientación y posición. Debido a que los electrorreceptores cutáneos están sintonizados a diferentes bandas de frecuencia de la DOE (Bastian, 1977; Watson y Bastian, 1979), estos receptores podrían codificar estos parámetros del objeto a través de las diferencias observadas en la forma de onda de la DOE L cuando el objeto se enfrenta a diferentes regiones del cuerpo del pez. Aún cuando no cambie la forma de onda de la DOEL (como ocurre con un objeto enfrentado a la fóvea), los perfiles espaciales de las imágenes se modifican ante cambios pequeños en la orientación del objeto respecto a la superficie sensorial (Fig. 15 y 16). Estos cambios en el perfil de la imagen con la posición del objeto sugieren que el sistema

electrosensorial podría recibir la mayor parte de la información sobre la forma del objeto a través de cambios en la imagen sobre la fóvea usando pequeños movimientos de la cabeza.

Los resultados experimentales de este capítulo también explican las consecuencias de la interacción cuerpo-objeto, así como la representación de los efectos globales y locales en la imagen física de un objeto sobre la superficie sensorial.

Efectos que resultan de la interacción cuerpo-objeto

En la escena electrosensorial, cada objeto inmerso en el campo eléctrico es polarizado de acuerdo a sus propiedades geométricas y eléctricas. La perturbación del campo por el objeto y su estampa dependen de cuan diferente sea su conductancia respecto a la del agua circundante y a la dimensión del objeto en la dirección del campo. Cualquier objeto, en particular el cuerpo del pez, tendrá la mayor estampa al orientarse según las líneas de campo.

Si se analiza la escena constituida por un objeto pequeño enfrentado a la región perioral del pez, puede considerarse al pez como un cuerpo alargado de mayor conductividad que la del agua circundante y a la estampa del objeto como un dipolo único. La alineación del cuerpo del pez con el eje del dipolo canaliza las corrientes eléctricas generadas por la DOE en el sentido caudo-rostral (la forma cónica del cuerpo del pez hace que su conductancia sea mayor en la cabeza) de modo que al enfrentarse la cabeza del pez al objeto, es máxima la polarización recíproca del cuerpo del pez y el objeto. Para los objetos con una proyección ortogonal mayor al 30% de la sección transversal de la cabeza del pez, y enfrentados a la fóvea sobre la línea media, la amplitud de la imagen decae con la distancia pero la forma de su perfil en forma de campana es bastante independiente de la forma del objeto (Fig. 13). Esto se debe a la curvatura de la cabeza, que determina el patrón de densidad de corriente trascutánea. En los imágenes registradas en la fóvea del pez se observa un desplazamiento en sentido caudal de la transición entre el centro de máxima amplitud y la periferia de la imagen, más allá de la superficie del cuerpo “visible” desde el objeto. La disminución del diámetro del cuerpo en sentido rostro-caudal, provoca un aumento de la resistencia longitudinal de modo que se reduce el cociente entre la resistencia lateral del cuerpo y la longitudinal. Esta disminución, sumado a la presencia de una vía de baja resistencia en las agallas, explican el desplazamiento del sumidero (periferia negativa en la imagen) por detrás de la región de la cabeza. De acuerdo con estos resultados, los experimentos en los que el objeto se lateralizó ubicándose a un lado de la cabeza (Fig. 15 y 16) muestran al sumidero en el lado contralateral.

Por último, los objetos enfrentados a la piel del costado del cuerpo del pez (superficie plana) presentan imágenes eléctricas con el perfil de sombrero mejicano similar al descrito en mormíridos (Gómez et al., 2004). Los objetos cercanos a la piel reorientan el campo de tal manera que el pico de la imagen (ya sea el máximo incremento o disminución en las corrientes transcutáneas para objetos conductores o no conductores respectivamente) se registra en la proyección ortogonal del objeto sobre la piel del pez. Al

aumentar la distancia del objeto al pez, aumenta el ancho y disminuye la amplitud de la imagen eléctrica del objeto de modo que empeora la relación entre los flancos de la imagen y los límites del objetos.

Efectos globales del objeto

Los objetos reales en el entorno del pez suelen ser geométricamente complejos y estar iluminados por campos eléctricos no uniformes. Esto determina que sus estampas sean fuentes espacialmente complejas que pueden ser representadas a través de multipolos orientados en un espacio tridimensional (Nunez, 1980). En este sentido puede entenderse a la estampa de un objeto complejo como un conjunto de dipolos que al sustituir al objeto generan el mismo campo. Los dipolos mayores de este conjunto representarían las características globales del objeto y su magnitud depende de cuan diferente sea la conductancia del objeto respecto al agua y de la dimensión del objeto en la dirección del campo (esta dimensión está asociada a la diferencia de potencial entre las líneas equipotenciales del campo basal cubiertas por el objeto). Este componente de la imagen se conoce como "efecto global" del objeto. Los objetos grandes orientados a lo largo de las líneas de campo tienen efectos globales grandes pudiendo ser detectados a mayores distancias de la piel. Aunque la contribución de estos dipolos grandes a la imagen aumenta al disminuir la distancia entre el objeto y la fóvea, sus imágenes en forma de campana son muy similares, ya que como se discutió previamente, esta está determinada principalmente por la forma de la mandíbula del pez.

A pesar de esta constancia en la forma de las imágenes de los objetos en la región de la fóvea, los cambios en la orientación del campo eléctrico local debido a los pequeños movimientos de la cabeza durante la exploración de un objeto provocan importantes cambios en la posición de los flancos de las imágenes de objetos. Al mover la cabeza de un lado a otro, los flancos de la imagen pueden entrar y salir de la fóvea resultando en estímulos intensos. En consecuencia, los efectos globales podrían ser más adecuados para explorar los límites de un objeto o para evaluar su tamaño y la forma global mediante la re-orientación de la cabeza. El contraste lado a lado reforzado por el mecanismo de rechazo de modo común implementado por las proyecciones inhibitorias contra-laterales que se producen en el lóbulo electrosensorial (Bastian et al., 1993) puede contribuir a detectar los contornos de los objetos.

Los efectos globales también podrían servir al animal para detectar nuevos objetos y para explorar grandes objetos con la superficie sensorial del costado del cuerpo del pez ya sea por el movimiento a través del sistema de propulsión hacia adelante y atrás basado en la ondulación de la aleta anal o por la flexión del cuerpo alrededor de los grandes objetos. En este caso, la evaluación propioceptiva de la flexión del cuerpo alrededor de un objeto podría ser una clave para evaluar su forma. Poco se sabe sobre la dinámica de la conducta motora y sensorial en esta especie, información necesaria para conocer las relaciones funcionales entre la sensación y el control motor y sus roles en la percepción (Snyder at al., 2007).

Efectos locales del objeto

Los resultados previos muestran como la presencia de bordes o focos conductivos en los objetos causa aumentos locales en la densidad de corriente transcutánea. Si se considera la estampa de un objeto complejo constituida por varios dipolos, estos puntos corresponderían a dipolos pequeños. Las imágenes de estos pequeños dipolos constituyen los “efectos locales” del objeto. Cuanto mayor sea la cantidad de irregularidades en la superficie del objeto, mayor será el número de pequeños dipolos equivalentes orientados en diferentes direcciones. Esto explica los picos observados en las imágenes de objetos con la superficie texturada enfrentada a la piel del pez.

Los efectos locales del objeto solo pueden ser detectados cuando las irregularidades en la superficie del objeto están suficientemente cerca de la piel. El peso relativo de estos pequeños dipolos en el campo lejano se reduce significativamente debido a su pequeño valor y orientación diversa. Sin embargo, cuando la superficie de un objeto está casi en contacto con la piel, causa múltiples efectos locales que pueden ser sensados a través de un mosaico sensorial de alta resolución. Por lo tanto, las características eléctricas de la superficie de un objeto podrían ser codificadas por efectos locales a nivel de la fóvea. Centrándose en pequeños objetos cercanos a la boca (tales como una potencial presa), la exploración de sus superficies y bordes a través de pequeños movimientos podría ser útil para su reconocimiento .

Capítulo 5

Respuesta de las neuronas en la vía electrosensorial lenta del lóbulo eléctrico en *Gymnotus omarorum*.

Como se expuso en la introducción general de la tesis, el lóbulo electrosensorial de la línea lateral constituye el primer núcleo nervioso de relevo de la información sensorial proveniente de los electrorreceptores distribuidos sobre la piel del pez. Las fibras aferentes primarias de los electrorreceptores terminan en las capas profundas del LE en un mapa de la superficie del cuerpo del pez. Las células eferentes del LE son fuertemente afectadas por la entrada aferente desde los electrorreceptores.

Los electrorreceptores tuberosos originan las dos vías de procesamiento de la información electrosensorial activa (Szabó, 1965; Szabó, 1967; Szabó and Fessard, 1974). Si bien estudios previos en gymnótidos de pulso han implicado a la vía electrosensorial lenta en respuestas a cambios en la amplitud y la forma de onda del estímulo, existe poca evidencia experimental sobre las respuestas de las células de esta vía ante estímulos específicos en peces de pulso (Réthely y Szabó, 1973a, 1973b; Schlegel, 1973; Stoddard, 1998; Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008). Menos evidencia existe aún sobre las respuestas de las unidades del LE en condiciones de descarga natural del pez.

La estructura de LE en *G. omarorum* es similar a la descrita en otros gymnótidos tanto de onda como de pulso (Réthelyi y Szabo, 1973a; Maler, 1979; Sas y Maler, 1983, 1987; Schumway, 1989a, 1989b; Berman y Maler, 1999). Se han descrito varios tipos de células distribuidas en las distintas capas del LE de los gymnótidos (Maler, 1979; Carr and Maler, 1986). La Fig. 19 muestra la estructura laminar del LE de *G.omarorum* (figura adaptada de Pereira et al., 2014). Las capas del LE en orden desde la superficie ventral a la dorsal corresponden a : (1) capa de fibras profunda (CFP) con las fibras aferentes y los somas de las células multipolares. (2) Capa de neuropilo profunda (CNP), donde los terminales aferentes contactan con las dendritas basilares de diferentes tipos de células ubicadas en diferentes capas. El límite entre la CFP y CNP es a menudo demarcada por células ovoides dispersas que también están presentes en la CNP. Estas células enviarían señales tanto al lado ipsilateral como en el contralateral (Maler y Mugnaini, 1994; Berman y Maler, 1999). Datos de inmunohistoquímica (datos no publicados, Caputi y Castelló) muestran marcaje de GABA en las células ovoides del LE de *G. omarorum*. (3) Capa de células granulares (CCG) contiene dos tipos diferentes de interneuronas granulares (Maler, 1979) y también neuronas eferentes con árboles dendríticos basilares conspicuos. Dentro de estas se distinguen dos subtipos diferentes: las que carecen ("células basilares calvas" Fig. 19, cuadrado) y las que presentan ("piramidales basilares profundas", Fig. 19, triángulo) dendritas apicales. (4) Capa plexiforme (CPlex) que contiene algunas neuronas piramidales basilares intermedias (Fig. 19, círculo), las neuronas polimórficas y axones eferentes que proyectan a los centros superiores (Fig. 19, flechas blancas). (5) Capa polimórfica (CP) con los somas de todas las células

piramidales clasificadas como '' basilares '' (Fig. 19, asterisco) o '' no-basilares '' (Fig. 19, cruz) según la presencia o ausencia de dendritas basilares. (6) Estrato fibroso (EstF), integrado por los axones descendentes que proyectan de vuelta desde el núcleo praeminentialis (datos no mostrados, Bastian y Courtright, 1991). (7) Capa molecular ventral (CMV) donde según la literatura los axones desde las fibras del praeminentialis e interneuronas inhibitorias locales terminan sobre las ramas iniciales de las dendritas apicales de las neuronas piramidales (Maler, 1979). (8) Capa molecular dorsal (CMD) que contiene los árboles dendríticos apicales los cuales son contactados por fibras paralelas originadas la eminencia granularis posterior.

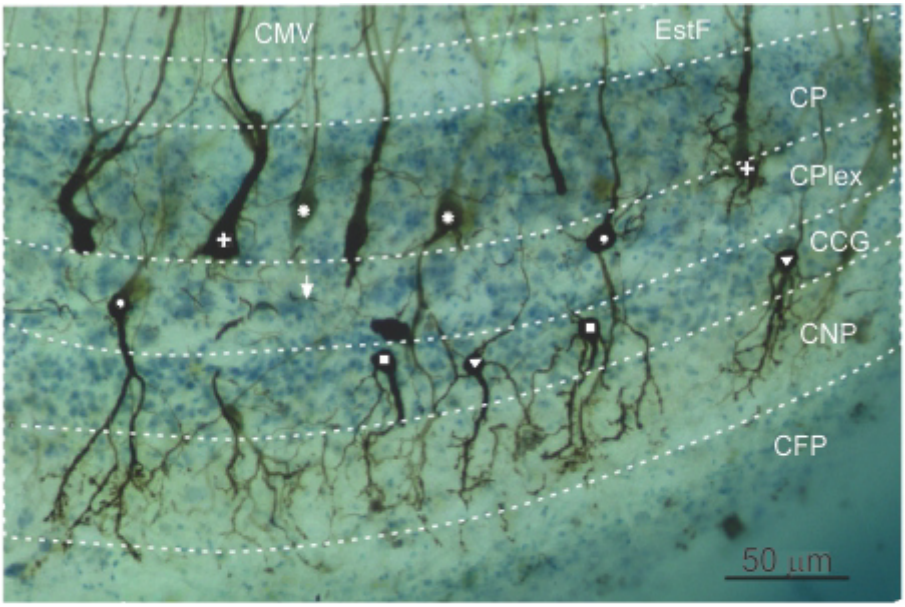

Figura 19. Estructura laminar del lóbulo electrosensorial en *G.omarorum*. Neuronas marcadas retrógradamente con neurobiotina que proyectan fuera del LE a través del lemnismo lateral. La contratinción con azul de metileno muestra la estructura laminar del LE en ocho capas: la capa de fibras profundas (CFP), la capa de neuropilo profundo (CNP); la capa de células granulares (CCG) con dos subtipos de células eferentes según la presencia o ausencia de dendrita apical: "neuronas piramidales basilares profundas" (triángulo) y "células calvas basilares" (cuadrado); capa plexiforme (CPlex) con neuronas basilares intermedias (círculos); capa polimórfica (CP) con los somas de las células piramidales grandes clasificadas en basilares (asterisco) o no-basilares (cruz) según la presencia o ausencia de dendritas basilares respectivamente; estrato fibroso (EstF) y capa molecular ventral (CMV).

En particular, las neuronas piramidales de los tres mapas tuberosos del lóbulo eléctrico integran las entradas aferentes desde los electrorreceptores tuberosos en la piel, y disparan en respuesta a cambios en la amplitud del campo eléctrico local (Bastian y Heiligenberg 1980; Bastian, 1981; Saunders y Bastian 1984; Carr y Maler, 1986). Las neuronas piramidales de los gymnotiformes codifican cambios en la intensidad del campo eléctrico que resultan de modificaciones en el tamaño, la conductividad, la presencia de bordes, la posición, y el movimiento de los objetos cercanos, así como señales de comunicación eléctricas y estímulos de interferencia de otros peces (Bastian 1990). Los circuitos neurales que involucran a las células piramidales en el LE se caracterizan tanto por un alto grado de paralelismo en la conectividad como por extensas redes descendente de control.

Para comprender la respuesta de las células del LE a estímulos específicos, primero hay que conocer la forma en que estas células descargan ante la DOE natural del pez en condiciones basales (sin la presencia de un objeto-estímulo). En los peces eléctricos de pulso la DOE es un evento breve, todo o nada, de modo que la entrada sensorial ocurre en puntos discretos y separados en el tiempo. Esto hace suponer que la actividad de las neuronas centrales pueda estar sincronizada a este evento y se establezcan secuencias

temporales de descarga de las unidades del LE (Bell, 1977). Es de esperar que las descargas de las unidades del LE de *Gymnotus omarorum* se relacionen con los potenciales de campo registrados a nivel del LE mencionados en los antecedentes (ver capítulo 2; Pereira et al., 2005; Pereira et al., 2014).

Los resultados que se presentan en este capítulo de la tesis permiten caracterizar la respuesta de las células del LE de *G.omarorum* a la DOE del propio pez en condiciones basales. Los patrones de actividad espontánea de las neuronas del LE ante la DOE del propio pez, se asocian a periodos claramente identificados en los registros de potenciales de campo del LE.

Además de caracterizar los patrones de descarga de las neuronas del LE en condiciones basales, se evaluó la respuesta de las mismas al movimiento de un objeto resistivo enfrentado a la piel del pez, en condiciones de descarga natural del órgano eléctrico. La estructura del campo receptivo de una neurona sensorial condiciona su respuesta a las características locales y globales del estímulo. Para describir como una neurona procesa la información contenida en la imagen física de un objeto es preciso caracterizar su campo receptivo en el dominio espacio-tiempo (Schiffman, 1982). El circuito local del que forma parte la neurona así como las entradas descendentes, esculpen su campo receptivo y determinan las características del estímulo a las cuales responde. Esta red de conexiones puede dar lugar a campos receptivos complejos aún a partir de la combinación de campos más simples.

En gymnótidos de onda existen evidencias que sugieren que aunque la información que llega a cada mapa tuberoso del LE es la misma, el procesamiento de las características de los estímulos es diferente entre los tres mapas, lo cual se ha relacionado a diferentes comportamientos (Metzner y Juranek, 1997; Maler, 2009b). Se ha visto que las neuronas del mapa lateral responden mejor a grandes objetos moviéndose rápidamente y son capaces de detectar objetos a mayores distancias. Por su parte, las células piramidales del mapa centro-medial responden a objetos muy próximos al pez moviéndose a bajas velocidades. Las células del mapa centrolateral muestran propiedades intermedias (Shumway, 1989b; Krahe et al., 2008; Maler, 2009a, 2009b; Krahe y Maler, 2014). El tamaño de los campos receptivos y lo fuerte del efecto antagonista de la periferia en las neuronas del mapa centro-medial, lo hacen propicio para evaluar contraste espacial (el efecto local del estímulo). Por su parte, las unidades más sensibles del mapa lateral darían información sobre el efecto global del estímulo (Shumway, 1989). En los gymnótidos , la existencia de células con características fisiológicas diferentes en los distintos mapas podría expandir el rango dinámico del sistema electrosensorial, algo que en mormíridos ocurre a nivel de los receptores.

En los gymnótidos no se han descrito hasta ahora células del LE especializadas ya sea en la detección de la modulación de la amplitud de la DOE$_L$ en todo el campo o en la detección de contraste. La observación de esta diferencia funcional en células del LE sería entonces consecuencia de procesos de integración neural ya sea a nivel local o con la intervención de centros superiores. Tal cual se describió en el capítulo 2, las propiedades dinámicas de las células piramidales del LE de los gymnótidos son controladas en parte por interneuronas GABAérgicas (células granulares, células polimórficas, células ovoides). Además

existen evidencias que la EGp y el nP participarían de un control descendente que mejoraría la sensibilidad de las células piramidales ya sea al estímulo global o a la detección de contraste local (Shumway y Maler, 1989; Maler y Mugnani, 1994).

A diferencia de lo que ocurre a nivel de los receptores que responden tanto a la amplitud de un estímulo estacionario como a los cambios en esta amplitud, las neuronas del LE responden casi exclusivamente a cambios en la amplitud causados ya sea por el movimiento del objeto respecto al pez o por la interacción de la DOE del pez con la de un coespecífico (Enger y Szabó, 1965; Bastian, 1981b). Los registros obtenidos en peces curarizados donde se sustituyó la DOE del animal por un pulso rectangular cabeza-cola, mostraron que las células del LE eran sensibles al movimiento de objetos de diferentes conductividades enfrentados a la piel del pez y cómo la respuesta de estas células dependía del sentido del movimiento del objeto respecto al cuerpo del pez (registros en *Eigenmannia*, Enger y Szabó, 1965). Datos similares se obtuvieron en peces de pulso, donde Schlegel (1973, 1974) describió sensibilidad al movimiento y respuestas direccionales en las neuronas del LE tanto de gymnótidos de pulso (*Gymnotus carapo*) como en mormíridos (*Gnathonemus petersii*). La respuesta de las neuronas del LE de los peces de pulso a objetos metálicos y plásticos en movimiento frente a diferentes regiones de sus campos receptivos, sugiere una organización centro-periferia de estos campos (Schlegel, 1973). Además, los resultados de estos experimentos señalaban que la magnitud de la respuesta de las neuronas al movimiento del objeto dependía de la velocidad del movimiento.

A diferencia de estos experimentos pioneros, los resultados que se presentan en este capítulo de la tesis permiten evaluar la respuesta de las neuronas del LE al movimiento de un objeto enfrentado a la piel del pez pero en condiciones de descarga natural del órgano eléctrico.

Métodos: registro extracelular de las unidades del lóbulo eléctrico.

Registro de unidades en condiciones basales.

Se registró la actividad del las unidades del LE ante la DOE del propio pez, en peces descerebrados descargando espontáneamente (registro con electrodo único o con multielectrodo de 16 canales, detalles en capítulo 10). A partir de la grabación del registro de la actividad del LE (registro de 1 a 3 minutos), se extrajeron los tiempos de descarga de las unidades seleccionadas de modo de caracterizar los patrones basales de descarga peri-DOE.

Registro de las unidades ante un objeto en movimiento.

Se registró extracelularmente la actividad de las neuronas del LE por medio de un multielectrodo de 16 canales en el pez inmovilizado, y ante el movimiento de un objeto enfrentado a la piel del pez (cilindro de cobre: 3mm de diámetro, 40 mm de altura, orientación vertical). El objeto se movió sobre una trayectoria paralela y adyacente a la piel del pez, siguiendo la forma del cuerpo de modo de mantener constante la distancia entre el objeto y el pez (detalles en capítulo 10). Se seleccionaron y registraron aquellas unidades cuya actividad fue notoriamente afectada por la presencia de una esfera de metal enfrentada a la piel del pez en regiones ubicadas en el tercio anterior del cuerpo del pez, preferentemente en la región entorno a la comisura labial. Una vez seleccionada la unidad, se registró su actividad mientras el objeto enfrentado a la piel se movía en ambos sentidos y a diferentes velocidades (para cada unidad seleccionada se registraron entre 3 y 6 velocidades diferentes). El primer minuto de cada registro correspondió a la actividad de la unidad en condiciones basales (sin el objeto).

En cada corrida se registraron: a) los 16 canales del multielectrodo en el LE contra la referencia en la cisterna magna, b) la posición X-Y del objeto, c) la DOE cabeza-cola. Todas las señales fueron digitalizadas al menos a 20 kHz por canal (Datawave SciWorks, 8.0) y adquiridas por un computador para su posterior procesamiento. Se evaluaron los cambios en la probabilidad de descarga post-DOE de las unidades registradas debidos a la presencia del objeto en movimiento.

Resultados

5.1. Patrones basales de descarga de las unidades del LE de *G.omarorum*.

Se caracterizaron los patrones basales de descarga de las unidades del LE de *G.omarorum* a partir del registro agudo de la actividad basal del LE en peces descerebrados de 84 neuronas claramente identificadas (ver criterios de selección de las unidades en el capítulo 11). En la mayoría de las unidades registradas, la tasa media de disparo fue significativamente menor a la frecuencia de la DOE (Prueba de Wilcoxon, p <0,0001, N= 84) con una relación media de 0,28 espigas/DOE (rango inter-cuartil 0,18 – 0,50 espigas/DOE). En todo el periodo registrado, la mayoría de las unidades no dispararon espigas uniformemente sino que lo hicieron repetitivamente en algunos ciclos mientras se silenciaban en otros. A partir de los histogramas peri-DOE correspondientes a cada unidad, se caracterizaron diferentes patrones de descarga según las diferencias observadas en las probabilidades de disparo de las unidades registradas. De estas forma se identificaron unidades: (a) con muy baja dispersión (unidades "phase locked"), b)con una o varias modas claramente identificables (unidades monomodales y multimodales respectivamente), y c) con una alta tasa de descarga al final del periodo (justo antes de la próxima DOE) y un mínimo de descarga después de la DOE o en le medio del ciclo (unidades inhibidas por la DOE con una fase de actividad preferencial).

5.1.1 Unidades "phase locked".

Seis de las unidades registradas en esta etapa se clasificaron como "phase locked". Los histogramas post-DOE que corresponden a estas unidades muestran cortas latencias respecto a la DOE y desviaciones estándares muy pequeñas (rango de latencia: 6,6 - 13,7 ms, rango de desviación estándar: 0,02 - 0,7 ms, N = 6). En uno de los peces se registró una pareja de unidades "phase locked", separables por la forma diferente del pico, en la cual dispara la unidad temprana o el par (Fig. 20). Después del par de espigas se observó un trazo de fondo ondeado (Fig. 20B, trazos individuales), lo cual sugiere que este par de unidades pertenece a un haz de fibras. El raster post-DOE y los histogramas de unidades "phase locked" más variables (desviación estándar 0,61 ms) pueden presentar una pequeña reducción en la variabilidad con las aceleraciones espontáneas de la DOE (Fig. 20 C, D y E).

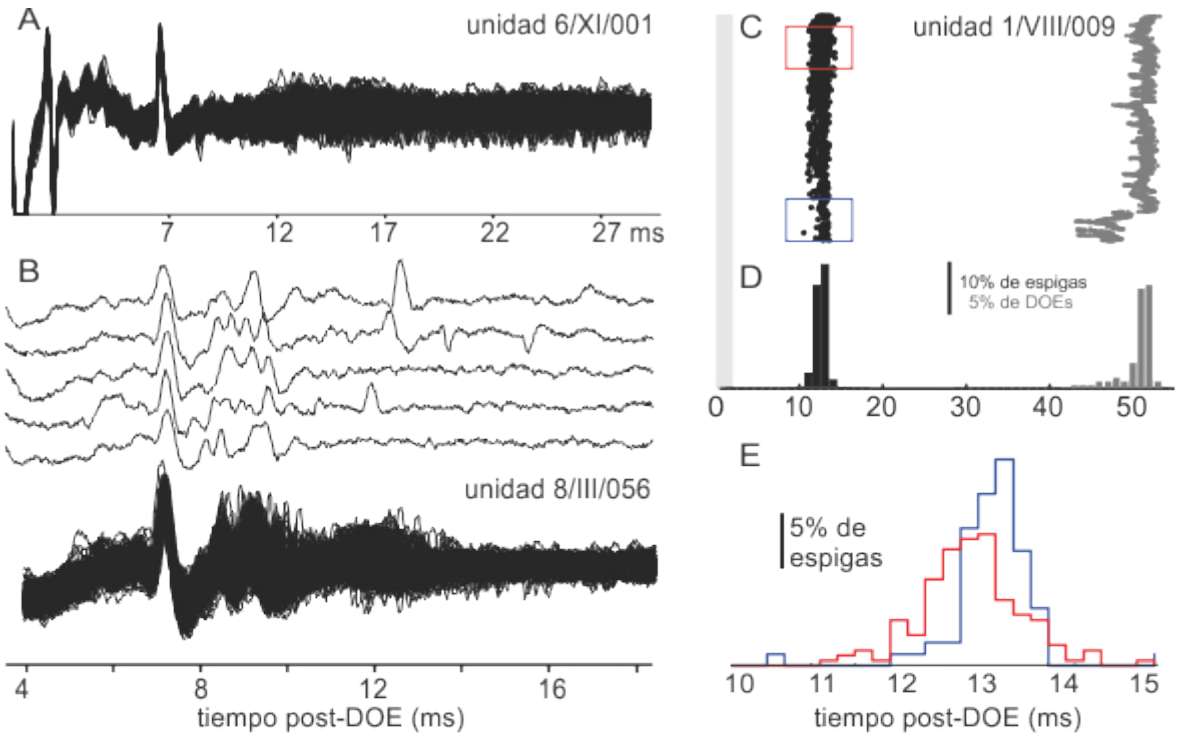

Figura 20. Las unidades "phase locked" presentan latencias cortas y pequeñas desviaciones estándares. A) Unidad "phase locked" que siguió uno a uno a la DOE. La figura muestra 1000 trazos superpuestos y pone en evidencia la identidad en la forma registrada de la unidad y el tiempo de ocurrencia de la misma (desviación estándar: 0,02 ms) . B) Cinco trazos seleccionados (panel superior) y 1000 superpuestos (panel inferior) muestran dos unidades "phase locked" acopladas. La primera descarga en cada DOE, mientras que la otra dispara alrededor de 1,7ms después de la primera. La descarga de la segunda unidad coincide con una ondulación variable. El raster (C) y el histograma de probabilidad de descarga post-DOE (D) muestran otra unidad phase locked con mayor desviación estándar (0.6 ms). La barra gris entorno al cero corresponde al tiempo de ocurrencia de la DOE. Los puntos y barras grises a la derecha corresponden a la siguiente DOE. E) En esta unidad se observa una reducción en la variabilidad de la descarga cuando la DOE acelera al final del registro (comparar los histogramas post-DOE en azul y rojo correspondientes a los periodos encuadrados en el raster).

5.1.2. Unidades monomodales

Treinta y cuatro de las unidades registradas se clasificaron como monomodales: 15 unidades monomodales tempranas (descarga alrededor de los 14 ms después de la DOE) y 19 monomodales tardías (descarga alrededor de los 24 ms después de la DOE).

Las unidades monomodales tempranas tienen una tasa de respuesta media de 0,30 espigas/DOE (rango 25-75% : 0,19 – 0,43 espigas/ DOE). Estas unidades muestran un histograma post- DOE caracterizado por un pico agudo aproximadamente en el tiempo del pico principal de los potenciales de campo de la vía lenta (Fig. 21A y B). Para comparar la agudeza de los picos de los histogramas post-DOE, se calculó el "Q-ratio" entre el número de espigas que ocurrieron en el intervalo (moda ± 2 ms) y el número de espigas en el intervalo (moda ± 4 ms). Mientras que un Q-ratio = 0,5 correspondería a una distribución plana, un Q-ratio = 1 implicaría que todas las espigas caen dentro del intervalo pequeño. El Q-ratio para las unidades monomodales tempranas fue en promedio 0,75 (3 de cada 4 espigas peri-modales caen en el intervalo pequeño). De acuerdo con esta baja variabilidad en la latencia, el histograma de autocorrelación de las

latencias medias muestra picos periódicos a intervalos regulares determinados por la DOE (Fig. 21C). Cinco de las 15 unidades monomodales tempranas dispararon en dobletes (Fig. 21C, recuadro) con un intervalo inter-espiga variable entre 2 y 6 ms.

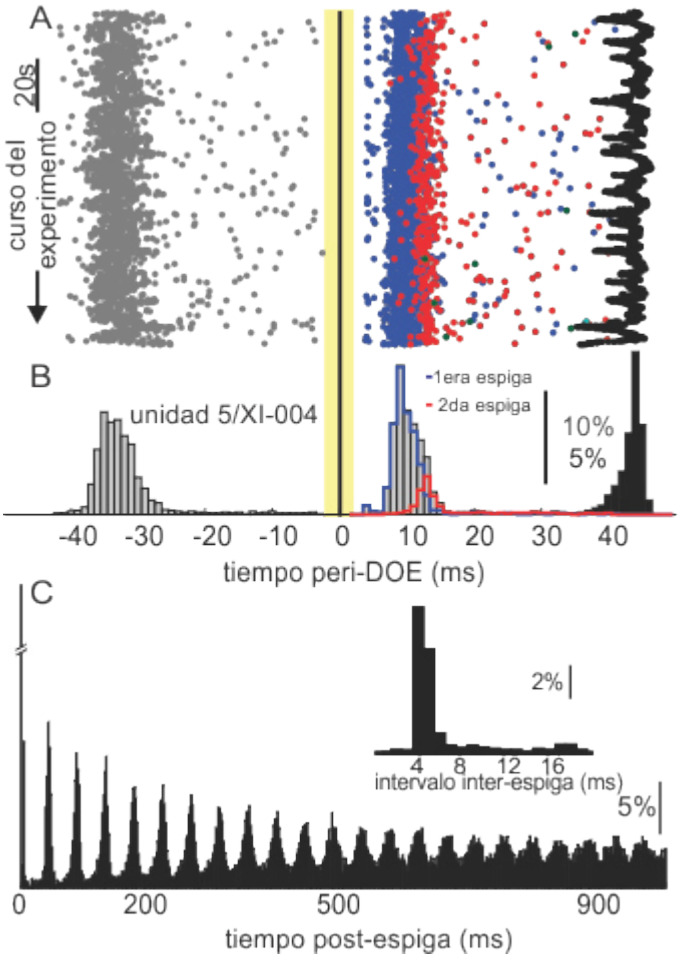

Figura 21. Las unidades monomodales tempranas. A) El raster muestra la descarga de una unidad monomodal temprana alrededor del tiempo de ocurrencia de la DOE. Esta unidad suele disparar dos veces por ciclo. Los puntos grises corresponden a la descarga de la unidad antes de la DOE. Los puntos azules y rojos corresponden a la primera y segunda espiga dentro del mismo ciclo respectivamente. B) El histograma peri-DOE muestra un pico precoz (8,6 ms). Superpuesto al histograma post-DOE, los trazos azul y rojo corresponden a los histogramas post-EOD de la primera y segunda espiga indicadas por los puntos azules y rojos en el raster. La línea de color negro corresponde a la DOE de referencia y los puntos negros corresponden a la próxima DOE. La barra amarilla señala el período en que la descarga de la unidad no pudo ser evaluado debido al artefacto de la DOE. (C) El histograma de autocorrelación de estas unidades muestra picos periódicos que reflejan la regularidad de la DOE y la baja dispersión de su latencia. El histograma de primer orden de las espigas (recuadro inserto) muestra la tendencia a disparar en dobletes con un intervalo inter-pico pronunciado (alrededor de 4 ms).

Por otra parte, las unidades monomodales tardías mostraron una respuesta no uniforme a la DOE. Aunque presentan una tasa de respuesta media de 0,44 espigas/DOE, el hallazgo más común fue la de unos pocos ciclos consecutivos con descarga de más de una espiga por ciclo, separadas alrededor de 10 ms (Fig. 22 A y B, puntos y escaleras rojas). Este intervalo inter-espiga fue independiente de la latencia de la primera espiga y contribuyó al amplio perfil del histograma post-DOE registrado en estas unidades (Fig. 22C, mediana de modas = 24 ms, Q-ratio de la mediana = 0,63, N = 19).

Según los histogramas post-DOE, el periodo de mayor excitación de estas células está comprendido entre 10 y 17 ms después de la DOE. De acuerdo con el patrón monomodal de activación, el histograma de autocorrelación mostró picos periódicos. Sin embargo, debido a la mayor variabilidad y la ocurrencia de múltiples descargas por cada DOE, los picos del histograma de autocorrelación fueron menos marcados y claramente evidentes durante un menor tiempo que los correspondientes a las unidades monomodales tempranas, mostrando como la variabilidad enmascara la regularidad impuesta por la DOE (Fig. 22 D).

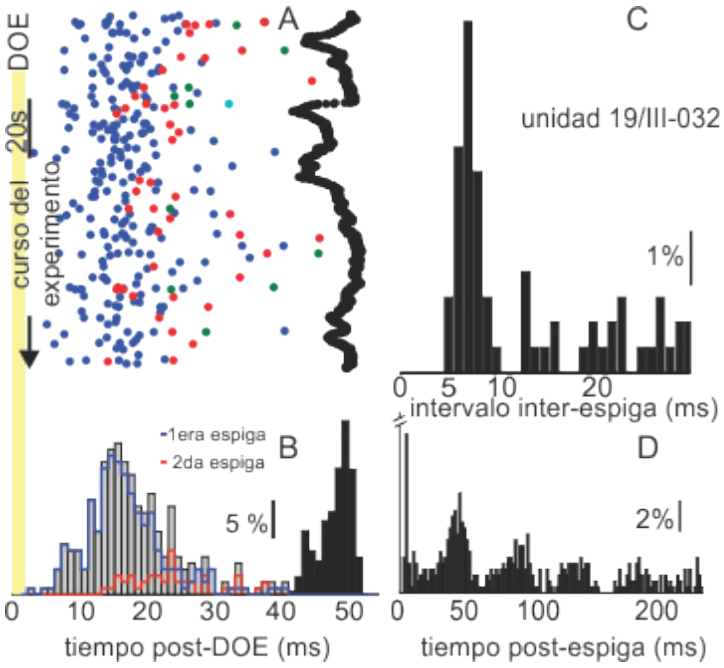

Figura 22. La unidades monomodales tardías. El raster (A) y el histograma post-DOE (B) de una unidad monomodal tardía típica. Estas unidades pueden disparan dos o más veces por ciclo (los puntos azules, rojos y verdes del raster corresponden a la primera, segunda y tercera espiga del mismo ciclo). Superpuestos al histograma post-DOE (gris), los histogramas en azul y rojo nuestran respectivamente la probabilidad de disparo de la primera y segunda espiga dentro del ciclo. La línea negra corresponde a la DOE de referencia y la barra amarilla indica el período en el que la descarga de la unidad no puede ser evaluada debido al artefacto de la DOE. C) El histograma de primer orden muestra que las dos descargas están separados por 7 ms. (D) El histograma de autocorrelación presenta picos periódicos aunque menos marcados que en las unidades monomodales tempranas.

5.1.3. Unidades multimodales

De las treinta y cinco unidades multimodales registradas, 15 se clasificaron como trimodales y 20 como bimodales. Trece de las unidades tri-modales mostraron un patrón de descarga similar con modas aproximadamente a 5, 11 y 28 ms (valores medios; un ejemplo típico se muestra en la Fig. 23A y B).

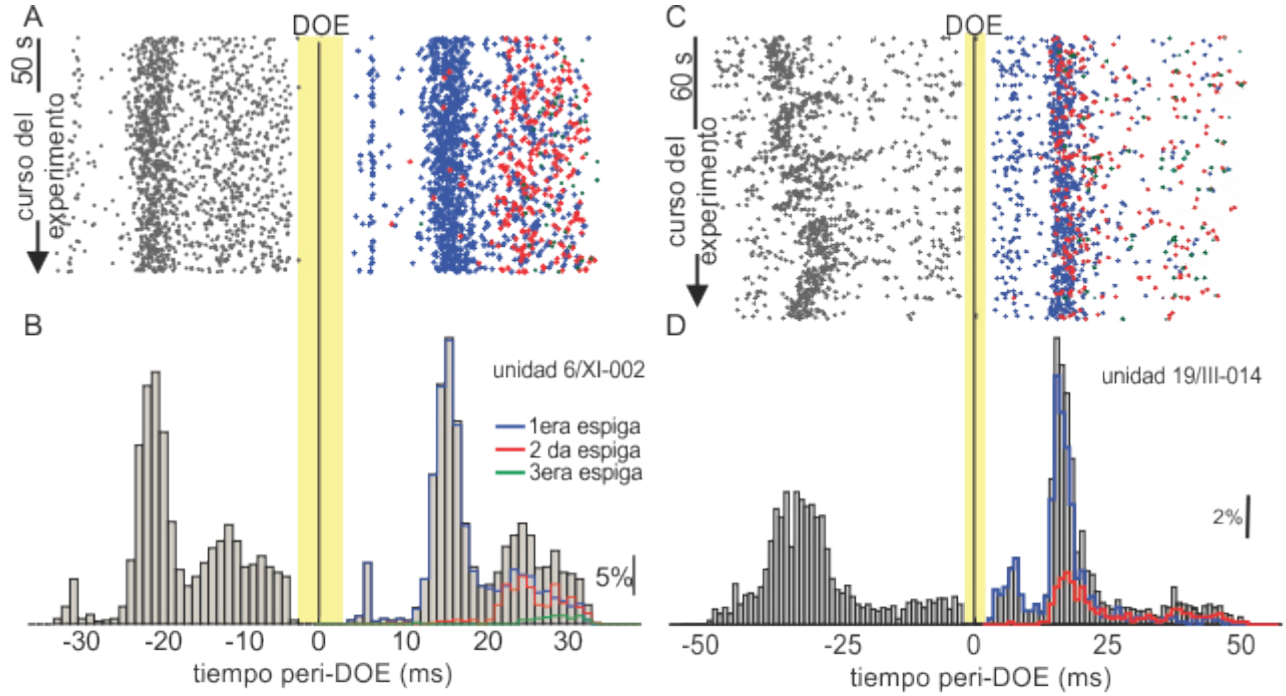

Figura 23. Unidades multimodales. Raster (A) e histograma peri-DOE (B) del tipo de unidad trimodal más común. Alrededor de 7 ms se observa un pico temprano y estrecho seguido de una disminución en la probabilidad de descarga de la unidad. Después de esto se observa un segundo pico de actividad (en este caso alrededor de 16 ms). En las unidades trimodales ocurre un tercer pico de actividad tardío (25 ms en B). Raster (C) e histograma peri-DOE (D) de una unidad bimodal registrado a baja temperatura (ver escala temporal). Las unidades tri- y bi-modales a menuda descargan más de una vez por ciclo (los diferentes colores en los rasters e histogramas corresponden a diferentes espigas en el mismo ciclo). La línea negra señala el tiempo de la DOE de referencia, la barra amarilla indica el período en el que la descarga de la unidad no puede ser evaluada debido al artefacto de la DOE.

Las otras dos muestran la primer moda en 11 y 14 ms respectivamente, y las modas siguientes más tarde. La mayoría de las unidades trimodales dispararon más de una vez en el mismo intervalo y alrededor de las mismas latencias (comparar histogramas azules y rojos en la Fig. 23B).

Por su parte, las unidades bimodales presentaron modas de latencia tempranas e intermedias (Fig. 23C y D). En estas neuronas la actividad alternó entre períodos de alta y baja frecuencia de descarga. La mitad de estas unidades fueron registradas de un experimento realizado a 17°C y la otra mitad se registraron en varios peces a temperaturas entre 20 y 22°C. Las estadísticas de las 10 unidades registradas a temperaturas más altas muestran modas a 7 y 16 ms (valores medios), lo cual sugiere que las unidades bimodales tiende a disparar un poco después que las trimodales.

El análisis estadístico de las latencias tempranas e intermedias confirmó estas diferencias. La primera moda se produce 1,6 ms después en las unidades bimodales respecto a lo que ocurre en las trimodales (rangos de unidades trimodales: 4-7 ms, N = 13, y unidades bimodales: 6-8 ms, N = 10, prueba de Wilcoxon comparación de modas $p = 0,026$). En promedio, la segunda moda en las unidades bimodales ocurre 2,5 ms después que en las unidades trimodales (rangos unidades trimodales: de 9-19 ms, N = 13, y unidades bimodales: 14-21 ms, N = 10, prueba de Wilcoxon comparación de modas, $p = 0,032$).

Por último, en algunos pares de neuronas registradas en el mismo pez se observa que los periodos de mayor actividad de una de las unidades se corresponden con los de depresión de la actividad de la otra y vice-versa (Fig. 24). Esto sugiere que podría estar ocurriendo la inhibición de una neurona del par sobre la otra, o que ambas neuronas reciben entradas en imagen especular. Para ilustrar esta observación, la Fig. 24 muestra los patrones de descarga de dos unidades muy próximas del mismo pez (igual profundidad en bajadas vecinas del electrodo separadas 200 μm) .

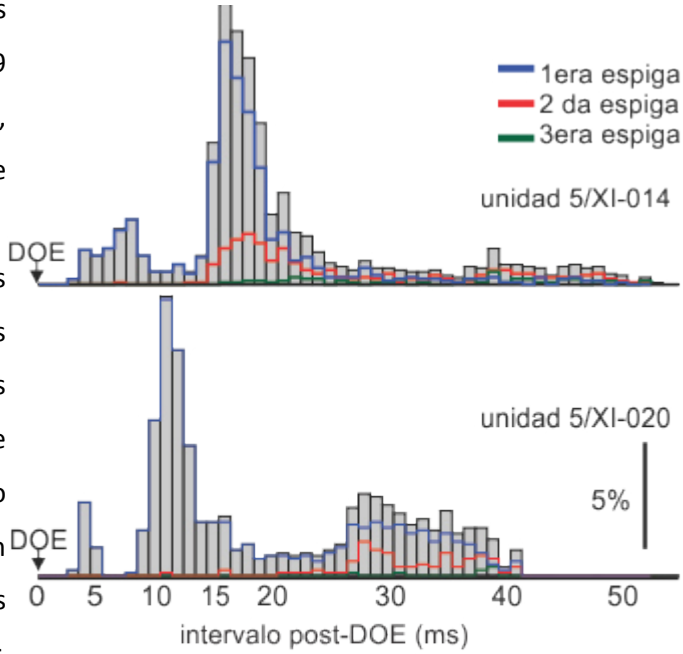

Figura 24. Patrones opuestos de descarga. Histogramas post-DOE de dos unidades multimodales registradas en posiciones muy próximas (separadas 200 μm) en bajadas consecutivas. Los periodos de máxima actividad de una de las unidades del par coinciden con la reducción de la actividad de la otra y viceversa.

5.1.4. La evidencia de la inhibición y su potencial relevancia

Ocho de las unidades registradas no mostraron una fase preferencial como las descritas previamente. Estas unidades además de presentar una tasa de descarga relativamente baja (0,26 espigas/ DOE, Fig. 25) presentaron una tasa mínima de descarga (cerca de cero) en fases intermedias del ciclo de la

DOE. Además de estas 8 unidades particulares, la mitad de la unidades calificadas como multimodales presentan una caída en la probabilidad de descarga justo después de la DOE.

Los resultados previos sugieren un efecto inhibidor de la DOE sobre la descarga de las unidades. Para investigar esta posibilidad, primero se testeó la hipótesis nula que la probabilidad de descarga de la unidad en una ventana corta de 4 ms de duración antes de la DOE (comenzando 8 ms antes del pico de la DOE) era igual a la probabilidad de descarga en una ventana corta equivalente (4 ms de duración) que comenzaba 4 ms después del pico de la DOE. También se calculó la relación entre las descargas antes y después de la DOE (Antes/Después). Se excluyó de este análisis la ventana de tiempo [- 4, 4 ms] para evitar la posible interferencia del artefacto de la DOE en el registro. En 15 de los 35 unidades multimodales y 6 de las 8 unidades "sin fase preferencial", la probabilidad de encontrar la razón (Antes/Después) observada fue menor que 0.05 bajo la hipótesis nula (Antes / Después) = 1 (prueba exacta para cada unidad). Además para descartar el posible efecto de la refractariedad inducida por las espigas que descargaron tardíamente en lugar de un efecto inhibidor de la DOE, se calculó la relación fase-cofase de las espigas alrededor de cada DOE. Se definió la fase como la latencia de la primera espiga después de la DOE y la cofase como el tiempo entre la misma DOE y la espiga más cercana que la precede. Favoreciendo la falta de refractariedad, el coeficiente de correlación de Spearman entre la cofase y la fase fue en la mayoría de los casos (18/21) positivo (rango entre 0,03 y 0,15), sugiriendo que cuando una unidad descarga casi antes de la DOE es más probable que dispare temprano en el siguiente ciclo. Además, al estudiar la proporción de fallas en el siguiente ciclo de DOE para cofases cortas (2-8 ms antes de la DOE) y largas (entre la DOE anterior y 8 ms antes de la DOE), se encontró que había una mayor probabilidad de la falta de descarga cuando la descarga anterior ocurrió con una larga cofase en 7 de las 21 unidades (prueba v2, p <0,05 para cada una de estas unidades). Sólo en una unidad la probabilidad de fallo se asoció con un cofase corta (prueba v2, p <0,05). En las otras 13 unidades, no se vió una asociación estadística entre los fallos en la descarga y la cofase (prueba v2).

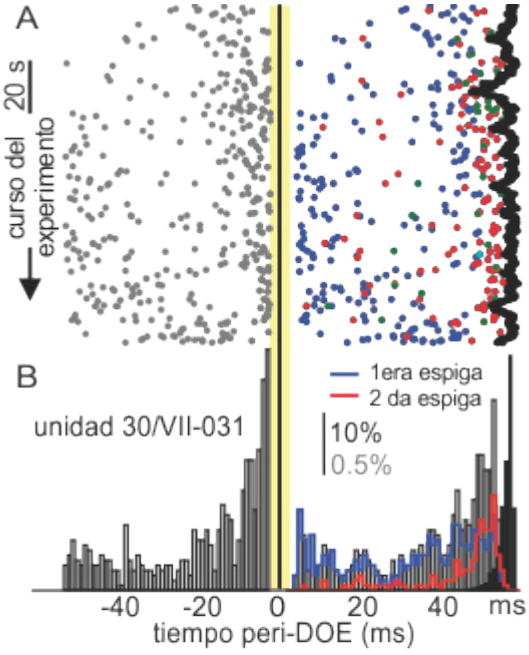

Figura 25. Evidencias de inhibición. Raster (A) e histograma peri-DOE (B) de una neurona que está disparando con una alta probabilidad en el inicio y final del ciclo. Se observa una reducción significativa en la probabilidad de descarga de la unidad en fases intermedias del ciclo.

5.2. Respuesta de las unidades del LE de *G.omarorum* ante un objeto en movimiento.

La actividad de las neuronas del LE de *G.omarorum* fue modulada por el movimiento de un cilindro de cobre (3 mm de diámetro, 40 mm de altura) orientado verticalmente sobre la trayectoria adyacente a la piel definida por el perfil del cuerpo del pez. Se registraron 51 unidades (N=3 peces) en estas condiciones.

