

Sección Biomatemática

Instituto de Biología - Facultad de Ciencias

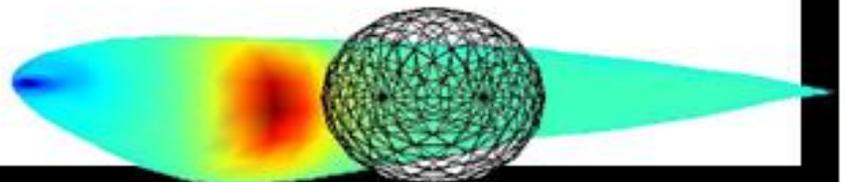
Modelo computacional de *Gymnotus omarorum*:
Un pez eléctrico de pulso con órgano distribuido

Federico Pedraja
Orientador: Ruben Budelli



Licenciatura en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias
Universidad de la República

Febrero, 2012



Quiero agradecer...

..A Ruben, porque me dejó ser parte de un grupo humano increíble y me dio la oportunidad de trabajar de lo que realmente me gusta.

A leo y adri porque me tuvieron la paciencia y la confianza para dejarme trabajar a su lado, y me enseñaron todo de lo que hoy se.

A mi gran compañero nacho con el que eh tenido el placer de trabajar por mucho tiempo

a la gente del piso cuatro con los que disfruto el día a día en especial a adri alfonso alvaro andres cami fran gaby helena jenny juan carlos lu lu graña memo miguel musto nati pájaro pantera pato pelo yuyo zorro

tambien quiero agradecer a Ana por darme la oportunidad de trabajar junto a un grupo excelente en la unidad bases neurales de la conducta

ceci laura lu zubi paula roxe

a mis amigos de la vida que me acompañaron siempre en las buenas y en las malas

diego emi goyo guille pablo ro seba

y

a mi familia que me bancaron en todo momento a lo largo de la carrera y de mi vida

a mi madre a mi padre y a mis abuelos y tíos

finalmente a todas las personas que he conocido a lo largo de mi vida y que me han dejado un poco de ellos.

Gracias...

Resumen.....	04
I. Introducción	05
a. Electrorecepción	05
b. Electrorecepción pasiva	06
c. Electrocomunicación	06
d. Electrorecepción activa	08
e. Imagen eléctrica	12
f. Rol del cuerpo del pez y la conductividad del agua	14
g. Hipótesis y Objetivos	15
II. Materiales y Métodos	16
III. El Modelo	19
IV. Resultados.....	21
V. Discusión	27
VI. Conclusión.....	29
VII. Referencias	30

RESUMEN

La electrorrecepción activa en *Gymnotus omarorum* es una submodalidad sensorial basada en la percepción de los cambios que causan los objetos cercanos en un mismo campo eléctrico. El campo se emite en forma de pulsos repetitivos estereotipados que estimulan electroreceptores en la piel. A diferencia de los Mormyriiformes, los Gymnotiformes tienen un órgano eléctrico distribuido a lo largo de una gran parte del cuerpo, que se activa de forma secuencial. Como consecuencia de la forma y la amplitud de ambos, el campo eléctrico generado y la imagen eléctrica de objetos, cambian durante el pulso eléctrico. Para estudiar cómo *G. omarorum* construye una representación perceptual, se ha desarrollado un modelo computacional que permite la determinación del campo eléctrico autogenerado y la imagen eléctrica. Los resultados del modelo se cotejaron con los experimentales, resultando en una fuerte similitud cualitativa. Además, se obtuvieron resultados generales acerca de los campos eléctricos y de los mapas de potenciales, así como de las imágenes eléctricas producidas por objetos simples, en donde se subraya la importancia de la secuencia rostro-caudal de la descarga del órgano eléctrico y la forma del cuerpo del pez.

I. Introducción

Las distintas formas de vida que habitan el planeta están constantemente expuestas a diferentes formas de energía, algunos ejemplos de estas son; energías mecánicas, químicas, térmicas, eléctricas, electromagnéticas, etc. Por otro lado existen en los distintos organismos estructuras especializadas en su recepción que cambian su actividad ante el estímulo de un tipo de energía específica. A este tipo de estructura se le denomina habitualmente receptor sensorial, y su función primordial es informar al sistema nervioso central, provocando distintas respuestas del tipo perceptivo y comportamental. Cabe notar que diferentes receptores provocan diferentes sensaciones y que el estímulo del mismo receptor provoca siempre la misma sensación, independientemente del tipo de estímulo que lo excitó.