5.2.1. Características generales de la respuesta de las neuronas del LE a un objeto en movimiento.

Los resultados muestran cambios en la probabilidad de descarga de las unidades registradas en el LE ante el objeto en movimiento respecto a las condiciones basales. Mientras que la probabilidad de descarga de algunas de las neuronas registradas aumenta cuando el objeto pasa frente a su campo receptivo, otras exhiben una disminución de la misma. Incluso en algunas unidades se observan cambios complejos en la probabilidad de descarga que incluyen varios picos que corresponden a aumentos y disminuciones consecutivos de la probabilidad de descarga de la unidad respecto a la condición basal. Además, los registros muestran que el efecto sobre la probabilidad de descarga de las neuronas por al movimiento del objeto conductivo es diferente a lo largo del intervalo inter-DOEs, lo que resulta en cambios del patrón de descarga post-DOE de las neuronas registradas. La Fig. 26 muestra la actividad de tres unidades registradas simultáneamente por el mismo electrodo cuando el objeto (cilindro de cobre de 3mm de diámetro y 40 mm de altura orientado verticalmente) se movió a 4.7 mm/s en sentido rostro-caudal contra la piel del pez. Tanto en los rasters (panel superior) como en los histogramas peri-DOE (panel inferior) pueden observarse los cambios en la actividad de estas células debidos al movimiento del objeto. Cuando el objeto en movimiento pasó frente a una determinada región de la piel del pez (rectángulo gris en rasters, Fig. 26), las tres células muy próximas sufren cambios en la probabilidad y en el patrón de descarga. Los rasters muestran aumentos y disminuciones en la probabilidad de descarga de las unidades cuando el objeto se mueve en la región indicada por el rectángulo gris (posiciones del objeto con mayor efecto sobre la probabilidad de descarga de las unidades registradas, Fig. 26 A-C, rasters panel superior). Al comparar los registros de las tres unidades , se ve que los aumentos y disminuciones más notorios en las descargas de las mismas no coinciden en el tiempo sino que están levemente corridos. Esto se observa de forma más clara en la Fig. 26D, donde se graficó el cambio en la probabilidad de descarga de cada unidad respecto al valor basal ($\Delta p = probabilidad_{con\ objeto} - probabilidad_{sin\ objeto}$) en función de la distancia recorrida por el objeto en su movimiento (Fig. 26 D). Los aumentos (cambio mayor que cero) y disminuciones (cambio menor que cero) en la probabilidad de descarga de las tres unidades aparecen corridos entre sí (el rectángulo gris en la Fig. 26D corresponde al intervalo de tiempo indicado en los rasters 26 A-C de igual forma). Teniendo en cuenta que las probabilidades basales de descarga de estas tres unidades son 0.38, 0.40 y 0.44 espigas por DOE, la figura muestra posiciones del objeto en las cuales las unidades no descargan.

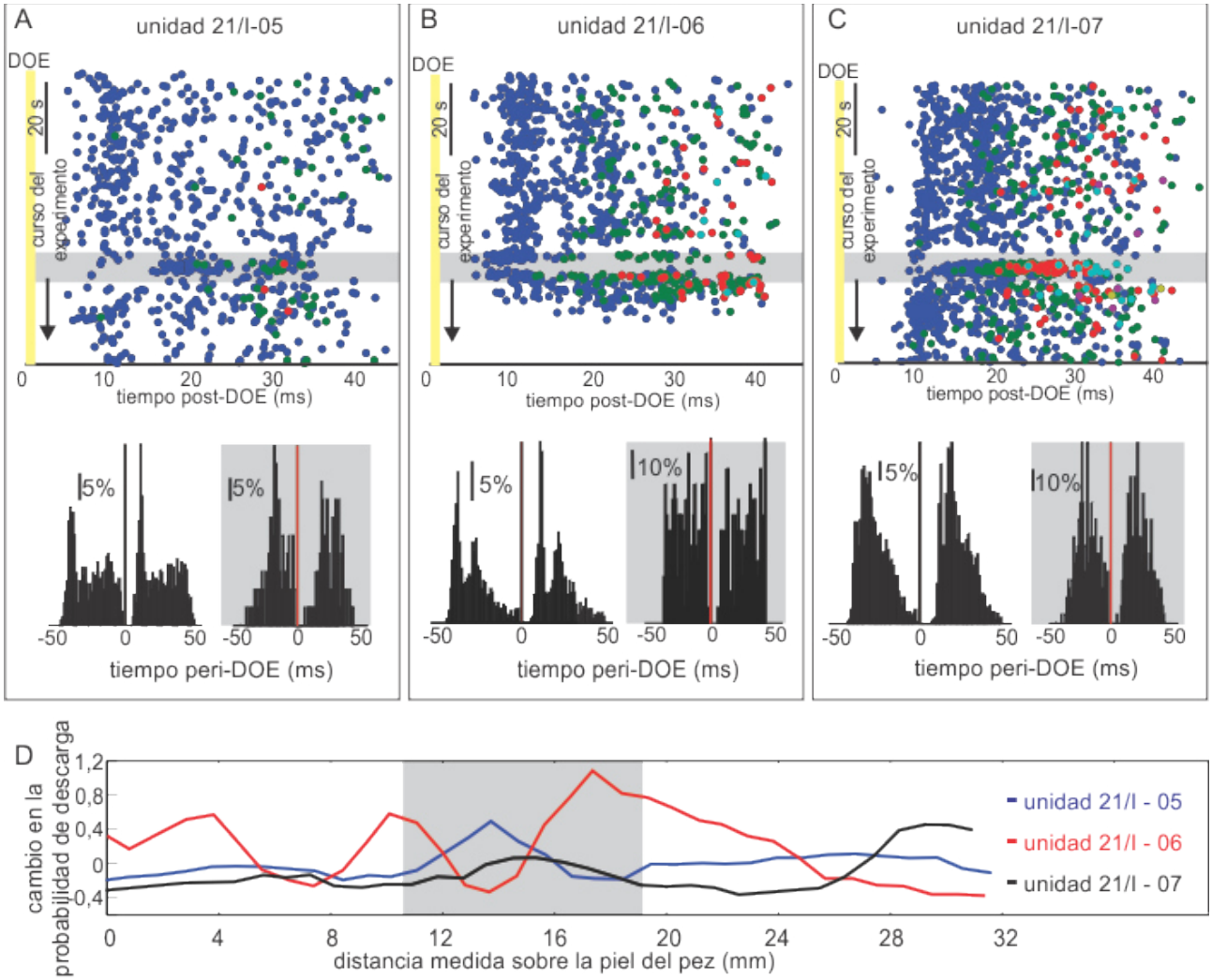

Figura 26. Cambios en la probabilidad de descarga de las unidades del LE ante un objeto en movimiento. A-C) Rasters (paneles superiores) e histogramas peri-DOE (paneles inferiores) de tres unidades registradas simultáneamente con el mismo electrodo ante el movimiento del objeto-estímulo (cilindro metálico de 3 mm de diámetro y 40 mm de altura) a velocidad constante contra la piel del pez. El rectángulo gris en cada raster indica el tramo de la trayectoria donde la presencia del objeto provoca el cambio más evidente en la probabilidad de descarga de las neuronas registradas. Los cambios registrados en la descarga de estas neuronas incluyen tanto aumentos como disminuciones en la probabilidad de descarga post-DOE. Al comparar los histogramas peri-DOE en ausencia (panel inferior izquierdo) y presencia (panel inferior derecho) del objeto, se observa un mayor efecto del objeto sobre la probabilidad de descarga tardía de las unidades. Los histogramas en presencia del objeto corresponden al intervalo de tiempo indicado por el rectángulo gris en los rasters correspondientes (10 s). D) Cambios en la probabilidad de descarga de las unidades del LE (diferencia entre la probabilidad de descarga de la unidad en presencia y ausencia del objeto) en función de la distancia recorrida por el objeto al moverse contra la piel del pez. Los mayores cambios en la probabilidad de descarga de las tres unidades registradas por la presencia del objeto corresponden a posiciones levemente corridas entre sí. El rectángulo gris corresponde al tiempo señalado de igual forma en los rasters de esas unidades.

Al comparar los histogramas de probabilidad de descarga peri-DOE de las unidades registradas en ausencia (situación control, Fig. 26 A-C panel inferior izquierdo) y presencia del objeto se observa como el movimiento del objeto afecta principalmente la probabilidad de descarga tardía de la unidad (comparar ambas modas en condiciones control y en presencia del objeto, paneles inferiores izquierdos y derechos respectivamente de las Fig. 26 A-C). Así por ejemplo, ante el movimiento del objeto la unidad 21/I-005 sufre una disminución en la probabilidad de descarga en la primer moda seguida de un aumento en la probabilidad de descarga en la segunda moda (Fig. 26 A).

5.2.2. Estructura espacial de los campos receptivos de las neuronas del LE.

Según los resultados, la extensión de la región donde la presencia del objeto en movimiento afecta la actividad de las unidades registradas, es diferente para las diferentes neuronas del mismo pez. En la Fig. 27 A-D se muestra el cambio en la probabilidad de descarga (evaluado como la razón probabilidad$_{\text{con objeto}}$/probabilidad$_{\text{sin objeto}}$) de cuatro unidades registradas simultáneamente en un pez, en función de la distancia recorrida por el objeto tanto en el movimiento de ida (sentido rostro-caudal, panel izquierdo) como en el de vuelta (sentido caudo-rostral, panel derecho). La distancia cero de cada gráfico corresponde al inicio del movimiento del objeto (frente a la fóvea).

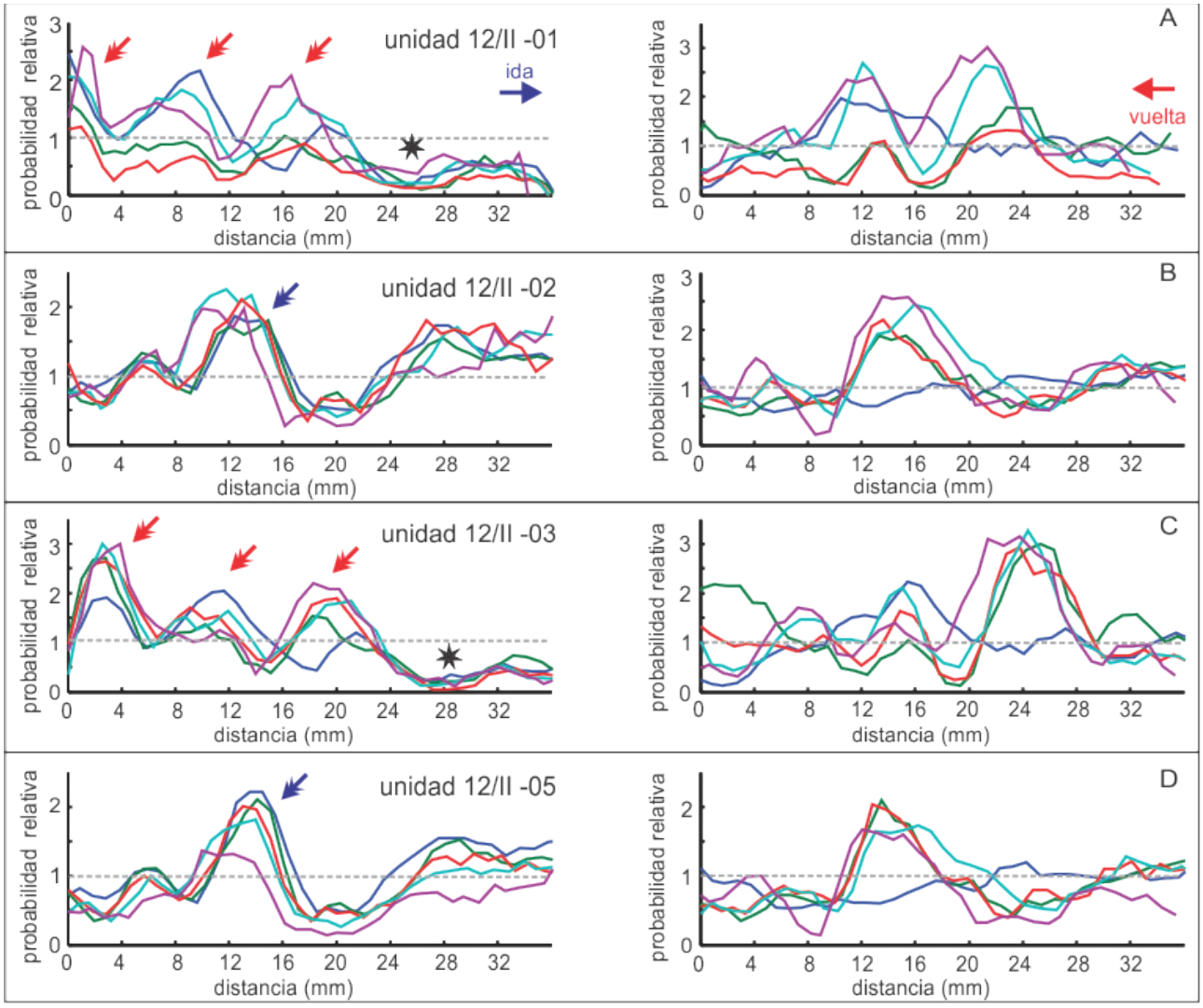

Figura 27. Estructura de los campos receptivos de las neuronas del LE. A-D) Probabilidad relativa de descarga (cociente entre la probabilidad de descarga de la unidad en presencia y ausencia del objeto evaluada como en número de espigas por DOE) de cuatro unidades registradas simultáneamente en función de distancia recorrida por el objeto moviéndose a diferentes velocidades (azul: 4.7 mm/s , verde: 5.1 mm/s , rojo: 5.6 mm/s, cyan: 7.2 mm/s, violeta: 9,4 mm/s, amarillo: 13.4 mm/s). En el panel izquierdo de cada figura se representa la respuesta ante el movimiento del objeto en sentido rostro-caudal (ida). El panel derecho corresponde a la probabilidad relativa de descarga de la misma unidad para el movimiento en sentido caudo-rostral (vuelta). La extensión espacial y estructura de los campos receptivos es diferente para la distintas neuronas. Mientras que dos de las unidades registradas en el movimiento del objeto "de ida"muestran un máximo de actividad cuando el objeto se encuentra alrededor de los 13 mm (flechas dobles azules, B y D) y una periferia inhibitoria asimétrica más pronunciada en el sentido caudal, las otras dos neuronas muestran una estructura más compleja de su campo receptivo con varios picos excitatorios (flechas dobles rojas, A y C). A continuación de este patrón de activación complejo, se observa una inhibición de la actividad neural (asteriscos negros). La inhibición post-excitación que se observa en los registros de las 4 neuronas, no es tan evidente cuando se invierte el sentido del movimiento del objeto.

Como se observa en la figura 27, la extensión y estructura del campo receptivo de las neuronas registradas es muy diferente. En el movimiento de ida (sentido rostro-caudal), las neuronas 12/II-02 y 12/II-05 (Fig. 27 B y D respectivamente, paneles izquierdos) presentan un máximo de actividad cuando el objeto se ubica próximo a los 13 mm (flecha azul) y una periferia inhibitoria asimétrica, más pronunciada en el sentido caudal. Por su parte, las otras dos neuronas registradas simultáneamente (unidades 12/II-01 y 12/II-03, Fig. 27 A y C respectivamente, paneles izquierdos), muestran una estructura del campo receptivo más compleja exhibiendo varios picos de actividad (flechas rojas). Siguiendo este patrón de activación complejo, puede observarse una inhibición de la descarga de estas unidades (asterisco negro). La inhibición post-excitación que se observa en los registros de las 4 neuronas, no es tan notoria cuando se invierte el sentido del movimiento del objeto (Fig. 27 A-D, paneles derechos).

Los resultados muestran que la extensión de la región sobre la piel del pez frente a la cual la presencia del objeto en movimiento afecta significativamente la actividad de las células del LE, no es un buen indicador del tamaño del objeto. La extensión de esta región es muy diferente para las cuatro unidades registradas ante el movimiento del mismo objeto. Mientras que para las unidades 12/II-02 y 12/II-05 esta región se extiende aproximadamente entre 8 y 24 mm, las unidades 12/II-01 y 12/II- 03 son afectadas por la presencia del objeto en prácticamente toda la distancia explorada. Esto contradice los resultados pioneros en peces de onda (Szabo y Fessard, 1974), que sugerían que el tamaño del campo receptivo de las unidades podía ser un buen indicador del tamaño del objeto.

5.2.3. La respuesta de las neuronas del LE depende de la velocidad del objeto respecto al pez.

La respuesta de una neurona del LE ante el movimiento de un objeto puede depender de la magnitud y el sentido de su velocidad. Las unidades registradas ante el objeto en movimiento (cilindro de cobre, 3 mm de diámetro, 40 mm de altura) pueden exhibir una marcada sensibilidad direccional cuando el objeto se mueve a velocidades de igual magnitud pero en sentidos contrarios. La Fig. 28 muestra la probabilidad relativa de descarga (respecto a la probabilidad basal de descarga) de dos unidades registradas simultáneamente en un pez, en función de la posición del objeto medida sobre la trayectoria seguida en su movimiento. Cada trazo corresponde a un valor diferente de velocidad. Para cada unidad se representa la probabilidad relativa de descarga de la unidad en función de la distancia recorrida, tanto para el movimiento de ida (sentido rostro-caudal, paneles superiores) como para el de vuelta (sentido caudo-rostral, paneles inferiores). Son claras las diferencias en las respuestas de cada neurona al comparar los registros cuando el objeto se mueve en un sentido o en el otro. La unidad 26/I-01 se excita cuando el objeto se mueve en sentido rostro-caudal (Fig. 28A, panel superior) y se inhibe con el movimiento del objeto en sentido contrario (Fig. 28A, panel inferior), poniendo en evidencia una clara sensibilidad direccional de la unidad al movimiento del objeto. Por su parte, la otra unidad (26/I-02) también es sensible al sentido del movimiento del objeto pero su respuesta es contraria (Fig. 28B). El máximo en la probabilidad relativa de

descarga de esta segunda unidad ocurre cuando el objeto se mueve en sentido caudo-rostral. Al igual que lo observado en la otra neurona, cuando el objeto se mueve en sentido contrario al preferencial ("de vuelta" para la unidad 26/I-01, "de ida" para la unidad 26/I-02), la unidad está inhibida (probabilidad de descarga por debajo del nivel basal indicado por línea gris en cada figura). Estas unidades inhibidas aumentan significativamente su probabilidad de descarga cuando el objeto se ubica frente a la fóvea del pez (distancia 0 indicada por la flecha en cada figura, Fig. 28A, panel inferior; Fig 28B, panel superior).

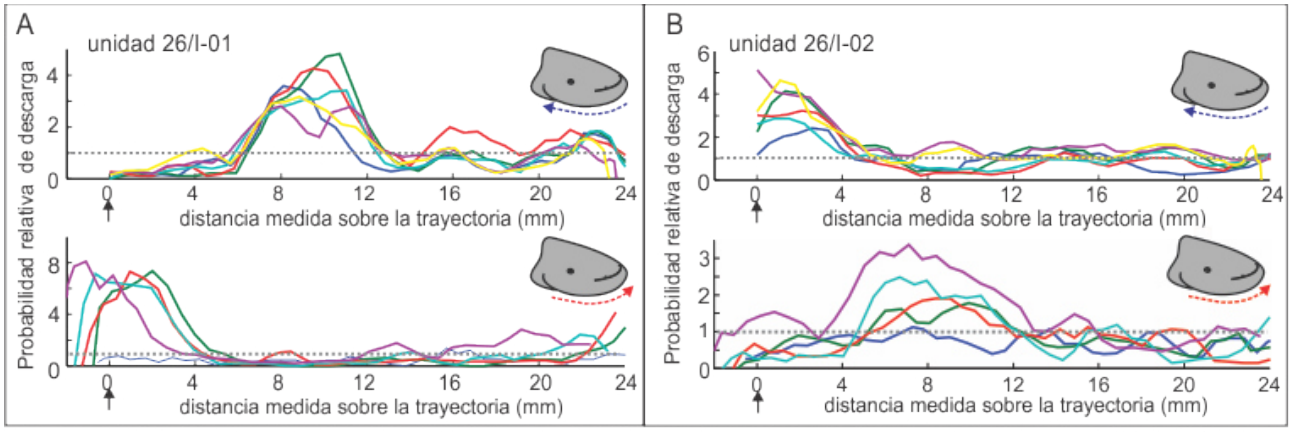

Figura 28. La respuesta de las unidades del LE es sensible a la velocidad del objeto. Probabilidad relativa de descarga de dos unidades (cociente entre la probabilidad de descarga de la unidad evaluada como el número de espigas por DOE en presencia y ausencia del objeto) registradas simultáneamente en función de la posición del objeto (cilindro de metal, 3mm de diámetro y 40 mm de altura) medida sobre la trayectoria seguida en su movimiento. Cada color de trazo corresponde a un valor diferente de velocidad (azul: 4.7 mm/s , verde: 5.1 mm/s , rojo: 5.6 mm/s, cyan: 7.2 mm/s, violeta: 9,4 mm/s, amarillo: 13.4 mm/s). El panel superior de cada figura representa el movimiento de ida (sentido rostro-caudal) y el inferior el de vuelta (sentido caudo-rostral). La respuesta de ambas unidades depende tanto del sentido como del valor de la velocidad del movimiento del objeto. A) Unidad que aumenta su probabilidad de descarga con el objeto moviéndose en sentido rostro-caudal (panel superior) y se inhibe con el movimiento del objeto en sentido contrario (panel inferior). La máxima probabilidad relativa de descarga de la unidad se registra para la velocidad 5.1 mm/s (trazo verde). A ambos lados del pico de excitación registrado para cada velocidad, se observa una periferia antagónica donde la probabilidad de descarga de la unidad es inferior al nivel basal (línea punteada). B) Unidad que disminuye su probabilidad de descarga con el objeto moviéndose en sentido rostro-caudal (panel superior) y se excita con el movimiento en sentido contrario (panel inferior). La máxima probabilidad relativa de descarga de la unidad se registra para la velocidad 9.4 mm/s (trazo violeta).

Las respuestas de las neuronas del LE no solo pueden depender del sentido del movimiento del objeto, sino que algunas neuronas responden diferente según la magnitud de la velocidad del objeto respecto al pez. En la Fig. 28 al comparar la amplitud del pico máximo de la probabilidad relativa de descarga obtenido para las diferentes velocidades del objeto en cada unidad, se aprecia el cambio en la respuesta de estas unidades con el valor absoluto de la velocidad del objeto respecto al pez (rango de velocidades explorado: 4.7 – 13.4 mm/s). Mientras que la probabilidad de descarga de la unidad 26/I-02 es máxima cuando el objeto se mueve a 9.4 mm/s (Fig. 28B, panel inferior, trazo violeta), el pico de la probabilidad de descarga de la unidad 26/I-001 es el mínimo para esta velocidad (Fig. 28A, panel superior). Notar además que la extensión de la región explorada donde el movimiento del objeto afecta la probabilidad de descarga de la unidad es diferente para ambas unidades, a pesar de que son unidades muy próximas en el LE. En el registro correspondiente a la unidad 26/I-01 (Fig. 28A, panel superior) se ve a ambos lados del pico de excitación registrado frente al movimiento de ida del objeto, una periferia antagónica donde la unidad está inhibida (probabilidad relativa de descarga por debajo del nivel basal). La unidad 26/I-02 (Fig. 28B, panel inferior) muestra una región de excitación más extendida donde la presencia

del objeto aumenta su probabilidad de descarga y con límites menos definidos.

Por último, los resultados muestran como la adaptación afecta la respuesta de las neuronas del LE ante un objeto en movimiento. En la Fig. 29 se observa la probabilidad de descarga de una neurona del LE ante el movimiento del cilindro de cobre en ambos sentidos (sentido rostro-caudal: trazo azul, sentido caudo-rostral: rojo) en función de la posición x-y del objeto sobre la trayectoria adyacente a la piel del pez. Esta unidad es fuertemente inhibida por la presencia del objeto frente al centro de su campo receptivo entorno a la comisura labial. Siguiendo a esta inhibición, y en ambos sentidos del movimiento del objeto, se observa una aumento en la probabilidad de descarga de la unidad que se mantiene aún cuando el objeto se encuentra más allá de la región periférica excitatoria del campo receptivo. El curso temporal de este rebote excitatorio post-inhibitorio sugiere una respuesta adaptativa de esta célula al estímulo.

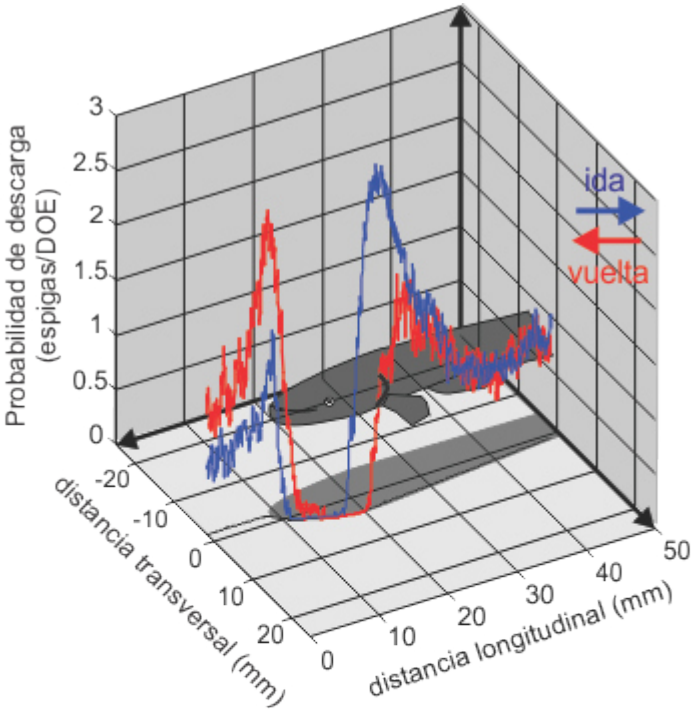

Figura 29. Patrón de respuesta excitación-inhibición-excitación. Probabilidad de descarga de una neurona del LE ante el movimiento del objeto (cilindro de cobre) contra la piel del pez en ambos sentido (rostro-caudal: trazo azul; caudo-rostral: trazo rojo) en función de la posición del objeto a lo largo de su trayectoria. La unidad se modula con un patrón centro-periferia antagónicos. Cuando el objeto se encuentra en el centro del campo receptivo (entorno a la comisura labial), la unidad está totalmente inhibida. Luego de esta inhibición, aumenta la probabilidad de descarga de la unidad, manteniéndose una alta probabilidad de descarga de la neurona cuando el objeto se ubica más allá de la región periférica excitatoria (la agalla y la fóvea para los movimientos de ida y vuelta respectivamente).

Discusión

A pesar de las similitudes en la organización anatómica del lóbulo eléctrico de los gymnótidos de pulso y los de onda, el proceso de formación de las imágenes eléctricas en ambos tipos de peces es muy diferente, lo que hace suponer diferencias en el procesamiento de información sensorial asociada a las mismas. Mientras que en los peces de onda (como los géneros Apteronotus y Eigenmania) la alta frecuencia de la DOE es comparable a la inversa del periodo refractario de las espigas, en los peces de pulso la frecuencia de la DOE es un orden de magnitud más pequeño. Debido a la alta frecuencia de la DOE en los Gymnotiformes de onda, la información del estímulo se extrae de la envolvente de una señal continua (Chacron et al., 2011; Marsat et al., 2012; Metzen y Chacron, 2014). Por su parte, los Gymnotiformes de pulso tendrían una estrategia de procesamiento de las imágenes cuadro por cuadro (Aguilera y Caputi, 2003; Caputi et al., 2003, 2008; Pereira et al., 2005). Los patrones de descarga de las unidades registradas apoyan la idea de que la vía electrosensorial lenta de *G. omarorum* tiene un complejo y preciso patrón de activación después de cada DOE, tal como habían evidenciado los registros de potenciales de campo (Pereira et al., 2005; Pereira et al., 2005). La comparación de estos resultados con los descritos para los gymnótidos de onda (Berman y Maler, 1999; Carr y Maler, 1986; Chacron et al., 2011; Krahe y Maler, 2014; Maler, 2009a, 2009b, 1979; Maler et al., 1991; Marsat et al., 2012; Schumway, 1989a, 1989b), muestra como una red neuronal muy similar puede adoptar diferentes patrones de activación al ser estimulada bajo un régimen de frecuencia diferente.

Los patrones basales de descarga de las unidades del LE.

La Fig. 30 resume la actividad de la vía lenta del LE de *G.omarorum* en condiciones basales (sin objetos cercanos) ante la descarga natural del propio pez. La actividad de las unidades pueden relacionarse con los potenciales de campo registrados en la misma bajada del electrodo y a distintas profundidades (Fig. 30, panel superior). Los principales generadores del patrón espacio-temporal de la activación del LE se ubican entre la capa de células granulares y la capa de neuropilo profunda, donde se encuentran la mayor parte de los cuerpos neuronales (Pereira et al., 2014). En la mayoría de las células registradas en condiciones basales, no se evidencia actividad neuronal hasta 7 ms después de la DOE (pico temprano de actividad registrado en las unidades multimodales). Siguiendo a esta actividad temprana suele observarse un silencio lo cual sugiere una fuerte acción inhibitoria (véase por ejemplo la unidad 6-XI-002 en la Fig. 23A-B y 5-XI-020 en la Fig. 24).

El análisis comparativo con otras especies, sugiere que esta secuencia temprana excitación-inhibición podría resultar de una inhibición rápida a través de las células ovoides. De hecho, Maler y Mugnaini (1994) mostraron varios tipos de interneuronas GABAérgicas en las capas inferiores, que reciben

entrada electrosensoriales de receptores tuberosos de forma directa o indirecta (Maler, 1979; Maler et al., 1981; Mathieson et al., 1987). Experimentos de doble marcado (transporte retrógrado y GABA inmunohistoquímica) muestran que las células multipolares y las ovoides de los peces de onda son GABAérgicas (Maler y Mugnaini, 1994). Experimentos similares no publicados confirman estos hallazgos en *G. omarorum* (Castelló y Caputi). Estas neuronas forman parte del sistema de proyección a través de la comisura que provee inhibición recíproca entre los mapas homólogos a cada lado del LE y podrían ser parte de un mecanismo de rechazo de modo común (Bastian et al., 1993). De acuerdo con Maler y Mugnaini (1994) los axones de las células ovoides proyectan al lado contralateral y suben inervando a las células piramidales basilares profundas y a las dendritas basilares de las células piramidales basilares. Según estos autores, las células ovoides proporcionarían la entrada sináptica GABAérgica a las dendritas basilares de las células piramidales basilares y basilares profundas, y quizás también a las células granulares o polimórficas. Estudios posteriores in vitro (Berman y Maler, 1998c) muestran que las dendritas basales de las células piramidales basilares reciben entradas GABAérgicas de las células ovoides a lo largo de su longitud y entradas excitatorias glutamatérgicas directas de las aferentes primarias. Además, las neuronas piramidales basilares responden a estímulos únicos con un PPSE de corta latencia (pico a 1,8 ms), seguido de un pequeño y lento PPSI. Estos autores también mostraron que las células piramidales basilares responden a una estimulación tetánica con la suma de PPSEs seguida de un lento PPSI. Luego del aplicar CNQX / APV, se abolió por completo la despolarización y se incrementó la amplitud del PPSI lento, lo cual indicaría claramente un rápido efecto de retroalimentación inhibitoria conducido por la misma actividad de las aferentes primarias (Berman y Maler, 1998c). En este sentido es de destacar que 15 de las 35 unidades multimodales registradas mostraron una reducción estadísticamente significativa de la probabilidad de descarga entre 7,5 y 9,5 ms después de la DOE. Además, 6 de las 8 unidades sin fase preferencial muestran un máximo relativo de la probabilidad de descarga al final del ciclo de la DOE. Estas y la tercera parte de las unidades multimodales probablemente presenten una inhibición temprana por la DOE por la cual reducen drásticamente su probabilidad de descarga justo después de la DOE. Considerando los antecedentes descritos, los resultados presentados en este capítulo sugieren que el segundo período de silencio puede deberse a la entrada ovoide sobre las dendritas basilares de las neuronas piramidales.

De acuerdo a los potenciales de campo registrados en el LE de *G. omarorum*, el pico principal de actividad basal se produce entre 10 y 17 ms después de la DOE. Dentro de este período, los histogramas post-DOE de las unidades monomodales tempranas y las multimodales muestran sus principales modas. Esto no necesariamente implica que las modas correspondientes a los diferentes tipos de unidades sean sincrónicas. De hecho, las unidades trimodales muestran el pico antes que las bimodales e incluso unidades muy próximas exhiben patrones basales de descarga opuestos (Fig. 24). Las unidades trimodales muestran una reducción de la probabilidad de descarga después de este pico principal. Esto se podría deber a proyecciones lentas inhibitorias de retroalimentación o recurrentes desde las células granulares o del

núcleo praeminentialis.

La presencia de dobletes en las unidades monomodales tempranas podría ser consecuencia de la invasión de espigas dendríticas en los árboles dendríticos apicales de estas neuronas. En registros in vitro en el LE de *G.omarorum* se ha observado que el disparo en dobletes es un característica importante de las neuronas piramidales basilares (Caputi et al., 2007; Nogueira, 2011), por lo cual los resultados que se presentan en esta tesis sugieren que al menos algunas neuronas piramidales basilares podrían mostrar un patrón de disparo monomodal. En las neuronas pirámides basilares registradas in vitro, las espigas fueron seguidas por un potencial bifásico hiperpolarizacion - despolarización sub-umbral. Este patrón peculiar de descarga sugiere que las neuronas basilares comparten el mecanismo de descarga en ráfagas descrito en peces de onda (Fernández et al., 2005; Mehaffey et al., 2005; Turner y Maler, 1999; Turner et al., 1996, 2002).

Finalmente, el último período de la activación registrado en los potenciales de campo entre 20 y 24 ms, coincide con las moda de las unidades monomodales tardías y la moda final de algunas unidades multimodales.

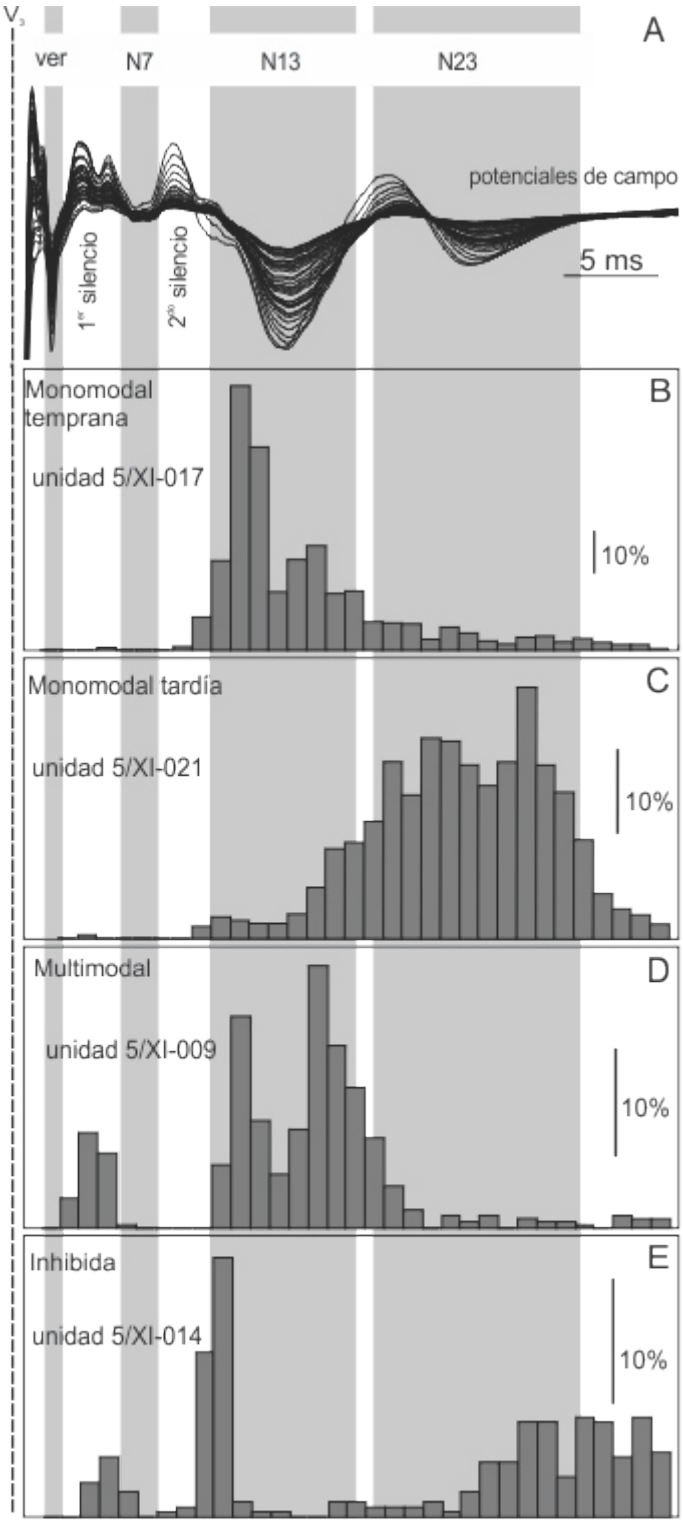

Figura 30. Patrones basales de descarga. Correspondencia entre los potenciales de campo registrados en el LE y los patrones de descarga de las unidades registradas en el mismo pez. A) Trazos superpuestos de los potenciales de campo. (B-E) Histogramas post-DOE representativos de neuronas monomodal temprana (B), monomodal tardía (C), trimodal excitada (D) y trimodal inhibida (E).

Los cambios en la probabilidad de descarga de las unidades del LE ante un objeto en movimiento.

Las neuronas del LE responden ante el movimiento de un objeto conductivo enfrentado a la piel del pez. Los resultados muestran que la probabilidad de descarga de las unidades del LE no es igualmente afectada en todas las fases del intervalo post-DOE. La fase tardía de este intervalo es la más afectado. Por consiguiente, se modifica el patrón de probabilidad de descarga post-DOE de estas unidades (Fig. 26).

Estructutura de los campos receptivos. Las respuestas de las neuronas del LE ante el objeto en movimiento dependen de la organización de sus campos receptivos. A su vez, el campo receptivo de una neurona está determinado por las características del estímulo. A partir de los resultados fue posible evaluar la extensión de la región del espacio adyacente a la piel del pez, donde un objeto resistivo en movimiento afectó la actividad de las neuronas del LE de *G. omarorum.* A esta región del espacio se la llamó campo receptivo de la neurona para el estímulo dado, aunque implique un sentido restringido del mismo ya que no se exploró el efecto de la presencia del objeto en el espacio tridimensional entorno al pez sobre la actividad de las neuronas registradas ni la dimensión temporal del campo receptivo de estas células. Aún considerando únicamente la dimensión espacial del campo receptivo de una neurona sensorial, la geometría del campo asociado a la DOE y las características eléctricas del cuerpo del pez, dan lugar a campos del estímulo (el campo del estímulo de un receptor es la región del espacio entorno al pez donde la presencia del objeto modifica de forma significativa la DOEL contra la piel del pez a nivel del receptor) complejos que determinan la estructura espacial del campo receptivo de una neurona del LE[14]. Para cada electrorreceptor ubicado en una posición dada sobre la piel del pez, la presencia de un objeto determina un campo del estímulo con zonas antagónicas cuya complejidad depende de la posición del receptor sobre la piel del pez (ver resultados del capítulo 6).

Las diferencias observadas entre los campos receptivos de las neuronas registradas, sugieren diferencias en la integración espacial de la información proveniente de los electrorreceptores tuberosos entre las distintas neuronas del LE. Pero también la estructura del campo receptivo de una neurona sensorial es moldeada por los contactos sinápticos de los circuitos locales en los que participa. En consecuencia, la estructura del campo receptivo de una neurona del LE depende de la convergencia de las aferentes primarias sobre la misma, de las características del circuito local del cual forma parte la neurona, y de la geometría del campo del estímulo asociado a un objeto dado. En ciertas regiones particulares sobre el mosaico electrosensorial, la complejidad en la forma de los campos del estímulo de un objeto dado y la convergencia de varios electrorreceptores sobre las neuronas del LE, podría resultar en campos receptivos complejos con una región central y varias zonas antagónicas, propicios para la detección de contraste (Fig.

14 A diferencia del tacto donde la naturaleza del estímulo (por contacto) determina que el campo del estímulo de un receptor se superponga a la dimensión espacial de su campo receptivo, en la electrorrecepción el campo del estímulo es tridimensional y su proyección sobre la superficie sensorial que afecta de forma significativa al patrón de corrientes transcutáneas no se restringe a la componente ortogonal.

27).

Evaluar la estructura del campo receptivo de una neurona del LE por medio de un objeto en movimiento supone una dificultad adicional. La respuesta de la neurona a este estímulo en movimiento combinaría el cambio en la DOEL (por el cambio en la posición del objeto al moverse) con el curso de la integración temporal de la información que recibe la neurona desde la piel del pez.

Sensibilidad de las neuronas del LE a la velocidad del objeto respecto al pez. Según los resultados, algunas neuronas del LE de *G. omarorum* muestran una clara sensibilidad direccional ante el movimiento de un objeto conductivo enfrentado a la piel del pez. En estas neuronas, el movimiento del objeto en sentidos contrarios puede provocar efectos opuestos en su probabilidad de descarga.

La sensibilidad direccional de las neuronas del LE podría explicarse a distintos niveles del procesamiento de la información sensorial. En este sentido, la estructura del campo receptivo de una neurona del LE, en particular su simetría, podrían explicar en parte la direccionalidad observada en algunas de la respuesta registradas. Una periferia asimétrica podría potencialmente conferir selectividad direccional a la unidad (Enger and Szabo, 1965; Schumway, 1989a). Si el campo receptivo no es simétrico, los picos en la probabilidad de descarga de la unidad podrían estar levemente corridos según el sentido del movimiento del objeto, debido a que las sumas de los efectos antagónicos del centro y la periferia ante el movimiento del objeto no serían simétricas.

También podría existir sensibilidad direccional a nivel de las aferentes primarias. En este sentido, registros pioneros realizados a nivel del nervio aferente en *Sternarchus albifrons* (Hagiwara et al., 1965) con una placa de metal moviéndose paralela al eje longitudinal del cuerpo del pez, mostraron una respuesta direccional de los receptores al movimiento lento del objeto. En peces de onda, se ha visto que el movimiento continuo del objeto a lo largo del cuerpo del pez modifica significativamente la frecuencia de descarga de las unidades del LE, mientras que la presencia de un objeto quieto influye sobre la actividad basal de las mismas (Enger y Szabo, 1965). Al correlacionar los componentes fásicos y tónicos de la respuestas de las aferentes primarias con la actividad de las unidades del LE, Enger and Szabo (1965) postularon que las unidades del LE de los peces de onda responderían a la tasa de cambio de la frecuencia de descarga de las aferentes primarias. La amplitud de la respuesta registrada en las unidades del lóbulo eléctrico dependería del tamaño del objeto y de la velocidad de su movimiento. La respuesta de las células a la primera derivada de la actividad de las aferentes primarias, daría a las unidades del lóbulo eléctrico sensibilidad direccional así como la habilidad de detectar movimientos (Enger y Szabo, 1965).

Sin embargo, la estrategia electrosensorial de los peces de pulso y la baja probabilidad de descarga de las neuronas del LE registrada en *G. omarorum* (probabilidad promedio de descarga: 0,3 espigas/DOE), hacen poco probable que la respuesta direccional de las neuronas del LE se explique de forma similar a los peces de onda. A diferencia de los peces de onda donde las unidades del LE integran la actividad sensorial

de las aferentes primarias de varias DOEs, en los peces de pulso la información es discreta y la respuesta de las unidades del LE depende de la información de un único pulso (aunque existe evidencia de que se compara esta información con un promedio móvil previo, Caputi et al., 2003). El flujo cuasi-continuo de la información sensorial en los peces de onda hace posible que las neuronas del LE evalúen la tasa de cambio en la intensidad del campo local, mientras que el flujo de información discreto en los peces de pulso determina que el seguimiento de la tasa de cambio de la DOEL sea pobre debido al largo intervalo de tiempo entre DOEs consecutivas. En este último caso, cada respuesta del LE resulta de una única evaluación cuyo valor depende de la intensidad momentánea del campo. Debido al flujo discreto de la información sensorial en los peces de pulso, es poco probable que a este nivel ocurra una integración de los impulsos de las aferentes primarias de varias DOEs que permita explicar la sensibilidad direccional registrada en las neuronas piramidales por el cambio en la frecuencia de descarga de las aferentes primarias como se ha postulado sucede en los peces de onda.

También podría ocurrir que la complejidad detectada en los campos receptivos de las neuronas registradas en *G. omarorum* y la sensibilidad direccional observada dependan de la existencia de fenómenos plásticos tanto a nivel de los receptores como de las neuronas del LE.

La magnitud de la velocidad del objeto respecto al pez también puede afectar la respuesta de las células del LE ante el objeto en movimiento. Los cambios observados en la amplitud de la respuesta de algunas de las neuronas registradas para diferentes velocidades del objeto, sugieren diferencias en los procesos de integración temporal entre las unidades del LE. En el caso más simple de una neurona con un campo receptivo centro excitatorio-periferia inhibitoria simétricos, debe tenerse en cuenta que cuando el objeto se mueve frente al campo receptivo de la neurona el curso temporal del efecto inhibitorio de la periferia (al pasar el objeto frente a esta), afectaría al efecto excitatorio del centro. El máximo pico en la probabilidad de descarga de la unidad no necesariamente coincide con el centro del campo receptivo, sino que correspondería a la posición de la piel donde la integración temporal del efecto inhibitorio de la periferia y el excitatorio del centro tiene un máximo. El curso temporal de la integración de las respuestas de la neurona al centro y a la periferia de su campo receptivo, dependerá de la velocidad del movimiento del objeto y de la adaptación observada en las respuestas de las neuronas del LE ante un estímulo[15] (Rodríguez-Cattáneo et al., 2012). Por consiguiente, ante un objeto que se mueve a velocidad constante contra la piel del pez los máximos de actividad de las neuronas del LE podrían estar levemente corridos según la velocidad del movimiento del objeto. A su vez, cuando el objeto abandona el centro del campo receptivo (zona de excitación de la neurona), dos fenómenos tienen lugar: disminuye la excitación al disminuir la intensidad del campo en el centro del campo receptivo y ocurre una inhibición al aumentar la

15 Para entender como la tasa de adaptación de las neuronas piramidales afecta su respuesta para las diferentes velocidades de movimiento del objeto, se debería evaluar el curso temporal de la adaptación de estas células frente a cambios escalonados en la amplitud de un estímulo estático y compararlo con el curso temporal del cambio del campo local debido al movimiento del objeto a diferentes velocidades.

intensidad del campo en la periferia del campo receptivo. Ambos fenómenos provocan una depresión en la respuesta de la unidad. La inhibición observada en las respuestas de algunas de las unidades del LE ante el movimiento del objeto podría incluso deberse a la disminución del campo local en el centro del campo receptivo y no necesariamente a la activación de una periferia antagónica. En los gymnótidos de onda se ha reportado la existencia de una supresión post-excitatoria en las células piramidales del LE (Bastian, 1981b; Saunders and Bastian, 1984; Shumway and Maler, 1989) que incidiría sobre su respuesta al objeto en movimiento.

Por último, es preciso señalar que la variación del campo eléctrico local debido a la presencia del objeto activa o inhibe simultáneamente varias unidades vecinas del LE, pudiendo dar lugar a diferentes respuestas simultáneas (excitaciones e inhibiciones) desde la misma información periférica (Fig. 28). La información sobre las propiedades de un estímulo no sería codificada por una única neurona del LE, sino que la población de neuronas activadas estaría informando a los centros superiores sobre las características del estímulo.

Capítulo 6

Alcance espacial de la electrorrecepción activa.

El campo eléctrico asociado a la descarga del órgano eléctrico del pez "ilumina" a los objetos próximos no-electrogénicos (Bennet, 1971), polarizándolos según cuan diferente sea su impedancia eléctrica respecto a la del agua circundante. La presencia de estos objetos polarizados por el campo basal, lo modifican. Tal como se explicó en el capítulo 4, es posible entender el efecto de un objeto sobre el campo eléctrico basal como una nueva fuente (fuente secundaria) que suma su efecto al campo original.

Todo campo eléctrico se atenúa con la distancia a la fuente generadora. La atenuación de la amplitud del campo eléctrico con la distancia a la fuente generadora condicionan el alcance espacial de la electrorrecepción y sugiere que la electrorrecepción activa no es necesariamente un sistema sensorial teleceptivo como la visión o la audición, sino que es una modalidad sensorial de corto alcance espacial más parecida al tacto o a las vibrisas de los roedores. En particular, en la electrorrecepción activa donde el emisor del campo y el agente sensorial son el mismo individuo, la atenuación de la señal con la distancia ocurre en ambos sentidos: cuando la energía se propaga del emisor al objeto y cuando vuelve del objeto al receptor. Si se considera el campo asociado a un dipolo, el análisis teórico predice que en un medio homogéneo la intensidad de la señal sobre la superficie sensorial se atenúa según la sexta potencia de la distancia (Nelson y MacIver, 2006). En condiciones más realistas, este factor de atenuación de la señal con la distancia se reduce debido a que el campo es generado por una fuente eléctrica distribuida en lugar de un dipolo y por la existencia de factores contextuales tales como los bordes del acuario (en la literatura al respecto, en lugar de d^{-6} se hace referencia a coeficientes de atenuación de -1 y -4 para campos cercanos y lejanos al pez respectivamente, Knuden, 1975; Bastian, 1981a, 1981b; Chen et al., 2005; Nelson y MacIver, 2006). Uno de los factores que más contribuye a la reducción de la atenuación de la señal eléctrica con la distancia es la presencia inevitable del cuerpo del pez en la escena electrosensorial (Migliaro et al., 2005) a la cual se hacía referencia en el capítulo 4. La alta conductividad y la forma alargada del cuerpo del pez, provocan el re-direccionamiento de las líneas de corriente a lo largo del eje longitudinal del mismo, de modo que la mayor densidad de corriente se registra entorno al extremo rostral del cuerpo del pez donde se ha descrito la existencia de una fóvea electrosensorial (Caputi y Budelli, 1995; Castelló et al., 2000; Aguilera et al., 2001; Migliaro et al., 2005; Caputi y Budelli, 2006).

Modelos teóricos sobre la electrorrecepción activa han considerado el efecto doble de la distancia entre el objeto y el pez en la atenuación del campo eléctrico al calcular la imagen eléctrica del objeto (Caputi et al., 1998; Budelli y Caputi; 2000; Caputi, 2004, Caputi y Budelli, 2006). El concepto de estampa eléctrica del objeto (conjunto de fuentes eléctricas que ubicadas en el lugar del objeto determinan la misma imagen eléctrica sobre la piel del pez, Caputi et al., 2008) facilita el análisis teórico del efecto doble de la

distancia en la formación de las imágenes durante la electrorrecepción activa. De este análisis se deduce que la estampa de un objeto y la perturbación del campo asociada al objeto ("object-perturbing field", Lissmann y Machin, 1958) si bien son conceptos asociados, dependen de factores diferentes y decaen con la distancia a tasas diferentes (Pereira, 2009; Pereira y Caputi, 2010). Mientras que los bordes del acuario y la forma alargada y la conductividad del cuerpo del pez afectan tanto a la estampa como a la perturbación del campo asociada al objeto, la naturaleza distribuida del órgano eléctrico afecta fundamentalmente a la estampa.

La teoría sobre el doble efecto de la distancia sugiere importantes consecuencias sobre el rango espacial de la electrorrecepción activa. En primer lugar, la amplitud de las imágenes eléctricas generadas activamente decae significativamente con la distancia al cuerpo del pez, lo cual hace suponer un corto rango de detección (Rasnow, 1996; Caputi et al., 1998). Estas predicciones están de acuerdo con las medidas fisiológicas de la modulación de la descarga de los electrorreceptores (Bastian, 1981a; Bastian, 1981b; Goméz et al., 2004) y el rango espacial de la electrorrecepción activa estimado por experimentos comportamentales en gymnótidos de onda y mormíridos de pulso (Push y Moller, 1979; Nelson y MacIver, 1999; von der Emde, 1999; Snyder et al., 2007; Pereira, 2009).

En segundo lugar, la atenuación con la distancia de la perturbación del campo por el objeto hace que la imagen eléctrica de un objeto se vuelva borrosa a medida que la distancia entre el objeto y el pez aumenta (Bastian, 1986a; Rasnow, 1996; Rasnow and Bower, 1996; Caputi et al., 1998; Sicardi et al., 2000; Budelli and Caputi, 2000; Gómez et al., 2004; Chen et al., 2005; Babineau et al., 2006; Snyder et al., 2007). Esto hace suponer una reducción en la resolución espacial del sistema con la distancia.

En tercer lugar, al aumentar la distancia entre el objeto y el pez, la imagen del objeto sobre la piel del pez se ensancha (Caputi and Budelli, 1995; Rasnow, 1996; Caputi et al., 1998; Assad et al., 1999; Nelson and MacIver, 1999; Budelli and Caputi, 2000) lo que deteriora la discriminación de la forma del objeto durante la electrolocación. Más allá de cierta distancia la imagen eléctrica de cualquier objeto es similar a la de una esfera (Rasnow, 1996; Assad et al., 1999; Stoddard et al., 1999; Sicardi et al., 2000; Caputi et al., 2011). En este sentido, experimentos comportamentales en mormíridos muestran que un cubo puede ser confundido con una esfera ubicada a menor distancia (von der Emde et al., 1998). Es de esperar que en gymnótidos de pulso ocurra algo similar. A cierta distancia dos objetos podrían no distinguirse de uno más grande, y la precisión en la localización de un objeto disminuirá con la distancia.

Por último, debido a las características de la formación de la imagen eléctrica en este sistema sensorial, la amplitud de la imagen física de un objeto (estímulo de los electrorreceptores) depende de la distancia a la que se ubique el mismo respecto a la piel. La respuesta de las neuronas del LE ante la presencia de un objeto-estímulo dependerá entonces de esta distancia. Registros realizados en *Apteronotus albifrons* muestran como la respuesta de las neuronas piramidales del LE decae con la distancia del objeto a la superficie receptora, aunque la atenuación de esta respuesta es menor que la atenuación en la imagen

(Bastian, 1981a).

Los resultados experimentales que se presentan en este capítulo de la tesis permiten evaluar el rango espacial de la electrorrecepción activa en *Gymnotus omarorum*. Los experimentos de esta sección se centraron en: a) determinar la forma y extensión de los campos del estímulo en diferentes posiciones sobre el mosaico sensorial; b) evaluar cuán lejos puede el pez detectar la presencia de un objeto por medio de la electrolocalización activa; c) evaluar cómo depende esta distancia de detección del tamaño del objeto; d) comparar los rangos de electrodetección y electrolocalización de un objeto y e) evaluar la respuesta de las células del LE al movimiento de un objeto a distancias crecientes de la piel del pez.

Los experimentos realizados implicaron medidas físicas (campo del estímulo e imágenes eléctricas), análisis teórico (evaluación de la estampa), experimentos comportamentales (evaluación de la respuesta de novedad) y registro extracelulares de las unidades del LE.

Métodos: evaluación biofísica, comportamental y electrofisiológica del alcance de la electrorrecepción activa.

Medición del campo del estímulo. El campo de estímulo de un receptor es la región del espacio definida por las posiciones donde la presencia del objeto puede estimular al receptor. Para determinar el campo del estímulo en cuatro posiciones sobre la piel del pez (N= 3 peces), se midió el campo local en cada posición (DOEL) a través del electrodo 3D-DOEL, mientras que una esfera se movió paso a paso utilizando un plotter X-Y controlado por computador sobre una rejilla de 2 x 2 mm. En cada posición, el centro de la esfera se ubicó en los puntos de intersección de la retícula de referencia. Durante los registros el pez se mantuvo sujeto e inmovilizado en el centro del tanque. Para cada posición del objeto se definió el campo del estímulo como la diferencia del valor cuadrático medio del campo local (*rms*DOEL) en presencia y ausencia del objeto, normalizada por la desviación estándar del valor *rms*DOEL en ausencia del objeto (ver detalles en capítulo 10).

Medición de los parámetros físicos que determinan la atenuación de la imagen con la distancia. Se evaluó la atenuación de la perturbación del campo por el objeto midiendo el campo local sobre la piel del cadáver de un pez cuando se aplicó una onda sinusoidal (400 mV pico a pico) entre las bases conductoras del cilindro de prueba ubicado a distancias crecientes del cadáver. Se calculó la estampa de la fuente de estímulo (ε_{fuente}) como:

$$\varepsilon_{fuente} = 400. (R_w/R_s) \qquad \text{(Ec. 16)}$$

Se midió el pico a pico del campo generado por esta onda sinusoidal contra la piel del cadáver para cada posición del objeto (Campo(d)) y se determinó el factor de atenuación en función de la distancia (A (d)) a través del cociente:

$$A(d) = \text{Campo}(d) / \varepsilon_{fuente} \qquad \text{(Ec. 17)}$$

Experimentos comportamentales. Se evalúo la habilidad del pez de detectar un objeto novedoso y discriminar entre dos objetos a través del análisis de la respuesta de novedad (Caputi et al., 2003). Con el pez restringido en el tanque de registro a través de una malla de nailon, se registró el campo cabeza-cola asociado a la DOE por medio de dos electrodos ubicados en los extremos del tanque. Para provocar respuesta de novedad, se utilizó como objeto de prueba un cilindro de plástico con las dos bases conductoras de grafito (ver detalles en capítulo 10). Una impedancia externa resistiva de valor muy grande (2,5 MΩ, circuito abierto) conectada entre los extremos de grafito del objeto de prueba (impedancia basal) se sustituyó transitoriamente, por medio de un interruptor controlado por un ordenador, por una segunda impedancia resistiva de comparación (1 kΩ, cortocircuito). En cada ensayo (posición del objeto) se registraron por lo menos 20 ciclos de 30s de duración cada uno (conectando la impedancia basal por 28 s y

la de comparación por 2s). Cada ensayo se repitió como mínimo 10 veces en iguales condiciones hasta un máximo de 30 veces dependiendo de la variabilidad de las respuestas. En cada caso se graficó el intervalo inter-DOE de segundo orden en función del tiempo para evaluar la ocurrencia de respuesta de novedad. Se estableció un umbral arbitrario de 2 desviaciones estándar por debajo de la media para identificar la ocurrencia de respuesta novedad. Para determinar el rango espacial de la electrorrecepción activa (distancia crítica de detección de objetos), se evaluó la distancia a la cual la probabilidad de provocar una respuesta novedad por el máximo cambio en la resistencia del objeto (de circuito abierto a cortocircuito) cae por debajo de un valor crítico. A fin de que definir un nivel de probabilidad en el que no hay detección, se realizó un análisis ROC (ver resultados). Se evaluó el límite de detección a lo largo de cinco direcciones perpendiculares al cuerpo del pez. Se repitieron los experimentos con dos cilindros de diferentes dimensiones: uno pequeño (6 mm diámetro y 12 mm longitud) y uno grande (8 mm de diámetro y 20 mm de longitud).

Para explorar el rango de electrolocación y compararlo con el de electrodetección, se buscó la distancia donde la probabilidad de provocar una respuesta de novedad por un cambio en la posición de la estampa de un objeto cae por debajo de un valor crítico. Se utilizó un objeto formado por cuatro electrodos con sus puntas en el mismo plano definiendo los vértices de un rectángulo de 10 x 20 mm y enfrentado a la fóvea del pez (alineado a su eje longitudinal). Así, cada par de electrodos del objeto (a lo largo del eje longitudinal) quedó ubicado a cada lado de la línea media de la cabeza del pez. Al conectar uno de estos pares de electrodos con una resistencia del 1 kΩ se obtuvo una estampa en la posición del par de electrodos que imitó la aparición de un objeto en ese lugar. Cuando se desconectó este par de forma simultánea a la conexión del otro a través de una resistencia de igual valor, ocurrió un cambio en la posición de la estampa que imitó el movimiento de un objeto de un lado al otro (“movimiento aparente”). En dos peces, se buscó la distancia donde el movimiento aparente del objeto evocó respuesta de novedad en menos del 10 % de los ensayos y se comparó esta distancia con la distancia de detección evaluada a partir de las respuestas de novedad evocadas al conectar solo un par de electrodos del objeto.

Experimentos electrofisiológicos. Se registró extracelularmente la actividad de las neuronas del LE por medio de un multielectrodo de 16 canales, en el pez inmovilizado, y ante el movimiento de un objeto enfrentado a la piel del pez (cilindro de cobre: 9 mm de diámetro, 40 mm de altura, orientación vertical). El objeto se movió sobre trayectorias paralelas y adyacentes a la piel del pez, siguiendo la forma del cuerpo de modo de mantener constante la distancia entre el objeto y el pez en cada trayectoria (detalles en capítulo 10). Se evaluó la respuesta de las unidades seleccionadas cuando el objeto se movió en ambos sentidos a una velocidad de magnitud constante (5,6 mm/s) a distancias crecientes de la piel del pez (0, 4, 8 y 16 mm de la piel).

Resultados

6.1. Los campos del estímulo en diferentes posiciones de la superficie electrosensorial

El campo del estímulo en una posición sobre la piel del pez para un objeto dado, es la región del espacio donde la presencia del objeto modifica de forma significa a la DOEL respecto al registro basal realizado en ausencia del objeto. La forma alargada del cuerpo del pez y su alta conductividad redireccionan a las corrientes asociadas a la DOE desde las regiones caudales a las rostrales, por lo que se predice que el campo del estímulo asociado a un objeto tendrá una forma muy diferente según sea la posición sobre la piel explorada. Se evaluaron los campos del estímulo en cuatro puntos seleccionados sobe la piel del pez (la región de la fóvea y tres regiones laterales) midiendo la DOEL con el electrodo 3D- DOEL, mientras una esfera se movía paso a paso recorriendo el espacio entorno al punto sobre un plano horizontal que contenía al eje principal del cuerpo del pez. La esfera de prueba se ubicó secuencialmente en posiciones igualmente espaciadas a lo largo de lineas equidistantes (grilla de 2x2 mm) paralelas al eje longitudinal del pez. En este experimento se utilizaron esferas de diferentes conductividades (vidrio y acero) y diámetros (8-25mm). Aunque el límite absoluto del campo del estímulo es arbitrario sin un correlato comportamental, los resultados obtenidos de estos registros permitieron definir las regiones del espacio cercanas al pez donde la presencia del objeto de prueba causó un cambio significativo en la DOEL respecto al registro del campo basal (sin objeto).

La Fig. 31 muestra los campos del estímulo para una esfera de metal de 16 mm de diámetro correspondientes a la posición en la región de la fóvea (Fig. 31A) y en tres regiones laterales (Figuras 31B-D). En esta figura se muestra a través de un mapa de color la diferencia entre el valor *rms* de la DOEL registrada en presencia del objeto y el control (campo basal). Las líneas negras señalan el límite determinado por 2 desviaciones estándar en el valor del *rms*DOEL respecto al control en ausencia del objeto. En los cuatro puntos registrados, el campo del estímulo es máximo cuando la esfera se enfrenta al punto de registro y decae significativamente cuando la esfera se aleja una corta distancia. El área (extensión espacial) correspondiente al campo del estímulo es máxima en la región rostral del pez (entorno a la mandíbula, figuras 31 A y B). Si se superponen los campos del estímulo para cada uno de los puntos evaluados sobre la piel del pez se puede trazar una envolvente que siga las líneas obtenidas con el criterio de las dos desviaciones estándar en cada posición registrada, de modo de definir el espacio entorno al pez correspondiente al campo del estímulo de este objeto. Para los tres peces registrados con la esfera de acero de 16 mm de diámetro, las distancias máximas entre la piel y estas líneas envolventes (líneas punteadas en negro que se superponen a cada campo del estímulo de la Fig. 31) fueron 21.4, 22 y 20 mm lo que equivale al 10%, 11% y 9% de la longitud total del pez en cada caso. En todos lo casos (N=3 peces) la línea envolvente se ubicó siempre a una distancia menor que 2 diámetros de la esfera. Estos resultados son compatibles con los obtenidos en los modelos teóricos y los registros de campo de otras especies de peces eléctricos

(Rasnow , 1996; Nelson y MacIver, 1999; Rother et al., 2003; Chen et al., 2005) .

Es posible apreciar en los campos del estímulo de un punto sobre el mosaico electrosensorial, regiones del espacio donde la presencia del objeto provoca un aumento de la DOEL y otras regiones donde el mismo objeto provoca una disminución de la DOEL. Por ejemplo, cuando el electrodo de registro de ubicó sobre la fóvea, una esfera conductora enfrentada al electrodo provoca un aumento del valor *rms*DOEL (colores cálidos), mientras que la misma esfera ubicada cerca de la abertura del opérculo provoca una disminución del *rms*DOEL (colores fríos). Esto se debe a que una esfera conductora grande (11 y 16 mm, Fig. 31A, B y Fig. 32B, C) enfrentada a la región peri-opercular causa un drenaje importante de la corriente eléctrica, lo que reduce la amplitud de la DOEL en la fóvea. Cuando esta esfera se coloca cerca del extremo rostral del pez, intensifica el efecto de canalización de la corriente por el cuerpo del pez, lo que reduce la DOEL sobre el costado del pez (Fig. 31C, D). Por otra parte, cuando el punto registrado corresponde a una posición caudal es posible distinguir dos regiones separadas en el campo del estímulo: una región rostral adyacente a la cabeza donde ocurre una disminución del campo respecto a la condición basal (Fig. 31D, azul - celeste) y una región entorno al electrodo de registro donde se aprecia un aumento significativo de la DOEL (Fig. 31D, amarillo - naranja - rojo). Estos resultados permiten asegurar que la forma y la extensión del campo del estímulo de un punto dado del mosaico receptorial depende de su

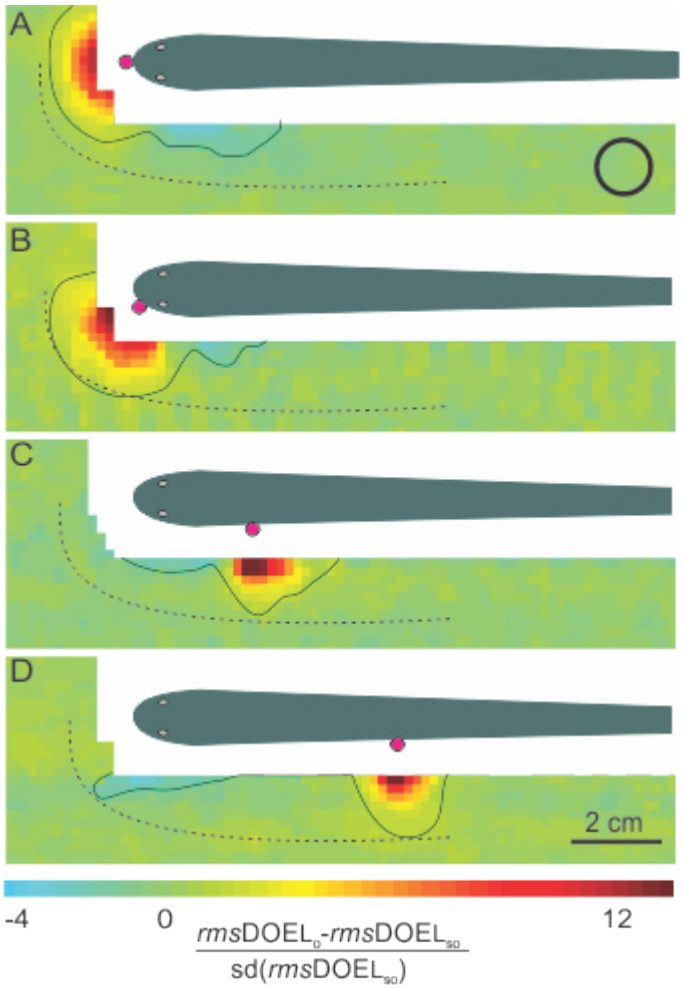

Figura 31. El campo del estímulo físico en distintos puntos sobre la piel del pez. La figura muestra los campos del estímulo correspondientes a cuatro posiciones sobre la piel del pez (A: región de la fóvea; B-D: regiones laterales) explorados mediante el movimiento de una esfera de acero de 16 mm de diámetro. Cada punto de los mapas de color corresponde a una posición del centro de la esfera. Los colores cálidos indican un aumento y los fríos una disminución en la amplitud del estímulo (DOEL) en el punto de registro (indicado por el punto rojo). El cambio en el estímulo respecto al valor basal se calibró en desviaciones estándar del valor basal ($rmsDOEL_o - rmsDOEL_{so}$)/s.d.($rmsDOEL_{so}$) donde los subíndices o y so indican la presencia o ausencia del objeto respectivamente). La extensión espacial del campo del estímulo es mayor en la región de la fóvea o cerca de ella (mapas A y B). En todas las posiciones registradas el campo del estímulo es máximo cuando la esfera se ubica frente al electrodo de registro y disminuye significativamente al alejarse la esfera. Las regiones verdes indican posiciones de la esfera que no afectan al campo basal. Las líneas negras señalan el límite del campo del estímulo en cada posición del electrodo de registro determinado como 2 desviaciones estándar del campo basal. La línea punteada corresponde a la envolvente de estas líneas límites. El círculo corresponde al tamaño de la esfera.

posición en la piel del pez.

La geometría de los campos del estímulo también dependen del diámetro de la esfera (Fig. 32) . Cuando el registro se realizó con una esfera pequeña (diámetro 8 mm, Fig. 32A), es menos probable que se observe el " sombrero mexicano " característico de las imágenes eléctricas, puesto que la amplitud de la señal es comparable al nivel del ruido lo que limita al campo del estímulo a un pequeño volumen entorno al punto registrado sobre la piel del pez.

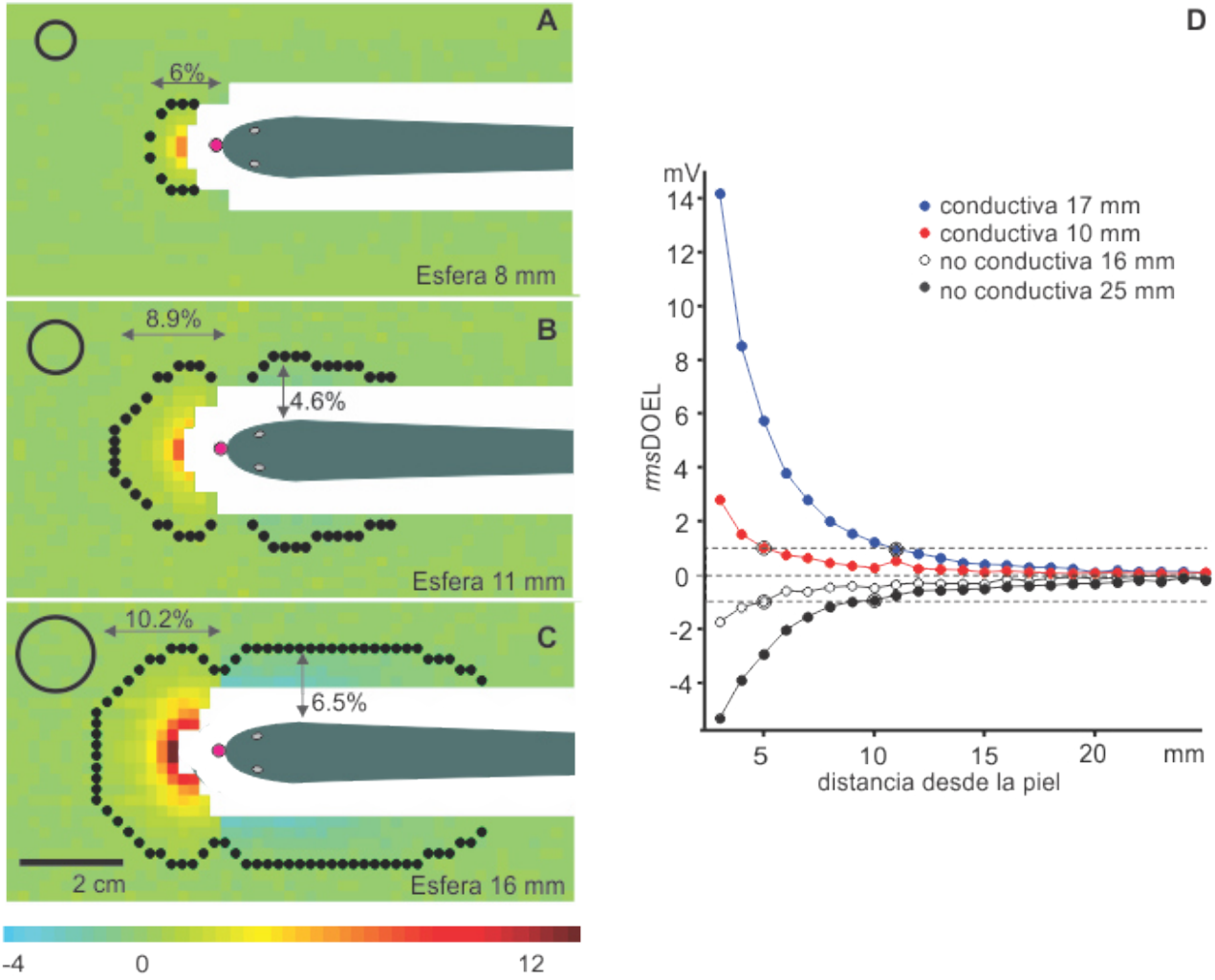

Figura 32. Efecto del tamaño y la conductancia del objeto sobre el campo del estímulo. (A-C) Mapas de color correspondientes a los campos de estímulo en la fóvea explorados con esferas metálicas de diámetros diferentes. Cada punto en el mapa corresponde a una posición diferente del centro de la esfera. Los colores cálidos señalan un aumento y los colores fríos una reducción del estímulo respecto al campo basal en la fóvea (posición de registro señalada por el punto rojo). El cambio del estímulo respecto al valor basal está calibrado en desviaciones estándar del valor basal ($rmsDOEL_o$ – $rmsDOEL_{so}$)/s.d.($rmsDOEL_{so}$), donde los subíndices o y so indican la presencia o ausencia del objeto respectivamente). El rango aumenta con el diámetro del objeto (los puntos negros indican las posiciones del límite de 2 s.d. correspondientes aproximadamente a 6, 9 y 10% de la longitud total del pez para las esferas de 8, 11 y 16mm, respectivamente; los círculos codifican los tamaños de las esferas). (D) El cambio del campo local respecto al campo basal en ausencia del objeto en función de la distancia a una esfera colocada en diferentes puntos a lo largo del eje principal del cuerpo del pez. Para el mismo pez, se obtuvieron las imágenes de esferas de diferentes tamaños y conductividad (vidrio y metal). Las líneas punteadas indican el mismo valor absoluto del cambio de la DOEL respecto al valor basal. La distancia a la cual una esfera conductora de 10 mm estimula la piel con esta amplitud, se duplica para la esfera conductora de 17 mm (puntos rodeados rojo y azul respectivamente). Esto es similar para esferas no conductores de 16 y 25mm de diámetro (puntos rodeados blanco y negro respectivamente). Notar que para una amplitud del estímulo dada, las esferas conductoras se ubican a mayor distancia que las esferas no conductoras de diámetro similar.

Objetos más grandes en la región de la fóvea presentan campos del estímulo extendidos. Para una esfera de acero de 16mm, el campo del estimulo abarca al volumen que rodea la cabeza y la región rostral del tronco (Fig. 32C).

Cuando la esfera se aleja a lo largo de una línea perpendicular a la piel del pez, la amplitud del *rms*DOEL decae con la distancia monotónicamente (Fig. 32D). Al comparar la atenuación con la distancia del *rms*DOEL con esferas de acero y de vidrio enfrentadas a la fóvea del pez (diámetros entre 10 y 25 mm), se observa que las esferas conductoras tienen un mayor efecto que las esferas no conductoras de tamaño similar (Fig. 32D, comparar puntos azules y blancos). La diferencia observada debido a la conductividad de las esferas, podrían compensarse por un aumento del tamaño de las esferas no conductoras. En la figura 37D, se puede ver este efecto al comparar los curvas obtenidas para los dos tipos de esferas (puntos rojos: esfera conductora de 10 mm de diámetro; puntos blancos: esfera no conductora de 16 mm de diámetro).

Los resultados previos sugieren que: (a) para objetos pequeños, el campo del estímulo de un punto dado sobre la piel del pez es un volumen en forma de ovoide alrededor del punto ; (b) para objetos grandes, el volumen del campo de estímulo aumenta preferencialmente en el extremo rostral y las aberturas branquiales (Fig. 31D, Fig. 32A); (c) el rango de la electrolocalización activa aumenta con el tamaño del objeto; y (d) para una potencial presa este rango es probablemente mucho menor de la longitud de un pez.

6.2. El doble efecto de la distancia en la electrorrececpción activa.

6.2.1. El análisis teórico del efecto de la distancia predice los resultados experimentales.

En la electrorrecepción activa el efecto de la distancia es doble. No solo la estampa del objeto se atenúa con la distancia al pez debido a la atenuación del campo local donde se encuentra inmerso el objeto, sino que también la perturbación del campo asociada al objeto es afectada por la distancia del objeto a la superficie sensorial. Cuando el objeto se aleja del pez, la imagen eléctrica cae según una función potencial con un coeficiente de atenuación neto igual a la suma de los exponentes correspondientes a las atenuaciones con la distancia de la estampa del objeto y de la perturbación del campo asociada al objeto.

La imagen de un objeto sobre el mosaico electrosensorial puede considerarse como producida por una fuente eléctrica equivalente ubicada en el lugar del objeto y caracterizada por su estampa. La estampa de un objeto inmerso en un campo eléctrico es proporcional al campo local en ausencia del objeto. A través del análisis teórico de la escena constituida por un objeto de prueba cilíndrico enfrentado a la piel del pez, es posible hacer predicciones del efecto de la distancia sobre la estampa. Reordenando la ecuación 12 (ver capítulo 4) se obtiene una expresión para calcular la estampa del objeto que muestra como esta depende de tres factores principales: a) la caída de potencial en el sitio donde se ubica el objeto pero en ausencia del mismo (V), b) la razón entre las resistencias del cilindro real y la del cilindro de agua desplazada ($R_r = R_o / R_w$) y c) un factor ($K = 1 + R_s / R_w$) asociado a la posición del objeto en el campo (R_s representa la resistencia

en serie de la escena "vista" por el objeto). Para una posición dada del objeto se tiene:

$$\varepsilon_{objeto} = V.\ k.\ (R_r - 1) / ((R_r - 1) + k) \quad \text{(Ec. 18)}$$

En la ecuación 18 se ve claramente la relación entre la estampa de un objeto inmerso en un campo eléctrico y la caída de potencial que existía en el sitio previo a que se ubicará allí al objeto (V). Esta diferencia de potencial, proporcional al campo basal, depende de la distancia a la que se encuentra la fuente generadora del campo. Por consiguiente, la estampa del objeto se reduce al aumentar la distancia entre el objeto y el pez como consecuencia de la atenuación del campo eléctrico con la distancia[16].

Por otra parte, la escena electrosensorial afecta a la estampa del objeto. Cuando el objeto se encuentra lo suficientemente lejos de otros objetos, es posible considerar que el factor k se mantiene constante ya que no cambia la resistencia en serie de la escena vista por el objeto R_S (Pereira, 2009). Sin embargo, en las escenas reales los objetos nunca aparecen de manera aislada. Por consiguiente, es preciso considerar como se ensambla la escena para evaluar la estampa de un objeto. Tal como se hacía referencia en el capítulo 4, además del objeto de prueba en la escena siempre aparece al menos otro elemento: el cuerpo del pez. Cuando el objeto se encuentra cerca de otros objetos grandes y conductores (como el cuerpo del pez) o aislantes (como las paredes del tanque), el factor k cambia significativamente. Mientras que en el primer caso (objeto grande y conductor) el factor k disminuye al disminuir Rs, en el segundo caso (objeto grande y no conductor, ver efectos de contexto en capítulo 7) k aumenta. La presencia del cuerpo del pez contribuye entonces a reducir la atenuación de la estampa del objeto con la distancia.

En los registros clásicos para evaluar la atenuación de la imagen de un objeto a distancias crecientes del cuerpo del pez, el efecto registrado incluye tanto la atenuación del campo eléctrico "de ida" (del pez al objeto, atenuación de la estampa) como "de vuelta" (del objeto al pez, atenuación de la perturbación del campo por el objeto). De modo de evaluar la predicción teórica de la doble influencia de la distancia en la electrorrecepción activa, se diseñó una serie de experimentos con el objeto de prueba cilíndrico colocado en diferentes posiciones a lo largo del eje longitudinal del cuerpo del pez que permitieran disociar ambos efectos. En un caso se registró la estampa del objeto polarizado por el campo asociado a la DOE a distancias crecientes del pez y en otro se evaluó el campo transcutáneo (imagen eléctrica) causado por una fuente conectada a los polos del objeto.

Los parámetros de la fuente equivalente a la escena "vista por el objeto" de prueba cilíndrico enfrentado a la región de la fóvea, permiten estimar su estampa. Para determinar la relación entre la caída de potencial y la intensidad de corriente a través del cilindro de prueba al variar su resistencia interna (Pereira et al., 2005), se registró la caída de potencial (V_o) a través de diferentes resistencias de carga del objeto (R_o) y se calculó la intensidad de la corriente a través del mismo ($I_o = V_o / R_o$). En estas condiciones experimentales se confirmó que V_o es una función lineal de I_o (Fig. 33A , $V_o = \varepsilon_s - R_s \cdot I_o$). A partir de esta

16Sin embargo, la atenuación del campo con la distancia al pez registrada es menor a la esperada de una fuente primaria colocada en lugar del pez (sin la presencia del cuerpo del pez). Esto se explica por la alta conductancia del cuerpo del pez y a la cercanía de las paredes del tanque (Pereira, 2009).

relación se pueden determinar los parámetros que caracterizan al equivalente de Thevenin de la escena "visto" desde cada posición del objeto y estimar la estampa del mismo. De las curvas V=f(i) se obtienen los valores de la fuerza electromotriz (ordenada en el origen, ε_s), y la resistencia en serie (valor absoluto de la pendiente, R_s) de la fuente del equivalente de Thevenin a la escena para cada posición (Fig. 33A).

Aunque la relación lineal entre voltaje y la intensidad de corriente se mantiene para las diferentes posiciones del elemento a lo largo del eje longitudinal del cuerpo del pez, los parámetros que caracterizan a la fuente eléctrica equivalente cambian. Mientras que la fuerza electromotriz sigue una función monótona decreciente con la distancia del objeto al pez, la resistencia interna de la escena aumenta con la distancia en un rango de unos pocos milímetros de la piel (Fig. 33A, comparar las líneas rojas y negras), para mantenerse casi constante más allá de esta distancia (Fig. 33A, comparar las pendientes de las curvas Vo=f(i)). Estos resultados experimentales coinciden con las previsiones del análisis teórico previo. La alta conductividad del cuerpo, hace que en la región más próxima al pez se reduzca R_s, lo cual atenúa la disminución del valor absoluto de la estampa (Fig. 33B) .

Los experimentos realizados en 6 peces confirman que la resistencia R_s es una función creciente de la distancia (P=0.016 , prueba de rangos con signo de Wilcoxon, N=6). Cuando el objeto se encuentra muy próximo al pez, el gráfico V=f(i) muestra una marcada reducción de la resistencia en serie R_s (Fig. 33B). Además, en esta región el valor de la fuerza electromotriz se desvía de la función potencial de ajuste (Fig. 33C , área celeste). Esta desviación probablemente es consecuencia de la

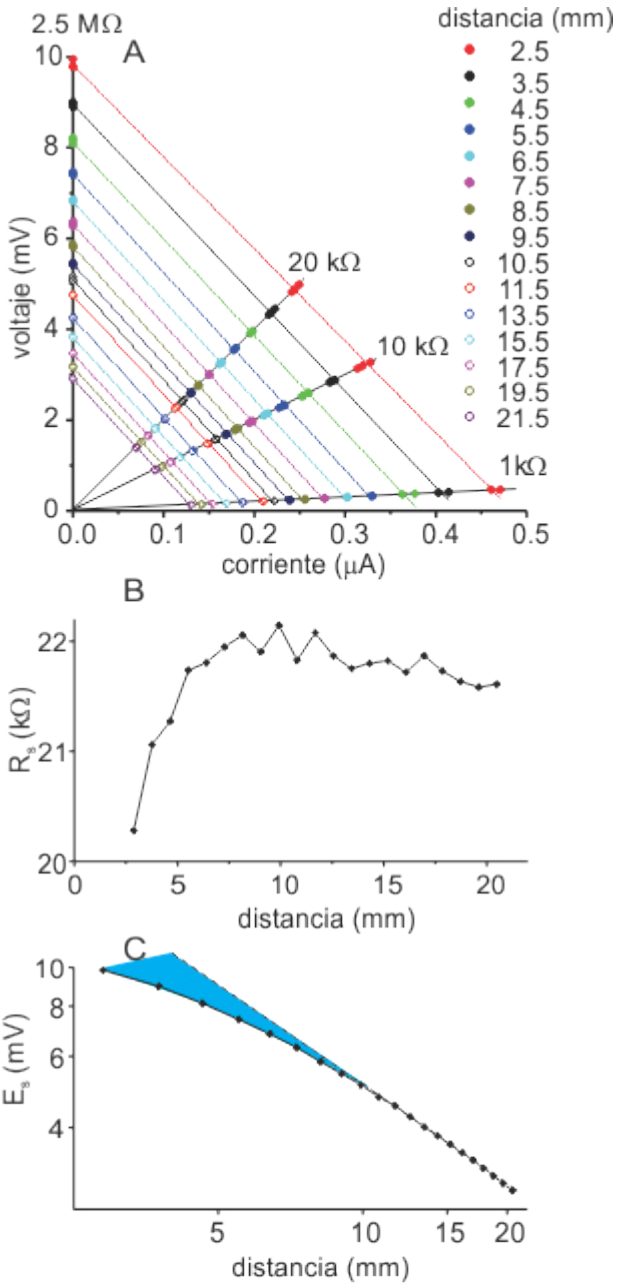

Figura 33. Análisis teórico del problema físico (A) Diferencia de potencial eléctrico (valor r.m.s) en función de la intensidad de corriente a través del objeto de prueba (I= V/R, valor r.m.s.) al conectar sus bases por medio de una resistencia dada (R = 1kΩ, 10kΩ, 20kΩ y 2.5MΩ). Cada curva corresponde al experimento realizado a una distancia dada entre el objeto y el pez (código de colores inserto). Para cada distancia, la fuerza electromotriz de la escena desde el punto de vista del objeto (ε_s) se calculó como la ordenada en el origen de la curva de ajuste. Las resistencias de la escena desde el punto de vista del objeto (R_s) corresponden a las pendientes de estas curvas. La resistencia (B) y la fuerza electromotriz (C) de la escena "vista desde el objeto" representadas en función de la distancia entre el pez y el objeto.

interacción entre el pez y el objeto. La perturbación del campo por el objeto causa una nueva estampa del cuerpo del pez y esta, a su vez, proyecta nuevamente sobre el objeto. La interacción entre ambos elementos (objeto y cuerpo) aumenta al disminuir la distancia entre el pez y el objeto (Fig. 33C) y constituye junto con el cambio en la resistencia en serie, la base de un tercer efecto de la distancia sobre la electrolocalización activa.

Lejos del pez, sin bordes u otros objetos próximos, la resistencia en serie R_s de la escena es casi constante, y la intensidad de corriente a través del objeto (I_o) es proporcional a ε_s . Debido a que el campo generado por la DOE decae con la distancia según una función potencial, ε_s y la estampa ($\varepsilon_{estampa}$) decaen de igual forma. En la figura 34A y C (puntos azules) se muestra que para distancias mayores a los 4 mm, la estampa $\varepsilon_{estampa}$ sigue una función potencial decreciente con la distancia que se ajusta a la ecuación:

$$\varepsilon_{estampa} = k_1.d^{-\alpha} \quad \text{(Ec. 19)}$$

donde k_1 es una constante cuyo valor depende del pez y α es el exponente de atenuación .

Como se espera según el análisis teórico previo, la interacción entre el objeto y el cuerpo conductivo del pez cuando están muy próximos (a pocos milímetros de distancia), hace que los puntos correspondientes a estas distancias (círculo entorno al punto, Fig. 34A) se aparten de la línea de ajuste. Cuando el objeto se aleja más allá de esta franja donde ocurre la interacción cuerpo-objeto, el efecto desaparece y aumenta la pendiente del gráfico.

Tal como se planteó previamente, la atenuación del campo eléctrico que polariza al objeto con la distancia a la fuente generadora, no es el único factor que determina la disminución de la amplitud de la imagen con la distancia. La modulación del campo por la presencia del objeto se puede considerar equivalente al campo eléctrico generado por la estampa del objeto (perturbación del campo por el objeto, Lissman y Machin, 1958). Este campo generado por la estampa del objeto también disminuye con la distancia al cuerpo del pez (superficie receptora) de manera similar a lo que le ocurre al campo de un dipolo ubicado en el mismo lugar que el objeto. La atenuación de este campo con la distancia se evaluó fijando el voltaje aplicado a los extremos conductivos del objeto de prueba y registrando el campo contra la piel del pez en el centro de la fóvea para cada posición del objeto. A partir de la Ec. 17 se calculó la atenuación (A).

Los gráficos logarítmicos de las figuras 34 B y C (puntos rojos) muestran que a distancias mayores a los 4 mm, la atenuación del campo sigue una función potencial decreciente de la distancia y es proporcional a la estampa de la fuente (ε_{fuente}) aplicada al objeto. El exponente de esta función potencial corresponde a la pendiente de gráfico (β). La constante de proporcionalidad (k_2) depende de las condiciones del experimento (tanque, tamaño del pez y conductancia del agua). Cuando la perturbación del campo resulta de la estampa de la fuente aplicada al objeto, la imagen sigue la misma regla potencial:

$$\text{Imagen} = \varepsilon_{estampa} \,.\, k_2 \,.\, d^{-\beta} \quad \text{(Ec. 20)}$$

A distancias mayores a los 4 mm la imagen de un objeto disminuye según el producto de ambos

factores (Fig. 34C, línea discontinua negra) lo cual explica la magnitud de la atenuación de la imagen observada en registros experimentales (Fig. 34C, puntos negros).

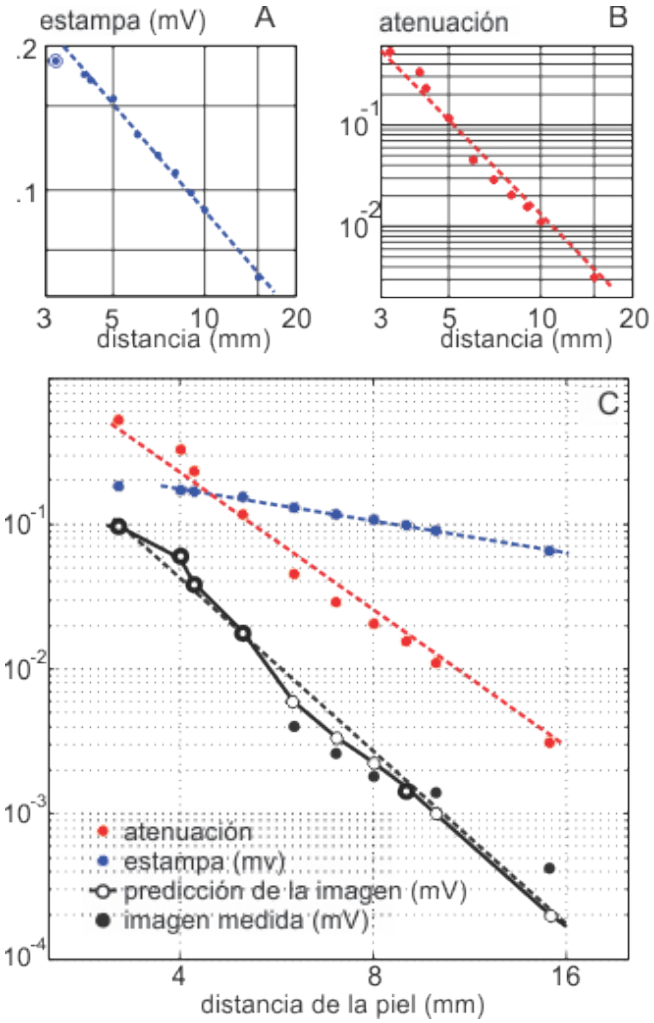

Figura 34. Las medidas experimentales confirman el mecanismo de la doble atenuación de la imagen con la distancia. (A) Representación logarítmica de la estampa del objeto cilíndrico en función de la distancia entre el objeto y el pez (pendiente α=0.8). Notar que a una corta distancia de la piel, la estampa del objeto se desvía respecto a la recta de ajuste. El valor de la pendiente depende de las dimensiones del objeto (en este caso se utilizó un cilindro de 2mm de diámetro y 18 mm de altura). (B) Representación logarítmica de la perturbación del campo por el objeto en función de la distancia entre el pez y una fuente eléctrica (pendiente β=3.0). Para obtener cada punto se midió el valor r.m.s. del campo local cuando se fijó el voltaje entre las bases del objeto de prueba aplicando una onda sinusoidal de 400 mV (pico a pico). Se calculó la estampa externa como el producto entre el r.m.s. del voltaje aplicado y la resistencia del agua desplazada por el objeto (Rw) dividido por la resistencia a la escena "vista" por el objeto (Rs). La atenuación se calculó como el cociente entre el *rms* del campo local y la estampa de la fuente. (C) Gráficos logarítmicos superpuestos muestran la estampa del objeto (puntos azules), la perturbación del campo por la fuente externa (puntos rojos) y la imagen registrada (puntos negros) en función de la distancia del objeto al pez. Se calculó teóricamente la línea punteada sumando los coeficientes de atenuación α y β (3,8). Los puntos blancos unidos por la línea continua corresponden a la predicción de la imagen calculada para cada punto como el producto de la estampa registrada y la atenuación.

Para comparar los registros experimentales con el resultado obtenido del análisis teórico de la situación, se calculó la imagen como el producto de la estampa por la atenuación, y se superpuso la curva obtenida con los datos medidos experimentalmente (Fig. 34C, puntos blancos unidos por una línea continua):

$$\text{Imagen} = k_1 \cdot k_2 \cdot d^{-(\alpha.\beta)} \quad \text{(Ec. 21)}$$

Estos resultados respaldan la teoría de la doble atenuación de la imagen con la distancia, lo cual determina el corto alcance espacial donde la electrolocalización activa puede ocurrir.

Además, los resultados también muestran que hay un tercer factor dependiente de la distancia en la región próxima al cuerpo del pez. Este factor, que resulta de la interacción entre el pez y el objeto, ya había sido analizado en modelos teóricos desarrollados para mormíridos (Migliaro et al., 2005). No solo la alta conductancia del cuerpo del pez, sino también la naturaleza distribuida de la fuente eléctrica a lo largo del cuerpo podrían explicar la desviación observada respecto a la función potencial que predicen los modelos teóricos (Caputi et al., 1989; Caputi y Budelli., 1995; Chen et al, 2005).

6.2.2. La imagen eléctrica de un objeto al aumentar la distancia entre el objeto y el pez.

En el capítulo 4, al analizar la incidencia del cuerpo del pez sobre las imágenes eléctricas se mostró el efecto de la distancia sobre el perfil espacial del *rms*DOEL ante un objeto enfrentado a diferentes regiones del cuerpo (Fig. 10; superficie curva: región cefálica; superficie plana: tronco). Estos resultados mostraban como en la región cefálica, al alejar una esfera conductora (enfrentada a la fóvea y centrada en la línea media del pez) a lo largo del eje longitudinal del pez, disminuía la amplitud de su imagen (ver Fig 10A, capítulo 4), mientras que los perfiles espaciales normalizadas no sufrieron cambios significativos (Fig. 10B). Cuando el registro correspondió a la superficie lateral del cuerpo del pez, los perfiles de las imágenes eléctricas fueron del tipo sombrero mexicano y dependían de la distancia del objeto al pez (Fig. 10C y D, capítulo 4). Al aumentar la distancia del objeto al cuerpo del pez la amplitud de la imagen disminuyó mientras que el ancho de la misma aumentó, de modo que cambió la pendiente relativa del perfil de *rms*DOEL.

6.3. Evaluación comportamental del rango espacial de la electrorrecepción activa.

A través de la evaluación de las respuestas de novedad evocadas al cambiar la resistencia longitudinal del objeto de prueba cilíndrico (de circuito abierto: 2,5 MΩ a cortocircuito:1 kΩ) enfrentado a diferentes distancias de la piel del pez, se exploró el rango espacial de la detección de objetos a través de la electrorrecepción activa. Se estimó la probabilidad de provocar una respuesta de novedad en el pez ante el máximo cambio en la resistencia longitudinal del objeto (de circuito abierto a cortocircuito), a través de su frecuencia relativa (relación entre el número de respuestas de novedad identificadas y el número total de ensayos). La respuesta de novedad consiste en una aceleración repentina de la DOE y abarca unas pocos reducciones consecutivas del intervalo inter-DOEs. Con el fin de determinar la ocurrencia de esta respuesta, se encontró que son más informativos los gráficos correspondientes al cambio en el intervalo de segundo orden (ΔI2nd) respecto el primer intervalo (ver capítulo 10 Métodos)[17]. El análisis de las curvas ROC de los ΔI2nd permitió determinar el valor crítico de la probabilidad de la respuesta de novedad (detectada a través de la inspección visual del curso temporal del intervalo de segundo orden) que indica la detección de objetos.

17Como la respuesta de novedad se caracteriza por la reducción consecutiva de dos o tres intervalos inter-DOEs, al reducirse significativamente dos intervalos consecutivos la suma de sus incrementos muestra una mayor reducción respecto a la suma de los cambios de cualquier otro par consecutivo de intervalos (en el registro de la frecuencia basal de descarga del pez, la regla más general es la cancelación de un incremento con el siguiente de signo contrario).

6.3.1. Análisis ROC de la probabilidad de las respuestas de la novedad para estimar el rango de detección de un objeto.

La respuesta novedad (amplitud y probabilidad) ha sido ampliamente utilizada como indicador comportamental de la detección del cambio en la impedancia eléctrica de un objeto (Caputi et al., 2003). Sin embargo, este abordaje experimental plantea el problema general sobre la definición de un umbral de detección, el cual puede resolverse mediante el uso de la teoría de detección de señales (Green y Swets, 1966). En el presente estudio, para determinar el umbral de detección (mínima probabilidad de respuesta de novedad que indica detección del objeto) se construyeron las curvas ROC a partir de las series de incrementos en los intervalos de segundo orden registradas. Las denominadas curvas ROC consisten en el gráfico de la probabilidad acumulada de detecciones verdadero-positivas *versus* la probabilidad acumulada de detecciones falso-positivas.