I.a Electrorecepción

Entre las modalidades sensoriales desarrolladas por los animales acuáticos, y en particular por los peces, aparece la electrorrecepción. La electrorecepción puede ser considerada, haciendo un paralelo con la definición que hace Marr para la visión (Marr, 1982), como el proceso de descubrir a partir de las imágenes eléctricas qué es lo que hay en el mundo circundante y dónde está ubicado. Es una modalidad sensorial presente en peces, anfibios y en una clase de mamífero (ornitorrinco). En 1951, Lissman propone "que los peces podrían ser capaces de detectar objetos a cierta distancia por la apreciación de su conductividad eléctrica, si difiere de la del agua". Posteriormente (1958), avanza en la caracterización del campo eléctrico y su modificación por objetos: "en un ambiente acuático homogéneo, el pez genera un campo eléctrico que se asemeja al de un dipolo. Se podría esperar que cualquier objeto que tenga una conductividad diferente a la del agua, deflexione las líneas de fuerza distorsionando la configuración original del campo. Se asume que el pez es capaz de detectar esa distorsión del campo." Además, propone que dichas modificaciones serían detectadas por receptores cutáneos. En resumen, la electrorecepción es una modalidad sensorial cuyo estímulo específico

son las corrientes transcutáneas autogeneradas o generadas externamente (señales reaferentes y exaferentes ver mas adelante).

I.b Electrorrecepción pasiva

Se habla de electrorrecepción pasiva cuando el estímulo es generado externamente al individuo que lo recibe. Los animales y algunas plantas acuáticas producen campos eléctricos que constituyen posibles estímulos sensoriales para los electrorreceptores. Las señales generadas por dicho tipo de estímulo se denominan señales exaferentes (von Holst and Mittelstead, 1950). Dentro de la electrorrecepción la electrorrecepción pasiva es la forma más primitiva y la submodalidad más antigua desde el punto de vista evolutivo. Está presente en distintos condriictios (Kalmijn, 1971); en bagres, en todos los peces electrogénicos, en renacuajos, en las salamandras y al menos en una especie de mamíferos: el ornitorrinco (Scheich et al., 1986). Los electrorreceptores ampulares (Kalmijn, 1974), llamados así por su aspecto morfológico, están asociados con esta submodalidad sensorial. En los peces están inervados por fibras aferentes provenientes de somas ubicados en el ganglio de un par craneano, el nervio de la línea lateral. Dichas neuronas proyectan sobre una estructura anatómica ubicada en el rombencéfalo llamada lóbulo eléctrico (Bell, 1982), contactando un área específica de dicho lóbulo, llamada segmentoampular. Estas fibras aferentes presentan una actividad periódica en reposo. Las variaciones de potencial eléctrico transcutáneo modulan la frecuencia de dicha actividad. Sus estímulos naturales son los campos eléctricos de baja frecuencia generados por otros seres vivos. Por lo tanto, a través de la electrorrecepción pasiva el pez se informa de variaciones lentas del potencial transcutáneo generadas por fuentes externas al pez. Al mismo tiempo, su actividad de conjunto podría ser utilizada para detectar objetos que interpuestos entre la fuente y el pez, arrojasen una forma de “sombra eléctrica” sobre la piel. A esta capacidad de localizar fuentes electrogénicas u objetos con propiedades eléctricas distintas al medio se la denomina electrolocalización pasiva.