Para cada nivel de umbral y cada corrida experimental, las respuestas verdaderas y falsas fueron clasificadas como positivas o negativas. Las respuestas verdadero-positivas corresponden a aquellas con ΔI2nd negativos, por debajo del umbral, justo después del estímulo. Las respuestas falso-positivas fueron aquellas con ΔI2nd negativos, por debajo del umbral, entre 30 y 25 DOEs antes del estímulo. Por último, las respuestas negativas presentaron un ΔI2nd negativo que no estaban bajo el umbral establecido.

La Fig. 35 muestra que las probabilidades de respuestas verdadero-positiva y falso-positiva son funciones del umbral elegido. Para determinar estas funciones, se buscó en cada corrida incrementos negativos del intervalo de segundo orden (ΔI2nd) dentro de una ventana pre-definida de 5 DOEs alrededor del estímulo (respuestas verdaderas) o 30 DOEs antes del estímulo (respuestas falsas). Después de esto, se definió un umbral y se contó el número de ΔI2nd que estaban por debajo de este umbral para la serie de ensayos realizada a cada distancia y se dividió este número por el número total de ensayos. Después de repetir este procedimiento para un número suficientemente alto de umbrales (mínimo 5) se graficó la probabilidad acumulada de respuestas verdadero-positivas (Fig. 35A, barras blancas) y falso-positivas (Fig. 35A, barras negras) en función del valor umbral.

Finalmente, para cada distancia, se graficó la probabilidad acumulada de respuestas falso-positivas (eje de las abscisa) y verdadero-positivas (eje de las ordenada) obtenidas en el mismo umbral (curva ROC, Fig. 35B). El área entre las curvas (ABC) representa una forma cuantitativa de medir cuan significativamente se aparta la curva ROC obtenida de la función identidad. Cuando la detección ocurre al azar, la curva ROC se superpone a la línea de identidad. Por otra parte, se acepta que la detección no es al azar cuando el valor ABC es mayor que el 10% del área del gráfico de detección total (Swets et al., 2000) (región azul del gráfico Fig. 35B).

Cerca del pez, los verdadero-positivo son detectados a mayores valores umbrales, y por lo tanto están bien separados de los falso-positivos, los que son detectados solo a bajos valores umbrales. Como la mayoría de las respuestas verdadero-positivas son reclutadas antes (a mayores niveles de umbral) que las

respuestas falso-positivas, estos puntos quedan sobre el eje izquierdo, y el resto (las respuestas reclutadas a menores niveles de umbral) queda muy cerca del eje superior. La curva ROC que se obtiene a distancias muy próximas al pez tiene entonces forma de ángulo recto (Fig 35B, puntos anaranjados). A distancias intermedias las diferencias en las tasas de aumentos de respuestas verdadero-positivas y falso-positivas con el descenso del valor absoluto del umbral, determinan la forma típica de la curva ROC de media luna (Fig 35B, puntos y área azul). Finalmente, a medida que la distancia entre el objeto y el pez aumenta, la curva ROC se aproxima a la línea de identidad debido a que la probabilidad de respuestas verdadero-positivas y falso-positivas es muy similar. La línea diagonal que se obtiene a una distancia de 40 mm (Fig. 35B, puntos negros) no se distingue de la obtenida en los controles que comparan dos conjuntos de respuestas falso-positivas obtenidas 30 intervalos antes y 80 intervalos después del estímulo.

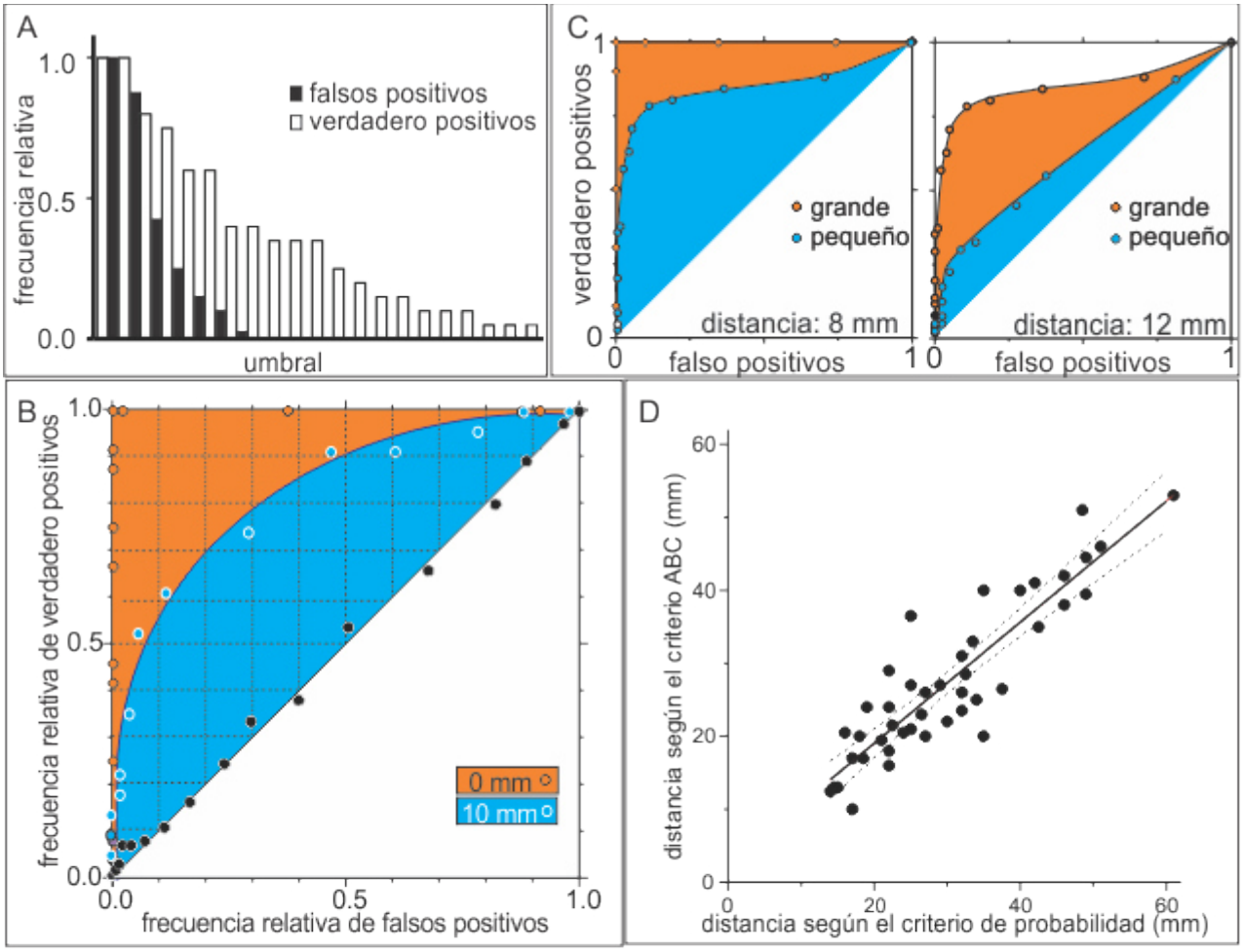

Figura 35. Análisis de las curvas ROC. (A) Probabilidad acumulada de respuestas falso positivas (negro) y respuestas verdader-positivas (blanco) en función del valor absoluto del umbral. (B) Curvas ROC para el objeto de prueba ubicado contra la piel del pez (anaranjado) y para el objeto de prueba a 10 mm (celeste) y a 40 mm de la piel (puntos negros). (C) Curvas ROC para el objeto grande (anaranjado) y el pequeño (celeste) a dos distancias. (D) La distancia de detección obtenida a través del criterio ROC *versus* la distancia de detección obtenida con el criterio de probabilidad (N= 42, r= 0,9, p< 0.001).

Para validar que la probabilidad de las respuestas de novedad identificadas visualmente es un buen criterio de detección, se construyeron ROCs para 42 ensayos. Para estos experimentos, se graficó el valor

ABC en función de la distancia (d), y se ajustaron los gráficos con una curva sigmoide de Boltzmann (ABC = $(1 + e^{(d-do)/k})^{-1}$, donde k es la máxima pendiente y do la distancia en la cual ABC= 0,5).

Para evaluar la bondad del criterio de probabilidad, se graficó la distancia de detección obtenida usando el criterio ABC en función de la distancia de detección por el criterio de probabilidad (Fig. 35D). Este análisis confirmó que para cada experimento, la distancia para la cual la probabilidad de la respuesta de novedad cae por debajo del 10% de los ensayos se correlaciona bien con la distancia obtenida a través del análisis ROC. La Fig. 35D muestra la gráfica construida a partir de los 42 experimento evaluados de esta forma (r=0.9, N=42).

El análisis ROC permitió entonces salvar el problema de la determinación del umbral de detección por lo que en adelante se considera que este umbral corresponde a la distancia para la cual se obtiene una respuesta de novedad en el 10 % de los ensayos.

6.3.2. Evaluación comportamental del rango espacial de la electrodetección.

Para evaluar el rango de detección a través de la probabilidad de provocar respuesta de novedad ante el máximo cambio en la resistencia eléctrica del objeto (de circuito abierto a cortocircuito), en una primera serie de experimentos se usó un objeto de prueba cilíndrico (6 mm de diámetro y 12 mm de longitud) enfrentado a la fóvea y en distintas posiciones a lo largo del eje longitudinal del cuerpo del pez. La Fig. 36 muestra la probabilidad de la respuesta de la novedad en función de la distancia para cada posición del objeto registrada. El rango de electrodetección activa se determinó como la distancia a la cual la frecuencia relativa de la respuesta novedad corresponde al 10% según la curva sigmoide de ajuste (Fig. 36, línea punteada y flecha vertical). La figura muestra que aún dentro del rango donde la respuesta de novedad ocurre siempre, su amplitud decae con la distancia (recuadros insertos, Fig. 36).

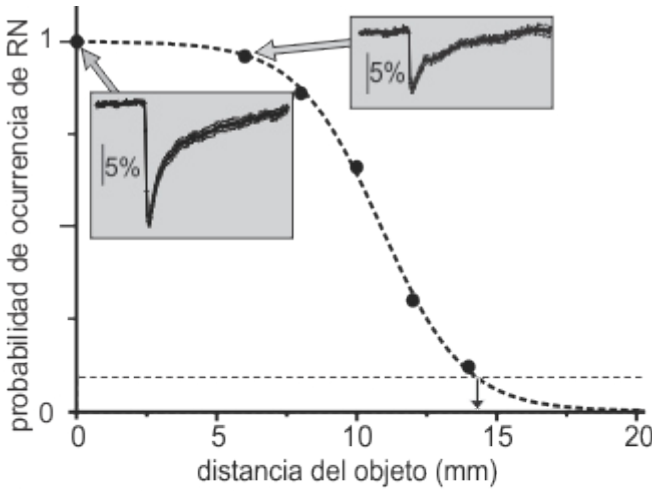

Figura 36. El rango espacial de la electrolocalización activa. La probabilidad de ocurrencia de respuesta de novedad en función de la distancia del objeto. El límite de la electrorrecepción activa se determinó como el valor de la abscisa en que la curva sigmoidal de ajuste cruza el umbral de referencia (0,1). Los recuadros insertos permiten comparar las amplitudes de las respuestas de la novedad a dos distancias diferentes en las cuales la probabilidad de ocurrencia es 1.

Como se explicó, los resultados obtenidos del análisis teórico previo y del registro de las imágenes físicas de diferentes objetos sobre la piel del pez, permiten predecir un aumento en el rango de la electrorrecepción activa con el tamaño del objeto. Para un objeto de prueba dado, la magnitud de su estampa depende de la diferencia entre la resistencia del objeto (resistencia conectada entre sus extremos) y la resistencia longitudinal del cilindro de agua desplazado por el objeto (R_W), y del

valor de la diferencia de potencial en el sitio donde se ubica el objeto (proporcional al campo local y a la longitud del objeto en la dirección del campo).

Se evaluó el efecto de la longitud del objeto sobre el rango de la electrodetección activa comparando los resultados obtenidos en pares de experimentos con objetos de prueba igualmente orientados en el campo eléctrico basal, que desplazaron cilindros de agua de igual resistencia longitudinal (el diámetro y la longitud de los objetos de prueba se ajustaron para que la resistencia longitudinal del cilindro de agua equivalente fuera similar para los dos objetos de prueba utilizados). Los resultados muestran que el rango de electrodetección activa es mayor para los objetos más grandes (prueba de los rangos con signo de Wilcoxon, P=0.0004, N=20 pares de experimentos). La Fig. 37 muestra que para objetos más grandes ocurre un corrimiento hacia distancias mayores de la función sigmoidal que ajusta la probabilidad relativa de la respuesta de novedad con la distancia. Un resultado similar se obtuvo del análisis ROC. Las curvas ROC correspondientes a los experimentos realizados con un objeto pequeño (Fig. 35C, puntos y área azules) y con un objeto grande (Fig. 35C, puntos anaranjados) ubicados a 8 mm (Fig. 35C, panel izquierdo) o a 12 mm (Fig. 35C, panel derecho) del pez, muestran que la curva ROC correspondiente al objeto más grande se aparta más de la curva de identidad.

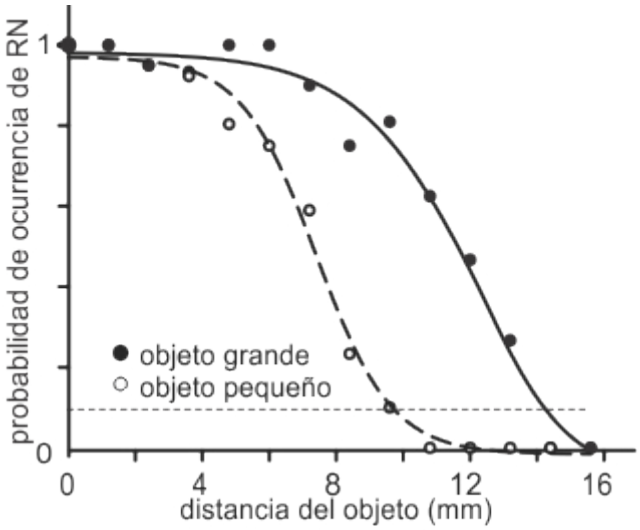

Figura 37. Efecto del tamaño del objeto en el rango electrosensorial. Probabilidad de ocurrencia de respuesta de novedad en función de la distancia a dos cilindros de prueba de dimensiones diferentes (cilindro pequeño: 6 mm de diámetro y 12 mm de longitud; cilindro grande 8 mm de diámetro y 20 mm de longitud). En cada caso, el límite de la electrorrecepción activa se determinó como el valor de la abscisa en que la curva sigmoidal de ajuste cruza el umbral de referencia (0,1).

Además de la dirección a lo largo del eje longitudinal del cuerpo del pez, se exploraron otras cuatro direcciones . En la tabla 1 y la Fig. 38 se muestran los resultados obtenidos con el objeto de prueba grande (8 mm de diámetro, 20 mm de longitud) y el pequeño (6 mm de diámetro, 12 mm de longitud) en 4 peces a lo largo de las cinco direcciones exploradas.

Los datos presentados en la Tabla 1 sugieren que además de las diferencias en el rango de detección en cada dirección debidas al tamaño del objeto, podría ocurrir que existan diferencias en los rangos de detección del objeto entre las diferentes direcciones exploradas. Para el objeto de prueba pequeño, el rango de detección en la dirección ortogonal a la superficie dorsal en la mitad del cuerpo del pez (dirección D_3) es ligeramente más corto. El análisis estadístico de los datos (test de Kruskall-Wallis y prueba de suma de rangos de Wilcoxon, ver Pereira et al., 2012) mostró que el rango de detección del objeto pequeño en la dirección ortogonal a la superficie dorsal del cuerpo del pez (dirección D_3) es menor a los demás rangos. Sin

embargo, el mismo análisis realizado con los resultados obtenidos con el objeto grande, sugiere que no hay direcciones preferidas .

	Parámetro del rango de detección	*Dirección explorada*				
		D_1	**D_2**	**D_3**	**D_4**	**D_5**
Objeto pequeño	Promedio	25,3	27,9	14,8	25,1	23,5
	s.d.	7,0	8,4	1,0	3,4	5,4
	Mínimo	18,0	21,0	14,0	22,0	17,0
	Media	25,0	25,3	14,5	24,8	23,5
	Máximo	32,5	40,0	16,0	29,0	30,0
Objeto grande	Promedio	28,1	38,5	30,9	47,2	34,8
	s.d.	7,5	6,6	15,3	14,5	10,1
	Mínimo	19,0	32,0	15,0	32,0	26,5
	Media	29,3	38,0	29,8	48,5	32,0
	Máximo	35,0	46,0	49,0	61,0	46,0
Grande/pequeño	Relación de medias	1,17	1,50	2,06	1,96	1,36

Tabla 1. Estadística del rango de electrolocalización activa en cinco direcciones. Las medidas del rango fueron realizadas en 4 peces usando 2 objetos de prueba. Objeto pequeño: 8 mm de diámetro y 20 mm de longitud; objeto grande: 8 mm de diámetro y 20 mm de longitud. D1: dirección rostral a lo largo de la línea media; D2: dirección hacia arriba de la cabeza; D3: dirección hacia arriba desde el medio del cuerpo; D4: dirección hacia el costado desde las agallas; D5: dirección hacia el costado desde el medio del cuerpo.

Según los resultados previos, la forma de la burbuja de electrodetección depende del tamaño del objeto. La razón entre las medias de las distancias de detección (objeto grande/objeto pequeño) a lo largo de cada dirección confirma esta hipótesis (Tabla 1). La relación más pequeña es en la dirección orientada según el eje principal del cuerpo del pez (D_1) debido a que a lo largo de esta dirección la disminución del campo con la distancia es más pronunciada.

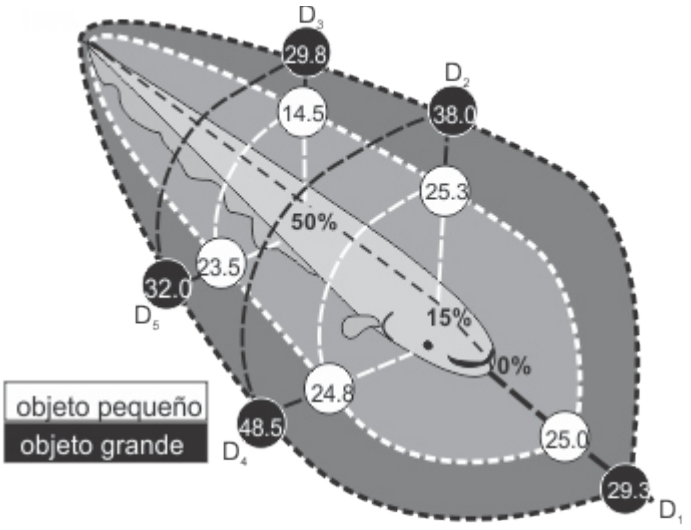

Figura 38. Burbuja de electrolocalización activa. Resumen de los resultados obtenidos para cuatro peces usando el cilindro de 6 mm de diámetro y 12 mm de longitud (objeto pequeño: círculos y líneas punteadas blancos) y 8 mm de diámetro y 20 mm de longitud (objeto grande: circulos y líneas punteadas negras). Para cada dirección explorada el rango es indicado como la distancia media en milímetros desde la piel del pez (N= 4 peces).

6.3.3.Rango de detección *versus* rango de discriminación.

A medida que aumenta la distancia de un dipolo a la superficie de separación entre dos medios (dipolo orientado perpendicularmente a la superficie), aumenta el ancho de su imagen (Fig. 39A). El máximo de esta imagen ocurre en el punto de proyección ortogonal del dipolo sobre la superficie (Rasnow, 1996; Caputi et al., 1998; Sicardi et al. 2000;). Al agregar un segundo dipolo a la escena, la imagen-estímulo se suma con la del primer dipolo[18]. Sin embargo al aumentar la distancia a la superficie receptora, las imágenes de ambos dipolos se ensanchan (Rasnow, 1996) y superponen (Fig. 39B). Las soluciones al problema de extraer la magnitud, posición y orientación de cada dipolo a partir de esta imagen-estímulo compuesta, son infinitas. Esto hace suponer importantes dificultades del pez para reconocer objetos en escenas complejas con varios elementos.

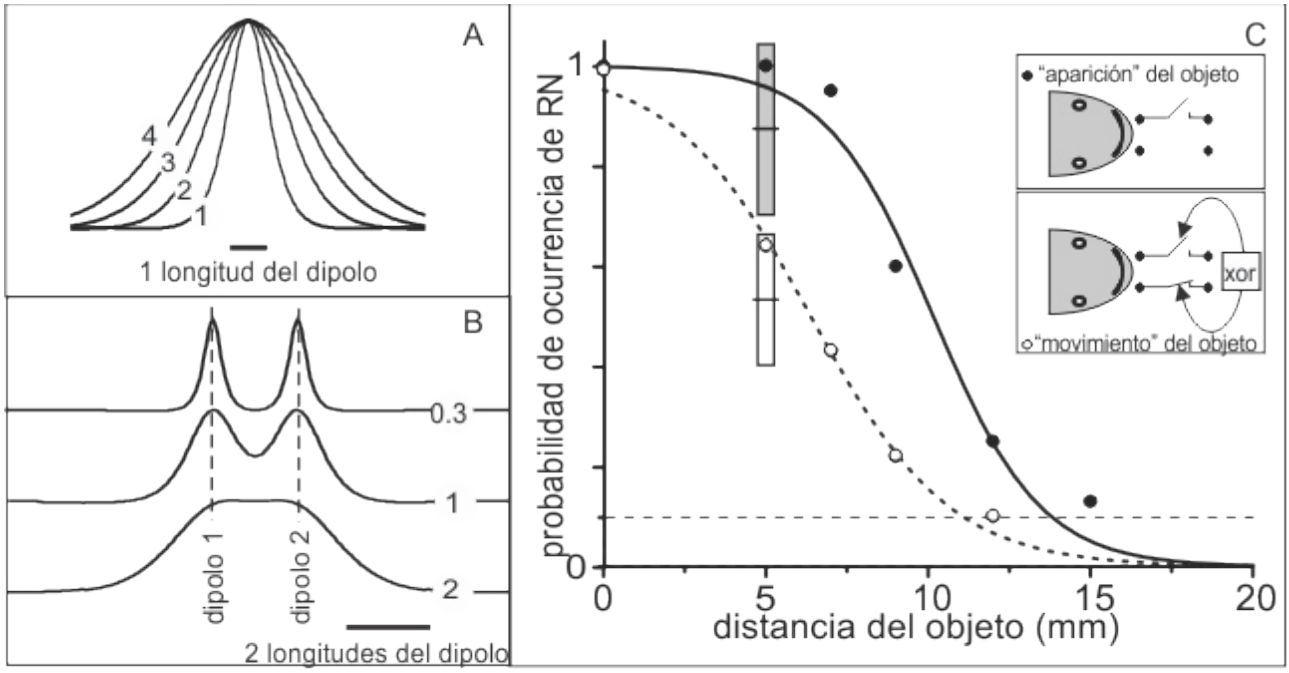

Figura 39. La electrolocalización es poco precisa a cortas distancias. (A) El campo normalizado en el plano de separación entre dos medios de diferentes conductividades cambia con la distancia del dipolo a la superficie de separación entre los medios. Al alejar el dipolo a lo largo de la dirección ortogonal al plano, aumenta el ancho de la imagen con la distancia. Cada imagen se obtuvo a las distancias correspondientes a 1, 2, 3 y 4 brazos del dipolo. (B) El campo normalizado correspondiente a dos dipolos orientados perpendicularmente a la superficie de separación entre dos medios (separación entre los dipolos: 2 longitudes del dipolo) muestra como la discriminación decae notoriamente con la distancia. Los dipolos se ubicaron a 0,3, 1 y 2 longitudes del dipolo de la superficie.(C)Probabilidad de ocurrencia de respuesta novedad representada en función de la distancia del objeto al pez. El objeto empleado consistió en dos pares de electrodos ubicados longitudinamente de forma simétrica a cada lado de la línea media del cuerpo del pez. Los pares de electrodos se cortocircuitaron alternadamente a través de un resistor de 1 kΩ de modo de simular un cambio en la posición del objeto de un lado o otro de la línea media (recuadros insertos). La línea punteada señala el umbral correspondiente a la probabilidad de 0,1. Los puntos blancos corresponden a la probabilidad de ocurrencia de respuesta de novedad ante el movimiento aparente del objeto. Los puntos negros corresponden a la probabilidad de respuesta novedad cuando se cortocircuita sólo un par de electrodos. Los rectángulos y líneas (valores de rangos y medias) comparan las probabilidades de evocar respuesta de novedad por la aparición del objeto (gris) y por el movimiento del mismo (blanco) obtenidos a partir de 6 peces a 5mm de distancia del objeto.

18 Se considera el efecto de objetos pequeños de modo de despreciar el efecto de su interacción sobre la imagen de cada uno.

A través de experimentos comportamentales se comparó el rango espacial de electrodetección de un objeto con el rango en cual el pez es capaz de discriminar ese mismo objeto de un objeto similar cercano (agudeza). Para lograr esto último, se determinó la probabilidad de respuesta de novedad ante un "cambio aparente en la posición de objeto" en función de la distancia al pez. Se simuló el movimiento de un objeto ubicado a lo largo de la línea media, en la dirección del eje principal del cuerpo del pez, conectando y desconectando simultáneamente dos pares de electrodos colocados a cada lado de la línea media a la misma distancia de la piel. En estas condiciones las imágenes de ambos objetos "virtuales" (par de electrodos cortocircuitados) son similares pero se ubican a ambos lados del extremo rostral del cuerpo del pez. El movimiento virtual del objeto evocó respuestas de novedad de forma muy consistente (97 ± 3% del total de registros, N= 5 peces) cuando el electrodo más cercano de cada par se ubicó casi en contacto con la piel del pez. Los resultados obtenidos en los cinco peces muestran que la probabilidad de la respuesta de novedad evocada por el movimiento aparente del objeto se redujo de 97% a 36% (valores medios) cuando el objeto de prueba se aleja 5 mm de la piel (prueba de los rangos con signo de Wilcoxon, P=0.032, N=5).

Además, la probabilidad de la respuesta de novedad ante el movimiento aparente del objeto fue significativamente menor que la causada por la "aparición" de un único objeto en el mismo sitio al cortocircuitar los electrodos de un único par (prueba de los rangos con signo P=0.016, N=6, distancia: 5 mm).

La Fig. 39C muestra como disminuye la probabilidad de provocar respuesta de novedad ante el movimiento aparente del objeto al aumentar la distancia entre el objeto y el pez. En dos peces, la frecuencia relativa de la respuesta de novedad evocada por el movimiento aparente del objeto se redujo según una curva sigmoidal por debajo del 10% de los ensayos a 9 y 12 mm. Estos valores corresponden al 75 % y 35 % de los controles respectivos (control: aparición de un objeto en el mismo sitio). Estos resultados sugieren que *G. omarorum* es capaz de localizar un objeto con precisión a una distancia más corta que la distancia crítica para detectarlo.

6.4. Actividad de las células del LE ante la presencia de un objeto en movimiento al aumentar la distancia del objeto al pez.

Se registró la actividad de 15 células del LE de *G. omarorum* en 4 peces ante la presencia de un cilindro metálico orientado verticalmente (9 mm de diámetro y 40 mm de altura) moviéndose a velocidad constante (5,6 mm/s) y en ambos sentidos sobre una trayectoria previamente definida que sigue la silueta del pez a distintas distancias de la piel. Se exploraron 4 distancias: 0, 4, 8 y 15 mm de la piel.

La modulación de la actividad de las unidades registradas, notoria cuando el objeto se movió sobre la trayectoria contra la piel del pez (0 mm), se redujo a medida que aumentó la distancia entre el objeto y el pez. La Fig. 40 muestra la descarga de una de las unidades registradas en estas condiciones cuando el objeto cilíndrico se movió sobre tres trayectorias a distancias crecientes de la piel del pez (0, 4 y 8 mm de la piel).

Según la clasificación previa, la unidad registrada corresponde a una unidad monomodal temprana que dispara en dobletes (Fig. 40A, raster post-DOE e histograma de probabilidad de descarga post-DOE de la unidad en condiciones basales. Los puntos azules y verdes corresponden a la primera y segunda descarga de la unidad en el mismo ciclo respectivamente). Para cada distancia del movimiento del objeto explorada, el raster post-DOE muestra la ocurrencia de la descarga de la unidad en cada ciclo durante el curso del experimento. En la Fig. 40B se ve que cuando el objeto moviéndose de ida y vuelta contra la piel del pez pasa frente a una determinada región de la piel, aumenta la latencia de la primera espiga (flecha negra) y no ocurre la segunda espiga (notar la ausencia de puntos verdes en el raster, doble flecha negra). Siguiendo este efecto ocurre un aumento en la descarga de la unidad. Esta clara modulación de la descarga de la unidad no es tan notoria cuando el objeto se aleja de la piel del pez siguiendo una trayectoria a 4 mm de la misma (Fig. 40C) y ya no se aprecia en el raster correspondiente al movimiento del objeto a 8 mm de la piel del pez (Fig. 40D).

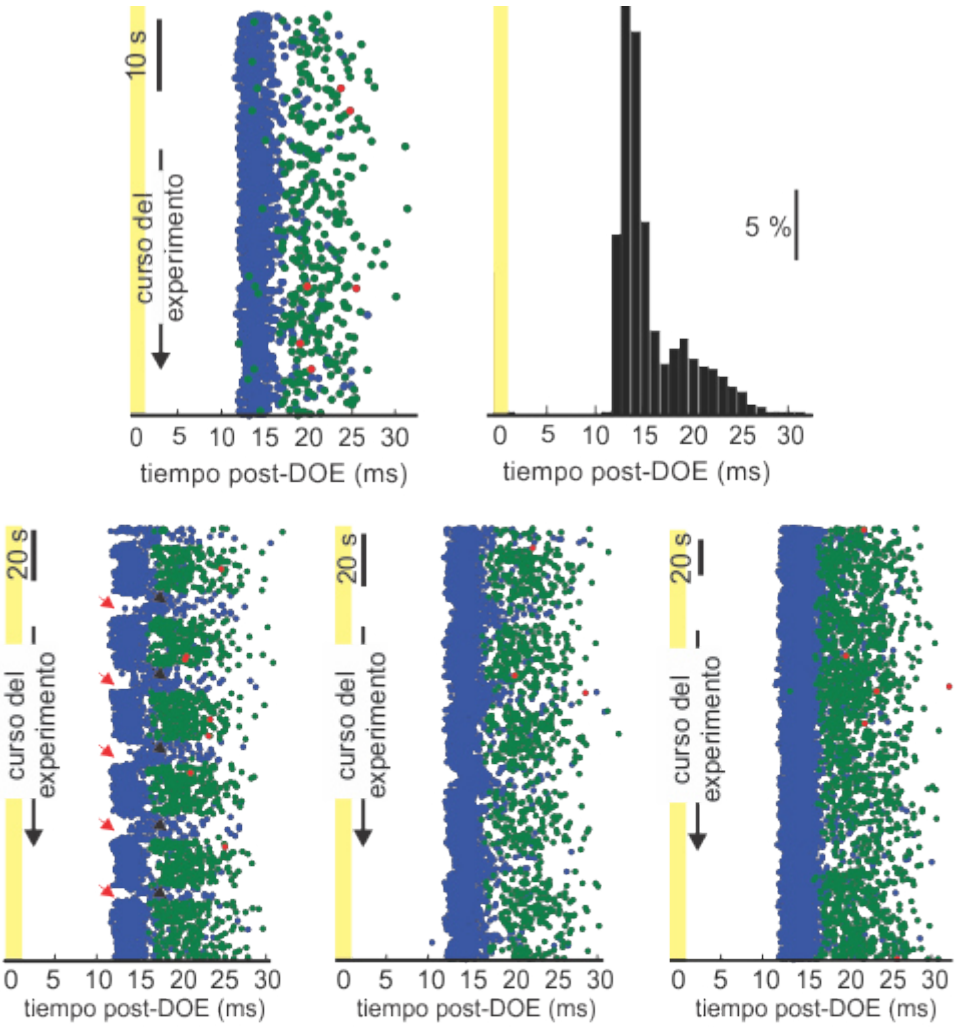

Figura 40. Respuesta de las neuronas del LE al aumentar la distancia del objeto al pez. Se registró la descarga de las neuronas del LE al mover un cilindro de cobre orientado verticalmente (diámetro: 9 mm; altura: 40 mm) a tres distancias de la piel. (A) El raster y el histograma de probabilidad de descarga post-DOE de la unidad registrada en condiciones basales permiten clasificarla como una unidad monomodal temprana. Los puntos azules y verdes corresponden a la primera y segunda descarga de la unidad en el mismo ciclo. (B-D) Rasters de la unidad registrada ante el movimiento del objeto a 0 mm (B), 4 mm (C) y 8 mm (D) de la piel del pez. Al comparar los rasters se observa que los cambios observados en la descarga de la unidad cuando el objeto se mueve contra la piel del pez (aumento de latencia de la primera espiga: flechas rojas; ausencia de la segunda espiga: flechas negras; rebote post-efecto) disminuyen hasta desaparecer al aumentar la distancia del objeto a la piel (movimiento del objeto a 4 y 8 mm de la piel, C y D respectivamente).

La Fig. 41 A y B muestra el efecto del objeto en movimiento a distancias creciente de la piel del pez sobre la frecuencia de descarga de otra de las unidades registradas en estas condiciones. En esta caso, se

exploró el efecto del objeto sobre la descarga de la unidad a cuatro distancias respecto al pez: 0, 4, 8 y 15 mm de la piel. Con el objeto moviéndose a velocidad constante en sentido rostro-caudal, puede observarse que mientras que la frecuencia de descarga de la unidad registrada cambia significativamente cuando el objeto se mueve contra la piel del pez (trazo azul, Fig. 41 A y B), el efecto sobre la frecuencia de descarga de la unidad se reduce a medida que el objeto se aleja de la piel (trazos rojo y verde, Fig. 46 A y B), hasta prácticamente desaparecer cuando el objeto se mueve sobre una trayectoria a 15 mm de la piel del pez (trazo negro, Fig. 41 A y B).

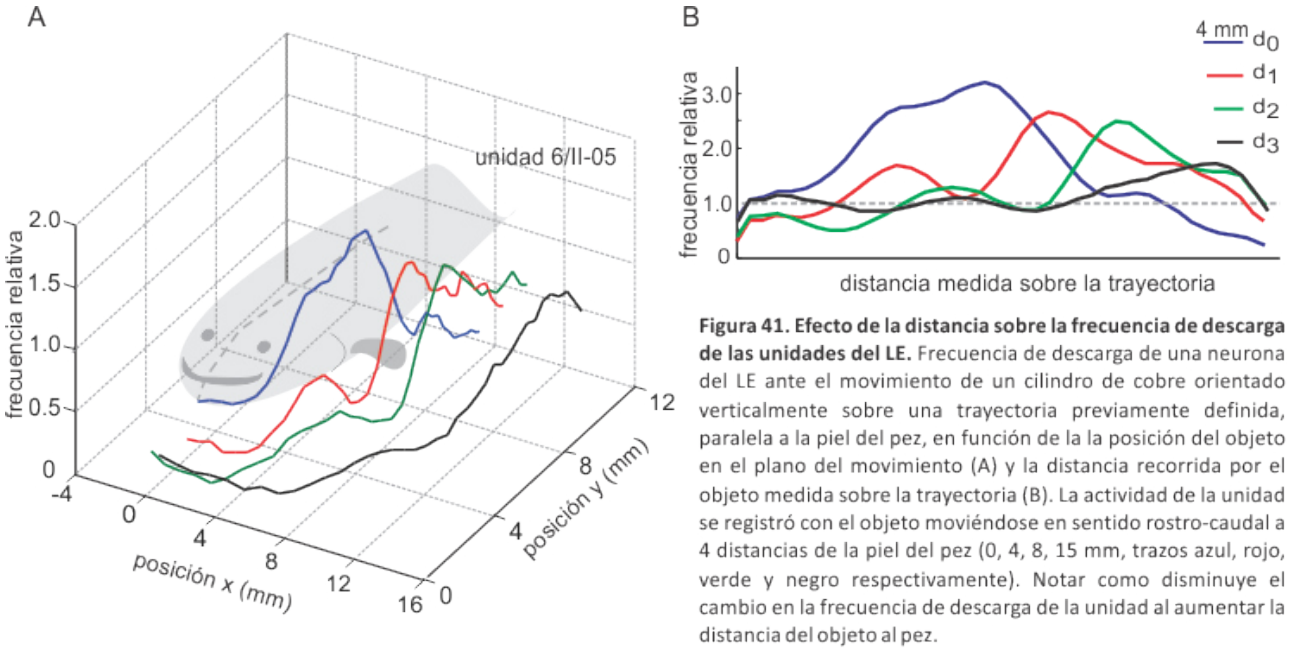

Figura 41. Efecto de la distancia sobre la frecuencia de descarga de las unidades del LE. Frecuencia de descarga de una neurona del LE ante el movimiento de un cilindro de cobre orientado verticalmente sobre una trayectoria previamente definida, paralela a la piel del pez, en función de la la posición del objeto en el plano del movimiento (A) y la distancia recorrida por el objeto medida sobre la trayectoria (B). La actividad de la unidad se registró con el objeto moviéndose en sentido rostro-caudal a 4 distancias de la piel del pez (0, 4, 8, 15 mm, trazos azul, rojo, verde y negro respectivamente). Notar como disminuye el cambio en la frecuencia de descarga de la unidad al aumentar la distancia del objeto al pez.

Discusión

Los resultados presentados en esta sección confirman que la electrorrecepción activa es una modalidad sensorial de corto alcance. Los experimentos físicos, los comportamentales y el registro de las unidades del LE, confirman que el corto alcance espacial de la electrolocalización en *G.omarorum* es similar al rango determinado en Apteronotus (Nelson y MacIver, 1999; MacIver, 2001; MacIver et al., 2001). Si se considera que la magnitud de la descarga del órgano eléctrico de los peces mormíridos es seis veces más grande, también se verifica que el rango espacial normalizado de la electrorrecepción activa en estos peces es similar (Heiligenberg, 1976; Push y Moller, 1979).

Efecto de la distancia objeto-pez sobre la imagen eléctrica de un objeto.

Los resultados experimentales muestran que el campo transcutáneo (DOEL) en presencia de un objeto puede considerarse como la suma de la DOEL basal en ausencia del objeto y la perturbación del campo asociada a la presencia del mismo. El corto alcance de la electrorrecepción activa sería entonces consecuencia de la atenuación de ambos campos con la distancia (teoría del efecto doble de la distancia). Según esta teoría, dos mecanismos explicarían la atenuación de la imagen eléctrica de un objeto al alejarse de la superficie sensorial: la atenuación de la polarización del objeto con la distancia desde el pez al objeto (atenuación de la estampa del objeto) y la atenuación de la perturbación del campo por el objeto con la distancia desde el objeto al pez. En una escena simple, ambas atenuaciones se ajustan a funciones potenciales decrecientes en las que el factor de atenuación depende de la distancia a los bordes del tanque y al pez. Como la amplitud de la imagen eléctrica del objeto en la piel del pez resulta del producto de las dos funciones de atenuación (la atenuación de la polarización del objeto y la de la perturbación del campo), la función potencial decreciente que describe la atenuación de la imagen física de un objeto con la distancia resulta de la suma de los dos exponentes. Los resultados obtenidos al medir simultáneamente la estampa y la imagen del objeto confirman este doble efecto (Fig. 34).

Al considerar escenas reales más complejas, se pone en evidencia un tercer mecanismo que afecta a la atenuación de la imagen de un objeto con la distancia. La presencia de otros objetos de conductividades diferentes a la del agua circundante, afectan la imagen del objeto debido a la polarización mutua que ocurre entre objetos cercanos. Esto resulta en una aumento o en una disminución del rango de detección de un objeto. En este capítulo se analizó el efecto del cuerpo del pez (objeto grande más conductivo que el agua) sobre la atenuación de la imagen física de un objeto. En el próximo capítulo se hará referencia a los efectos contextuales introducidos por otros objetos y condiciones de frontera (incluidas las paredes del tanque y la profundidad del agua).

Los resultados muestran que dentro de una estrecha franja contra la piel del pez, la alta

conductividad del cuerpo del pez reduce la atenuación de la estampa del objeto con la distancia. Es preciso tener en cuenta este tercer mecanismo que afecta a la atenuación de la imagen de un objeto con la distancia para objetos muy cercanos al pez. Los atributos sensoriales de un objeto dependen de su distancia respecto al pez. Según resultados previos, los detalles de la superficie del objeto (textura eléctrica, ver Capítulo 4) y la locación precisa del mismo solo podrían ser sensados dentro de una franja estrecha contra la piel del pez que resulta de la interacción entre el objeto y el cuerpo del pez.

Habría entonces una región del espacio en las proximidades del pez, que se mueve junto a este, donde la nitidez de la imágenes es máxima. Esto determinaría la existencia de una "burbuja" de electrolocalización entorno al pez que se mueve con este.

La extensión del campo del estímulo depende de la posición sobre el mosaico electrorreceptivo.

Aunque la electrorrecepción activa es de corto alcance, los objetos de mayor tamaño pueden ser detectados a mayores distancias del pez. Los resultados presentados confirman estudios previos (Rasnow, 1996; Chen et al, 2005) que muestran como el campo del estímulo de una esfera aumenta en relación a su diámetro. La estampa de un objeto depende de la máxima diferencia de potencial que existe en el campo basal entre los posiciones extremas ocupadas por el objeto y esta diferencia de potencial aumenta con el tamaño del objeto (esferas de mayor diámetro, conductoras o no, cortocircuitan o bloquean la corriente a través de mayores distancias lo que resulta en mayores estampas). Además, el campo del estímulo de un objeto más grandes es de mayor volumen (Fig. 32, mapas de color).

No solo el volumen del objeto determina el campo del estímulo, sino que este también es afectado por su conductividad. El efecto de una esfera conductora es mayor al de una aislante de similar diámetro ubicada en la misma posición (Fig. 32) lo cual puede explicarse a través de la relación hiperbólica entre la estampa y la impedancia del objeto (Caputi et al., 2008).

La estructura del campo del estímulo en las diferentes posiciones del mosaico electrosensorial, depende del efecto del cuerpo de pez sobre el campo eléctrico. La alta conductividad del cuerpo del pez y su forma cónica, redireccionan el campo desde la región caudal a la rostral (Caputi y Budelli, 1995; Aguilera et al., 2001). Esto determina que la polarización de un objeto cercano a la cabeza del pez sea diferente que en el resto del cuerpo. Además, la atenuación de la estampa con la distancia será diferentes a lo largo de diferentes direcciones. Mientras que en un medio homogéneo la atenuación del campo eléctrico asociado a una fuente puntual (dipolo) es igual en todas las direcciones de modo que el campo del estímulo en un punto del medio es una esfera concéntrica al punto, cuando el punto de registro se encuentra sobre la piel del pez no ocurre lo mismo. El cuerpo conductivo extiende la distancia de detección a lo largo de la dirección paralela a la piel, y por ende el campo del estímulo de un objeto pequeño (en relación a la curvatura del cuerpo) sobre un punto de la piel es alargado (de forma ovalalada).

Por su parte, objetos de gran tamaño no solo afectan la distribución de corriente transcutánea local

(en la región de la piel próxima al objeto) sino que pueden generar efectos contrarios distantes (teorema de Gauss, Sears y Zemanski, 1954) resultando en campos del estímulo más extendidos y de formas alargadas. En otras palabras, la capacidad de un objeto relativamente grande de afectar el redireccionamiento de las corrientes asociadas a la DOE extiende el campo del estímulo más allá de la región entorno a la proyección ortogonal del objeto sobre la piel del pez.

El efecto de redireccionamiento del campo por el cuerpo del pez (Castelló et al., 2000) hace que el campo del estímulo asociado a un objeto en la región de la fóvea (donde la densidad de electrorreceptores es máxima) sea relativamente grande e incluya regiones anteriores del tronco, lo cual podría contribuir a la exploración detallada de los objetos en esta región del cuerpo mejorando su detección y localización.

Por su parte, cuando el electrodo de registro se ubicó sobre la piel del medio del tronco, no solo las esferas de acero enfrentadas a esa región afectan significativamente a la DOEL (provocan un aumento en la DOEL) sino que se registró un efecto sobre la DOEL al ubicar estas esferas cerca de la cabeza del animal (reducción de la DOEL).

Evidencias comportamentales del corto alcance de la electrorrecepción activa.

Los resultados de los experimentos comportamentales para evaluar el alcance espacial de la electrorrecepción activa son similares a los obtenidos en las mediciones físicas. Al comparar el campo del estímulo con el rango de electrolocalización estimado a través de la probabilidad de respuesta de novedad, se puede establecer que los peces son capaces de detectar cambios en el campo basal comprendidos entre 1 y 2 desviaciones estándares. Al considerar la similaridad entre los resultados obtenidos en mormíridos (Heiligenberg, 1976; Push y Moller, 1979), en los gymnótidos de onda (Nelson y MacIver, 1999) y en los gymnótidos de pulso, es posible asegurar que la electrorrecepción activa es una modalidad sensorial de corto alcance espacial.

La estimación del alcance de la electrorrecepción activa a partir de la respuesta comportamental del animal, fue en promedio menor a la quinta parte de la longitud total del pez y nunca superó un tercio de esta longitud. En particular para objetos pequeños (10% de la longitud del pez), las mediciones directas de las imágenes eléctricas y los experimentos comportamentales indican que el rango de la detección es menor que el 10% de la longitud de pez (Caputi et al, 2008;. Pereira, 2009). El rango de detección estimado puede dividirse en una meseta de respuesta adyacente a la piel del pez (hasta el 2% de la longitud del pez) determinada por la interacción entre el objeto y el cuerpo del pez, seguida de una disminución pronunciada de la probabilidad de ocurrencia de la respuesta de novedad para distancias más largas (Fig. 36).

El efecto sobre el rango de detección al aumentar el tamaño del objeto depende de la posición del objeto respecto al pez (Tabla 1, Fig. 38). A pesar de las diferencias observadas entre las diferentes direcciones exploradas, el rango de detección de los objetos más largos siempre fue mayor. Sin embargo, a lo largo del eje principal del cuerpo del pez y cerca de la fóvea, la relación entre las distancias de detección

correspondientes a los objetos grande y pequeño fue pequeña debido a la mayor atenuación del campo que ocurre en esta región del espacio entorno al pez[19].

Se podría pensar que la presencia de objetos muy grandes pueda ser detectada desde distancias mayores, haciendo posible que la detección del piso, la superficie del agua, las paredes y los objetos relativamente grandes en el entorno del pez sirva como señales relativamente fijas durante el curso de la natación, tal como se ha sugerido que ocurre en *Apteronotus* (Chen et al., 2005).

Según los resultados experimentales, a una corta distancia respecto al pez, la imagen eléctrica de un objeto puede ser indistinguible de la de otro objeto similar colocado a su lado. Las imágenes de dos objetos muy próximos a cierta distancia del pez no se diferencian ya que las mismas son imágenes de superposición y el aumento en su ancho con la distancia hace que se detecten como una única imagen (Caputi et al., 1998; von der Emde et al., 1998; Sicardi et al., 2000; Nelson, 2005; Caputi y Budelli, 2006) . El "movimiento aparente" del objeto ubicado a 5 mm del pez solo evocó respuesta de novedad en el 66% de las pruebas realizadas. El hecho de que la aparición del objeto en esa misma posición fuera detectada con mayor frecuencia sugiere que la ausencia de respuesta al movimiento de la imagen sobre el mosaico electrosensorial no es debido a la ausencia de una imagen detectable (Fig. 39C).

Evidencias electrofisiológicas del corto alcance de la electrorrecepción activa.

Los registros electrofisiológicos de la actividad de las células del LE también sugieren el corto alcance espacial de esta modalidad sensorial. Los resultados muestran como las respuestas de las neuronas del LE ante un objeto moviéndose paralelo a la piel y a distancias crecientes de la superficie sensorial, disminuyen progresivamente a medida que aumenta la distancia entre el objeto y el pez, hasta desaparecer más allá de los 15 mm.

Registros realizados en *Apteronotus* muestran como la respuesta de las neuronas piramidales del LE decaen menos con la distancia que la atenuación en la imagen eléctrica (Bastian, 1981a). Sin embargo, los resultados presentados en esta tesis sugieren que la presencia del objeto modula la respuesta de las células registradas dentro del rango del campo del estímulo y no más allá de este[20]. Se ha sugerido que los resultados obtenidos en *Apteronotus* podrían explicarse por la convergencia de varios receptores sobre la misma neurona piramidal lo cual mejoría la relación señal/ruido aumentando la sensibilidad del sistema con una pérdida de resolución espacial. Sería necesario registrar simultáneamente la actividad de los receptores y la de las neuronas piramidales en *G. omarorum* ante la presencia del objeto en movimiento a

19 La estampa del objeto depende de la caída de potencial a través del cilindro de agua desplazado. Se debe considerar que por la geometría del campo, a medida que el objeto se aleja de la superficie sensorial, la estampa de un objeto corto sigue mejor al campo local (se orienta según una línea de campo), mientras que la de un objeto largo sigue mejor al potencial basal en la posición que se ubica la base del cilindro más cercana (ya que la otra base alcanza regiones donde el potencial eléctrico es insignificante).

20 Considerando que el tamaño en la dirección del campo del objeto utilizado para explorar el efecto de la distancia sobre la respuesta de las neuronas del LE (cilindro de metal orientado verticalmente, 9 mm de diámetro y 40 mm de altura) es menor que el de la esfera de metal (diámetro 16 mm) con la que se determinó la extensión espacial del campo del estímulo (envolventes en línea negra, Fig. 31), es de suponer un campo del estímulo más reducido.

distintas distancias de la piel, de modo de comparar la atenuación de la respuesta con la distancia en ambas células (Bastian 1976).

Si bien el empleo de objetos en movimiento a diferentes distancias del pez no permite evaluar aisladamente el efecto de la distancia sobre la respuesta de las neuronas del LE (ya que la respuesta de la neurona combina el efecto de la distancia con el del movimiento) como podría hacerse con un estímulo estático (cambio local en la resistencia del objeto enfrentado a la piel del pez), este diseño experimental es relevante si se tiene en cuenta el comportamiento del animal durante la electrolocalización. Los movimientos exploratorios del pez al nadar cerca de un objeto novedoso hacen que los objetos cercanos cambien constantemente su posición relativa respecto al pez en lugar de permanecer quietos.

Por último es preciso considerar que las respuestas de una célula del LE al objeto moviéndose a diferentes distancias de la piel podrían no ser comparables, ya que las mismas podrían corresponder a diferentes atributos sensoriales del objeto. Al aumentar la distancia del objeto al pez, en el perfil de su imagen física se desvanecen los efectos locales, y solo es evidente el efecto global del mismo. Además la imagen eléctrica del objeto se atenúa y expande con la distancia. Como consecuencia de estos cambios en la imagen física del objeto, al aumentar la distancia del objeto al pez la neurona podría pasar de un régimen de evaluación de contraste a otro en que la neurona responde al efecto global del estímulo.

Capítulo 7

Efectos de contexto sobre la electrorrecepción activa

Una fuente de luz primaria, tal como una lámpara encendida, colocada en diferentes ambientes da lugar a patrones de iluminación distintos. La reflexión y transmisión selectiva de la luz por los diferentes objetos del entorno así como por las paredes de la habitación, modificará de forma particular al patrón de iluminación basal (o primario). Así pues, nuestra sensación visual queda inevitablemente ligada al contexto en el cual ocurre. De un modo similar, la configuración de un campo eléctrico puede ser alterada significativamente en presencia de heterogeneidades eléctricas del medio, afectando de esta forma a la electrorrecepción activa. Objetos próximos al pez de impedancias eléctricas distintas a las del agua circundante, modifican al campo eléctrico basal generado por la DOE, introduciendo cambios significativos en las imágenes eléctricas de otros objetos, lo cual puede favorecer o no a la electrorrecepción activa. En otras palabras se podría decir que el campo eléctrico implicado en la electrorrecepción activa, no depende únicamente de las características del campo basal asociado a la DOE, sino que también depende de la polarización de los objetos inmersos en la escena y de sus posiciones relativas (Lissmann y Machin, 1958; Caputi et al., 1998; Nelson y MacIver, 1999; Budelli et al., 2002; Nelson, 2005; Chen et al., 2005; Caputi y Budelli, 2006; Nelson y MacIver, 2006; Snyder et al., 2007).

Como se explicó previamente, un objeto de conductancia eléctrica diferente a la del agua al ser polarizado por el campo eléctrico generado por la DOE, actúa como una fuente eléctrica virtual (Lissmann y Machin, 1958). Por consiguiente su efecto puede ser representado por el de una fuente eléctrica colocada en lugar del objeto, cuya fuerza electromotriz varíe en el tiempo como función del campo local en ausencia del objeto (estampa del objeto en una escena dada , Caputi et al., 2008). A su vez, cada objeto polarizado por el campo eléctrico afecta la polarización del resto de los objetos en la escena. Este efecto depende de las posiciones relativas entre sí de los objetos que componen la escena. La estampa de un objeto depende entonces de la suma de varios campos: el campo primario creado por la DOE y los campos secundarios que resultan de la polarización de los elementos que constituyen a la escena. Es necesario tener en cuenta que aún en la escena mínima de electrolocación activa hay dos objetos presentes, ya que el cuerpo del pez siempre constituye el primer objeto que afecta al campo (Migliaro et al., 2005). Por consiguiente, un tercer objeto además del objeto que genera la imagen de interés y el cuerpo del pez (por ejemplo grandes efectos no conductivos, Pereira et al., 2005), puede afectar la estampa de los otros dos, tanto la del cuerpo del pez como la del objeto.

El contexto no solo puede alterar significativamente la imagen eléctrica de un objeto (Sicardi et al., 2000; Rother et al., 2003; Chen et al., 2005; Caputi y Budelli, 2006; Nelson y MacIver, 2006), sino que de acuerdo al contexto pueden varíar las claves sensoriales usadas por el agente electrosensorial activo (Pereira et al., 2005; Sanguinetti et al., 2011). El análisis de escenas complejas a través de modelos

computaciones predice que: (a) la presencia de un tercer objeto en una escena puede causar un cambio en el claves que otro objeto ofrece al agente sensorial (Rother et al., 2003; Chen et al., 2005) y (b) los objetos contextuales podrían contribuir con referencias para la electrolocalización activa del objeto (Babineau et al., 2006, 2007).

Tanto en su hábitat natural como en el acuario, cerca de un pez eléctrico suelen encontrarse objetos de gran tamaño de conductividad diferente a la del agua circundante así como los límites del medio (superficie del agua o paredes del tanque). En este sentido se tiene que en su hábitat natural, los peces gymnótidos viven en aguas poco profundas entre las raíces de los camalotes (*Eichornia crassipes* sp.). Por otra parte, en cautiverio estos peces suelen navegar paralelos a la pared y el suelo del estanque, a pocos centímetros de estos y permanecer en reposo cerca de grandes objetos no-conductivos (piedras, tubos). La presencia de estos grandes objetos y fronteras, modifican significativamente al campo eléctrico generado por la DOE y podrían servir como referencias externa para la navegación (Nelson, 2005) y la postura (Meyer et al., 1976; Feng, 1977).

En este capítulo de la tesis, se analiza el efecto del contexto en el campo basal generado por la DOE y sobre la imagen eléctrica de un objeto enfrentado a la fóvea de *Gymnotus omarorum.* Además, se evalúa a través de los cambios en la amplitud de la respuesta de novedad (Caputi et al., 2003), las implicancias sensoriales de los cambios introducidos por el contexto sobre las imágenes eléctricas.

Métodos: evaluación de los efectos de contexto.

Determinación experimental del efecto del contexto sobre la imagen de un objeto. Se obtuvieron y compararon las imágenes de un objeto de prueba en presencia o ausencia de otro objeto cercano (objeto de contexto). Las imágenes se registraron en la región de la fóvea a través del método del electrodo implantado por debajo de la piel (T-DOEL). Los objetos utilizados fueron los cilindros de plástico con bases de grafito que se pueden conectar a través de un resistor. Se realizaron tres series de experimentos. En las dos primeras series se usaron dos objetos idénticos (7 mm de diámetro y 11 mm de longitud) a lineados a lo largo de la línea media del cuerpo del pez y enfrentados a la región de la fóvea de modo que uno de los objetos se ubicara a 1 mm de la piel, y el otro por detrás del primero (1 mm de separación entre ambos objetos). En la primera serie de experimentos, las bases de cada objeto se conectaron a través de resistencias de 2.5 MΩ (circuito abierto) o 1 kΩ (cortocircuito). Se registró la T-DOEL en las 4 combinaciones posibles de las resistencias de carga de los cilindros del par (abierto-abierto, corto-abierto, corto-corto, abierto-corto) y en los 4 experimentos de control en ausencia de uno de los objetos (el objeto de contexto).

En la segunda serie de experimentos, se realizaron los registros de la T-DOEL mientras que uno de los objetos estaba conectado a 2.5 MΩ o 1 kΩ , mientras se variaba la resistencia conectada entre las bases del otro objeto entre valores comprendidos entre 0,3 y 2500 kΩ. Esta disposición experimental permitió evaluar además de las imágenes eléctricas, los cambios en las estampas de los objetos en función de sus conductancias de carga (ver detalles en Capítulo 10).

En la tercera serie de experimentos se realizaron registros similares a los de la serie anterior, pero utilizando objetos de menor diámetro (4 mm de diámetro) de dos longitudes diferentes (7 y 14 mm), enfrentados a la región de la fóvea y orientados según las líneas del campo en esa región del espacio.

La respuesta de novedad ante pares de objetos. Para evaluar la incidencia del contexto sobre la capacidad del pez de detectar un objeto novedoso, se registró la DOE al cambiar la resistencia de carga del objeto de prueba, introduciendo a la escena electrosensorial un segundo objeto (de contexto) (detalles en Cap. 10).

En dos peces, se evaluó la respuesta de novedad evocada por el máximo cambio en la resistencia longitudinal (de circuito abierto a cortocircuito) del objeto de prueba cuando un cubo (de cobre o plástico, 9 mm de lado) se ubicó detrás del objeto de prueba o intercalado entre este y el pez.

En cinco peces, se utilizaron dos pares de objetos de prueba: un par constituido por dos cilindros iguales (7 mm de diámetro, 11 mm de altura) y el otro par constituido por cilindros diferentes (4 mm de diámetro, 7 y 14 mm de altura). Estos experimentos permitieron evaluar como la presencia de un tercer objeto en la escena (además del objeto de prueba y el cuerpo del pez) puede causar un cambio en la amplitud de la respuesta de la novedad (detalles en Capítulo 10).

Resultados

7.1. Análisis teórico de los efectos de contexto de grandes objetos y fronteras en la escena

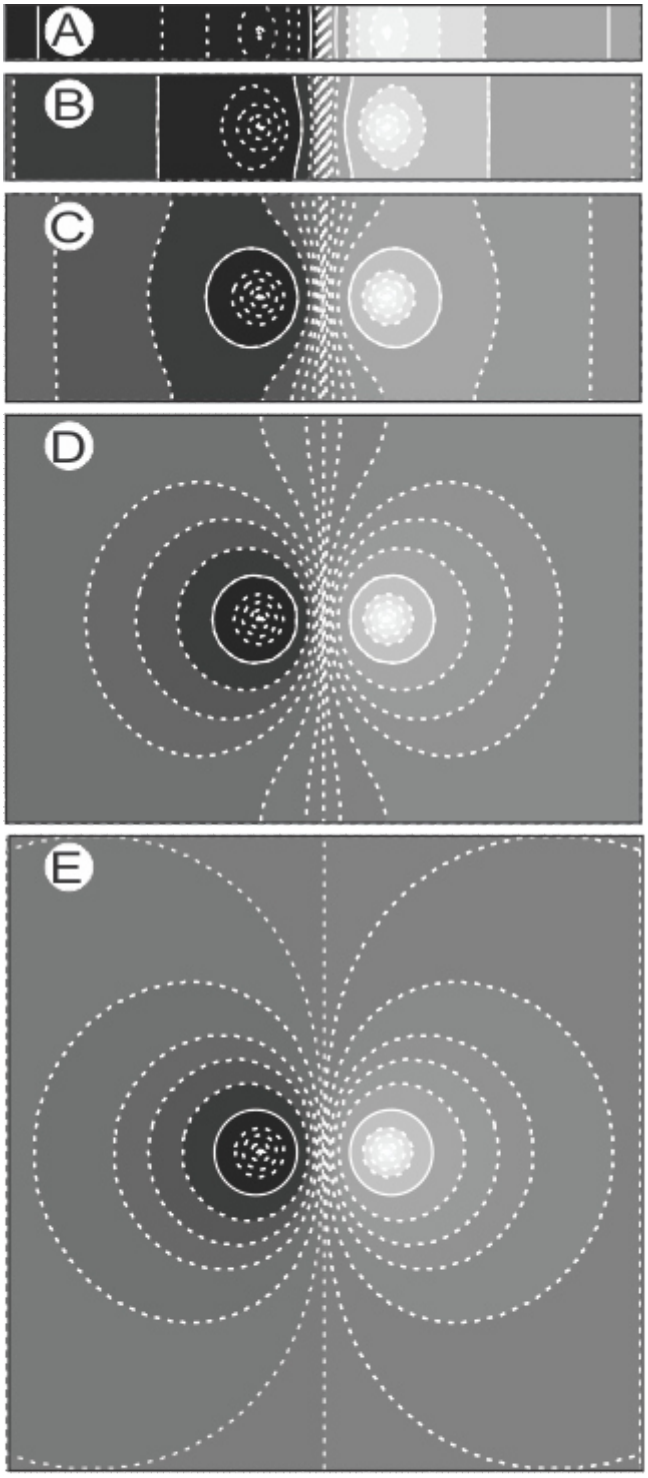

Figura 42. Efecto de grandes bordes sobre el campo de un dipolo. Líneas isopotenciales del campo de un dipolo paralelo y equidistante a dos paredes separadas 0,45 (A), 0,85 (B), 1,65 (C) y 3,25 (D) longitudes del dipolo. (E) El potencial de un dipolo en un medio homogeneo e infinito. En todos los mapas, la línea continua corresponde al mismo valor absoluto de potencial.

Del análisis basado en el método de las imágenes, es posible predecir y explicar los efectos de grandes bordes no-conductivos sobre la portadora sensorial. El campo eléctrico creado por una carga eléctrica (o un conjunto de cargas) enfrentada a una pared no conductiva, se modifica respecto a la condición basal de la carga en un medio homogéneo e infinito, de tal forma que su componente perpendicular en la frontera entre la pared y el agua es nula (no existen corrientes eléctricas en esta dirección). En consecuencia, aumentan los componentes del campo paralelos a la frontera (es decir, la corriente eléctrica fluye paralela a la pared). Esta situación puede considerarse equivalente a otra en la cual exista una "imagen espejo" de la carga (o del conjunto de cargas) ubicada al otro lado de la pared, de modo que las componentes perpendiculares del campo correspondientes a ambas cargas (real e imaginaria) sean de igual magnitud y sentidos contrarios, y en consecuencia se anulen. En esta nueva situación, el potencial y su gradiente (el campo) aumentan en el hemiespacio del dipolo según la Ec. 4 (ver capítulo 4) valorada en el caso particular de una pared única no conductora $\sigma_2 = 0$ y $S_i = D_i$ (Nunez, 1981):

$$\Phi_{\text{lado del dipolo}} = \Sigma (I_i / D_i) / (2.\pi.\sigma_1) \quad \text{(Ec. 22)}$$

Cuando se tienen dos paredes no conductivas paralelas, entre las cuales se ubica la distribución de cargas, se obtiene una situación similar a lo que

ocurre al enfrentar dos espejos entre sí. En este último caso, el número de imágenes virtuales es infinito, aunque su peso relativo en el campo calculado computacionalmente se atenúa en gran medida con la distancia. A partir del "método de las imágenes" se determinó el efecto de dos paredes al colocarlas a diferentes distancias de un dipolo. Tal cual se observa en la Fig. 42, la atenuación de campo es menor cuando la distancia entre las paredes y el dipolo es pequeña.

7.2 Cambios en la imagen eléctrica de un objeto en presencia de otro objeto de conductancia variable.

Tal cual se explicó en la introducción de este capítulo, la constitución de la escena electrosensorial determina las características de la imagen eléctrica de un objeto. Las escenas naturales donde vive el pez pueden ser muy complejas lo cual dificulta el entendimiento de cómo la presencia de otros objetos modifica la imagen eléctrica del objeto de interés. Por lo tanto, para analizar este problema se requiere simplificar la escena.

La escena electrosensorial más simple consta de dos elementos: el objeto y el cuerpo del pez. Si se introduce un tercer objeto de resistencia variable a esta escena, es posible analizar el efecto de la conductancia de un objeto en la escena (tercer objeto: objeto de contexto) sobre la imagen eléctrica del objeto de interés (objeto de prueba). Para esto, se utilizaron dos cilindros plásticos de bases conductivas. Las bases de cada cilindro podían ser conectadas a través de una resistencia variable de modo de cambiar la impedancia longitudinal de cada objeto de forma independiente, sin modificar su geometría. Los dos cilindros se colocaron uno a continuación del otro, separados entre sí 1 mm y a un 1mm de la piel del pez. Sus ejes principales se alinearon con el eje principal del cuerpo del pez y las líneas del campo local.

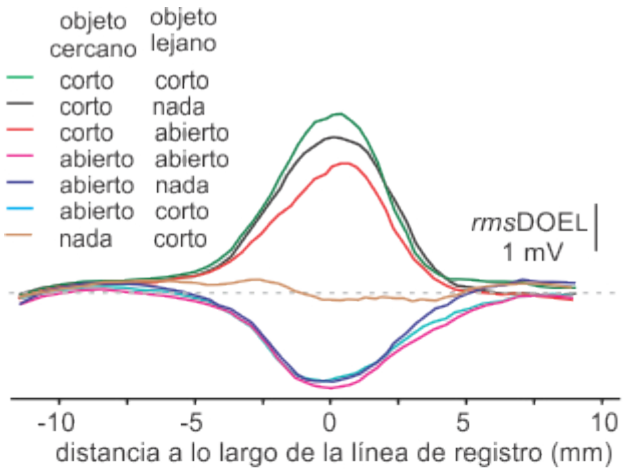

Figura 43. Imagen de un objeto cilíndrico en presencia de otro objeto similar. Dos cilindros de plástico (diámetro: 7 mm, longitud: 11 mm) con bases conductoras se ubicaron a 1 y 13 mm de la piel, juntos (trazos verde, rojo, magenta y cian) o solo uno de los cilindros (trazos negro, marrón y azul). Las bases de cada cilidro pueden ser conectadas por una impedancia externa. Al comparar los trazos negro y marrón se observa que la imagen en forma de campana obtenida con un único objeto cercano cortocircuitado (trazo negro), desaparece cuando el objeto se coloca lejos a 13 mm de la piel (el efecto de un único objeto se desvanece con la distancia al pez). A pesar del hecho de que las imágenes de los objetos lejanos no se distingan del ruido, estos objetos causan cambios significativos en la imagen del objeto cercano. Cuando el objeto lejano es conductor (trazo verde), aumenta la imagen del objeto cercano, y cuando no es conductor (trazo rojo) esta imagen disminuye. La imagen de un cilindro no conductor cerca de la piel (trazo azul) no se ve afectada por la presencia de un objeto detrás de él ya sea este conductor o no conductor (trazos cian y magenta).

En 5 peces, se registró la imagen eléctrica del cilindro más próximo al pez (objeto de prueba) en ausencia y presencia del segundo cilindro (objeto de contexto). En la Fig. 43 se comparan las imágenes eléctricas registradas en ambas condiciones (en presencia de los dos cilindros: verde, rojo, magenta y cían; en presencia de solo uno de los cilindros:

negro, azul y marrón). Al cortocircuitar las bases conductoras del objeto de prueba más próximo al pez (líneas verde, negro y roja), se redirecciona la corriente eléctrica a lo largo del eje principal del cilindro lo cual resulta en una imagen eléctrica sobre la piel del pez con forma de campana hacia arriba. El cambio en la imagen eléctrica del cilindro cercano (línea negra) al introducir el segundo objeto a la escena, depende de la conductancia eléctrica del mismo. Mientras que la presencia de un objeto más lejano no conductor (circuito abierto entre sus bases) disminuye la imagen del objeto cercano (Fig. 43, línea roja), un objeto más lejano conductor (bases cortocircuitadas) aumenta la imagen del cilindro cercano (Fig. 43, línea verde). En ambos casos, la distancia a la que se ubica el segundo objeto hace que este objeto lejano por sí solo no genere imágenes eléctricas sobre la piel del pez, incluso en el condición de cortocircuito (Fig. 43, línea marrón).

En una segunda serie de experimentos, se evaluaron las imágenes eléctricas sobre la piel del pez obtenidas al cambiar la conductancia del objeto más próximo. Cuando las bases conductoras del objeto de prueba cercano se desconectan, la imagen eléctrica registrada tiene forma de campana invertida debido a la alta resistencia del objeto que reduce significativamente la corriente a través de su eje longitudinal. En esta situación, no se observaron diferencias significativas entre las imágenes registradas en ausencia (línea azul) o presencia del segundo objeto cilíndrico, independiente de la conductividad de este segundo objeto (Fig. 43, comparar líneas azul, magenta y cían).

7.3 Relación entre la amplitud de la imagen y la impedancia eléctrica de los objetos en la escena.

Para caracterizar los efectos contextuales, se exploró cómo varía la amplitud de la imagen eléctrica de un cilindro de prueba conductor (1 kΩ) cercano a la piel del pez, al cambiar la conductancia del otro cilindro (objeto de contexto) ubicado a mayor distancia del pez (1 mm detrás del objeto de prueba).

La Fig. 44 muestra la amplitud en el centro de la imagen eléctrica en función de la conductancia longitudinal del objeto de contexto respecto a la de un cilindro equivalente de agua. En todos los casos, la presencia en la escena del objeto lejano modifica la amplitud de la imagen generada por el objeto cercano respecto al control (objeto de prueba solo). El cambio introducido por el objeto lejano en la amplitud de la imagen, depende linealmente de su conductancia respecto al agua. Cuando el objeto lejano es más conductivo que el agua, la amplitud de la imagen eléctrica aumenta; mientras que si la conductancia del objeto lejano es menor que la del agua circundante la amplitud de la imagen eléctrica disminuye.

Además, el cambio de la amplitud de la imagen ante el máximo cambio en la conductancia del objeto cercano (de abierto a cortocircuito), fue mayor cuando el objeto lejano estaba en la condición de cortocircuito respecto a la condición de circuito abierto (valor medio 0,22 y 0,12 respectivamente, prueba de rangos con signo de Wilcoxon, $P=0.008$, $N=5$).

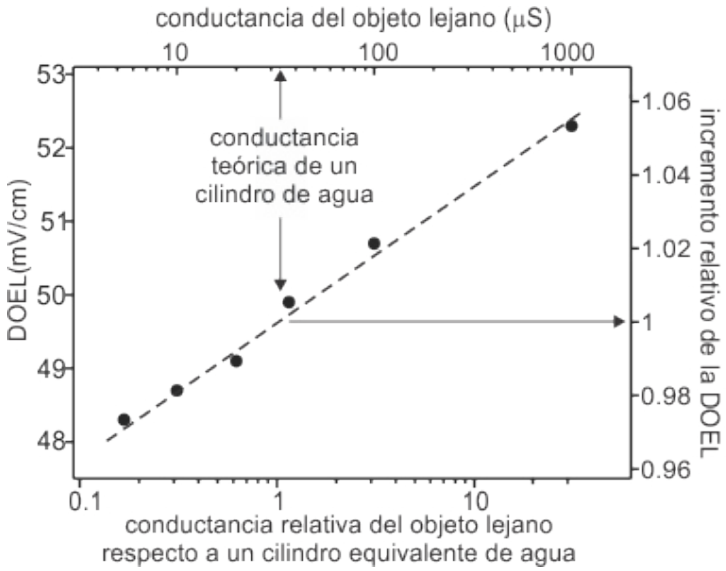

Figura 44. El efecto de contexto de un objeto lejano depende de su conductancia. Dos objetos de prueba iguales (cilindros de plástico con bases conductoras) separados 1 mm, se enfrentaron a la fóvea a 1 mm de la piel, alineados al eje longitudinal del cuerpo del pez. Mientras la conductancia longitudinal del objeto cercano se mantuvo constante (1000 μS), la conductancia del objeto lejano (de contexto) se varió. La ordenada izquierda corresponde al pico a pico de la DOEL. La ordenada derecha indica el incremento relativo respecto a la DOEL en ausencia del objeto. La abscisa superior indica la conductancia absoluta del objeto lejano que genera el efecto de contexto. La abscisa inferior indica la conductancia relativa de este objeto respecto a la conductancia longitudinal (35 μS) de un cilindro similar de agua (conductividad del agua 100 $\mu S.cm^{-1}$).

El objeto de contexto también puede interponerse entre el objeto de prueba y el pez. La Fig. 45 muestra como el patrón de corrientes transcutáneas registrado ante objetos enfrentados al la piel del pez a una distancia tal que no producen imágenes, puede cambiar al interponer entre el objeto lejano y el pez un tercer objeto conductor (objeto de contexto intercalado). El efecto del objeto interpuesto depende de su impedancia eléctrica. Se evaluó la incidencia de la impedancia eléctrica del objeto de contexto sobre la imagen eléctrica del objeto de prueba en dos condiciones: con el objeto de prueba en condición abierta (2.5 MΩ) y cortocircuitado (1 kΩ). La Fig. 45 muestra la amplitud en el centro de la imagen eléctrica del objeto de prueba en función de la conductancia longitudinal del objeto intercalado. En ambas condiciones del objeto lejano, los datos obtenidos se ajustan a una función sigmoidal. En los 5 peces registrados, la amplitud de la imagen aumenta con la conductancia del objeto intercalado.

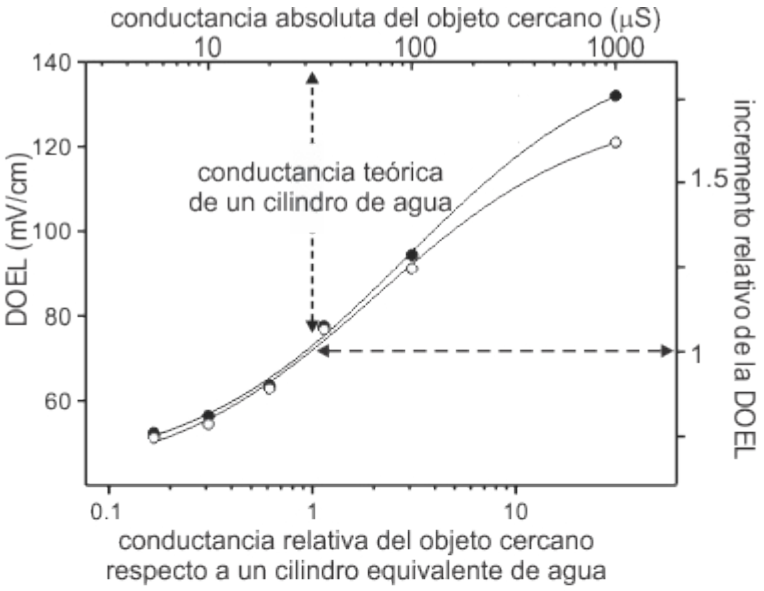

Figura 45. La imagen de un objeto cercano al pez depende de la conductancia de un objeto lejano de contexto. Dos objetos de prueba iguales (cilindros de plástico con bases conductoras) separados 1 mm, se enfrentaron a la fóvea a 1 mm de la piel, alineados al eje longitudinal del cuerpo del pez. Mientras que la conductancia longitudinal del objeto lejano tomó dos posibles valores (R=1 KΩ, símbolos llenos; R=2,5 MΩ, símbolos abiertos), se varió la conductancia longitudinal del objeto cercano al pez. La ordenada izquierda corresponde al pico a pico de la DOEL. La ordenada derecha indica el incremento relativo de la DOEL respecto al campo eléctrico basal correspondiente a un objeto con una conductancia longitudinal equivalente a la de un cilindro de agua de iguales dimensiones. La abscisa superior indica la conductancia absoluta del objeto cercano. La abscisa inferior indica la conductancia relativa de este objeto respecto a la conductancia longitudinal (35 μS) de un cilindro similar de agua (conductividad: 100 $\mu S.cm^{-1}$).

También se observó que en la condición de circuito abierto del objeto de contexto, la pendiente de la curva de ajuste se desplazó ligeramente hacia

valores más pequeños y el punto medio cambió a un valor de conductancia relativa más grande.

7.4 Evaluación a través de la respuesta de novedad de las consecuencias sensoriales de la interacción de los objetos en la escena.

Las consecuencias sensoriales del cambio en la imagen eléctrica de un objeto debido a la presencia en la escena de otro objeto, fueron evaluadas a través de las respuestas de novedad evocadas al disminuir repentinamente la resistencia del objeto.

Cuando se colocó el objeto de prueba a 1 mm de la piel del pez y un cubo de cobre 2 mm por detrás de su extremo distal (Fig. 46A, dibujo inserto), la amplitud de la respuesta novedad evocada al cortocircuitar las bases del objeto de prueba aumentó en promedio 25% respecto al control (Fig. 46A). En cambio, un cubo de plástico ubicado en lugar del de cobre causó una reducción significativa de la amplitud de la respuesta de novedad (34%) respecto al control (Fig. 46A).

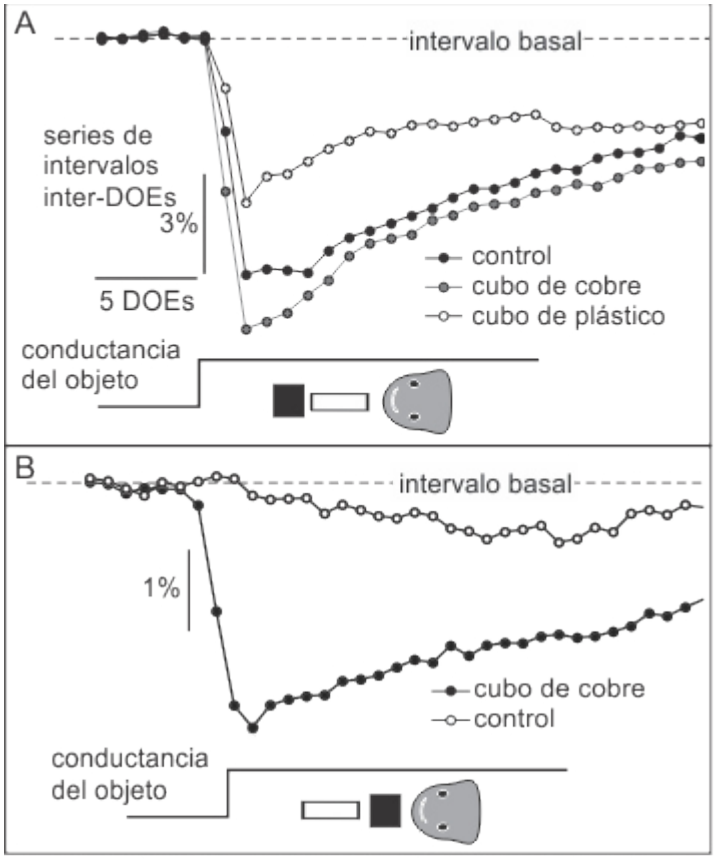

Figura 46. Series de intervalos inter-DOEs ante los efectos de contexto de un cubo. La respuesta de novedad puede ser evocada por un cambio transitorio en la conductancia de un objeto de prueba (cilindro anisotrópico). La resistencia longitudinal del objeto de prueba se varió de la condición de circuito abierto (2.5 MΩ) a cortocircuito (1 kΩ). (A) El objeto de prueba fue intercalado entre un cubo de cobre o de plástico y el pez (ver recuadro inserto). La respuesta de novedad control corresponde al registro realizado en ausencia del cubo de contexto. (B) El cubo de cobre se intercaló entre el objeto de prueba y el pez (ver recuadro inserto). A pesar de que en condiciones control no se registra respuesta de novedad, esta es evocada cuando el cubo se intercala entre el objeto y el pez.

Al alejar al cilindro de prueba 23 mm de la piel, no ocurrió RN en condiciones control (sin objeto de contexto) ante el máximo cambio en la resistencia longitudinal del cilindro (Fig. 46B, símbolos abiertos). Sin embargo, cuando se interpone un cubo de cobre entre el objeto de prueba y la piel (Fig. 46B, dibujo inserto), este cambio en la resistencia longitudinal del objeto provocó una clara respuesta novedad (Fig. 46B, símbolos llenos). Este resultado muestra como un objeto ubicado más allá del rango detectable, puede ser detectado por la interposición de otro objeto conductor (cubo de cobre).

Los resultados obtenidos en otras 3 series de experimentos (N= 5 peces) permitieron analizar mejor los efectos de la interacción de los objetos (de prueba y de contexto) en la capacidad de detectar el cambio en la impedancia del objeto de prueba. En la primera de estas series de experimentos, se compararon las

respuestas de novedad extremas entre los peces obtenidas en dos contextos diferentes: con un objeto lejano no conductor (2,5 MΩ) y con un objeto lejano conductor (1 kΩ). Los resultados confirman la predicción de que la capacidad de respuesta de los peces ante el cambio en la conductancia del objeto cercano depende del contexto. La respuesta de novedad evocada cuando el objeto lejano es muy conductivo, fue siempre mayor (Fig. 47A).

A través de la segunda serie de experimentos, se estudió la dependencia de la amplitud de la respuesta de novedad con la magnitud del cambio en la conductancia del objeto cercano (Fig. 47B). Al igual que en la serie anterior de experimentos, se compararon las amplitudes de las respuestas de novedad evocadas cuando el objeto lejano era no conductivo o muy conductivo. Si bien la amplitud de la respuesta de novedad aumentó con la conductancia del cilindro más cercano en ambos casos, para cada pez la curva obtenida con el objeto-contexto no conductivo (Fig. 47B, 2.5 MΩ) estuvo por debajo de la obtenida cuando este era conductivo (Fig. 47B, 1 kΩ).

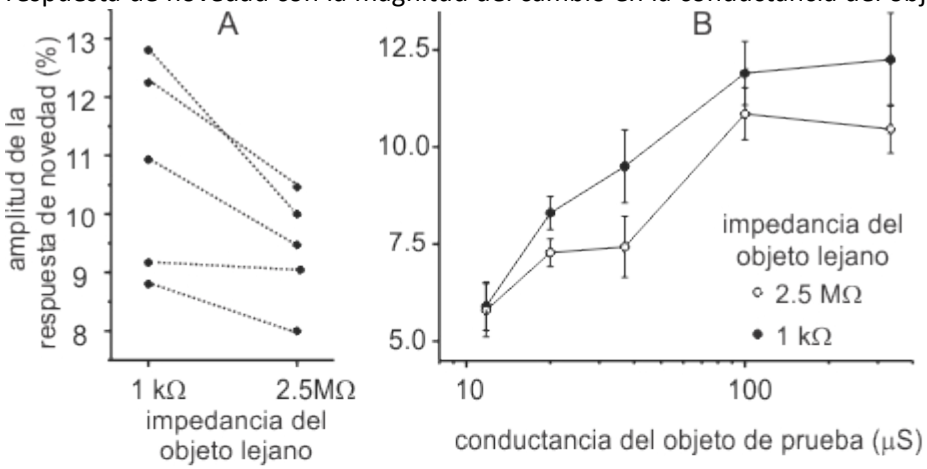

Figura 47. La amplitud de la respuesta de novedad aumenta con la conductancia del objeto de contexto. La respuesta de novedad puede ser evocada por un cambio transitorio en la conductancia de un objeto de prueba (cilindro anisotrópico). La resistencia longitudinal del objeto de prueba se varió de la condición de circuito abierto (2.5 MΩ) a un valor dado de resistencia. El objeto de prueba fue intercalado entre el pez y un cilindro de iguales dimensiones ubicado a lo largo de las líneas de campo en dos condiciones: circuito abierto (2.5 MΩ) o cortocircuito (1 kΩ). (A) Amplitud promedio de la respuesta de novedad ante el máximo cambio en la resistencia del objeto cercano (de 2.5 MΩ a 1 kΩ) cuando el objeto de contexto se encontraba en la condición de circuito abierto o en cortocircuito (cada par de símbolos corresponde al promedio de los datos de un pez, test de signos, P< 0,032, N=5). (B) Datos de un pez ilustrando las series de experimentos realizadas en cada uno de estos peces. La amplitud de la respuesta de novedad (promedio ±error estándar de la media de 10 corridas para cada punto) representada en función de la conductancia del objeto de prueba, cuando el objeto de contexto se encontraba en cortocircuito (1 kΩ) o en circuito abierto (2.5 MΩ)

También se evaluó la amplitud de la respuesta de novedad ante el máximo cambio en la resistencia del objeto cercano (de no conductivo a muy conductivo) en función de la conductancia del objeto de contexto lejano usando dos cilindros de menor diámetro (Fig. 48) para provocar un mayor efecto en la imagen. En todos los peces, la amplitud media de la respuesta de novedad evocada por el cambio máximo en la conductancia del objeto cercano fue una función creciente de la conductancia del objeto más lejano. Por otra parte, al disminuir el cambio de resistencia del objeto cercano (de 2,5 MΩ => 300 Ω a 2,5 MΩ =>50 KΩ) ocurre un desplazamiento de la curva a valores menores en la amplitud de la respuesta de novedad (Fig. 48B).

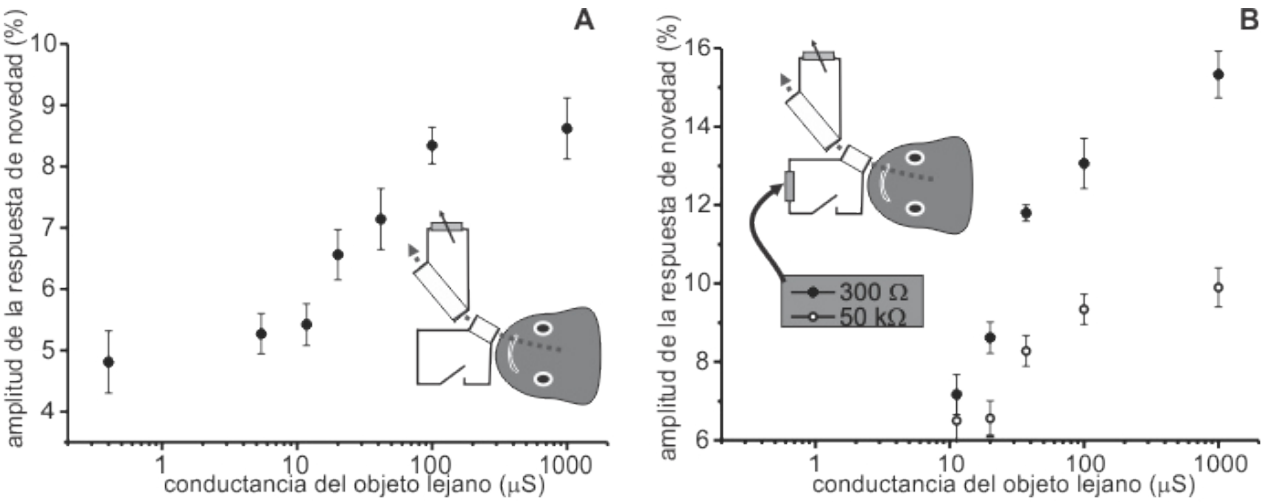

Figura 48. La amplitud de la respuesta de novedad aumenta con la conductancia del objeto de contexto. Un pequeño objeto de prueba se intercaló entre la piel del pez y un cilindro de igual diámetro pero el doble de longitud ubicado a lo largo de las mismas lineas de campo (ver recuadro inserto). (A) Las respuestas de novedad evocadas por un cambio transitorio en la conductancia del objeto de prueba de circuito abierto (2.5 MΩ) a cortocircuito (300 Ω). (B) Respuesta de novedad evocadas por cambios transitorios en la conductancia del objeto de prueba desde circuito abierto (2.5MΩ) a cortocircuito (300 Ω) o a una resistencia intermedia (50 kΩ). Cada gráfico muestra los datos de un pez diferente (promedio ± error estándar de 10 corridas para cada punto).

Por último, modificando la resistencia conectada entre las bases del objeto intercalado entre el objeto de prueba y la piel, se evaluó como el redireccionamiento o el bloqueo de las corrientes por objeto intercalado afecta la respuesta de novedad ante un cambio en la conductancia del objeto lejano. Se emplearon cilindros finos (diámetro 4 mm) de diferentes longitudes (objeto cercano: 7 mm, objeto lejano: 14 mm). Los resultados obtenidos en los 5 peces registrados muestran que la amplitud de la respuesta de novedad evocada ante el cambio en la conductancia del objeto lejano de 0,4 y 1000 μS, depende de la conductancia longitudinal del objeto interpuesto (Fig. 49). La amplitud de esta respuesta aumenta a medida que esta conductancia aumenta. Cuando la resistencia de carga del objeto cercano fue alrededor de 500 kΩ (equivalente a 2 μS), no se registró respuestas de novedad ante el cambio en la conductancia del objeto lejano. Esto sugiere un efecto de bloqueo del objeto intercalado no conductor. Por su parte, si la conductancia del objeto intercalado es mayor a la del agua circundante, los resultados sugieren que ocurriría una facilitación de la respuesta de la novedad por la canalización (redireccionamiento) de la corriente eléctrica a través del objeto cercano (Fig. 49).

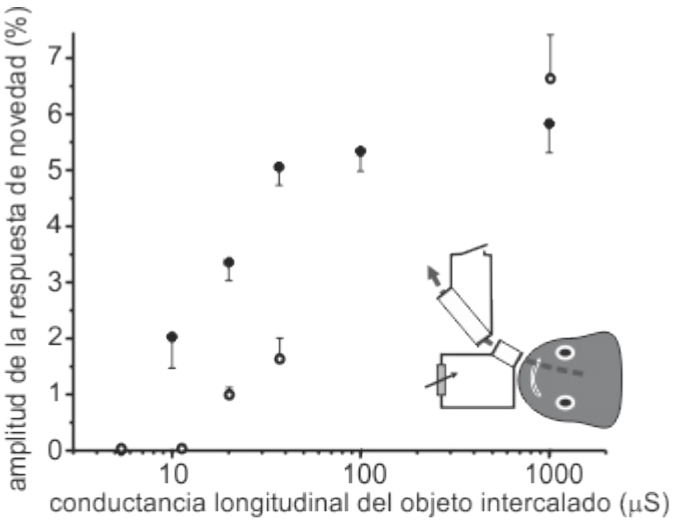

Figura 49. La amplitud de la respuesta de novedad depende de la conductancia longitudinal del objeto intercalado. El recuadro inserto muestra el diagrama esquemático del experimento: dos objetos cilindricos de 7 y 11 mm de longitud alineados con las líneas de campo. Las respuestas de novedad fueron evocadas por el cambio transitorio en la resistencia del objeto lejano de circuito abierto (2.5MΩ) a cortocircuito (1kΩ). Se muestran los datos de dos peces (símbolos llenos y abiertos, promedio ± desviación estándar de 10 corridas en cada pez). Notar el efecto de bloqueo del objeto intercalado a bajas conductancias.

Discusión

Tal como se mencionó en la introducción de este capítulo, la configuración de un campo eléctrico depende de la heterogeneidades eléctricas del medio así como de la existencia de fronteras. De esta forma, el campo eléctrico asociado a la DOE no solo es modificado por la presencia de objetos de conductividades diferentes a la del agua circundante (Rother et al., 2003; Migliaro et al, 2005; Caputi y Budelli, 2006), sino también por la ubicación de las fronteras que limitan al medio en el que el campo está confinado. Teniendo en cuenta las heterogeneidades y fronteras que ocurren en el hábitat natural del pez, se puede asegurar que la escena electrosensorial es una escena compleja donde además de coexistir varios objetos de diferentes impedancias eléctricas, formas y tamaños, las fronteras naturales limitan la extensión espacial del campo.

Además, la polarización de los objetos inmersos en un campo eléctrico depende de la presencia de otros objetos cercanos, incluido el cuerpo del propio pez (Migliaro et al., 2005; ver capítulo 4), y por lo tanto entender su efecto sobre la escena electrosensorial puede resultar difícil. Los resultados de los experimentos presentados en este capítulo permiten analizar los efectos que pequeños y grandes objetos introducen a la escena electrosensorial y sus repercusiones sensoriales.

El análisis teórico de los efectos de contexto de grandes objetos y fronteras sobre la escena, muestra como la presencia de una frontera no conductiva cercana a la fuente del campo eléctrico reduce la atenuación del campo con la distancia. El comportamiento habitual del pez en cautiverio, permaneciendo durante largos períodos de tiempo en reposo dentro de un tubo plástico con la cabeza asomando a través de un extremo (Pereira et al., 2005), sugiere que el pez tomaría ventaja de los efectos de los objetos grandes no conductivos. La presencia de estos grandes objetos introduce importantes cambios en la amplitud y la forma de onda de la portadora, y por consiguiente modifica de manera significativa las imágenes eléctricas de otros objetos cercanos al pez. Mientras el pez descansa en el tubo de plástico, la amplitud del estímulo basal aumenta aproximadamente 2,5 veces y cambia su forma de onda (Pereira et al., 2005). El cambio más importante en la forma de onda de la DOE es el aumento en el peso relativo de los componentes de la descarga generadas caudalmente, ya que la presencia del tubo refuerza el efecto de canalización del cuerpo del pez ya descrito. En consecuencia, cuando el pez permanece dentro del tubo de plástico cambian la fuerza electromotriz de la fuente eléctrica equivalente enfrentada al objeto de prueba colocado delante de la fóvea, y en consecuencia la amplitud y formas de onda de la estampa del objeto, modificando por ende su contribución a la imagen eléctrica. La presencia de grandes objetos entorno al pez no solo modifica a la portadora sensorial sino que afectan a la capacidad de discriminación del animal (Pereira et al., 2005). Cuando el pez se encuentra en reposo dentro de un tubo plástico, mejora su capacidad de discriminar los cambios en la impedancia del objeto, lo cual se debe exclusivamente a los mecanismos pre-receptoriales asociados a la presencia del tubo (Pereira et al., 2005).

No solo la presencia de grandes objetos influye sobre las imágenes de otros elementos de la escena pudiendo de esta forma afectar la capacidad electrolocativa del animal. Pequeños objetos próximos entre sí y al pez pueden interactuar de modo de modificar las imágenes físicas. Los resultados experimentales presentados en este capítulo, confirman las predicciones teóricas de Rother et al. (2003) sobre el efecto no aditivo en la imagen cuando se intercala un tercer elemento entre el objeto de prueba y el cuerpo del pez. Cuando el objeto de prueba y el de contexto están muy cerca (a una distancia menor a los 2 mm), la polarización mutua de los dos objetos determina cambios en la imagen física del objeto cercano aún cuando el objeto lejano por sí solo no produzca una imagen distinguible (Fig. 43). Este efecto de polarización mutua resultante de la interacción entre ambos objetos, afecta significativamente la detectabilidad de los mismos tal cual lo confirman los resultados de los experimentos comportamentales. Según los resultados del capítulo 6, el alcance de detección de los objetos individuales es aproximadamente el del tamaño del objeto, de modo que un cambio en la impedancia eléctrica de un objeto colocado más allá de esta distancia no sería detectable cuando el objeto está solo. Sin embargo, al intercalar otro objeto conductor entre este objeto y el cuerpo del pez, los resultados de este capítulo muestran que el pez podría ahora detectar el cambio en la impedancia del objeto original. Por su parte, ocurre lo contrario cuando el objeto que se intercala es no conductor. En este último caso el objeto-contexto podría ocultar a un objeto que está dentro del rango de la electrolocalización activa.

Objetos de contexto más alejados también pueden afectar a la imagen eléctrica de un objeto cercano y afectar la capacidad del pez de detectarlo (Fig 48). Los resultados confirman esta predicción mostrando como el cambio la amplitud de la respuesta de novedad en función del cambio en la conductancia del objeto de prueba (próximo al pez), depende de la conductancia del objeto de contexto lejano (ver Fig. 48B).

En resumen se puede afirmar que mientras que el objeto de contexto lejano aumenta la capacidad del pez de discriminar la impedancia del objeto cercano, el objeto de contexto cercano modifica el alcance de la detección electrosensorial según su impedancia, forma y tamaño. En este sentido, otros elementos en la escena electrosensorial podrían actuar como dispositivos auxiliares que mejoran la discriminación del pez e incluso posibilitan la detección de otros objetos más allá del rango electrorreceptivo activo.

Capítulo 8

Discusión final

A través de la electrorrecepción activa, los peces eléctricos de descarga débil son capaces de detectar, caracterizar y localizar objetos que se ubiquen relativamente cerca del pez. Los resultados que se presentan en esta tesis permiten asegurar que el sentido eléctrico activo tiene un corto alcance espacial. Los atributos de los objetos que constituyen la escena electrosensorial solo aparecen representados en sus imágenes físicas a muy cortas distancias del pez (resultados de la tesis, Pereira y Caputi, 2010; Caputi et al., 2011). El rango espacial de la electrodetección activa determina una burbuja sensorial entorno al pez, que se mueve junto a este (resultados de la tesis, Pereira et al., 2012) y que puede extenderse levemente por la presencia de otros elementos del contexto (resultados de la tesis, Aguilera et al., 2012). Los patrones basales de descarga de las neuronas del LE (resultados de la tesis, Pereira et al., 2014) son modulados por la presencia de objetos en movimiento en el entorno cercano del animal.

8.1. Los efectos globales y locales en la imagen física determinan los atributos de un objeto.

En el perfil de las imágenes eléctricas activas sobre la superficie sensorial pueden identificarse dos componentes: un componente de textura que depende de los atributos de la superficie y un componente global que depende del volumen, la forma, la impedancia y la orientación del objeto (resultados de la tesis, Caputi et al., 2011). Ambos efectos representados en las imágenes electrosensoriales activas, dan lugar a atributos del objeto similares a la rugosidad y la dureza observadas en el tacto. La electrorrecepción activa es un sentido de corto alcance para los efectos globales y casi de contacto para la discriminación de las características de la superficie (textura eléctrica). Tal como ocurre en el tacto, la exploración fina de la superficie de los objetos y de la existencia de bordes mejora por los cambios activos en el "punto de vista" de un mosaico sensorial de alta resolución. A su vez, los efectos globales que resultan de una exploración menos detallada son afectados por las características del cuerpo del pez así como por la geometría del campo asociado a la DOE y la orientación del objeto respecto a ese campo (resultados de la tesis, Pereira y Caputi, 2010; Caputi et al., 2011).

8.1.1. Los atributos de la superficie representados en la imagen física pueden ser evaluados por las neuronas del LE.

En el perfil de las imágenes físicas de distintos objetos, la existencia de picos locales dan cuenta de su "textura eléctrica". Estos picos desaparecen al alejar el objeto 3 mm de la piel del pez (resultados de la tesis, Caputi et al., 2011). La alta resolución y la variedad de receptores observados en la región de la fóvea además de su alta representación en los mapas somatotópicos centrales (Castelló et al., 1998; Bacelo et al., 2008) proveen el soporte estructural adecuado para la evaluación de los atributos de la superficie de los

objetos. Además, los movimientos exploratorios " va-et-vient" (Belbenoit, 1970) del pez durante la inspección de la superficie de un objeto, semejante a lo que ocurre en el tacto activo, contribuirían a la exploración de la superficie del objeto.

En acuerdo con estas observaciones, el registro de las unidades del LE de *G.omarorum* a través de electrodos implantados crónicamente muestra que los movimientos de "va-et-vien" de una superficie estriada (con múltiples vértices) enfrentada a la piel del pez, a 2-3 mm de esta, causa una fuerte modulación de la descarga de algunas unidades de la capa de células polimórfica del LE (Fig. 50, tomada de Pereira et al., 2012b). En ese sentido, registros en gymnótidos de onda curarizados y estimulados artificialmente, sugieren diferencias en el procesamiento de las señales locales y el de las señales globales de un estímulo (Chacron et al., 2003).

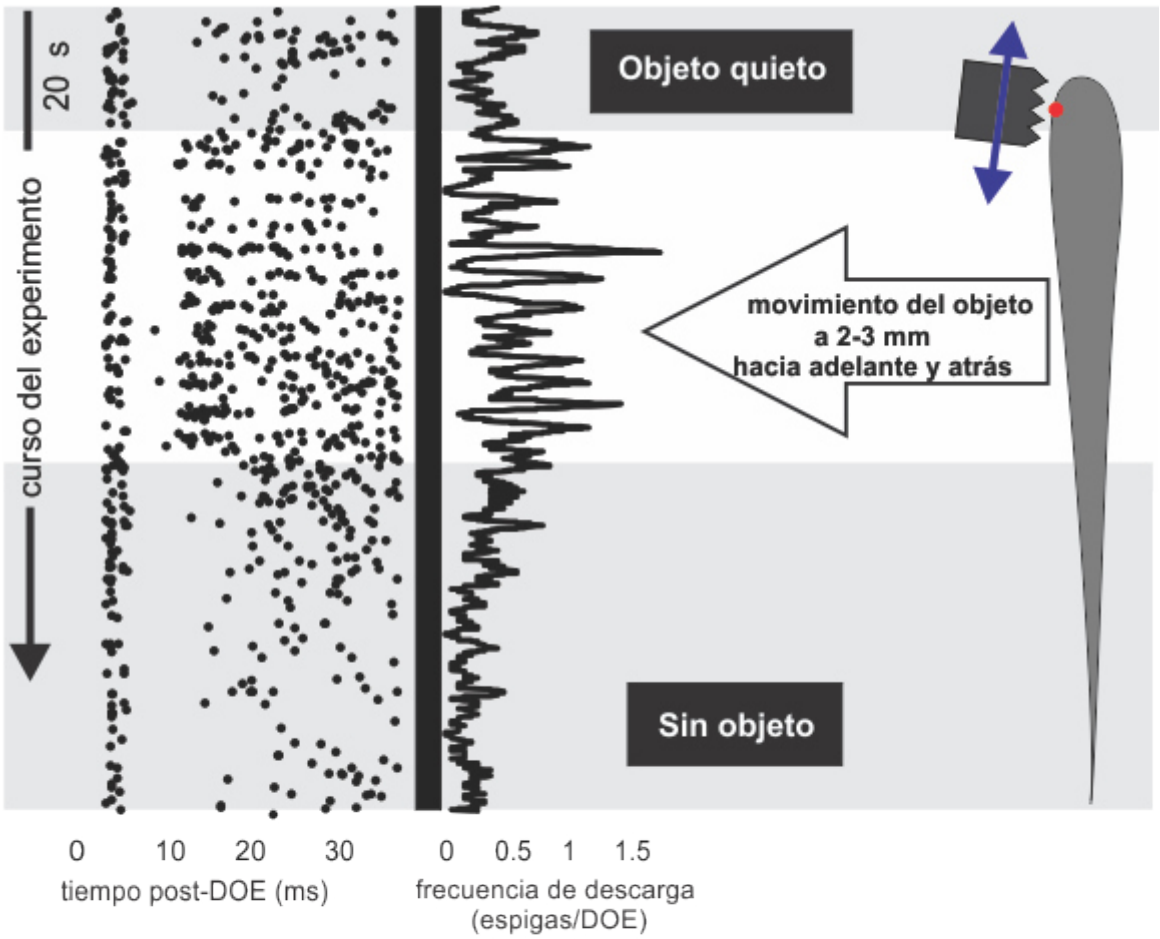

Figura 50. Actividad de una célula del LE de *G. omarorum* ante un objeto con "textura eléctrica". Raster post-DOE y frecuencia de descarga de una unidad del LE registrada cuando un bloque de cobre con la superficie estriada (con múltiples vértices) se mueve hacia adelante y atrás, paralelo a la piel y a 2-3 mm de esta, frente al campo receptivo de la neurona (ver dibujo inserto). Notar los picos en la frecuencia de descarga de la unidad correspondientes a la presencia de las estriaciones en la superficie del objeto. (Figura tomada y modificada de Pereira et al., 2012b)

Cuando el pez nada en su hábitat natural, experimenta importantes cambios en la intensidad y en la forma de onda de la portadora sensorial que sin embargo parecen no afectar su capacidad electrolocativa.

Esto sugiere que los sistemas electrosensoriales activos deben tener mecanismos de adaptación sensorial que permiten eliminar el fondo, de manera que el animal sea capaz de evaluar los cambios en la forma de onda y la amplitud de la imagen que se deben a la presencia de irregularidades en un ambiente cambiante. Existen evidencias conductuales y fisiológicas de respuestas sensoriales adaptativas que tienen lugar en el lóbulo electrosensorial (Bell et al., 1993; Bastian, 1995; Bell et al., 1997a; Bodznick et al., 1999; Caputi et al.; 2003; Mohr et al., 2003b; Bastian et al., 2004; Pereira et al., 2005; Caputi et al., 2008). La extracción de los efectos globales puede servir para mejorar la contribución de las características de la superficie del objeto a la imagen neural. En este sentido es de suponer la existencia de células plásticas y no plásticas en la red que le confieran propiedades nuevas más allá de la fisiología de las neuronas individuales (Bastian et al., 2004). Las células plásticas tendrían la capacidad de atenuar la respuesta a patrones redundantes de la entrada sensorial sin comprometer su respuesta ante estímulos novedosos a través de una retraolimentación codificada por las células no plásticas. Se ha postulado que tanto la organización antagónica centro-periferia de los campos receptivos de las neuronas piramidales como algún mecanismo de control de ganancia a nivel de estas células (Bastian 1986 a y b; Nelson, 1994) podrían determinar esta reducción del efecto global del objeto contribuyendo a la evaluación en detalle de la textura del mismo. Un mecanismo así también podría explicar como el animal es capaz de evaluar los efectos locales de los pequeños objetos (textura eléctrica) en un contexto de "apantallamiento" de la portadora sensorial (efecto global magnificado) debido a la presencia de grandes objetos (o fronteras) que modifican notoriamente la amplitud de la portadora sensorial.

8.1.2. Los atributos globales solo pueden resolverse con la información del esquema corporal.

Al considerar la imagen de un objeto adyacente a la piel del pez, los atributos de la superficie aparecen superpuestos a un perfil global que depende del tamaño, la forma, la orientación y la conductividad del objeto (Caputi et al., 2011). Los resultados muestran como los diferentes objetos proyectan un patrón de la imagen similar sobre la misma región de la piel, cuando se distancian lo suficiente de modo de eliminar los efectos de borde y los atributos de la superficie. Esto se debe a que más allá de una distancia crítica los múltiples componentes de la estampa del objeto se suman de forma que la perturbación del campo por el objeto se asemeja a los efectos de un único dipolo (Nunez, 1981) que constituye el "atributo global" del objeto. Como muestran los resultados de esta tesis, el efecto global del objeto además de depender de sus características físicas y su orientación en el campo, está determinado por el cuerpo del pez (Pereira y Caputi, 2010; Caputi et al., 2011). En particular, el perfil de la imagen de un objeto es fuertemente afectado por la forma curva de la cabeza y la alta conductividad del cuerpo del pez.

8.2. La burbuja electrosensorial.

Considerando los resultados obtenidos en esta tesis a través de los tres criterios abordados experimentalmente (biofísico, neurofisiológico y comportamental), y teniendo en cuenta los antecedentes en los experimentos de detección de presas (MacIver et al., 2001; Snyder et al., 2007), es posible concluir que los peces eléctricos navegan dentro de un espacio sensorial centrado en el pez ("volumen electrosensorial" según Snyder et al., 2007 o "burbuja electrosensorial" según Pereira et al., 2012). Los límites de esta burbuja electrosensorial entorno al pez son difusos y dependen del tamaño, la forma, la impedancia eléctrica y la orientación del objeto respecto al campo (Pereira et al., 2012).

A pesar del corto alcance espacial de esta modalidad sensorial, existen algunos factores que reducen la atenuación del campo con la distancia entre el objeto y el pez, y que por lo tanto contribuyen a aumentar levemente el rango donde la electrolocalización activa tiene lugar. Entre este factores se destacan la presencia del cuerpo del pez (resultados de la tesis, Pereira y Caputi, 2010; Pereira et al., 2012) y la de otros objetos en el entorno cercano del animal (resultados de la tesis, Aguilera et al., 2012). En este sentido, la presencia de un objeto cercano conductor puede aumentar la imagen de otro objeto pequeño y el rango de detección del mismo.

Además, los resultados muestran que la electrolocalización de un objeto es precisa solo a distancias muy cortas, menores a la distancia de electrodetección que determina el límite de la burbuja sensorial (resultados de la tesis, Pereira el al., 2012). La reducción en la amplitud de la imagen y el aumento en su extensión sobre la superficie sensorial que ocurren cuando el objeto se aleja del pez, hacen que las imágenes de dos objetos cercanos se superpongan y dejen de ser detectados individualmente (Pereira y Caputi, 2010; Pereira et al., 2012).

Los registros de la actividad celular del LE confirman el corto alcance espacial de la electrorrecepción activa. La respuesta de las neuronas del LE al objeto en movimiento decae con la distancia del objeto al pez y se desvanece a los pocos milímetros de la piel del pez. La observación de que en la imagen física de un objeto se desvanecen los efectos locales al aumentar la distancia del objeto al pez mientras se mantiene su efecto global (Caputi et al., 2011), sugiere que las respuestas de las neuronas del LE cuando el objeto se mueve a distintas distancias de la piel podrían corresponder a diferentes atributos del objeto. En los gymnótidos de onda se ha sugerido que la extensión espacial de un estímulo determina la respuesta de las células piramidales del LE (Chacron et al., 2003, 2005; Chacron, 2006). Se han descrito las respuestas de estas células tanto a la distorsión de la amplitud del estímulo en todo el campo receptivo de la neurona, como al contraste que resulta de la presencia de un borde dentro del campo receptivo (Shumway y Maler, 1989). Mientras que la respuesta a la modulación de la amplitud del estímulo en todo el campo sería importante en la detección de grandes objetos y en las señales de comunicación, la respuesta a la variación de la amplitud dentro del campo receptivo mejoraría la resolución de los efectos locales (textura eléctrica) durante la electrolocalización.

8.3.Los patrones de descarga de las unidades del LE son modulados por un objeto en movimiento.

Los resultados de esta tesis muestran las secuencias de activación en respuesta a la DOE del propio pez de las neuronas del lóbulo eléctrico de *Gymnotus omarorum* (Pereira et al., 2014). Los patrones de descarga de las neuronas del LE registradas en condiciones basales muestran una secuencia temprana excitación-inhibición (resultados de la tesis, Pereira et al., 2014) que podría resultar de una inhibición rápida a través de las células ovoides tal como ocurre en los gymnótidos de onda (Maler y Mugnaini, 1994). En estos peces, está bien documentado como las células ovoides proyectan a través de la comisura al mapa homólogo contralateral y establecen sinapsis GABAérgicas con las células piramidales basilares profundas y las dendritas basilares de las neuronas piramidales basilares (Maler y Mugnaini, 1994). Por su parte, la reducción tardía observada en la probabilidad de descarga de las unidades registradas (después del pico principal de actividad entre 10 y 17 ms, Pereira et al., 2014) podría deberse a una retroalimentación lenta o a proyecciones recurrentes inhibitorias desde las células granulares o del núcleo praeminentialis.

A pesar de las similitudes observadas en la estructura anatómica del LE y en los fenotipos morfológicos de sus células entre los gymnótidos de pulso y los de onda, así como el hecho de que los gymnótidos de pulso están genéticamente más relacionados con los gymnótidos de onda que con los mormíridos africanos, la respuesta del LE a la propia DOE de los gymnótidos de pulso sería más similar a la descrita para estos últimos. La principal diferencia entre ambos grupos de Gymnotiformes radica en la frecuencia de la DOE. De acuerdo con los datos presentados en esta tesis, hay aproximadamente una latencia de 10 ms entre la DOE y el principal pico de actividad del LE en *G.omarorum* (Pereira et al., 2014). Si una regla similar de activación ocurriera en el LE de los peces de onda, se tendrían entre 3 y 10 ciclos de la DOE antes del pico principal de activación del LE. Es razonable suponer que el hecho de que en los Gymnotiformes estructuras similares sean activadas de manera diferente, evidencie diferencias importantes en los procesamientos sensoriales entre ambos grupos debido a las diferencias en la frecuencia del flujo de la información sensorial.

La actividad de las células registradas en el LE de *G. omarorum* es modulada por el movimiento de un objeto conductivo contra la piel del pez. Los resultados muestran que el movimiento del objeto frente a una determinada región de la piel provoca aumentos en la probabilidad de descarga de algunas de estas células, mientras que otras células son inhibidas por el mismo objeto. Incluso varias de las células registradas exhiben cambios más complejos en su probabilidad de descarga que incluyen aumentos y disminuciones consecutivas en la probabilidad de descarga de la unidad cuando el objeto se ubica frente a diferentes regiones de la piel en el curso de su movimiento. En los gymnótidos de onda se ha vinculado la detección de contraste espacial por las neuronas piramidales en la LE con la existencia de zonas antagonistas excitatorias e inhibitorias en los campos receptivos de estas células (Maler et al. 1981; Bastian, 1986a; Shumway y Maler 1989; Khosravi-Hashemi y Chacron, 2014). También en estos peces, se ha observado como estas zonas antagónicas centro-periferia implicadas en la detección del contraste espacial

pueden organizarse espacialmente de forma bastante compleja (Bastian, 1990; Metzen et al., 2008). Una organización similar de los campos receptivos de las neuronas del LE en los gymnótidos de pulsos podría explicar los resultados de esta tesis. Es de esperar que campos receptivos complejos con varias zonas antagónicas den lugar a respuestas complejas con varios picos como las registradas en las neuronas del LE de *G. omarorum* (Fig. 27)

Los peces eléctricos son capaces de detectar el movimiento de un objeto. Los resultados muestran que las neuronas del LE de *G.omarorum* responden a objetos en movimiento tal como se ha reportado en los gymnótidos de onda (Bastian, 1981b; Chacron et al., 2009; Clarke et al., 2014; Khosravi-Hashemi y Chacron, 2014). Según los estudios previos en gymnótidos de onda, la respuesta de las células piramidales del LE no es selectiva al sentido del movimiento de un objeto (Bastian, 1981b; Chacron et al., 2009; Khosravi-Hashemi y Chacron, 2014). En estos peces se ha postulado que la selectividad direccional recién sería evidente a nivel del torus semicircularis (Chacron el at., 2009; Chacron and Fortune, 2010). Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que varias de las neuronas del LE de *G.omarorum* exhiben una marcada sensibilidad direccional en su respuesta ante el movimiento del objeto en el rango de velocidades explorado (Fig. 28).

La respuesta de las neuronas del LE ante el objeto en movimiento también es sensible a la magnitud de la velocidad. A diferencia de los resultados obtenidos en *Apteronotus leptorhynchus* (Khosravi-Hashemi y Chacron, 2014) que muestran como las respuestas de las neuronas del LE aumentan en función de la velocidad del objeto respecto al pez, los resultados presentados en esta tesis no se ajustan a esta relación. No todas las neuronas son sensibles a la magnitud de la velocidad del objeto y aquellas que si lo son, no muestran un claro aumento en la respuesta con la velocidad del movimiento. Un objeto que se mueve a baja velocidad estimularía secuencialmente las distintas regiones del campo receptivo de una neurona del LE pudiendo dar lugar a respuestas complejas debido a la suma de las contribuciones de zonas antagónicas contiguas retrasadas entre si según la velocidad del objeto.

No solo la estructura y el tamaño del campo receptivo de una neurona del LE afectaría su respuesta. Los resultados sugieren que la adaptación podría ser un componente significativo de la respuesta direccional observada (Fig. 29). El peso relativo de este componente en la respuesta de la neurona al movimiento del objeto dependerá de la relación entre el tiempo de duración de la respuesta adaptativa de la neurona y la permanencia del estímulo en su campo receptivo (que depende a su vez de la velocidad del objeto). Si la adaptación es un componente importante en la modulación de la respuesta de una neurona del LE por el objeto, es de esperar que no solo se observen respuestas diferentes para los dos sentidos del movimiento del objeto (selectividad direccional) sino también se observarían diferencias según la magnitud de la velocidad. Para evaluar la incidencia de la adaptación en la respuesta de las neuronas del LE es preciso diseñar nuevos experimentos que permitan comparar el curso temporal de la adaptación de una neurona con el cambio en la respuesta de la célula al movimiento del objeto a velocidades diferentes.

La existencia de neuronas en el LE que responden selectivamente a la velocidad del movimiento del estímulo, podría explicar parcialmente cómo ocurre la detección de presas en el hábitat natural del animal. Se sabe que las señales provenientes de las presas son relativamente pequeñas (se estima que la amplitud de la señales relacionadas a la presa cuando es detectada es del orden del 10% del voltaje basal transcutáneo, Nelson y MacIver, 1999). Es difícil distinguir una señal de tan baja intensidad del ruido. Cuando la presa se mueve, la existencia de neuronas que responden al movimiento del estímulo sensorial sobre el mosaico receptorial podría contribuir a su detección.

8.4. ¿Cuál es el uso más probable de la electrorrecepción activa en el hábitat natural del pez?

En los peces eléctricos de descarga débil, el mundo de los estímulos sensoriales y el mundo de las acciones se superponen. Como en otros peces eléctricos (Snyder et al., 2007), en *Gymnotus omarorum* existe una burbuja electrosensorial activa centrada en el cuerpo del pez que sigue los movimientos del pez durante la natación y la exploración de objetos.

Observaciones realizadas en el hábitat natural de estos peces, muestran que *G. omarorum* es un animal solitario que normalmente se encuentra a más de un metro de sus coespecíficos. Además es una especie muy territorial y con comportamientos agresivos (Black-Cleworth, 1970; Batista et al., 2012), que vive camuflado bajo las raíces de plantas acuáticas que forman islas flotantes en aguas poco profundas (*E. crassipes*, Fig. 51). Las raíces de estas plantas son estructuras similares a plumas que forman un laberinto (Fig. 51 B-C) en el que el pez encuentra sus presas sin la ayuda de la visión. Por lo tanto, en este entorno una portadora eléctrica que se propaga a través del agua entre los filamentos radiculares parece ser una adaptación óptima. Mientras que las islas de plantas flotantes se trasladan varios kilómetros bajo el efecto del viento, *G. omarorum* parece estar adaptado para moverse con ellas, teniendo su nicho ecológico como referencia sin importar donde esté en relación con claves geográficos estáticas. Por lo

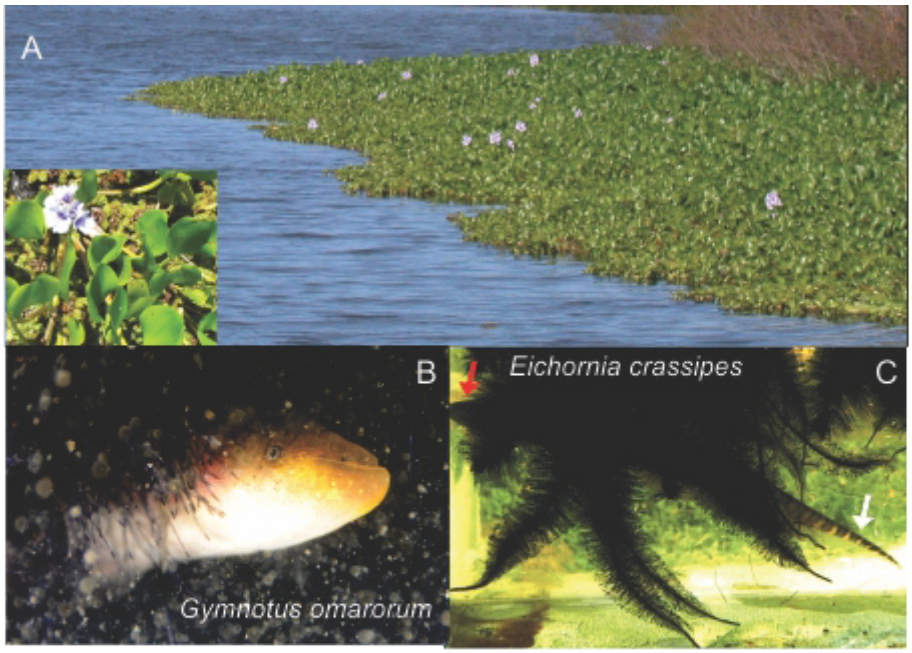

Figura 51. El hábitat de *Gymnotus omarorum*. (A) Fotografía panorámica de una isla de plantas flotantes en la laguna del Cisne, Maldonado, Uruguay. Recuadro inserto: grandes hojas y flores de *Eichornia crassipes* así como la presencia de otras plantas más pequeñas. (B) *Gymnotus omarorum* escondido entre las raíces de *E. crassipes*. (C) Las raíces de *E. crassipes* tienen una estructura suave y flexible a modo de cepillo. Se nota el perfil del pez entre las raíces (la cabeza: flecha roja, la cola: flecha blanca).

tanto, en vez de la localización de objetos distantes y la navegación basada en puntos de referencia fijos, es probable que el principal uso de este sentido activo sea reconocer el contraste entre la impedancia de una pequeña presa y señales ambientales definidas por los patrones de impedancia del fondo determinado por un laberinto lleno de raíces. Además, el pez al explorar activamente esta escena electrosensorial restringida, lograría obtener imágenes más detalladas y sin ambigüedad de los objetos cercanos y eventualmente evaluar la "textura eléctrica" de su superficie. En este sentido, los resultados muestran como el movimiento relativo del objeto respecto a la piel del pez, en una estrecha región adyacente a la piel, induce cambios significativos en la actividad de las neuronas del LE.

En los peces eléctricos de descarga débil como *G. omarorum* podría existir un sistema sensorial háptico que incluya a la electrolocalización activa y pasiva, al sistema de la línea lateral y a la propiocepción. La presencia de este sentido háptico integrado por varias modalidades sensoriales y el procesamiento multimodal de las señales sensoriales debe ser investigado en más detalle. En este sentido háptico, imágenes complementarias del mismo objeto resultarían de los diferentes grupos de exteroreceptores según la modalidad sensorial implicada. Por lo tanto, cuando el animal se mueve conjuntamente se mueve el punto de vista de cada una de estas modalidades. No obstante, las diferentes modalidades sensoriales tienen diferentes rangos espaciales. El alcance más largo corresponde a la modalidad mecanosensorial pasiva (la portadora en campo abierto decae con el cuadrado de la distancia), la electrorrecepción pasiva (la portadora en campo abierto decae con el cubo de la distancia) es intermedia, y la electrorrecepción activa tiene el rango más corto (la portadora en campo abierto decae con la sexta potencia de la distancia).

La combinación de estas múltiples modalidades sensoriales en un sistema háptico integrado definitivamente mejoraría la riqueza y la capacidad del sistema en su conjunto. Mientras la electrorrecepción activa contribuiría principalmente a la detección y el reconocimiento de objetos, la línea lateral y las señales eléctricas pasivas servirían para detectar emisores más lejanos, incluyendo coespecíficos.

Capítulo 9

Conclusiones y perspectivas

A partir de los resultados que se presentan en esta tesis se concluye:

1. En la imagen de un objeto es posible distinguir dos efectos: un efecto global y otro local. Mientras que el efecto global tiene información sobre grande objetos y puede ser detectado a una mayor distancia del pez, los efectos locales ofrecen información sobre la presencia de pequeños objetos o sobre la superficie de objetos de gran tamaño situado muy cerca de la piel.
2. La geometría del cuerpo del pez determina los perfiles espaciales de las imágenes eléctricas activas. En particular, en la fóvea los perfiles de las imágenes de los objetos dependen de la curvatura del cuerpo.
3. La electrorrecepción activa es un sentido de muy corto alcance espacial para los efectos globales y casi de contacto para discriminar características de la superficie (efectos locales). De manera similar al tacto, la exploración fina de la "textura eléctrica" de la superficie y de los bordes se ve reforzada por los cambios activos en los puntos de vista de un mosaico sensorial de alta resolución, y el efecto global (comparable a la dureza en el tacto) del objeto resulta de la exploración gruesa basada en la acción global de la portadora.
4. En *G. omarorum* es posible definir una burbuja electrosensorial activa centrada en el cuerpo del pez, que sigue los movimientos del pez durante la natación y la exploración de objetos, cuya extensión depende del tamaño y la conductancia del objeto.
5. La capacidad del pez de discriminar entre dos objetos próximos se atenúa más con la distancia que su capacidad de detectar a uno solo de estos objeto.
6. La presencia de otros elementos en la escena puede alterar la imagen eléctrica de un objeto sobre el mosaico receptorial así como la capacidad del pez de detectarlo. En este sentido, el rango de detección de un objeto puede aumentar por la presencia de otros objetos conductivos cercanos al pez (contexto).
7. Las unidades del lóbulo eléctrico muestran claras secuencias de activación excitación-inhibición-excitación post-DOE a diferencia de lo observado en los gymnótidos de onda. Estos resultados sugieren que a pesar de que la estructura anatómica del LE es similar en ambos peces, el procesamiento de la información sensorial sería diferente cuando la frecuencia de las imágenes eléctricas es diferente. Los datos presentados señalan que alguna de estas diferencias podrían deberse a la activación de una vía de retroalimenatación inhibitoria.
8. Ante el movimiento de un objeto conductivo enfrentado a la piel del pez, las respuestas de algunas

neuronas del LE dependen del sentido del movimiento del objeto (selectividad direccional) e incluso algunas células son sensibles al valor de la velocidad del objeto respecto al pez.

9. La respuesta de las neuronas del LE a un objeto en movimiento se reduce hasta desaparecer al aumentar la distancia a la que se mueve el objeto respecto a la piel del pez.

A las luz de los resultados y conclusiones de esta tesis se abré un abanico de nuevas interrogantes que restan por contestar para mejorar nuestra comprensión de esta modalidad sensorial y contribuir al conocimiento general de los sistemas sensoriales hápticos.

Entre las mismas se destacan:

- En los sentidos hápticos existe una estrecha relación entre la conducta motora y la sensorial del animal. Poco se sabe sobre las relaciones funcionales entre la sensación y el control motor y sus roles en la percepción en esta especie. Es necesario diseñar e instrumentar experimentos al respecto que permitan comprender mejor el rol del movimiento del cuerpo del pez durante la electrorrecepción activa. Para esto se podría instrumentar el registro crónico de las neuronas del LE en *G.omarorum* en simultáneo con el registro de los despliegues motores exploratorios del animal frente a una escena.

- Además de la resistencia eléctrica de un objeto, los peces eléctricos son capaces de detectar impedancias complejas (Meyer, 1982). En este sentido faltan explorar los procesos sensoriales dependientes de la frecuencia que podrían ser explotados por estos peces para tener una mejor resolución de las características de los objetos del entorno. En particular, deberían evaluarse cómo los cambios en la forma de onda local introducidos por la presencia de objetos con componentes capacitivos son sensados por el animal. *¿Cuál es el rango espacial en el cual el pez es capaz de evaluar estos cambios en la forma de onda?, ¿que componentes de la DOEL afectan más a la capacidad del pez de detectar estos cambios?, ¿cómo es la respuesta de las neuronas del LE a cambios en la forma de onda de la DOEL que no afecten la amplitud del estímulo?*

- Es imprescindible desarrollar experimentos que permitan evaluar la actividad subumbral y las descargas de las neuronas del LE así como las relaciones entre estas células. Para esto, es preciso desarrollar los registros intracelulares seguidos de marcado anatómico de los elementos registrados. A través de estos experimentos, se esperara poner en evidencia el rol principal de las interneuronas inhibitorias determinando la secuencia de activación de los diferentes tipos celulares.

- Evaluar como la detectabilidad de irregularidades en la superficie eléctrica de un objeto por las células piramidales del LE sobre las que proyectan las aferentes primarias ipsilaterales al objeto podría ser favorecida por la existencia de un mecanismo de inhibición contralateral sobre esas células. A través de esta inhibición, disminuiría la sensibilidad a cambios globales del estímulo (que afectan a ambos lados de la piel),

potenciando la resolución de detalles (efectos locales). En gymnótidos de onda, se ha descrito que el efecto contralateral es cualitativamente diferente para las señales de la presa y del fondo. En estos peces, las células ovoides transmiten la información contralateral y su respuesta es máxima cuando ambos lados del cuerpo tienen polaridad diferente (Bastian et al., 1993).

- Evaluar si existen diferencias en las respuestas de las neuronas piramidales de los diferentes mapas tal como se ha descrito en los gymnótidos de onda (Shumway y Maler, 1989; Maler y Mugnani, 1994; Metzen y Juranek, 1997).

- En *G. omarorum* se han descrito los potenciales de campo asociados a la vía lenta tanto en condiciones basales como al cambiar la amplitud de la portadora sensorial (Pereira et al., 2005; Pereira et al., 2014). Si bien se han realizado registros simultáneos de los potenciales de campo del LE y la actividad de las unidades, falta aún establecer que relación existe entre ambos tipos de actividad. Los potenciales de campo lentos no tienen porque ser predecibles de la actividad de las unidades (Bullock, 1997) y de por sí su estructura dinámica es rica en información. Un análisis más detallado de los potenciales de campo permitiría establecer los patrones de excitación e inhibición sincrónicos y predominantes en el LE de *G.omarorum*, de modo de entender la actividad unitaria registrada. En particular, a través de este análisis se podría dilucidar el efecto de entradas inhibitorias sobre los patrones de descarga de las neuronas del LE.

- En *Apteronotus* se ha postulado que los cambios en la amplitud del estimulo pudan ser codificadas en el patrón temporal de descarga de los electrorreceptores (unidades P) además de serlo en su tasa de descarga (Maler, 2009b). Dos códigos en los mismos receptores permitiría a estos operar en un modo de detección (presa distante) que requiere la codificación temporal y en un modo de estimación (presa cercana) que lleva la información sobre la ubicación precisa de la presa en la tasa de descarga de las unidades. Es preciso evaluar esta posibilidad en los gymnótidos de pulso con otra dotación de electrorreceptores.

Capítulo 10

Métodos

10.1. Animales y configuración general de los experimentos

Los experimentos se realizaron con peces *G. omarorum* de longitudes comprendidas entre 15 y 30 cm. Los protocolos de experimentación confeccionados según las normas de la CHEA (Comisión Honoraria de Experimentación Animal, ordenanza 4332-99, Universidad de la República Oriental del Uruguay), fueron aprobados por el Comité de Ética Animal del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (protocolo N° 001/03/2011). Los peces fueron recolectados en Laguna del Cisne (Maldonado, Uruguay) 1 a 4 meses antes de los experimentos y mantenidos en acuarios individuales bajo un ciclo de luz natural alimentados con tubifex. Todos los procedimientos traumáticos o potencialmente dolorosos se realizaron con animales anestesiados mediante la inyección de pentobarbital (0,5-1 miligramos, intramuscular) aplicada a demanda, hasta alcanzar y mantener la tasa de DOEs por debajo de 10 Hz a 20°C y una respiración lenta pero estable. Finalizados estos experimentos los animales fueron sacrificados por sobredosis de pentobarbital (10 miligramos, intramuscular).

En los registros del campo eléctrico asociado a la DOE (imágenes físicas y campos del estímulo) y de la actividad unitaria del LE, el pez se mantuvo sujeto firmemente de modo de inmovilizarlo. Para esto, con el animal anestesiado, sin respuesta a estímulos visuales, vibratorios y eléctricos, y una vez confirmada la falta de respuestas motoras a estímulos nociceptivos, se implantó por medio de una aguja de acero un hilo de algodón a lo largo de la línea media entre las masas musculares y por encima la columna vertebral, de modo que los extremos del hilo abandonaran el cuerpo justo detrás del occipucio y en el límite entre el cuarto caudal y el centro-caudal de la longitud total del pez. Los extremos de este hilo se ataron firmemente ya sea a dos postes de madera fijos a una barra de hierro colocada fuera del tanque (experimentos de registros de imágenes y campos del estímulo) o a un soporte de madera horizontal por encima del tanque (experimentos de registro de unidades). En ambos tipos de experimentos, el extremo rostral del soporte se colocó justo por encima del occipucio. Esta disposición permitió mantener el cuerpo del pez fijo en la mitad de un tanque de 33 x 48 cm con agua hasta una profundidad de 10 cm (100 ±10 $\mu S.cm^{-1}$).

En los experimentos comportamentales se mantuvo al pez intacto en reposo por medio de una red de nailon ubicada en el centro del tanque de registro que restringía sus movimientos.

10.2. Medición de la descarga del órgano eléctrico local.

La imagen eléctrica de un objeto es el cambio en el patrón de corrientes transcutáneas debido a la presencia del objeto en una determinada escena electrosensorial. La densidad de corriente transcutánea es proporcional al campo eléctrico basal y este a su vez puede calcularse a partir del gradiente de potencial

eléctrico a través de la piel del pez. Para evaluar la imagen eléctrica de diferentes objetos enfrentados a la piel del pez, se utilizaron dos métodos: (1) se midió directamente la diferencia de potencial transcutánea (T-DOEL) entre un electrodo interno al cuerpo del pez y otro electrodo externo, y (2) se evaluó el campo eléctrico local en el agua adyacente a la piel del pez midiendo la diferencia de potencial a lo largo de las 3 dimensiones espaciales ortogonales del campo (3D-DOEL, Fig. 52 A – B).

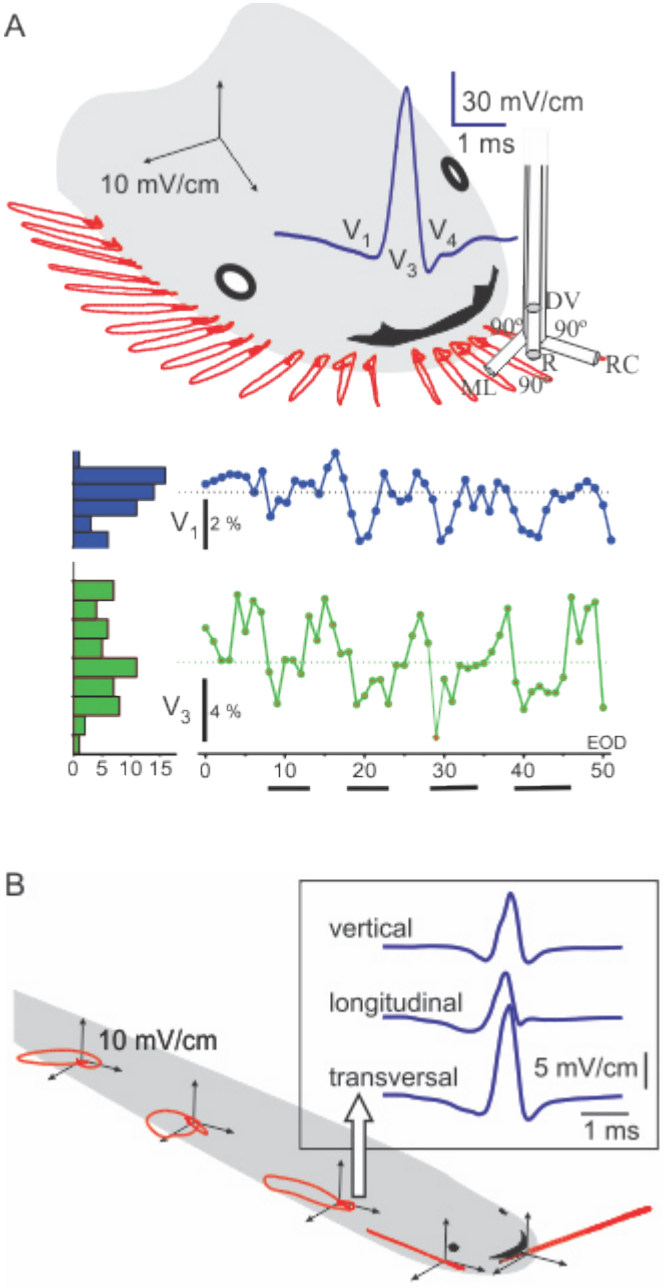

Figura 52. Montaje experimental para el registro del campo eléctrico local. A) Se registró el campo local (DOEL) en la región cefálica a través de dos métodos: (a) como la diferencia de potencial entre un electrodo implantado por debajo de la piel de la región mandibular y otro electrodo de exploración moviéndose paso a paso sobre una curva que siguió la forma de la cabeza del pez (registro T-DOEL: trazo azul del panel superior) y (b) a través del registro del campo en las tres componentes ortogonales (registro 3D-DOEL: trazo rojo panel superior. RC: dirección rostro-caudal, DV: dirección rostro-ventral, ML: dirección medio-lateral, R:electrodo de referencia sobre un plano horizontal medio dorso-ventral). El curso temporal del campo eléctrico en la fóvea (trazo azul y calibración) consiste en tres componentes principales: V_1, V_3 y V_4. Los cambios en la amplitud de las componentes del campo registrados en la fóvea se deben a los movimientos respiratorios del animal (panel inferior. Las barras negras debajo de los gráficos corresponden a la apertura de las agallas. Los gráficos de barras del costado corresponden a los histogramas de amplitud de V_1 y V_3 en azul y verde respectivamente). B) A través del registro 3D-DOEL se determinó el campo eléctrico a partir de sus componentes ortogonales en diferentes posiciones sobre la piel del pez. La coherencia del vector campo eléctrico en la fóvea asegura una única dirección del campo en el transcurso de la DOE, mientras que en el tronco el vector campo describe bucles debido al diferente origen de las componentes de la DOE.

Para realizar el primer registro (T- DOEL), se implantó por debajo de la piel del pez un alambre de nicromo (diámetro 100 μm) recubierto por un barniz aislante excepto en un nudo atado en su centro. El alambre implantado entró a un lado de la cabeza por debajo de la mandíbula y salió simétricamente por el otro lado, de modo que el nudo quedó en el centro de la mandíbula, por debajo de la piel. Para fijar la posición de este nudo, los extremos del alambre se doblaron hacia arriba y se trenzaron entre sí por encima

de la cabeza del pez formando un anillo alrededor de la misma. Los extremos de este electrodo de referencia se conectaron entre sí y a una entrada del amplificador diferencial. El electrodo de exploración (electrodo de tungsteno, 150 μm de diámetro, recubierto de esmalte salvo en la punta roma) se ubicó a 1 mm de la piel en diferentes puntos a lo largo de una curva definida por la forma de la mandíbula del pez en el plano horizontal. Este electrodo se conectó a la otra entrada del amplificador diferencial.

En esta especie de peces eléctricos, no hay órgano eléctrico en la región de la cabeza y la curvatura de la mandíbula asegura que la distancia entre el electrodo de referencia y el de exploración sea similar a lo largo de toda la trayectoria de registro, por lo que se consideró que la diferencia de potencial registrada entre ambos electrodos era una buena estimación del voltaje transcutáneo en la región de la fóvea. El registro T-DOEL permitió evaluar las imágenes físicas de objetos muy próximos a la piel (el pequeño tamaño del electrodo de registro, 150 μm de diámetro, permite explorar distancias muy próximas a la piel). Sin embargo, este tipo de registro no es viable para evaluar el campo transcutáneo en otras regiones del cuerpo del pez, ya que el electrodo de referencia no puede ser colocado por debajo de la piel del pez equidistante de la superficie debido a su geometría, y además existe un órgano eléctrico distribuido en el resto del cuerpo del pez.

A través del otro método de registro del campo local (3D-DOEL), se midió la diferencia de potencial entre un electrodo de referencia colocado adyacente a la piel del pez y los extremos de otros tres electrodos ubicados a lo largo de direcciones ortogonales (longitudinal, transversal y vertical). Para esto se empleó un electrodo de registro tridimensional construido con cuatro alambres de tungsteno (150 μm de diámetro) recubiertos por esmalte excepto en su punta y ensamblados de modo que sus extremos romos se ubicaran en puntos no coplanares definiendo las direcciones ortogonales del registro (extremos separados 2 mm respecto a la referencia). Este dispositivo se movió contra la piel del pez, en un plano horizontal medio dorsoventral respecto al cuerpo del pez. La orientación del electrodo se mantuvo constante respecto al eje longitudinal del cuerpo del pez durante el registro. Este electrodo tridimensional, permitió medir la diferencia de potencial a través del agua en cada dirección (x, y, z) y estimar las componentes del campo eléctrico local dividiendo el voltaje registrado por la distancia entre los electrodos. A partir de sus componentes es posible calcular el módulo del campo eléctrico ($E^2 = E_x^2 + E_y^2 + E_z^2$). Predicciones teóricas indican que cuando se coloca este electrodo contra la piel del pez, el campo registrado es muy similar al campo transcutáneo.

Si bien este procedimiento permite evaluar la imagen eléctrica de cualquier objeto en todas las regiones de la piel (la fóvea o al costado del cuerpo), no es posible a través de este método ubicar al objeto a una distancia de la piel menor a las dimensiones del electrodo de registro (el electrodo tridimensional ocupa 2,2 mm entre la piel y el objeto). Por este motivo y teniendo en cuenta que para objetos pequeños son relevantes los registros de imágenes a distancias menores a los 2 mm entre la piel y el objeto, se utilizó preferentemente el T-DOEL para explorar los perfiles de la DOEL en la fóvea.

10.2.1. Protocolos experimentales y procesamiento de las señales

A través de los dos métodos descritos previamente, se registró la diferencia de potencial moviendo el electrodo paso a paso a lo largo de una serie de puntos sobre la piel del pez mediante un plotter XY controlado por un computador (HP 7015A). Este dispositivo permitió controlar y registrar precisamente la posición del electrodo de exploración (resolución menor a 50 μm).

Al costado del cuerpo del pez se exploraron posiciones igualmente espaciadas (cada 2 mm) sobre la línea que sigue la silueta del animal. En la región de la fóvea, para definir la trayectoria del electrodo se lo ubicó a mano en 50 sitios a lo largo de la curvatura de la mandíbula. Se registró cada posición del electrodo sobre la mandíbula del pez a partir de la salida de referencia del plotter y se estableció la relación algebraica entre el voltaje comando de entrada del plotter y el registro de la posición del electrodo. A través de la tarjeta de sonido de un computador (DC-10000 kHz de salida) se aplicó esta función al plotter de modo de controlar su movimiento siguiendo la curvatura de la región cefálica a un paso de 100 – 200 μm .

En cada experimento se registraron los siguientes canales: a) la DOE cabeza-cola entre dos electrodos colocados en el eje principal del cuerpo del pez, en lados opuestos del tanque; b) el campo local (ya sea los 3 canales del 3D-DOEL o 1 canal del T-DOEL), c) las posiciones X e Y del electrodo en el plano horizontal y d) una señal de disparo emitida por el computador que iniciaba la adquisición 100 ms después de que el electrodo de exploración se ubicara en cada nueva posición preprogramada X-Y. Las señales fueron digitalizadas por lo menos a 20 kHz por canal y amplificadas lo suficiente como para tener una resolución de al menos 12 bits (AM Systems - 1800, pasador de banda 10-10000 Hz).

En cada condición experimental, se registraron 3 a 5 corridas del electrodo a lo largo de la misma trayectoria. En cada una de estas corridas, se registraron entre 5 y 10 DOELs por posición de grabación. Las formas de onda de la DOEL se promediaron en el tiempo, respecto a un punto fijo de la DOE cabeza-cola. Por lo tanto, para cada posición se tienen 3 a 5 formas de onda de la DOEL promediadas.

10.2.2. Determinación de la imagen eléctrica de un objeto. La imagen eléctrica de un objeto depende de su estampa. Esta a su vez, depende de la imprimancia eléctrica del objeto, parámetro determinado por el tamaño, la forma y la impedancia eléctrica del objeto (Lissman y Machin, 1958; Caputi et al., 2008). La combinación de estos factores, puede resultar en imprimancias muy complejas. Por esta razón, para la manipulación experimental de la imprimancia se emplearon como objetos de prueba además de esferas, cilindros no conductivos salvo en sus bases de grafito.

Este objeto cilíndrico solo conduce la corriente a lo largo de su eje principal al conectar sus bases por medio de un resistor. Por consiguiente, si el cilindro se alinea con el campo local, su estampa tiene la misma orientación que este. Además, variando la resistencia conectada entre las bases del cilindro es posible controlar su conductancia longitudinal de modo de facilitar o no el flujo de corriente a través del

objeto, haciéndolo más o menos conductivo que el agua circundante. Esto provoca una aumento o una reducción en la amplitud de la imagen eléctrica.

Para determinar el perfil espacial de la imagen de un objeto, se midió el campo local (DOEL) contra la piel del pez en presencia y ausencia del objeto. El método de registro utilizado (T-DOEL o 3D-DOEL) dependió del lugar de la piel donde se evaluó la imagen eléctrica del objeto (fóvea o costado del pez respectivamente). El parámetro utilizado para estimar el módulo del campo local en cada posición del electrodo de registro, fue el valor eficaz (valor cuadrático medio, *rms*) de la DOEL en un periodo de 10 ms (Fig. 53A). Se calcularon los valores medios en cada posición del electrodo de registro y se ajustaron por una línea suave determinada a partir de un promedio móvil (3 o 5 puntos) de la media. Los perfiles de las imágenes eléctricas se obtuvieron como el incremento (ΔrmsDOEL= *rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$ - *rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$) o la modulación (Modulación = *rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$ /*rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$) del valor eficaz de los campos eléctricos locales registrados en presencia y ausencia del objeto.

10.2.3. Evaluación del efecto de la distancia sobre la imagen eléctrica. A medida que la distancia entre un objeto y el pez aumenta, la amplitud de la imagen eléctrica del objeto disminuye. Para entender esta disminución en la amplitud de la imagen con la distancia del objeto al pez, es preciso analizar como el campo eléctrico y la polarización del

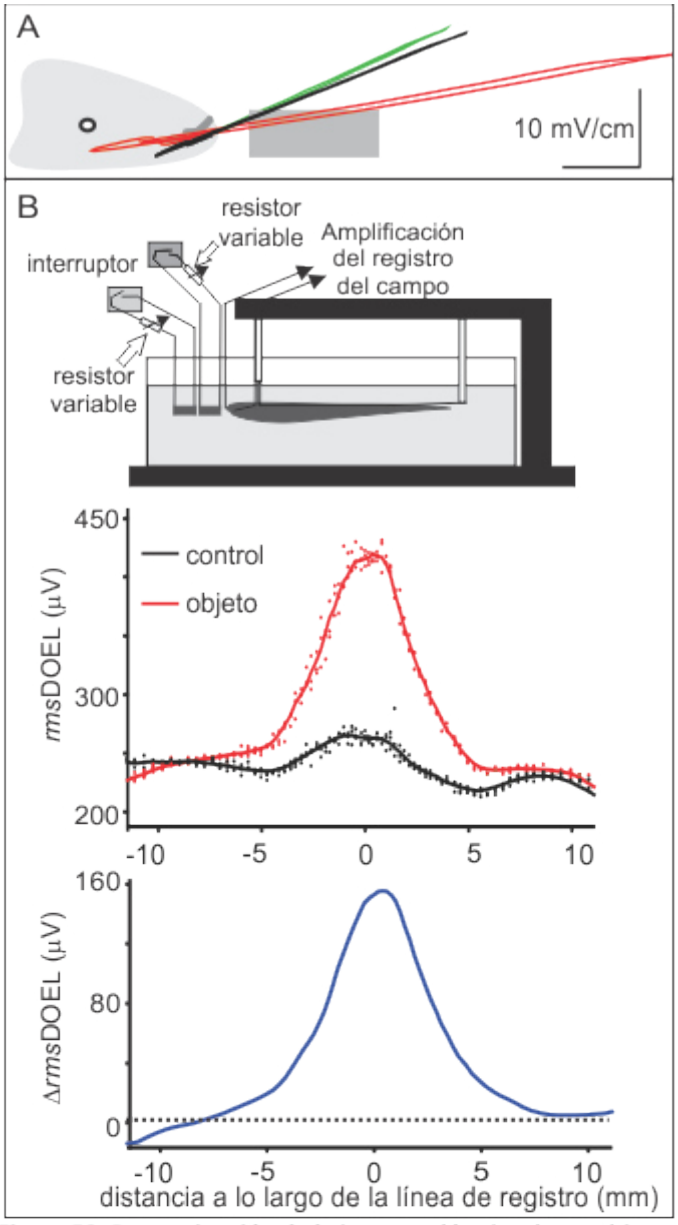

Figura 53. Determinación de la imagen eléctrica de un objeto. A) La imagen eléctrica de un objeto es el cambio en la DOEL introducido por la presencia del objeto (rectángulo gris). La amplitud de las componentes ortogonales del campo (registro 3D-DOEL, curso temporal) cambia respecto al campo basal (trazo negro) cuando un objeto más conductivo (trazo rojo) o menos conductivo (trazo verde) que el agua se enfrenta a la piel del pez. Como el cambio introducido en cada componente del campo es diferente, ocurre un cambio en la dirección global del campo. B) Se midió la diferencia de potencial entre un electrodo implantado por debajo de la piel de la mandíbula y un electrodo externo que se movió a lo largo de la curva definida por la forma de la cabeza del pez, cuando uno o dos objetos (el de prueba y el de contexto) se enfrentaron a la fóvea (panel superior, dos objetos). Se realizaron 3-5 registros en cada posición del electrodo de exploración en presencia y ausencia del objeto. Se calculó el valor *rms*DOEL en cada posición del electrodo y se realizó el promedio entre las diferentes corridas. Se suavizó la curva a través de un filtro de media de 3-5 puntos (panel medio) y se estimó el perfil de la imagen eléctrica a partir de la diferencia entre la curva suavizada de *rms*DOEL en presencia y ausencia del objeto (panel inferior).

objeto decaen con la misma. La atenuación de la perturbación del campo por el objeto es igual a la atenuación del campo generado por una fuente colocada en lugar del objeto. Por lo tanto, se evaluó esta atenuación midiendo el campo eléctrico local sobre la piel del cadáver de un pez cuando se aplicó una onda sinusoidal (400 mV pico a pico) entre las bases conductoras del cilindro de prueba ubicado a distancias crecientes del cadáver. Teniendo en cuenta que para una fuente de voltaje R_O es cero, a partir de la Ec. 15 se obtiene que la estampa de la fuente de estímulo (ε_{fuente}) puede calcularse a través de la siguiente expresión:

$$\varepsilon_{fuente} = 400. (R_w/R_s)$$

El cociente entre el campo registrado contra la piel del cadáver (valor pico a pico) generado por esta onda sinusoidal para cada distancia entre el objeto y el pez (Campo(d)) y la estampa de la fuente (ε_{fuente}) determinó el factor de atenuación del campo en función de la distancia (A (d)):

$$A(d) = \text{Campo}(d) / \varepsilon_{fuente}$$

10.2.4. Determinación de las imágenes eléctricas ante pares de objetos. Se registró la DOEL contra la piel del pez, ante un objeto de prueba (cilindro plástico con bases de grafito) enfrentado a la fóvea (método T-DOEL) en presencia y en ausencia de otro objeto cercano de contexto (dispositivo experimental: Fig. 53B). En cada condición experimental, se determinó el perfil de la imagen eléctrica del objeto de prueba al igual que para un objeto único. Se realizaron tres series de experimentos. En las dos primeras series se usaron dos objetos idénticos (7 mm de diámetro y 11 mm de longitud) alineados a lo largo de la línea media del cuerpo del pez y enfrentados a la región de la fóvea de modo que uno de los objetos se ubicara a 1 mm de la piel, y el otro por detrás del primero (1 mm de separación entre ambos objetos). En la otra serie de experimentos se utilizaron objetos de menor diámetro (4 mm de diámetro) de dos longitudes diferentes (7 y 14 mm), también enfrentados a la región de la fóvea, separados entre sí 1 mm, y orientados según las líneas del campo en esa región del espacio (esta dirección fue determinada para cada objeto en ausencia del otro como el orientación que produce la mayor caída de potencial entre las bases del cilindro). Como los cilindros usados en esta tercera serie de experimentos tenían diferentes longitudes, desplazaron cilindros de agua de diferentes conductancias longitudinales (cilindros de 4 mm de diámetro de 7 y 14 mm de longitud corresponden a 22 y 11 μS, respectivamente). El diseño experimental permitió evaluar el efecto cuantitativo de la interacción entre los objetos sin estudiar detalladamente el efecto de la forma de los objetos que interactúan.

En la primera serie de experimentos las bases de cada objeto se conectaron a través de resistencias de 2.5 MΩ (circuito abierto) o 1 kΩ (cortocircuito). Se registró la T-DOEL ante las 4 posibles combinaciones de las resistencias de carga de los cilindros del par (abierto-abierto, corto-abierto, corto-corto, abierto-corto) y en los 4 experimentos de control en ausencia de uno de los objetos (el objeto de contexto).

En la segunda y la tercera serie de experimentos, se realizaron los registros de la T-DOEL con uno de los objetos conectado a 2.5 MΩ o 1 kΩ , mientras se variaba la resistencia conectada a las bases del otro a valores comprendidos entre 0,3 y 2500 kΩ. A través de esta disposición experimental fue posible evaluar no solo las imágenes eléctricas frente al objeto más cercano, sino también los cambios en las estampas de los objetos en función de sus conductancias de carga. Para este último propósito se midió la diferencia de potencial entre las bases de los cilindros en cada combinación de cargas. Se obtuvieron las curvas características de la escena (amplitud pico a pico de la caída de potencial a través de cada cilindro en función de la intensidad de corriente). Se compararon las curvas obtenidas al variar la resistencia de uno de los cilindros cuando el otro estaba ya sea en circuito abierto o en cortocircuito.

10.2.5. Efectos del cuerpo del pez sobre la imagen de un objeto. Para mostrar cualitativamente el efecto del cuerpo del pez en el perfil de la imagen física de un objeto, se compararon dos perfiles obtenidos con el electrodo 3D en diferentes condiciones. En uno de los casos, se registró el perfil a lo largo de la mandíbula del cadáver de un pez. En el otro, se hicieron los registros ubicando al electrodo en las mismas posiciones que antes, pero en ausencia del cadáver. En ambos casos, el campo basal (responsable de la polarización del objeto) se estableció por medio de un generador de ondas sinusoidales (1 kHz, 1 mV/cm) conectado al agua del tanque a través de dos electrodos colocados contra las paredes del tanque (enfrente de los extremos rostral y caudal del pez). Cada perfil registrado correspondió al cambio en el valor eficaz del campo (ΔV_{rms}) debido a la presencia de un cubo de metal frente a la piel (o su superficie equivalente) a 3 mm de distancia. El efecto del cuerpo del pez se evaluó como la diferencia entre los perfiles ΔV_{rms} obtenidos en presencia y ausencia del cadáver.

10.2.6. Medición del campo del estímulo. El campo de estímulo de un receptor es la región del espacio definida por el conjunto de posiciones donde la presencia del objeto puede estimular al receptor. Para determinar el campo del estímulo en diferentes posiciones del cuerpo del pez, se midió el campo adyacente a un punto dado sobre la piel del pez, mientras que una esfera se colocó de forma secuencial en diferentes puntos distribuidos en una rejilla reticular de 2 x 2 mm (Fig. 54). La elección de la esfera como objeto de exploración responde a que por su simetría, el efecto que introduce sobre el campo local no depende de su orientación respecto a la dirección del campo.

Se exploraron varios puntos de la piel con esferas de diferentes diámetros y conductividades (de acero o de vidrio, diámetros comprendidos entre 8 y 24 mm). En cada posición, el centro de la esfera se ubicó en los puntos de intersección de la retícula de referencia. La esfera se movió paso a paso utilizando un plotter X-Y controlado por computador (Hewlett-Packard, HP 7015A) con una resolución de 200 μm.

Las mediciones se realizaron con el pez sujeto e inmovilizado en el centro del tanque de registro. Los campos del estímulo se estudiaron sistemáticamente en cuatro puntos de la la piel en 3 peces (Fig. 54). El

electrodo de registro empleado fue el 3D-DOEL . Para cada posición del electrodo de registro sobre la piel del pez, se calculó la intensidad del campo en cada posición del objeto (x, y) como la valor cuadrático medio del módulo del vector DOEL (*rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$). El campo del estímulo se definió como la diferencia entre este valor *rms*DOEL y el calculado en ausencia del objeto (*rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$) , normalizada por la desviación estándar del valor *rms*DOEL en ausencia del objeto (s.d. (*rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$)):

Campo del estímulo (x, y) = (*rms*DOEL$_{\text{con objeto}}$ (x,y) - *rms*DOEL$_{\text{sin objeto}}$(x,y)) / (s.d. (rmsDOEL$_{\text{sin objeto}}$ (x,y)))

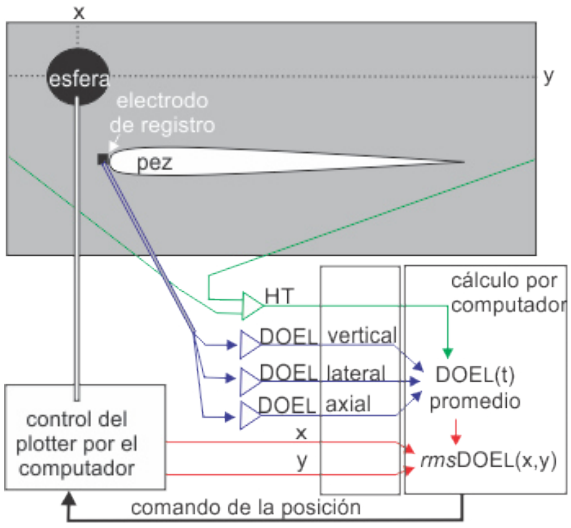

Figura 54. Montaje experimental para el registro del campo del estímulo. Se define el campo del estímulo asociado a un punto dado sobre la piel del pez, a la región del espacio donde la presencia de un objeto modifica el campo eléctrico basal en ese punto. Por medio del electrodo tridimensional ubicado contra la piel del pez, se midió la diferencia de potencial a lo largo de las tres direcciones ortogonales (longitudinal, transversal y vertical, canal azul) cuando el objeto de prueba (esferas) se ubicó en las diferentes posiciones de una grilla de referencia (2x2 mm) en un plano horizontal que corta al pez en la región de la fóvea. Simultáneamente se registró como referencia el campo cabeza-cola asociado a la DOE (canal verde). Para cuatro posiciones de registro sobre la piel del pez, la esfera de prueba (círculo negro) se ubicó en los puntos de intersección de la cartesiana por medio de un plotter controlado por un ordenador. Se registraron además las coordenadas del objeto (x, y; canales rojo) durante el curso del experimento. En cada posición del objeto, se registró un periodo de 500-700 ms (4-8 DOEs). Las formas de onda registradas en cada canal se promediaron entorno al evento tomando como referencia la DOE cabeza-cola y se calculó el módulo de campo (DOEL (t)). Se estimó la energía asociada a la señal dentro de una ventana de 10 ms como el valor *r.m.s.* del módulo del campo (*rms*DOEL (x, y)). Se definió el campo del estímulo como la diferencia entre el *rms*DOEL (x, y) para cada posición del objeto y la media del *rms*DOEL (x, y) obtenida en ausencia del objeto sobre la desviación estándar de este último valor.

10.3. Experimentos comportamentales .

Se exploró la habilidad de *Gymnotus omarorum* de detectar un objeto novedoso (en diferentes contextos) y discriminar entre dos objetos a través del estudio de la respuesta de novedad (Caputi et al., 2003). La respuesta de novedad consiste en una aumento transitorio en la frecuencia de descarga del OE ante un cambio en la impedancia eléctrica de un objeto cercano. Esta respuesta, como todas las conductas de orientación, resulta de la comparación y la detección de discrepancias entre una imagen sensorial presente y una expectativa resultante de la experiencia sensorial previa (teoría de comparación de estímulo, Sokolov, 1990). La respuesta es evocada cuando el pez compara un estímulo constante (forma de onda del campo basal) con otro variable (forma de onda de comparación, procedimiento de "juicio comparativo unidimensional, Werner, 1980). Se ha demostrado que la máxima reducción del intervalo inter-DOEs (amplitud) y la probabilidad de ocurrencia de la respuesta de novedad son buenos indicadores de cambios tanto en la amplitud como en la forma de onda del estímulo local (Aguilera y Caputi, 2003; Caputi et al., 2003; Pereira et al., 2005). A través del análisis de curvas ROC (receiver operating curves, Swets et al., 2000) se concluyó que la probabilidad de ocurrencia de la respuesta de novedad es un buen indicador de la detección de un objeto (ver resultados del capítulo 6).

10.3.1. Diseño experimental. Durante los experimentos comportamentales, se mantuvo al pez en un tanque con agua a (100 ± 10) $\mu S.cm^{-1}$ (33 x 48 cm lleno hasta una profundidad de 10 cm), dentro de una malla de nailon atada a dos postes de madera fijados a paredes opuestas del tanque (Fig. 55A). Se restringieron los movimientos del animal hacia adelante y atrás por medio de un trozo de algodón en la cola y un trozo de la misma malla frente a la mandíbula. El campo cabeza-cola asociado a la DOE se registró por medio de dos electrodos ubicados cerca de los soportes de madera en las paredes opuestas del tanque conectados a un amplificador diferencial (x100, 10Hz-10kHz rango pasa banda). De modo de estandarizar la forma del objeto utilizado para provocar respuesta de novedad, se utilizó el objeto de prueba descrito previamente (tubo de plástico cilíndrico con las dos bases conductoras de grafito, von der Emde, 1990; Aguilera y Caputi, 2003). La resistencia eléctrica longitudinal del objeto de prueba puede modificarse conectando entre las bases del cilindro un resistor variable (Fig. 55A, inserto). Esto cambia la estampa del objeto inmerso en el campo eléctrico asociado a la DOE y por lo tanto su imagen física. La amplitud de la respuesta de novedad[21] evocada en el pez es función logarítmica del cambio en la imagen física del objeto (Caputi et al., 2003). Algunos de los experimentos se realizaron con dos objetos: uno de prueba y el otro de contexto).

Una impedancia externa resistiva de valor muy grande (2,5 MΩ, circuito abierto) conectada entre los extremos de grafito del objeto de prueba (impedancia basal) se sustituyó transitoriamente, por medio de un interruptor controlado por un ordenador, por una segunda impedancia resistiva de comparación (1 kΩ, cortocircuito). En cada ensayo (posición del objeto o condición experimental) se registraron por lo menos 20 ciclos de 30s de duración cada uno (conectando la impedancia basal por 28 s y la de comparación por 2s). Un intervalo de 30 s entre los cambios en la impedancia del objeto es lo suficientemente largo como para evitar la habituación del pez al estímulo (Caputi et al., 2003). Cada ensayo se repitió como mínimo 10 veces en iguales condiciones hasta un máximo de 30 veces dependiendo de la variabilidad de las respuestas. En cada caso, se graficó el intervalo inter-DOE de primer y segundo orden (Fig. 55B, trazos superior e inferior respectivamente) como función del tiempo para evaluar la ocurrencia de respuesta de novedad. La respuesta de la novedad implica una aceleración repentina de la DOE que, en general, consiste en dos o tres reducciones consecutivas del intervalo de primer orden (Fig. 55B, superior, trazo negro), aunque con estímulos pequeños (Fig. 55B, superior, trazo de color rojo) o grandes (Fig. 55B, superior, trazo azul), su duración puede variar de 1 a 5 intervalos. En consecuencia, la máxima reducción del intervalo de segundo orden dentro de una ventana de 5 intervalos después del cambio de impedancia del objeto, parece ser un parámetro más sensible para la detección de la ocurrencia de respuesta de novedad. Se graficó

21 La amplitud de la respuesta novedad (ARN) evocada en cada condición experimental, se calculó como la diferencia entre el intervalo inter-DOE basal (I_0), definido como la media de los cinco intervalos inmediatamente anteriores al cambio en la resistencia longitudinal del objeto de prueba, y el valor del mínimo intervalo (I_m, en general el segundo o tercer intervalo después del comienzo del escalón de resistencia), dividido por el intervalo basal: $ARN = (I_0 - I_m) / I_0$

entonces el curso temporal del intervalo de segundo orden en cada caso (Fig. 55B, trazo inferior), y se calculó la media y la desviación estándar del incremento del segundo intervalo. Se estableció un umbral arbitrario de 2 desviaciones estándar por debajo de la media para definir una respuesta novedad. Con este criterio se estimó la probabilidad de respuesta de novedad para cada distancia como la frecuencia relativa de ocurrencia en cada condición experimental.

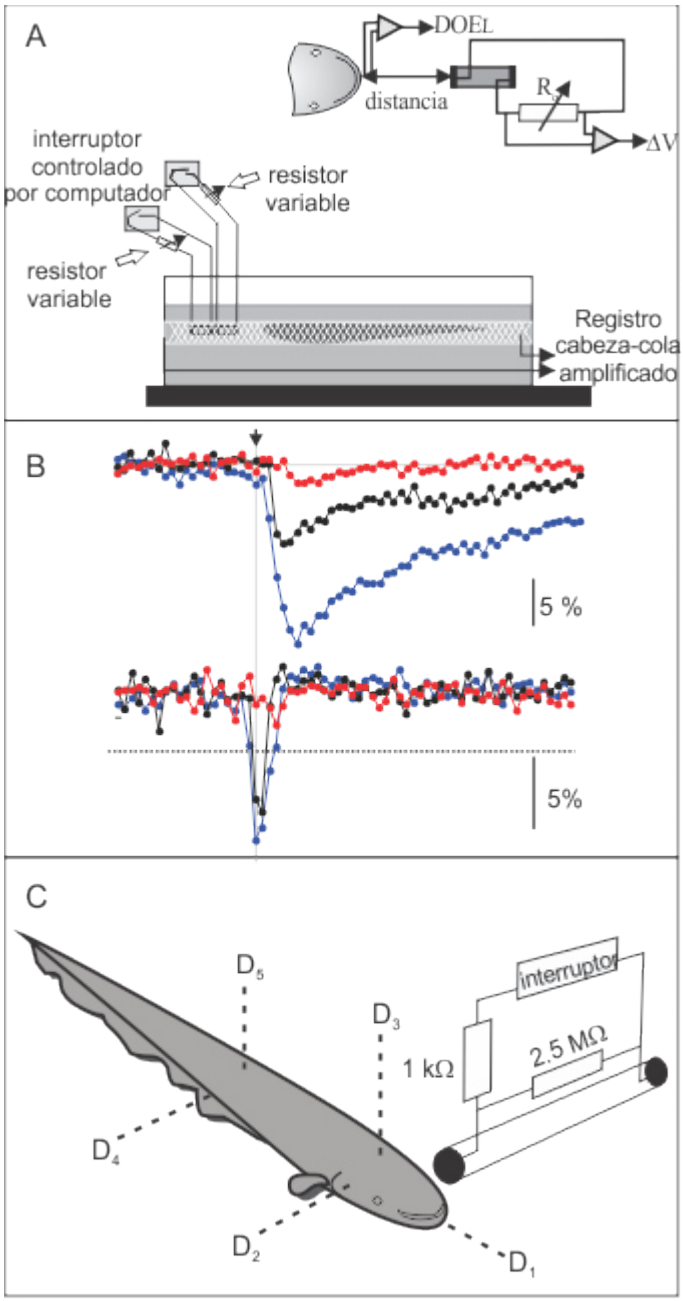

Figura 55. Montaje de los experimentos comportamentales. A) Mientras se mantuvo al pez quieto dentro de una red, se cambió la resistencia del objeto de prueba enfrentado al pez usando un interruptor comandado por un ordenador. A partir del registro de la diferencia de potencial (ΔV) entre las bases del objeto es posible estimar su estampa (dibujo inserto). Los experimentos se realizaron con uno o dos objetos (objeto de prueba y de contexto). B) Al cambiar repentinamente la impedancia eléctrica de un objeto cercano al pez, se registró una reducción de la duración de dos o tres intervalos inter-DOE luego del cambio (respuesta de novedad). Se evidencia este cambio en la frecuencia de la DOE en los gráficos del intervalo inter-DOE de primer (panel superior) y segundo (panel inferior) orden. Este último es más apropiado para identificar la ocurrencia de respuesta de novedad en el pez. Según el gráfico del intervalo de segundo orden, solo los trazos negro y azul corresponden a una respuesta de novedad. La línea vertical punteada indica el instante en que se cambió la resistencia del objeto de prueba. La amplitud de cada respuesta de novedad se calculó como la diferencia entre el intervalo basal (I_0: media de los 5 intervalos previos al cambio en la resistencia del objeto), y el valor del intervalo mínimo (Im, en general el segundo o el tercero después del cambio en la resistencia del objeto), dividido por el intervalo basal. C) Para evaluar el rango espacial de detección, la resistencia longitudinal del objeto de prueba empleado se cambió cada 30 s de 2.5 MΩ a 1kΩ a través de un interruptor controlado por un computador. El registro se repitió entre 10 y 30 veces para cada posición del objeto estudiada. Se exploraron cinco direcciones diferentes ubicando el objeto de prueba con una de sus bases enfrentada a la piel del pez, en diferentes posiciones a lo largo de las direcciones indicadas por las líneas D_1 a D_5.

10.3.2. Evaluación del rango espacial de la detección de objetos. Para encontrar la distancia crítica de detección de objetos de modo de determinar el rango espacial de la electrorrecepción activa, se evaluó la distancia a la cual la probabilidad de provocar una respuesta novedad por el máximo cambio en la

resistencia del objeto (de circuito abierto a cortocircuito) cae por debajo de un valor crítico. A fin de que definir un nivel de probabilidad en el que no hay detección, se realizó un análisis ROC (ver Resultados en capítulo 6). Este análisis indicó que la distancia a la cual la frecuencia relativa de respuesta de novedad fue inferior al 10 % constituye un buen criterio para encontrar la máxima distancia de detección.

Se evaluó el límite de detección a lo largo de cinco direcciones perpendiculares al cuerpo del pez (uno a lo largo del eje longitudinal, dos horizontales y dos líneas transversales verticales, perpendiculares al eje del cuerpo principal y a una distancia entre 15 y 50 % de la longitud total del pez, Fig. 55C). En cada dirección evaluada, el eje principal del cilindro de prueba se orientó perpendicular a la piel del pez. Se exploró la ocurrencia de respuesta de novedad a diferentes distancias de la piel.

Para explorar como afecta la longitud del objeto al rango de la electrorrecepción activa, se repitieron los experimentos con dos cilindros de diferentes dimensones: uno pequeño (6 mm diámetro y 12 mm longitud) y uno grande (8 mm de diámetro y 20 mm de longitud). Las dimensiones de los cilindros utilizados son tales que en ambos desplazan cilindros de agua de resistencias longitudinales muy similares (cilindro pequeño: 4,2 kΩ; cilindro grande: 4 kΩ).

10.3.3. Comparación del rango de detección con el de localización. Se evaluó la agudeza del sistema en la región de la fóvea del pez. Para explorar el rango de electrolocación, se buscó la distancia donde la probabilidad de provocar una respuesta de novedad por un cambio en la posición de la estampa de un objeto (imitando a un movimiento súbito) cae por debajo de un valor crítico. Para ello, se utilizó una objeto constituido por cuatro electrodos (electrodos de grafito, 300 μm de diámetro, aislados excepto en la punta) con sus puntas ubicadas simétricamente a 5 mm a cada lado de la línea media del objeto en el plano horizontal (definiendo los vértices de un rectángulo de 10 x 20 mm). Este objeto se ubicó enfrente a la fóvea del pez alineado a su eje longitudinal, con las puntas de los electrodos en el mismo plano. De esta forma, cada par de electrodos del objeto queda ubicado a lo largo del eje longitudinal del pez, a cada lado de la línea media de la cabeza. Al conectar uno de estos pares de electrodos con una resistencia del 1 kΩ se obtiene una estampa en la posición del par de electrodos que imita la aparición de un objeto en ese lugar. Cuando se desconecta este par de forma simultánea a la conexión del otro a través de una resistencia igual, ocurre un cambio en la posición de la estampa que imita el movimiento de un objeto de un lado al otro ("movimiento aparente").

En dos peces, se buscó la distancia donde el movimiento aparente del objeto evocó RN en menos del 10 % de los ensayos y se comparó esta distancia con la distancia de detección evaluada a partir de las respuestas de novedad evocadas al conectar solo un par de electrodos del objeto.

10.3.4. Respuesta de novedad ante pares de objetos. Con el objetivo de evaluar como el contexto afecta a la probabilidad de ocurrencia de respuesta de novedad ante el cambio en la impedancia eléctrica

del objeto de prueba, se repitió el procedimiento descrito en previamente, pero introduciendo un segundo objeto (objeto de contexto) a la escena electrosensorial (Fig. 55A).

En dos peces, se evaluó la respuesta de novedad evocada por el máximo cambio en la resistencia longitudinal (de circuito abierto a cortocircuito) de un objeto de prueba (cilindro de plástico con bases de grafito, 7 mm de diámetro y 11 mm de longitud) cuando un cubo (de cobre o plástico, 9 mm de lado) se ubicó detrás del objeto o intercalado entre el objeto y el pez.

En cinco peces, se utilizaron dos pares de objetos cilíndricos de plástico con bases de grafito. El primer par estaba constituido por dos cilindros iguales (7 mm de diámetro, 11 mm de altura) y el otro par constituido por cilindros diferentes (4 mm de diámetro, 7 y 14 mm de altura). Ambos cilindros estaban fijos a una varilla de madera de 1 mm de ancho que permitía ubicarlos usando un manipulador (Fig. 55A).

A través de estos experimentos se evaluó la incidencia del contexto sobre la capacidad del pez de detectar un objeto novedoso. En particular, se estudió como la presencia de un tercer objeto en una escena (además del objeto de prueba y el cuerpo del pez) puede causar un cambio en la amplitud de la respuesta de la novedad. Para esto, se realizaron cinco series de experimentos: (1) se evaluaron las respuestas de novedad evocadas en presencia o ausencia de un cubo, ya sea que el cubo se ubicara entre el objeto de prueba y el pez (cubo de cobre y de plástico, N=2 en cada caso) o con el objeto de prueba entre el cubo y la fóvea pez; (2) se evaluaron las respuestas de novedad ante un cambio en la resistencia longitudinal (de abierto a cortocircuito) de un objeto grande (7 mm de diámetro, 11 mm de longitud) en presencia o ausencia de un objeto idéntico con igual orientación respecto al campo basal (alineados a lo largo de las mismas líneas de campo). En este caso se compararon las amplitudes medias de las respuestas de novedad evocadas por el máximo cambio en la resistencia del objeto más cercano al pez cuando el objeto más lejano estaba ya sea en circuito abierto o en cortocircuito; (3) se estudió la amplitud de la respuesta de novedad evocada por el cambio de la resistencia del objeto más cercano de circuito abierto a un valor predeterminado cuando el otro objeto (objeto de contexto más lejano) estaba conduciendo o no la corriente eléctrica; (4) se estudió y analizó estadísticamente la amplitud de la respuesta de novedad evocada por el cambio en la resistencia (de abierto a cortocircuito) de un objeto pequeño (4mm de diámetro, 7 mm de longitud) cuando se cambió la conductancia del objeto más lejano (4 mm de diámetro, 14 mm de longitud); (5) se estudió la amplitud de la respuesta de la respuesta de novedad evocada por el cambio en la resistencia (de abierto a cortocircuito) del objeto más lejano (4 mm de diámetro, 14 mm de longitud) controlando la conductancia del objeto más cercano (4 mm diámetro, 7 mm de longitud).

10.4. Registro extracelular de la actividad de las células del lóbulo electrosensorial.

Todos los registros electrofisiológicos de la actividad unitaria del LE que se presentan en esta tesis, se realizaron en peces descerebrados. Con la excepción de electrodos implantados crónicamente (Castelló et al., 1998; Pereira et al., 2005; Rodríguez-Cattáneo et al., 2012), el preparado descerebrado es la única

forma de registrar las respuestas de múltiples neuronas del LE bajo estimulación natural en Gymnotiformes de pulso. Al final de los los experimentos los animales fueron sacrificados mediante una sobredosis de pentobarbital (10 mg, i / m).

10.4.1. Descerebración y procedimiento quirúrgico. Todos los procedimientos quirúrgicos se realizaron con los peces bajo anestesia profunda, cuando la tasa de la DOE no cambió ante estímulos visuales, vibratorios, eléctricos o nociceptivos. Los animales fueron anestesiados con Eugenol (0,01% en el agua del acuario) hasta completar la decerebración. Una vez que se detuvo la descarga del OE, se removió con un bisturí la piel sobre el cráneo a nivel del cerebro y se realizaron con un microtaladro dos pequeños agujeros en el cráneo a nivel del cerebro anterior, cada uno a un lado de la línea media. A través de una sonda pequeña de aspiración al vacío introducida por uno de estos agujeros, se aspiró el prosencéfalo del animal. Finalizada la descerebración, se colocó al pez en la pecera de experimentación sin anestesia (tanque de 26 x 45 cm con 6 cm de agua del acuario a 100 $\mu S.cm^{-1}$ sobre una mesa aislada de las vibraciones).

Una vez descerebrado, un alambre delgado (150 μm de diámetro) se pasó entre los dos agujeros del cráneo del pez, se lo ató a un soporte de madera y se fijó la estructura (alambre-hueso del cráneo-soporte) por medio de cemento dental. El cuerpo del pez se ajustó a un soporte por el mismo procedimiento de inmovilización descrito para la medición de la DOEL (ver ítem 3.1 de este capítulo). El animal quedó fijó y alineado al eje mayor del tanque de registro, por debajo del nivel del agua salvo la porción superior del cráneo. Con el pez fijo en esta posición, se eliminó por medio de un microtaladro una amplia porción del cráneo de modo de exponer la región izquierda del LE. Al final del procedimiento de fijación del animal, y antes de comenzar los registros experimentales, se verificó la recuperación de la frecuencia de la DOE y la ocurrencia de cambios en esta frecuencia en respuesta a estímulos mecánicos y eléctricos aplicados al agua, tal como ocurre en un pez intacto.

10.4.2. Registros electrofisiológicos en condiciones basales.

Se registró la actividad electrofisiológica del LE entre un electrodo de referencia colocado en la cisterna magna y, o bien un electrodo único (pipeta de vidrio, con NaCl 3M) o un multitrodo “tipo Michigan” de 16 canales distribuidos a lo largo de una línea cada 50μm insertados en el LE (Fig. 56A) . Según el método de registro utilizado (electrodo único o multitrodo), se empleó un amplificador diferencial (AM system 1800) o uno diferencial multiplexado (AM system 3600) con ganancia entre 5000 y 20000 ajustada durante el experimento. El ajuste del filtro del amplificador utilizado durante el curso del experimento permitió ya sea el registro del potencial de campo o el de la actividad unitaria (10 Hz-1 kHz para potenciales de campo lentos y 300 Hz-5 kHz para descargas de las neuronas). Todas las señales fueron digitalizadas al menos a 20 kHz por canal (Datawave SciWorks, 8.0) y adquiridas por un computador para su posterior análisis. Por medio de electrodos colocado en los bordes opuestos del tanque a lo largo del eje longitudinal del pez, se registró la DOE cabeza-cola.

La actividad basal del LE fue registrada (registro extracelular de unidades y potenciales de campo) en 7 peces. La ubicación del electrodo de registro sobre el LE expuesto por la remoción del cráneo se orientó mediante claves visuales de modo de asegurar un sitio similar de registro entre los diferentes peces. Una vez posicionado el electrodo de registro sobre la superficie del cerebro, se lo bajó en pasos de 50 o 100µm hasta la profundidad deseada (capa polimórfica del LE).

En los registros con pipeta se utilizaron los dos canales del amplificador AM 1800 con los filtros adecuados de modo de grabar al mismo tiempo las señales correspondientes a la actividad de las unidades y a los potenciales de campo. La actividad eléctrica registrada como potenciales de campo durante la bajada del electrodo permitió en cada caso estimar la ubicación correcta del electrodo de registro. Además, en 2 de estos peces se inyectó Chicago Sky Blue en dos puntos del tracto de modo de identificar posteriormente su ubicación al fijar el cerebro. En estos casos, finalizados los experimentos se removió el cerebro y se lo sumergió en 4% de paraformaldehído por 24 horas. Luego de este tiempo se cortó en rodajas de 100 µm de espesor y se identificó la posición de las marcas azules con microscopía de transmisión de luz.

En el caso de multitrodos de 16 canales dispuestos linealmente y registrados simultáneamente, cada posición registrada se separa 50 µm de la siguiente. Con este electrodo fue posible

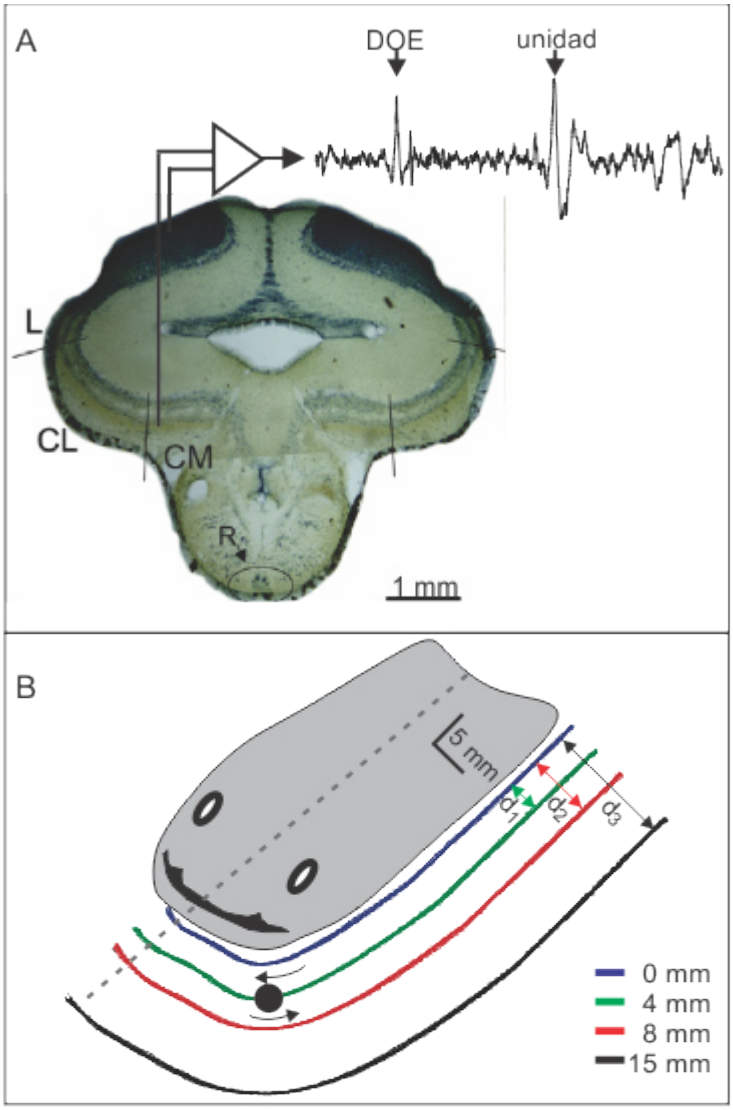

Figura 56. Registro de la actividad unitaria del lóbulo electrosensorial. A) Se registró la actividad electrofisiológica de las unidades del LE entre un electrodo de referencia colocado en la cisterna magna y un electrodo único (pipeta de vidrio, con NaCl 3M) o un multitrodo "tipo Michigan" de 16 canales (separados entre sí 50 m) insertado en el LE. La sección transversal muestra la ubicación del electrodo de registro respecto a la localización de los mapas tuberosos (CM: mapa centro-medial, CL: mapa centro-lateral; L: mapa lateral, R: núcleo relé). La profundidad del electrodo de registro corresponde a la capa donde se ubican los somas de las neuronas piramidales (ubicación del electrodo mediante el registro simultáneo de potenciales de campo). B) Se registró la actividad de las unidades del LE mientras el objeto-estímulo (cilindro orientado verticalmente, círculo negro) se movía en ambos sentidos (flechas) a lo largo de distintas trayectorias (trazos azul, verde , rojo y negro) siguiendo el contorno del cuerpo del pez, desde la región de la fóvea hasta la mital del cuerpo. El movimiento del objeto de ida y vuelta se repitió varias veces y a distintas velocidades. Los registros se realizaron a 0 mm (trazo azul), 4 mm (trazo verde), 8 mm (trazo rojo) y 15 mm (trazo negro) de la piel del pez.

cubrir simultáneamente una profundidad de registro total de 750μm. Estos electrodos permitieron hacer series de tramos de grabación equidistantes y en el mismo plano. En este caso es posible identificar la profundidad de los electrodos mediante el registro de la actividad de las aferentes primarias por medio del canal más profundo.

En ambos tipos de registros, una vez identificada la actividad unitaria claramente separable del ruido del registro (Fig 56A), se grabó el registro durante 1 a 3 minutos para su posterior procesamiento. A través de este análisis, se caracterizaron los patrones basales de descarga de las unidades del LE a nivel de la capa polimórfica.

10.4.3. Registros electrofisiológicos ante el movimiento del objeto-estímulo.

En el registro extracelular de la actividad de las neuronas de la capa polimórfica del LE ante el movimiento del objeto, se utilizó un multitrodo con dos puntas paralelas. Cada punta constaba de 2 pares de tetrodos (8 canales por punta) dispuestos de forma romboidal con una separación de 50 μm entre un nivel de registro y el siguiente. Se ubicó al multitrodo a nivel del mapa centro-medial del LE y se bajó hasta la profundidad habitual de registro. El registro de la actividad de las aferentes primarias por el electrodo más profundo sirvió de referencia de la profundidad del registro. En algunos casos, fue posible registrar de forma simultánea la descarga de más de una neurona de modo de comparar sus respuestas al mismo estímulo (movimiento del objeto).

Se seleccionaron para registrar aquellas unidades cuya actividad fue notoriamente afectada por la presencia de una esfera de metal enfrentada a la piel del pez en regiones ubicadas en el tercio anterior del cuerpo del pez, preferentemente en la región entorno a la comisura labial[22]. Con el fin de ubicar el campo receptivo de las unidades de modo de definir la trayectoria del movimiento del objeto, se utilizó una pequeña esfera de metal enfrentada a la superficie cutánea. Esto permitió identificar la región de la piel frente a la cual la presencia del objeto afectaba más la tasa de descarga de la unidad registrada.

Una vez identificada la región correspondiente al campo receptivo sobre la piel del pez de las unidades seleccionadas y con el fin de definir la trayectoria del movimiento del objeto-estímulo, éste se movió manualmente unido al plotter X-Y controlado por un computador (HP 7015A). Se registró la salida del plotter en por lo menos 30 posiciones contra la piel del pez, siguiendo la silueta de su cuerpo en el plano horizontal medio dorso-ventral, incluyendo a la región previamente identificada. A partir del voltaje de salida registrado, se calculó a través de la función de calibración del plotter previamente determinada la curva definida por las posiciones del objeto. Se generó así la señal de comando que se envió a través de la

22Aunque la curvatura e irregularidades de esta región de la superficie corporal afecta la forma de la imagen física del objeto de prueba (ver sección I) haciendo difícil relacionar los registros de las unidades con las características de la imagen física del objeto, su relevancia funcional durante la conducta exploratoria del pez frente a un objeto novedoso justifica la evaluación de las respuestas de las neuronas piramidales ante el movimiento del objeto enfrentado a esta región de la superficie cutánea.

tarjeta de audio del computador al plotter, de modo que este moviera al objeto-estímulo siguiendo la curva entorno al cuerpo del pez a distintas velocidades y distancias de la piel.

A través del plotter, el objeto de prueba ubicado en un principio en una posición alejada del pez, se movió lentamente hasta ubicarse contra la piel del pez sobre un lado de la línea media (el movimiento del plotter desde una posición alejada del pez se inició junto a la adquisición de datos). Una vez en esta posición, el objeto unido al plotter se movió a una velocidad dada (rango de velocidades explorado: 4,7 mm/s – 13,4 mm/s) siguiendo la curvatura de la cabeza del animal hacia el lado opuesto y posteriormente contra la piel del pez hasta la zona media del cuerpo. En esta posición (zona media del cuerpo) el objeto se alejó del pez, para después repetir el movimiento en sentido contrario. Cada vez que el objeto alcanzó un extremo de su trayectoria, permaneció allí por varios segundos antes de moverse en sentido contrario. El movimiento del objeto se realizó manteniendo constante la velocidad lineal del mismo (no ocurre esto para la velocidad angular ya que la curvatura de la trayectoria seguida no es constante). En cada corrida, el estimulo consistió en por lo menos tres repeticiones (de 3 a 7 repeticiones, dependiendo de la velocidad del objeto) consecutivas del movimiento de ida y vuelta del objeto. Finalizada la serie de idas y vueltas, el objeto se alejó del pez para ubicarse en el otro extremo del tanque. En el primer y último minuto de cada registro el objeto se ubicó es una posición lejana (antes y después del movimiento respectivamente), por lo que se consideró que la descarga de la unidad correspondía al patrón basal de descarga.

Para evaluar la incidencia de un objeto moviéndose sobre la descarga de las unidades del LE, se utilizaron dos cilindros de cobre (cilindro pequeño: 3mm de diámetro, 40 mm de altura; cilindro grande: 9 mm de diámetro y 40 mm de altura), orientados verticalmente y moviéndose sobra una trayectoria a una distancia constante de la piel del animal. Para evaluar como afecta la velocidad relativa del objeto y el pez a la tasa de descarga de las neuronas del LE, se utilizó el cilindro conductor de menor tamaño moviéndose sobre una trayectoria adyacente a la piel. La imagen eléctrica de este cilindro de base pequeña corresponde a un cambio más localizado del potencial eléctrico contra la piel del pez que el obtenido con el cilindro grande. Por su parte, para evaluar el efecto de la distancia sobre la actividad de las neuronas registradas, se utilizó el cilindro metálico de mayor tamaño de modo de poder evaluar un rango mayor de distancias.

Se evaluó: (a) las respuestas de las unidades al movimiento del objeto sobre la trayectoria adyacente a la piel del pez (d_0) a velocidades de distinta magnitud y sentido, y (b) las respuestas de las unidades del LE al movimiento del objeto a una velocidad lineal dada en ambos sentidos, a distancias crecientes de la piel del pez (0, 4, 8 y 15 mm de la piel), según trayectorias paralelas definidas por la forma de la cabeza del animal (Fig 56B, registro de las trayectorias del objeto en azul, rojo, verde y negro).

En cada corrida se registraron: a) los 16 canales del multitrodo contra la referencia en la cisterna magna a través de un amplificador diferencial multiplexado (AM system 3600, x 10000, 300 Hz- 5 kHz), b) la posición X-Y del objeto (salida de voltaje del plotter), c) la DOE cabeza-cola por medio de dos electrodos colocado en los bordes opuestos del tanque a lo largo del eje longitudinal del pez. Todas las señales fueron

digitalizadas al menos a 20 kHz por canal (Datawave SciWorks, 8.0) y adquiridas por un computador para su posterior análisis.

10.4.4. Análisis de la actividad de las unidades del LE.

A partir del trazo continuo grabado por medio del Datawave SciWorks (versión 8.0), se seleccionaron las formas de onda de las espigas del registro de más de 250 unidades (en condiciones basales y ante el objeto en movimiento). En los resultados de esta tesis se incluyeron solo las unidades que fueron claramente separables del registro continuo a través del algoritmo que se describe a continuación. En primer lugar, mediante la inspección visual de la señal registrada se seleccionaron todos los eventos separables a través de una ventana voltaje-tiempo digital. La ventana se ajustó teniendo en cuenta la duración de la espiga así como la dirección y amplitud del pico principal. Los eventos extraídos consistieron en tramos de 1-2 ms, incluyendo a la totalidad de la forma de onda de la espiga identificada visualmente. Entonces, se redefinió la selección mediante la exclusión de todas las formas de onda que no coincidian con una serie de 4-6 parámetros elegidos después de una segunda inspección visual de la todos las espigas seleccionadas con la ventana. Estos parámetros incluían: (a) amplitud y duración de los picos, (b) amplitud pico a pico (en el caso de formas de onda trifásicas se utilizaron ambos), (c) intervalo inter-picos y (d) el aumento y la caída de las pendientes de la forma de onda seleccionada. A partir de la serie de tiempos correspondientes a cada forma de onda seleccionada, se construyeron rasters peri-DOE, histogramas peri-EOD, histogramas interespigas de primer orden e histogramas de autocorrelación (Fig. 57) . Con el fin de lograr una mejor descripción de la estructura del histograma peri-DOE, se calculó por separado los histogramas para las tres primeras espigas consecutivas en el mismo ciclo de la DOE. Esto permitió refinar la clasificación de los tipos de unidades. Como se observó que muchas unidades tenían una probabilidad relativamente baja de descarga justo después de la DOE, se calculó y se comparó para cada unidad la probabilidad de disparo en el intervalo de 4-8 ms después del DOE con la probabilidad de disparo 8-4 ms antes de la DOE.

Para analizar la respuesta de las unidades ante el movimiento del objeto, se seleccionaron las unidades según el algoritmo descrito previamente y se construyeron los histogramas peri-DOE en todo el tiempo del registro (durante los minutos de control y los correspondientes al movimiento del objeto) de modo de poder identificar las unidades que fueron claramente moduladas por el movimiento del objeto.
Teniendo en cuenta que durante su movimiento el objeto pasó por la misma posición y con igual velocidad entre 3 y 7 veces, se agruparon las descargas de la unidad según la posición x-y del objeto y con el mismo sentido del movimiento (ida y vuelta). Se calculó entonces la probabilidad de descarga de cada unidad en función de la posición del objeto. Se graficó esta probabilidad de descarga suavizada con un filtro de promedio móvil de corta duración (3-5 puntos) en función de la posición del objeto tanto a lo largo de la trayectoria seguida como en el plano x-y (gráfico 3D) de modo de evaluar los cambios en esta.

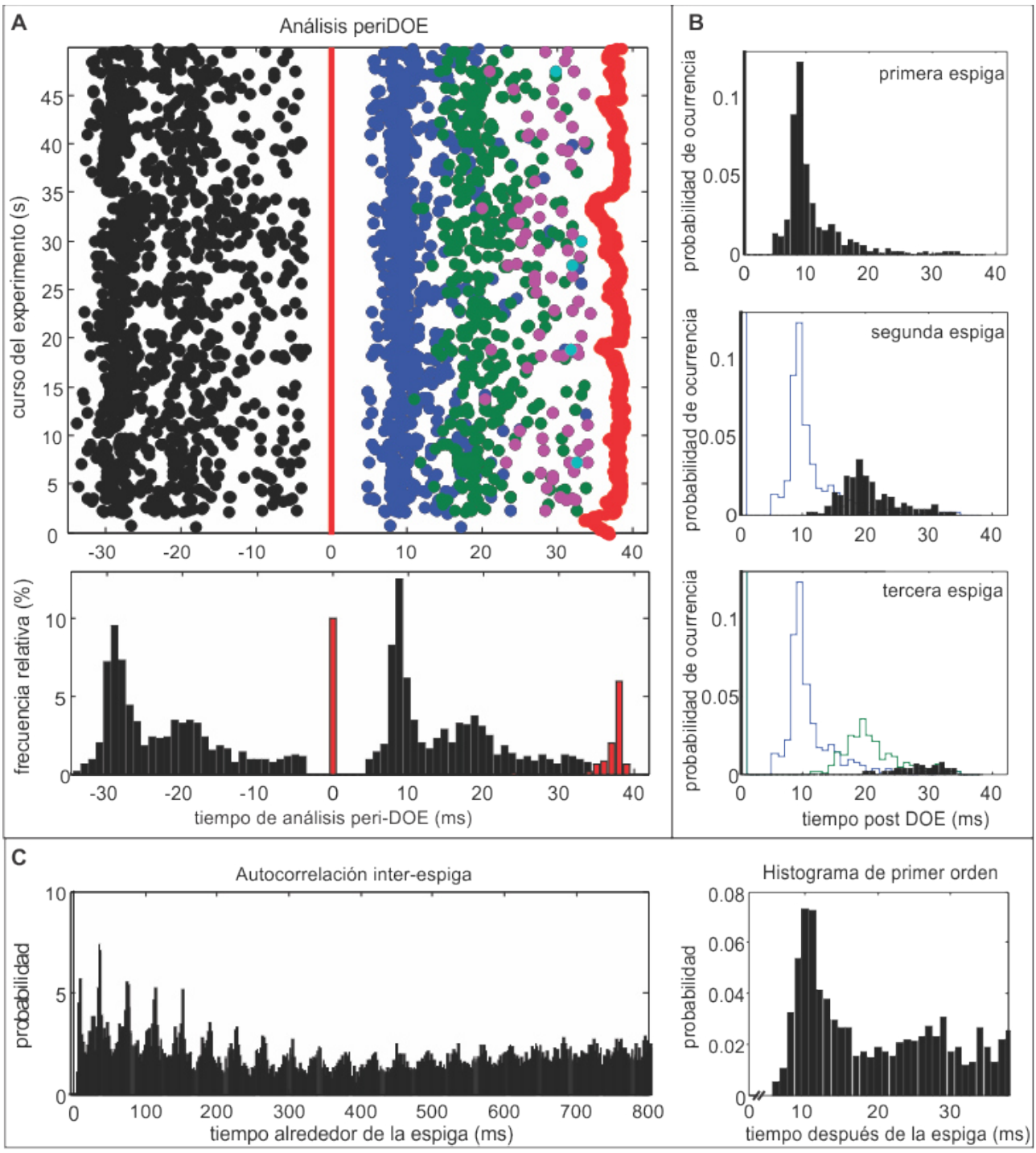

Figura 57. Análisis de los patrones de descarga de las neuronas del LE. A) Una vez seleccionadas las unidades desde el trazo continuo registrado, y con el fin de determinar el patrón basal de descarga de las mismas, mediante herramientas de MATLAB se construyó para cada unidad el raster peri-DOE (panel superior) y el histograma peri-DOE (panel inferior). Los puntos negros (pre-DOE), azules, verdes y magentas (post-DOE) del raster señalan la ocurrencia de cada espiga. En el periodo post-DOE, las espigas en el mismo ciclo son indicadas por puntos de colores diferentes (azul, verde y magenta según sea la primera, segunda o tercera espiga del ciclo respectivamente). En rojo se indica el tiempo de la DOE. B) Para describir mejor la estructura del histograma peri-DOE, se calcularon por separado los histogramas de las tres primeras espigas consecutivas. C) El histograma de autocorrelación (panel izquierdo) y el histograma interepigas de primer orden (panel derecho) brindan información adicional sobre la periodicidad de la descarga de la unidad y la relación temporal entre las descargas consecutivas en el mismo ciclo.

Referencias

Aguilera, P.A., Caputi, A.A. (2003). Electroreception in *Gymnotus carapo*: detection of changes in waveform of the electrosensory signals. *J. Exp. Biol.,* 206, 989–998.

Aguilera, P.A., Castelló, M.E., Caputi, A.A.(2001). Electroreception in *Gymnotus carapo*: differences between self-generated and conspecific-generated signal carriers. *J. Exp. Biol.,* 204, 185-198.

Aguilera, P.A., Pereira, A.C., Caputi A.A. (2012) Active electrolocation in pulse gymnotids: sensory consequences of objects' mutual polarization. *J. Exp. Biol.*, *215*(9), 1533-1541.

Assad, C., Rasnow, B., Stoddard, P. K. (1999). Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J. Exp. Biol.,* 202, 1185-1193.

Babineau, D., Longtin, A., Lewis, J. E. (2006). Modeling the electric field of weakly electric fish. *J. Exp. Biol.,* 209, 3636-3651.

Babineau, D., Lewis, J. E., Longtin, A. (2007). Spatial acuity and prey detection in weakly electric fish. *PLoS Comput. Biol.,* 3, e38.

Bacelo, J., Engelmann, J., Hollmann, M., Von Der Emde, G., Grant, K. (2008). Functional foveae in an electrosensory system. *J. Comp. Neurol., 511*(3), 342-359.

Bacher, M. (1983). A new method for the simulation of electric fields, generated by electric fish, and their distorsions by objects. *Biol. Cybern., 47*(1), 51-58.

Baillet-Derbin, C. (1988). Motoneuron organization in the spinal cord of three teleost fishes, Gymnotus carapo (Gymnotidae), Gnathonemus petersii (Mormyridae) and Salmo trutta (Salmonidae). *Archives d'anatomie microscopique et de morphologie expérimentale*, *1*(4), 160-170.

Bastian, J. (1975). Receptive fields of cerebellar cells receiving exteroceptive input in a gymnotid fish. *J. Neurophysiol., 38*(2), 285-300.

Bastian, J. (1976a). The range of electrolocation: a comparison of electroreceptor responses and the responses of cerebellar neurons in a gymnotid fish. *J. Comp. Physiol.*, *108*(2), 193-210.

Bastian, J. (1976b). Frequency response characteristics of electroreceptors in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. *J. Comp. Physiol.*, *112*(2), 165-180.

Bastian, J. (1977). Variations in the frequency response of electroreceptors dependent on receptor location in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. *J. Comp. Physiol.*, *121*(1), 53-64.

Bastian, J. (1981a). Electrolocation I. How the electroreceptors of *Apteronotus albifrons* code for moving objects and other electrical stimuli. *J. Comp. Physiol.* 144, 465-479.

Bastian, J. (1981b). Electrolocation II. The effects of moving objects and other electrical stimuli on the activities of two categories of posterior lateral line lobe cells in *Apteronotus albifrons. J. Comp. Physiol.,* 144, 481-494.

Bastian, J. (1986a). Electrolocation: behavior, anatomy and physiology. In *Electroreception* (ed. T. H. Bullock and W. Heiligenberg), pp. 577-612. New York, NY: Wiley.

Bastian, J. (1986b). Gain control in the electrosensory system mediated by descending inputs to the electrosensory lateral line lobe. *J. Neurosci.,* 6, 553–556.

Bastian, J. (1986c). Gain control in the electrosensory system: a role for the descending projections to the electrosensory lateral line lobe. *J. Comp. Physiol. A,* 158, 505–515.

Bastian, J. (1990) Electroreception. In *Comparative Perception,* vol II, *Complex Signals* (ed. W.C. Stebbins and M.H. Berkeley), pp. 35-89. New York: John Wiley.

Bastian, J. (1995). Pyramidal-cell plasticity in weakly electric fish: a mechanism for attenuating responses to reafferent electrosensory inputs. *J. Comp. Physiol., A* 176 (1), 63–78.

Bastian, J., Bratton, B. (1990). Descending control of electroreception. I. Properties of nucleus praeeminentialis neurons projecting indirectly to the electrosensory lateral line lobe. *J. Neurosci.*, 10(4), 1226-1240.

Bastian, J., Courtright, J. (1991). Morphological correlates of pyramidal cell adaptation rate in the electrosensory lateral line lobe of weakly electric fish. *J. Comp. Physiol. A,* 168 (4), 393–407.

Bastian, J., Heiligenberg, W. (1980). Neural correlates of the jamming avoidance response of *Eigenmannia*. *J. Comp. Physiol., 136*(2), 135-152.

Bastian, J., Nguyenkim, J. (2001). Dendritic modulation of burst-like firing in sensory neurons. *J. Neurophysiol., 85*(1),

10-22.

Bastian, J., Courtright, J., Crawford, J. (1993). Commissural neurons of the electrosensory lateral line lobe of Apteronotus leptorhynchus: morphological and physiological characteristics. *J. Comp. Physiol. A,* 173, 257–274.

Bastian, J., Chacron, M. J., Maler, L. (2002). Receptive field organization determines pyramidal cell stimulus-encoding capability and spatial stimulus selectivity. *J. Neurosc.*, *22*(11), 4577-4590.

Bastian, J., Chacron, M., Maler, L. (2004). Plastic and nonplastic pyramidal cells perform unique roles in a network capable of adaptive redundancy reduction. *Neuron* 41, 767–779.

Batista, G., Zubizarreta, L., Perrone, R., Silva, A. (2012). Non-sex-biased dominance in a sexually monomorphic electric fish: fight structure and submissive electric signalling. *Ethology* **118**, 398-410.

Belbenoit, P (1970). Conditionnement instrumental de l'electroperception des objets chez Gnathonemus petersii (Mormyridae, Teleostei, Pisces). *Z. Vergl. Physiol., 67*(2), 192-204.

Bell, C.C. (1979). Central nervous system physiology of electroreception, a review. *J. Physiol. Paris* 75, 361–379.

Bell, C.C. (1981). An efference copy which is modified by reafferent input. *Science* 214, 450–453.

Bell, C. C. (1982). Properties of a modifiable efference copy in an electric fish.*J. Neurophysiol.,* 46(6), 1043-1056.

Bell, C.C. (1989). Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *J. Exp. Biol*., 146, 229–253.

Bell, C. C., Russell, C. J. (1978). Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acousticolateral area. *J. Comp. Neurol, 182*(3), 367-382.

Bell, C. C., Szabo, T. (1986). Electroreception in mormyrid fish: central anatomy. *Electroreception*, 375-421.

Bell, C.C., Grant, K. (1989). Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *J. Neurosci.,* 9, 1029–1044.

Bell, C.C., Grant, K. (1992). Sensory processing and corollary discharge effects in the mormyromast regions of the mormyrid electrosensory lobe. II. Cell type and corollary discharge plasticity. *J. Neurophysiol*., 68, 859–875.

Bell, C., Maler, L (2005). Central neuroanatomy of electrosensory systems in fish. In *Electroreception* (Eds.T.H. Bullock, C.D. Hopkins, A.N. Popper, R.R. Fay), Springer, New York, 68-111.

Bell, C.C., Szabo,T. (1986). Electroreception: behavior, anatomy and physiology. In: Bullock, T.H., Heiligenberg, W. (Eds.), Electroreception. Wiley, NewYork, pp.577–612.

Bell, C.C., Grant, K., Serrier, J. (1992). Sensory processing and corollary discharge effects in the mormyromast regions of the mormyrid electrosensory lobe. I. Field potentials, cellular activity in associated structures. *J. Neurophysiol.,* 68, 843–858.

Bell, C.C., Caputi, A., Grant, K., Serrier, J. (1993). Storage of a sensory pattern by anti- Hebbian synaptic plasticity in an electric fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 90, 4650–4654.

Bell, C.C., Caputi, A.A., Grant, K. (1997a). Physiology and plasticity of morphologically identified cells in the mormyrid electrosensory lobe. *J. Neurosci.,* 17, 6409–6423.

Bell, C.C., Han, V.Z., Sugawara, S., Grant, K. (1997b). Synaptic plasticity in a cerebellum-like structure depends on temporal order. *Nature,* 387, 278–281.

Belbenoit, P. (1970). Conditionnement instrumental de l'electroperception des objets chez *Gnathonemus petersii* (Mormyridae, Teleostei, Pisces). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, *67*(2), 192-204.

Bennett, M. V. (1970). Comparative physiology: electric organs. *Annu. Rev. Physiol., 32*(1), 471-528.

Bennett, M.V.L. (1971) Electric organs. In: Fish Physiology W.S. Hoar, D.J. Randall, eds.: Academic Press, London), pp. 347-491.

Berman, N.J., Maler, L. (1998a). Distal versus proximal inhibitory shaping of feedback excitation in the electrosensory lateral line lobe: implications for sensory filtering. *J. Neurophysiol.,* 80, 3214–3233.

Berman, N.J., Maler, L. (1998b). Interaction of GABAA-mediated inhibition with voltage-gated currents of pyramidal cells: computational mechanism of a sensory searchlight? *J. Neurophysiol.,* 80, 3197–3213.

Berman, N.J., Maler, L. (1998c). Inhibition evoked from primary afferents in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish (Apteronotus leptorhynchus). *J. Neurophysiol.,* 80, 3173–3196.

Berman, N.J., Maler, L. (1999). Neural architecture of the electrosensory lateral line lobe: adaptations for coincidence detection, a sensory searchlight and frequency, dependent adaptative filtering. *J. Exp. Biol.,* 202, 1243–1253.

Black-Cleworth, P. (1970). *The Role of Electrical Discharges in the Non-Reproductive Social Behaviour of Gymnotus carapo (Gymnotidae, Pisces)*, Vol. 3 of Animal Behaviour Monographs, pp. 1-77. London: Baillière, Tindall & Cassell.

Blake, R.W. (1983). Fish Locomotion. Cambridge University Press, Cambridge.

Bodznick, D., Montgomery, J. C., Carey, M. (1999). Adaptive mechanisms in the elasmobranch hindbrain. *J. Exp. Biol., 202*(10), 1357-1364.

Bratton, B., Bastian, J. (1990). Descending control of electroreception. II. Properties of nucleus praeeminentialis neurons projecting directly to the electrosensory lateral line lobe. *J. Neurosci.,* 10(4), 1241-1253.

Brecht, M., Preilowski, B., Merzenich, M.M. (1997). Functional architecture of the mystacial vibrissae. *Behav. Brain Res*. 84 (1), 81–97.

Budelli, R., Caputi, A.A. (2000). The electric image in weakly electric fish: perception of objects of complex impedance. *J. Exp. Biol.,* **203**, 481-492.

Budelli, R., Caputi, A., Gomez, L., Rother, D., Grant, K. (2002). The electric image in *Gnathonemus petersii*. *J. Physiol. Paris* 96, 421-429.

Bullock, T.H. (1982) Electroreception. Ann. Revue Neurosci. 5: 121-170.

Bullock, T. H. (1997). Signals and signs in the nervous system: the dynamic anatomy of electrical activity is probably information-rich. *Proc. Natl. Acad. Sci*, 94: 1-6.

Bullock, T.H., Hagiwara, S., Kusano, K., Negishi, K. (1961). Evidence for a category of electroreceptors in the lateral line of gymnotid fishes. *Science,* 134, 1426-1427.

Camhi, J.M. (1984). Neuroethology: nerve cells and the natural behaviour of animals, Mass. Sinauer Associates, Sunderland.

Caputi, A.A. (1999). The electric organ discharge of pulse gymnotiforms: the transformation of a simple impulse into a complex spatio-temporal electromotor pattern. *J. Exp. Biol.,* 202, 1229–1241.

Caputi, A.A. (2004). Contributions of electric fish to the understanding of reafferent sensory systems. *J. Physiol. Paris,* 98, 81–97.

Caputi,A.A. (2011). Electric organs. In:Farrell,A.(Ed.),Encyclopedia of Fish Physiology: From genome to environment. Academic press. Elsevier, pp.387–397.

Caputi, A., Budelli,R. (1995).The electric image in weakly electric fish. II. A data based model of wave form generation in Gymnotus carapo. *J. Computat. Neurosci.,* 2,131–147.

Caputi, A. A., Budelli, R. (2006). Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *J. Comp. Physiol. A,* 192, 587-600.

Caputi, A. A., Nogueira, J. (2012). Identifying self-and nonself-generated signals: lessons from electrosensory systems. In *Sensing in Nature* (pp. 107-125). Springer US.

Caputi, A., Macadar, O., Trujillo-Cenóz, O. (1989). Waveform generation in Gymnotus carapo. III. Analysis of the fish body as an electric source. *J. Comp. Physiol.* A, 165, 361–370.

Caputi, A., Macadar, O., Trujillo-Cenóz, O. (1994). Waveform generation in Rhamphichthys rostratus (L.) (Teleostei, Gymnotiformes). The electric organ and its spatiotemporal activation pattern. *J. Comp. Physiol. A*, 174, 633–642.

Caputi, A.A., Budelli, R., Grant, K., Bell, C.C. (1998). The electric image in weakly electric fish. Physical images of resistive objects in Gnathonemus petersii. *J. Exp. Biol.,* 201, 2115–2128.

Caputi, A. A., Castelló, M. E., Aguilera, P., Trujillo-Cenóz, O. (2002). Electrolocation and electrocommunication in pulse gymnotids: signal carriers, pre-receptor mechanisms and the electrosensory mosaic. *J.Physiol. Paris*, 96(5), 493-505.

Caputi, A.A., Aguilera, P.A., Castelló, M.E. (2003). Probability and amplitude of the novelty response as a function of the change in contrast of the reafferent in Gymnotus carapo. *J. Exp. Biol.,* 206, 999–1010.

Caputi, A.A., Carlson, B.A., Macadar, O. (2005). The electric organs and their control. In: Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds.), Electroreception. Springer, New York, pp. 410–452.

Caputi, A.A., Nogueira, J., Pereira, C. (2007). Neural electrosensory images at the electrosensory lobe of pulse gymnotids. 7th International Neural coding Workshop, Montevideo.

Caputi, A.A., Castelló, M.E., Aguilera, P.A., Pereira, A.C., Nogueira, J., Rodríguez-Cattáneo, A., Lezcano, C. (2008). Active electroreception in Gymnotus omari: imaging, object discrimination, and early processing of actively generated signals. *J. Physiol. Paris,* 102 (4–6), 256–271.

Caputi, A.A., Aguilera, P.A., Pereira A.C. (2011). Active Electric Imaging: Body-Object Interplay and Object´s "Electric Texture". *PLoS ONE* 6(8): e22793.

Carlson, B.A., Hopkins,C.D. (2004). Stereotyped temporal patterns in electrical communication. *Anim. Behav.,* 68, 867–

878.

Carr, C.E., Maler, L. (1986). Electroreception in gymnotiform fish. Central anatomy and physiology. In: Bullock, T.H., Heiligenberg, W. (Eds.), Electroreception. Wiley, New York, pp. 319–373.

Carr, C., Maler, L. y Sas. E. (1982) Peripheral organization and central projections of the electrosensory nerves in gymnotiform fish. J. Comp. Neurol. 211: 139-153.

Castelló, M., Caputi, A., Trujillo-Cenóz, O. (1998). Structural and functional aspects of the fast electrosensory pathway in the electrosensory lateral line lobe of the pulse fish Gymnotus carapo. *J. Comp. Neurol.,* 401, 549–563.

Castelló, M. E., Aguilera, P. A., Trujillo-Cenóz, O., Caputi, A. A. (2000). Electroreception in *Gymnotus carapo*: pre-receptor processing and the distribution of electroreceptor types. *J. Exp. Biol.,* 203, 3279-3287.

Chacron, M. J. (2006). Nonlinear information processing in a model sensory system.*J. Neurophysiol.*, *95*(5), 2933-2946.

Chacron, M. J., Fortune, E. S. (2010). Subthreshold membrane conductances enhance directional selectivity in vertebrate sensory neurons. *J. Neurophysiol., 104*(1), 449-462.

Chacron, M.J., Doiron, B., Maler, L., Longtin, A., Bastian, J. (2003). Non-classical receptive field mediates switch in a sensory neuron's frequency tuning. Nature 423(6935), 77–81.

Chacron, M., Maler, L., Bastian, J. (2005). Electroreceptor neuron dynamics shape information transmission. *Nat. Neurosci.,* 8 (5), 673–678.

Chacron, M. J., Toporikova, N., Fortune, E. S. (2009). Differences in the time course of short-term depression across receptive fields are correlated with directional selectivity in electrosensory neurons. *J. Neurophysiol.*, *102*(6), 3270-3279.

Chacron, M.J., Longtin, A., Maler, L. (2011). Efficient computation via sparse coding in electrosensory neural networks. *Curr. Opin. Neurobiol. ,* 1, 752–760.

Chen, L., House, J. H., Krahe, R. and Nelson, M. E. (2005). Modeling signal and background components of electrosensory scenes. *J. Comp. Physiol. A,* 191, 331-345.

Clarke, S.E., Naud, R., Longtin, A., Maler, L. (2013). Speed-invariant encoding of looming object distance requires power law spike rate adaptation. *PNAS* 110 (33), 13624–13629.

Clarke, S. E., Longtin, A., Maler, L. (2014). A neural code for looming and receding motion is distributed over a population of electrosensory ON and OFF contrast cells. *J. Neurosc.*, *34*(16), 5583-5594.

Darwin, C. (1861). On the Origin of Species, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, third ed. J. Murray, London.

Davis, E. A., Hopkins, C. D. (1988). Behavioural analysis of electric signal localization in the electric fish, *Gymnotus carapo*, Gymnotiformes. *Anim. Behav.* 36, 1658-1671.

de Perera, T. B. (2004). Fish can encode order in their spatial map. *Proc. Biol. Sci.* 271, 2131-2134.

Ellis, L. D., Mehaffey, W. H., Harvey-Girard, E., Turner, R. W., Maler, L., Dunn, R. J. (2007). SK channels provide a novel mechanism for the control of frequency tuning in electrosensory neurons. *J. Neurosc.*, *27*(35), 9491-9502.

Engelmann, J., Bacelo, J., Metzen, M., Pustch, R., Bouton, B., Migliaro, A., Caputi, A., Budelli, R., Grant, K., von der Emde, G. (2008). Electric imaging through active electrolocation: implications for the analysis of complex scenes. *Biol. Cybern*., 98, 519–539.

Enger, P. S., Szabo, T. (1965). Activity of central neurons involved in electroreception in some weakly electric fish (Gymnotidae). *J. Neurophysiol., 28*(5), 800-818.

Enger, P. S., Libouban, S., Szabo, T. (1976a). Fast conducting electrosensory pathway in the mormyrid fish, Gnathonemus petersii. *Neurosci. Lett.*,*2*(3), 133-136.

Enger, P. S., Libouban, S., Szabo, T. (1976b). Rhombo-mesencephalic connections in the fast conducting electrosensory system of the mormyrid fish, Gnathonemus petersii. An HRP study. *Neurosci. Lett., 3*(5-6), 239-243.

Feng, A. S. (1977). The role of the electrosensory system in postural control of the weakly electric fish Eigenmannia virescens. *J. Neurobiol.*, *8*(5), 429-437.

Fernández, F.R., Mehaffey, W.H., Molineux, M.L., Turner, R.W. (2005). High-threshold K+ current increases gain by offsetting a frequency-dependent increase in lowthreshold K+ current. *J. Neurosci.,* 25, 363–371.

Finger, T.E., Bell, C.C., Carr, C.E. (1986). Comparisons among electroreceptive teleosts: why are electrosensory systems so similar. In:Bullock,T.H.,Heiligenberg,W.(Eds.), Electroreception.. Wiley,NewYork,pp.465–481.

Fortune, E. S., Chacron, M. J. (2011). Physiology of tuberous electrosensory systems. *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, *1*, 366-374.

Fulton, J.F.(1946). In: Howell's text book of physiology 15thed. W. B. Saunders Company, Philadelphia 305–333.

Gibson, J. J. (1962). Observations on active touch. *Psychological Review,* 69(6), 477-491.

Gibson, J.J. (1966).The Senses considered as perceptual systems. Houghton Mifflin, Boston.

Gómez, L., Budelli, R., Grant, K. , Caputi, A. A. (2004). Pre-receptor profile of sensory images and primary afferent neuronal representation in the mormyrid electrosensory system. *J. Exp. Biol.,* 207, 2443-2453.

Green, D. M., Swets, J. A. (1966). *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley.

Griffin, D. (1958). Listening in the Dark.Yale University Press New Haven Connecticut.

Hagiwara, S., Szabo, T., Enger, P. S. (1965). Electroreceptor mechanisms in a high-frequency weakly electric fish, *Sternarchus albifrons*. *J. Neurophysiol., 28*(5), 784-799.

Han, V.Z., Grant, K., Bell, C.C. (2000). Reversible associative depression and nonassociative potentiation at a parallel fiber synapse. *Neuron,* 27, 611–622.

Heiligenberg, W. (1973). Electrolocation of objects in the electric fish Eigenmannia (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei). *J.Comp. Physiol. A,* 103, 247–272.

Heiligenberg, W. (1974). Electrolocation and jamming avoidance in aHypopygus (Rhamphichthyidae, Gymnotoidei), an electric fish with pulse-type discharges. *J. Comp. Physiol.*, *91*(3), 223-240.

Heiligenberg, W. (1976). Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish *Brienomyrus*. *J. Comp. Physiol.,* 109, 357-372.

Heiligenberg, W., Dye, J. (1982). Labelling of electroreceptive afferents in a gymnotoid fish by intracellular injection of HRP: The mystery of multiple maps. *J. Comp. Physiol., 148*(3), 287-296.

Hopkins, C. D. (1976). Stimulus filtering and electroreception: tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. *J. Comp. Physiol.*, *111*(2), 171-207.

Hopkins, C.D. (2005). Passive electrolocation and the sensory guidance of oriented behavior. In: Bullock,T.H., Hopkins,C.D., Popper, A.N., Fay,R.R. (Eds.),Electroreception, vol.21. Springer, NewYork, pp.264–289.

Hopkins, C.D., Bass, A.H. (1981). Temporal coding of species recognition signals in an electric fish. *Science,* 212, 85–87.

Jackson, J.D. (1975). Classical Electrodynamics, 2nd Edition, Wiley, New York.

Kalmijn, J. (1974). The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In: Fessard, A. (Ed.), Handbook of Sensory Physiology, vol. III/3. Springer-Verlag, Berlin, pp. 13–58.

Katz. D. (1989). The world of touch (L.E. Krueger, Trans.). *Mahwah. NJ: Rrlbaum. (Original work published 1925)*.

Kawasaki, M. (1993). Independently evolved jamming avoidance response employed identical computational algorithms: a behavioral study of the African electric fish Gymnarchus niloticus. *J. Comp. Physiol. A,* 173, 9–22.

Kawasaki, M. (2005). Physiology of tuberous electrosensory systems. In: Bullock, T.H., Hopkins, C.D., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds.), Electroreception. Springer, New York, pp. 154–194.

Kawasaki, M., Guo, Y.X. (1996). Neuronal circuitry for comparison of timing in the electrosensory lateral line lobe of the African wave electric fish *Gymnarchus niloticus*. *J. Neurosci., 16*, 380–391.

Khosravi-Hashemi, N., Chacron, M.J. (2014). Motion processing across multiple topographic maps in the electrosensory system. Physiol. Rep. 2(3), e00253.

Kennedy, A., Wayne, G., Kaifosh, P., Alviña, K., Abbott, L.F., Sawtell, N.A. (2014). A temporal basis for predicting the sensory consequences of motor commands in an electric fish. *Nat. Neurosci*., 17, 416–422.

Knudsen, E. I. (1975). Spatial aspects of the electric fields generated by weakly electric fish. *J. Comp. Physiol.,* 99, 103-118.

Krahe, R., Maler, L. (2014). Neural mapping the electrosensory system of weakly electric fish. Curr. *Opin. Neurobiol.,* 24, 13–21.

Krahe, R., Bastian, J., Chacron, M. J. (2008). Temporal processing across multiple topographic maps in the electrosensory system. *J. Neurophysiol., 100*(2), 852-867.

Khosravi-Hashemi, N., Chacron, M. J. (2014). Motion processing across multiple topographic maps in the electrosensory system. *Physiological reports*, *2*(3), e00253.

Lannoo, M. J., Lannoo, S. J. (1993). Why do electric fishes swim backwards? An hypothesis based on gymnotiform foraging behavior interpreted through sensory constraints. *Environ. Biol. Fishes*, *36*(2), 157-165.

Lemon, N., Turner, R. W. (2000). Conditional spike backpropagation generates burst discharge in a sensory neuron. *J. Neurophysiol.*, 84(3), 1519-1530.

Lissmann, H.W. (1951). Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus. Cuv. Nature,* 167, 201–202.

Lissmann, H.W. (1958). On the function and evolution of electric organs in fish. *J. Exp. Biol.,* 35, 156–191.

Lissmann, H.W., Machin, K.E. (1958). The mechanism of object location in Gymnarchus niloticus and similar fish. *J. Exp. Biol.,* 35, 451–486.

Llinás, R.R. (2001). I of the Vortex. From Neurons to Self. MIT Press, Cambridge, Massachussets.

Machin, K. E., Lissmann, H. W. (1960). The mode of operation of the electric receptors in Gymnarchus niloticus. *J. Exp. Biol., 37*(4), 801-811.

MacIver, M. A. (2001). The computational neuroethology of weakly electric fish: body modeling, motion analysis and sensory signal estimation. PhD thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign.

MacIver, M. A., Sharabash, N. M., Nelson, M. E. (2001). Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: motion analysis and effects of water conductivity. *J. Exp. Biol.,* 204, 543-557.

MacIver, M. A., Patankar, N. A., Shirgaonkar, A. A. (2010). Energy-information trade-offs between movement and sensing. *PLoS Comput. Biol.*, *6*(5), e1000769.

Maler, L. (1979). The posterior lateral line lobe of certain gymnotoid fish: quantitative light microscopy. *J. Comp. Neurol.,* 183, 323–363.

Maler, L. (2009a). Receptive field organization across multiple electrosensory maps. I. Columnar organization and estimation of receptive field size. *J. Comp. Neurol.,* 516, 376–393.

Maler, L. (2009b). Receptive field organization across multiple electrosensory maps. II. Computational analysis of the effects of receptive field size on prey localization. *J. Comp. Neurol.,* 516, 394–422.

Maler, L., Mugnaini, E. (1994). Correlating gamma-aminobutyric acidergic circuits and sensory function in the electrosensory lateral line lobe of a gymnotiform fish. *J. Comp. Neurol.,* 34, 224–252.

Maler, L., Karten, H. J., Bennett, M.V.L. (1973). The central connections of the anterior lateral line nerve of Gnathonemus petersii. *J. Comp. Neurol., 151*(1), 67-84.

Maler, L., Sas, E., Rogers, J. (1981). The cytology of the posterior lateral line lobe of wave-type weakly electric fish (Gymnotidae): dendritic differentiation and synaptic specificity in a simple cortex. *J. Comp. Neurol.,* 195, 87–139.

Maler, L., Sas, E., Carr, C.E., Matsubara, J.(1982). Efferent projections of the posterior lateral line lobe in gymnotiform fish. *J. Comp. Neurol.,* 211, 154–164.

Maler, L., Sas, E., Johnston, S., Ellis, W. (1991). An atlas of the brain of the electric fish Apteronotus leptorhynchus. J*. Chem. Neuroanat.,* 4, 1–38.

Marsat, G., Longtin, A., Maler, L. (2012). Cellular and circuit properties supporting different sensory coding strategies in electric fish and other systems. *Curr. Opin. Neurobiol.,* 22, 686–692.

Mathieson, W.B., Heiligenberg, W., Maler, L. (1987). Ultrastructural studies of physiologically identified electrosensory afferent synapses in the gymnotiform fish, Eigenmannia. *J. Comp. Neurol.,* 255, 526–537.

Matsushita, A., Kawasaki, M. (2004). Unitary giant synapses embracing a single neuron at the convergence sites of time-coding pathway of an electric fish, Gymnarchus niloticus. *J. Comp. Neurol.,* A. 472, 140–155.

Matsushita, A., Pyon, G., Kawasaki, M. (2013). Time disparity sensitive behavior and its neural substrates of a pulse-type gymnotiform electric fish, Brachyhypopomus gauderio. *J. Comp. Physiol. A,* 199, 583–599.

Mc Gregor, P.K., Westby, G.W.M. (1992). Discrimination of individually characteristic electric organ discharges by a weakly electric fish. *Anim.Behav.,* 43, 977–986.

Meek, J., Grant, K., Sugawara, Y., Hafmans, T. G. M., Veron, M., Denizot, J. P. (1996). Interneurons of the ganglionic layer in the mormyrid electrosensory lateral line lobe: morphology, immunohistochemistry, and synaptology. *J. Comp. Neurol., 375*(1), 43-65.

Meek, J., Grant, K., Bell, C.C. (1999). Structural organization of the mormyrid electrosensory lateral line lobe. *J. Exp. Biol.,* 202, 1291–1300.

Mehaffey, W.H., Doiron, B., Maler, L., Turner, R.W. (2005). Deterministic multiplicative gain control with active dendrites. *J. Neurosci.,* 25, 9968–9977.

Mehaffey, W. H., Fernandez, F. R., Rashid, A. J., Dunn, R. J., Turner, R. W. (2006). Distribution and function of potassium channels in the electrosensory lateral line lobe of weakly electric apteronotid fish. *J. Comp. Physiol. A*, *192*(6), 637-648.

Mehaffey, W.H., Fernandez, F.R., Doiron, B., Turner, R.W. (2008). Regulation of somatic firing dynamics by back

propagation dendritic spikes. *J. Physiol. Paris,* 102, 181–194.

Metzen, M.G., Chacron, M.J. (2014). Weakly electric fish display behavioral responses to envelopes naturally occurring during movement: implications for neural processing. *J. Exp. Biol.,* 217 (8), 1381–1391.

Metzner, W., Juranek, J. (1997). A sensory brain map for each behavior?. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 94*(26), 14798-14803.

Metzen, M. G., Engelmann, J., Bacelo, J., Grant, K., Von der Emde, G. (2008). Receptive field properties of neurons in the electrosensory lateral line lobe of the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii. J. Comp. Physiol. A*, *194*(12), 1063-1075.

Meyer, J.H. (1982). Behavioral responses of weakly electric fish to complex impedances, *J. Comp. Physiol. A,* 145, 459-470.

Meyer, D. L., Heiligenberg, W., Bullock, T. H. (1976). The ventral substrate response. *J. Comp. Physiol. A*, 109(1), 59-68.

Migliaro, A. (2006). Mecanismos de generación de imágenes eléctricas en Gnathonemus petersii; el papel del cuerpo del pez en el acondicionamiento prerreceptorial. MSc thesis, University de la República, Montevideo, Uruguay.

Migliaro, A., Caputi, A. A., Budelli, R. (2005). Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comput. Biol.,* 1, e:16.

Mohr, C., Roberts, P.D., Bell, C.C. (2003a). The mormyromast region of the mormyrid electrosensory lobe. I. Responses to corollary discharge and electrosensory stimuli. *J. Neurophysiol.,* 90, 1193–1210.

Mohr, C., Roberts, P.D., Bell, C.C. (2003b). The mormyromast region of the mormyrid electrosensory lobe. II. Responses to input from central sources. *J. Neurophysiol.,*90 (2), 1211–1223.

Mountcastle, V.B. (1980). Medical Physiology14th ed. C. V. Mosby Company, St. Louis.

Nelson, M. (1994). A mechanism for neuronal gain control by descending pathways. Neural Comput, 6: 242-254.

Nelson, M. E. (2005). Target detection, image analysis, and modeling in electroreception. In *Handbook of Auditory Research*, Vol. 21 (ed. T. H. Bullock, C. D.Hopkins, A. N. Popper and R. Fay), pp. 290-317. Springer.

Nelson, M. E., MacIver, M. A. (1999). Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *J. Exp. Biol.,* 202, 1195-1203.

Nelson, M. E., MacIver, M. A. (2006). Sensory acquisition in active sensing system. *J. Comp. Physiol. A,* 192, 573-586.

Nogueira, J. (2011). Papel de las propiedades de una “one-spike neuron” en la implementación de un filtro sensorial. PhD thesis, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Nogueira, J., Caputi, A.A. (2011). Timing actions to avoid refractoriness: a simple solution for streaming sensory signals. *PLoSOne* 6, e22159.

Nogueira, J., Caputi, A.A. (2013). From the intrinsic properties to the functional role of a neuron phenotype: an example from electric fish during signal trade-off. *J. Exp. Biol.* 216, 2380–2392.

Nogueira, J., Castelló, M., Caputi, A. (2006). The role of single spiking spherical neurons in a fast sensory pathway. *J. Exp. Biol.,* 209, 1122–1134.

Nunez, P. (1981). In: Electric Fields of the Brain. The Neurophysics of EEG. Oxford University Press, New York.

Pedraja, F., Aguilera, P., Caputi, A.A., Budelli, R. (2014). Electric imaging through evolution, a modeling study of commonalities and differences. *PLoS Comput. Biol.* 10 (7), e1003722.

Pereira, A. C. (2009). Alcance espacial y efectos de contexto en el sentido eléctrico activo de *Gymnotus omari*. MSc thesis, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

Pereira, A. C., Caputi, A. A. (2010). Imaging in electrosensory systems. *Interdiscipl. Sci. Comput. Life Sci., 2*(4), 291-307.

Pereira, A. C., Centurión, V., Caputi, A. A. (2005). Contextual effects of small environments on the electric images of objects and their brain evoked responses in weakly electric fish. *J. Exp. Biol.,* 208, 961-972.

Pereira, A.C., Caputi, A.A. (2010) Imaging in Electrosensory Systems. *Interdiscipl. Sci. Comput. Life Sci.* 2, 291 – 307.

Pereira, A. C., Aguilera, P., Caputi, A. A. (2012a). The active electrosensory range of *Gymnotus omararum. J. Exp. Biol.*, *215*(18), 3266-3280.

Pereira, A.C., Aguilera, P., Caputi, A. (2012b). Poster Object Attributes Through Active Electroreception. I Congreso FALAN. <http://0305.nccdn.net/4_2/000/000/081/26a/Definitive-PostersSMCF-UPDATE01oct2012-relacion_carteles_lv12-Hoja1.pdf>.

Pereira, A. C., Rodriguez-Cattaneo, A., Caputi, A. A. (2014). The slow pathway in the electrosensory lobe of *Gymnotus omararum*: Field potentials and unitary activity. *J. Physiol. Paris*, 108(2), 71-83.

Poincaré, H. (1902). La Science et l'Hypothèse. Paris: Flammarion.

Post, N., von der Emde, G. (1999). The "novelty response" in an electric fish: response properties and habituation. *Physiol. Behav.*, 68(1), 115-128.

Push, S., Moller, P. (1979). Spatial aspects of electrolocataion in the Mormyrid fish *Gnathonemus petersii. J. Physiol.,* 75, 355-357.

Pusch, R., Von Der Emde, G., Hollmann, M., Bacelo, J., Nöbel, S., Grant, K., Engelmann, J. (2008). Active sensing in a mormyrid fish: electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation.*J. Exp. Biol.*, *211*(6), 921-934.

Rasnow, B (1996). The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *J. Comp. Physiol.* A, 178, 397-411.

Rasnow, B., Bower, J. M. (1996). The electric organ discharges of the gymnotiform fishes. I. *Apteronotus leptorhynchus. J. Comp. Physiol. A,* 178, 383-396.

Révész, G. (1950). *Psychology and art of the blind*. London: Lonemans. Green.

Réthelyi, M., Szabo, T. (1973a). Neurohistological analysis of the lateral line lobe in a weakly electric fish *Gymnotus carapo*. *Exp. Brain Res*. ,18, 323–339.

Réthelyi, M., Szabo, T. (1973b). A particular nucleus in the mesencephalon of a weakly electric fish *Gymnotus carapo*, gymnotidae. I. Light microscopic structure. *Exp. Brain. Res.,* 17, 229–241.

Richer-de-Forges, M. M., Crampton, W. G., Albert, J. S. (2009). A new species of Gymnotus (Gymnotiformes, Gymnotidae) from Uruguay: description of a model species in neurophysiological research. *Copeia, 2009*(3), 538-544.

Rodríguez-Cattaneo, A., Pereira, A. C., Aguilera, P. A., Crampton, W. G., Caputi, A. A. (2008). Species-specific diversity of a fixed motor pattern: the electric organ discharge of Gymnotus. *PLoS One*, *3*(5), e2038.

Rodríguez-Cattáneo, A., Pereira, A.C., Caputi, A. (2012). The cells of the electrosensory lobe: firing patterns and modulation by objects. I. Congreso FALAN. <http://0305.nccdn.net/4_2/000/000/081/26a/Definitive-PostersSMCFUPDATE01oct2012-relacion_carteles_lv12-Hoja1.pdf>.

Rother, D., Migliaro, A., Canetti, R., Gómez, L., Caputi, A., Budelli, R. (2003). Electric images of two low resistance objects in weakly electric fish. *Biosystems* 71, 169-177.

Sanguinetti-Scheck, J. I., Pedraja, E. F., Cilleruelo, E., Migliaro, A., Aguilera, P., Caputi, A. A, Budelli, R. (2011). Fish geometry and electric organ discharge determine functional organization of the electrosensory epithelium. *PLoS One* **6**: e27470.

Sas, E., Maler, L. (1983). The nucleus praeminentialis: a Golgi study of a feedback center in the electrosensory system of gymnotid fish. *J. Comp. Neurol.,* 221, 127–144.

Sas, E., Maler, L. (1987). The organization of afferent input to the caudal lobe of the cerebellum of the gymnotid fish Apteronotus leptorhynchus. *Anat. Embryol.* (Berl.), 177, 55–79.

Saunders, J., Bastian, J. (1984). The physiology and morphology of two types of electrosensory neurons in the weakly electric fishApteronotus leptorhynchus. *J. Comp. Physiol. A*, *154*(2), 199-209.

Savard, M., Krahe, R., Chacron, M. J. (2011). Neural heterogeneities influence envelope and temporal coding at the sensory periphery. *Neuroscience*,172, 270-284.

Sawtell, N.B. (2010). Multimodal integration in granule cells as a basis for associative plasticity and sensory prediction in a cerebellum-like circuit. *Neuron* 66 (4), 573–784.

Sawtell, N.B., Bell, C.C. (2008). Adaptive processing in electrosensory systems: links to cerebellar plasticity and learning. *J. Physiol. Paris,* 102, 223–232.

Sawtell, N.B., Williams, A. (2008). Transformations of electrosensory encoding associated with an adaptive filter. *J. Neurosci.,* 28 (7), 1598–1612.

Sawtell, N.B., Williams, A., Bell, C.C. (2007). Central control of dendritic spikes shapes the responses of Purkinje-like cells through spike timing-dependent synaptic plasticity. *J. Neurosci.,* 27, 1552–1565.

Scheich, H. (1977). Neural basis of communication in the high frequency electric fish, Eigenmannia virescens (jamming avoidance response). *J. Comp. Physiol.*, *113*(2), 229-255.

Scheich, H., Bullock, T. H., Hamstra, R. H. (1973). Coding properties of two classes of afferent nerve fibers: high-frequency electroreceptors in the electric fish, Eigenmannia. *J. Neurophysiol.*, *36*(1), 39-60.

Scheich, H., Bullock, T.H. (1974). The detection of electric fields from electric organs. In: Fessard, A. (Ed.), Handbook of Sensory Physiology. Electroreceptors and other Specialized Receptors in Lower Vertebrates, vol. III/3. Springer-

Verlag, Berlin, pp. 201–257.

Schiffman, H. R. (1982). Sensation and perception: An integrated approach, 2nd ed. New York: Wiley

Schlegel, P. A. (1973). Perception of objects in weakly electric fish Gymnotus carapo as studied in recordings from rhombencephalic neurons. E*xp. Brain Res.*, 18(4), 340-354.

Schlegel, P. A. (1974). Activities of rhombencephalic units in mormyrid fish. *Exp. Brain Res., 19*(3), 300-313.

Schluger, J. H. and Hopkins, C. D. (1987). Electric fish approach stationary signal sources by following electric current lines. *J. Exp. Biol.* **130**, 359-367

Schnitzler, H. U. (1973). Control of Doppler shift compensation in the greater horseshoe bat, Rhinolophus ferrumequinum.*J. Comp. Physiol.*, *82*(1), 79-92.

Sears, F.W., Zemanski, M.W. (1954). Física General. Aguilar, Madrid.

Sherrington, C. (1906). The Integrative Action of the Nervous System. Yale University Press, New Heaven Connecticut.

Shumway, C. A. (1989a). Multiple electrosensory maps in the medulla of weakly electric gymnotiform fish. I. Physiological differences. *J. Neurosci., 9*(12), 4388-4399.

Shumway, C.A. (1989b). Multiple electrosensory maps in the medulla of weakly electric gymnotiform fish. II. Anatomical differences. *J. Neurosci.,* 9(12), 4400–4415.

Shumway, C. A., Maler, L. (1989). GABAergic inhibition shapes temporal and spatial response properties of pyramidal cells in the electrosensory lateral line lobe of gymnotiform fish. *J. Comp. Physiol. A*, *164*(3), 391-407.

Sicardi, A., Caputi, A. A., Budelli, R. (2000). Physical basis of distance discrimination in weakly electric fish. *Physica A,* 283, 86-93.

Silva, A.,Quintana,L.,Perrone,R.,Sierra,F. (2008). Sexual and seasonal plasticity in the emission of social electric signals. Behavioral approach and neural bases. *J.Physiol. Paris,* 102, 272–278.

Snyder, J. B., Nelson, M. E., Burdick, J. W. and MacIver, M. A. (2007). Omnidirectional sensory and motor volumes in electric fish. *PLoS Biol.* 5, e301.

Sokolov E. N. (1990). The orienting response and future direction of its development. *Pavlov. J. Biol. Sci*., 25, 142-150.

Sotelo, C., Réthelyi, M., Szabo, T. (1975). Morphological correlates of electrotonic coupling in the magnocellular mesencephalic nucleus of the weakly electric fish Gymnotus carapo. *J. Neurocytol.,* 4, 587–607.

Stamper, S. A., Fortune, E. S., Chacron, M. J. (2013). Perception and coding of envelopes in weakly electric fishes. *J. Exp. Biol.*, *216*(13), 2393-2402.

Stoddard, P.K. (1998). Detection of multiple stimulus features forces a trade-off in the pyramidal cell network of a gymnotiform electric fish's electrosensory lateral line lobe. *J. Comp. Physiol. A,* 182, 103–113.

Stoddard, P. K., Rasnow, B., Assad, C. (1999). Electric organ discharge of the gymnotiform fishes. III. *Brachyhypopomus. J. Comp. Physiol. A,* 184, 609-630.

Swets, J. A., Dawes, R. M., Monahan, J. (2000). Psychological science can improve diagnostic decisions. *Psychol. Sci. Public Interest,* 1, 1-26.

Szabo, T. (1965). Sense organs of the lateral line system in some electric fish of the Gymnotidae, Mormyridae and Gymnarchidae. *J. Morphol.*, *117* (2), 229-249.

Szabo, T. (1967). Activity of peripheral and central neurons involved in electroreception. In: Cahn, P. (Ed.), Lateral Line Detectors. Indiana University Press, pp. 295–311.

Szabo, T. (1974). Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. En: Handbook of sensory physiology, Vol. III/3. Electroreceptors and other specialized receptors in lower vertebrates (Ed. A.Fessard), Springer, Berlin.

Szabo, T., Fessard, A. (1974). Physiology of electroreceptors. In *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertrebrates* (pp. 59-124). Springer Berlin Heidelberg.

Szabo, T., Sakata, H., Ravaille, M.(1975). An electrotonically coupled pathway in the central nervous system of some teleost fish, gymnotidae and mormyridae. *Brain Res*., 95, 459–474.

Szabo,T., Libouban,S., Denizot, J.P. (1990). A well defined spinocerebellar system in the weakly electric teleost fish *Gnathonemus petersii.* A tracing and immuno-histochemical study. Arch. Ital. Biol., 128, 229.

Trujillo-Cenóz, O., Bertolotto, C. (1988). Some aspects of the structural organization of the spinal cord of Gymnotus carapo (Teleostei, gymnotiformes) II. The motoneurons. *J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res.*, *101*(2), 224-235.

Trujillo-Cenóz, O., Echague, J.A., Bertolotto, C., Lorenzo, D. (1986). Some aspects of the structural organization of the spinal cord of Gymnotus carapo (teleostei, gymnotiformes): I. The electromotor neurons. *J. Ultrastruct. Mol.*

Struct. Res., 97, 130–143.

Turner, R.W., Maler, L. (1999). Oscillatory and burst discharge in the apteronotid electrosensory lateral line lobe. *J. Exp. Biol.,* 202, 1255–1265.

Turner, R. W., Maler, L., Deerinck, T., Levinson, S. R., Ellisman, M. H. (1994). TTX-sensitive dendritic sodium channels underlie oscillatory discharge in a vertebrate sensory neuron. *J. Neurosci.*, 14(11), 6453-6471.

Turner, R.W., Plant, J.R., Maler, L. (1996). Oscillatory and burst discharge across electrosensory topographic maps. *J. Neurophysiol.,* 76, 2364–2382.

Turner, R.W., Lemon, N., Doiron, B., Rashid, A.J., Morales, E., Longtin, A., Maler, L., Dunn, R.J. (2002). Oscillatory burst discharge generated through conditional backpropagation of dendritic spikes. *J. Physiol. Paris,* 96, 517–530.

von der Emde, G. (1990). Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, Gnathonemus petersii. *J. Comp. Physiol. A* 167, 413–421.

von der Emde, G. (1992). Electrolocation of capacitive objects in four species of pulse-type weakly electric fish: II. Electric signalling behaviour. *Ethology*.

von der Emde, G. (1999). Active electrolocation of objects in weakly electric fish. *J.Exp. Biol.,* 202, 1205-1215.

von der Emde, G., Ronacher, B. (1994). Perception of electric properties of objects in electrolocating weakly electric fish: two-dimensional similarity scaling reveals a City-Block metric. *J. Comp. Physiology A*, *175*(6), 801-812.

von der Emde, G., Zelick, R. (1995). Behavioral detection of electric signal waveform distortion in the weakly electric fish, Gnathonemus petersii. *J. Comp. Physiol. A*, *177*(4), 493-501.

von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R., Grant, K. (1998). Electric fish measure distance in the dark. *Nature,* 395, 890-894.

von der Emde, G., Amey, M., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C., Hollmann, M., Metzen, M; Pusch, R. (2008). Active electrolocation in Gnathonemus petersii: behaviour, sensory performance, and receptor systems. *J. Physiol. Paris*, 102(4), 279-290.

von Der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C. (2010). 3-Dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric pulse fish. *Front. Behav. Neurosc.*, *4*, 26.

von Holst, E., Mittelstaedt, H. (1950). The reafference principle. Interaction between the central nervous system and the periphery. In: Selected Papers of Erich von Holst: The Behavioural Physiology of Animals and Man, Methuen, London: pp39–73.

Watson, D., Bastian, J. (1979). Frequency response characteristics of electroreceptors in the weakly electric fish, *Gymnotus carapo*. *J. Comp. Physiol.*, *134*(3), 191-202.

Zakon, H.H. (1986). The electroreceptive periphery. En: Electroreception (Eds T.H Bullock y W. Heiligenberg) Wiley, New York.

Zipser, B., Bennett, M. V. (1976). Interaction of electrosensory and electromotor signals in lateral line lobe of a mormyrid fish. *J. Neurophysiol., 39*(4), 713-721.