I.c Electrocomunicación

Al tocar o rozar con nuestra mano un objeto, esta se deforma. Como consecuencia, los receptores sensibles a esta deformación mecánica resultan estimulados. A estos sistemas se les denominan “sistemas sensoriales activos”, donde la imagen física del mundo resulta de la interacción de la energía portadora del estímulo autogenerada junto con la compliancia del objeto (Caputi, 2004). En este caso la exploración táctil sería un proceso activo y las señales derivadas de este proceso se denominan reaférentes (von Holst and Mittelstead, 1950). El 5 % de los peces electroreceptivos poseen órganos especializados para emitir electricidad llamados órganos electrogénicos, (OE) y por lo tanto se los denomina comúnmente como peces eléctricos. Algunas especies utilizan la descarga del órgano electrogénico (DOE) como arma para atacar una presa o repeler la agresión de un predador. Sin embargo, en la mayoría de los casos, la magnitud de la descarga no ejerce efectos nocivos. Como la luz de la linterna o la presión de la mano que acaricia, la DOE es portadora de señales reaférentes para el propio sistema nervioso o señales exaférentes para el sistema nervioso de otro individuo. Los Gymnotiformes y Mormyriiformes han desarrollado en forma paralela un sentido electrosensorial activo. Emiten descargas estereotipadas con forma de onda especie específica y presentan un segundo tipo de electroreceptores, llamados tuberosos, que son capaces de responder en forma selectiva a la forma de onda de la especie. Dichos receptores, están inervados también por las neuronas del ganglio del nervio anterior de la línea lateral cuyos axones proyectan sobre otra área específica del lóbulo eléctrico que difiere de la ampular no solo por su conexionado externo, sino por su circuitería interna (Maler, 1979, Rethelyi and Szabo, 1973). Dado que su estímulo natural es la descarga del órgano eléctrico de la especie, estos receptores responden a un solo tipo particular de señal exaférente: la descarga del órgano eléctrico de un congénere. En este caso, las señales emitidas por un pez pueden ser detectadas por otros peces de la misma especie por medio de receptores tuberosos (en el caso de algunos Mormyridos un subtipo particular, los Knollenorgans). En varias especies se ha observado que la DOE de los co-específicos o señales eléctricas similares a la DOE generadas artificialmente, provocan cambios en el comportamiento motor o electrogénico. Estas observaciones indican que los peces eléctricos efectivamente se comunican utilizando

variaciones en el ritmo y/o en la forma de onda de la DOE. A esta función se la denomina electrocomunicación.

I.d Electrorecepción activa

Al ocurrir la descarga del órgano eléctrico propio, todo el cuerpo del pez se transforma en una fuente electrogénica distribuida. Al estar en un medio conductor, dicha fuente genera corrientes eléctricas que atraviesan la piel. La distribución espacial de densidad de corriente (y por lo tanto de caída de potencial transcutáneo) depende de las características de la fuente y la impedancia del medio. Las características de la fuente son constantes para el individuo. La impedancia del medio externo no es homogénea debido a la presencia de objetos. Por lo tanto, el perfil espacial y temporal de las corrientes transcutáneas es modulado por la presencia de objetos. A la modulación del perfil de corrientes (o diferencias de potencial) transcutáneo generado por un objeto se lo denomina “imagen eléctrica”. Los electroreceptores están finamente sintonizados y distribuidos sobre extensas áreas de piel. Por lo tanto, la modulación de la amplitud y forma de onda de la corriente transcutánea que excita un electroreceptor provoca grandes variaciones en su actividad. Múltiples electroreceptores distribuidos sobre la piel detectan la variación en el perfil espacial de la modulación de corrientes transformando la imagen eléctrica física en una imagen eléctrica neural que luego será procesada por el sistema nervioso. A esta función se la denomina electrolocalización activa (Lissmann, 1951, Bennett, 1971)). La constancia de la forma de onda de la DOE es de fundamental importancia para la electrolocalización activa y la electrocomunicación. Las especies más evolucionadas, los Mormyriiformes (africanos) y los Gymnotiformes (americanos), emiten descargas eléctricas precisamente organizadas desde el punto de vista espacial y temporal. En estos peces, el perfil temporal de la DOE contiene una secuencia de fases u ondas elementales cuya relación temporal y amplitud relativa son características de la especie (Coates, 1954). En algunas de estas especies el intervalo entre descargas consecutivas es lo suficientemente corto como para que se fusionen formando una onda continua. En otras, el intervalo entre descargas es mucho mayor que la duración de la DOE. Por esta razón, los peces eléctricos de débil descarga se

clasifican como peces de onda y peces de pulso. Esta clasificación es estrictamente funcional; en ambas familias existen especies emisoras de ondas y de pulsos indicando una evolución convergente de distintas estrategias electrorreceptivas. En los peces de onda, la DOE tiene una frecuencia principal alta, a veces muy cercana al límite de la capacidad de conducción nerviosa (entre 100 y 1000 Hz). Los receptores tuberosos se agrupan en dos poblaciones de diferente sensibilidad. Unos, llamados receptores tipo T, descargan una espiga por ciclo indicando la frecuencia y la fase del componente principal de la DOE. Los otros descargan una espiga cada varios ciclos, siendo la probabilidad de descarga una función creciente de la amplitud de la señal local. Cuando dos peces de onda de la misma especie descargan su órgano eléctrico a una frecuencia similar se produce el fenómeno denominado “batido de frecuencia”. Dicho fenómeno se caracteriza por un cambio cíclico de la amplitud y la fase de la señal. La relación entre el cambio de amplitud y fase depende de la diferencia de frecuencia entre las dos señales. La integración de las señales provenientes de las dos poblaciones de electroreceptores (unos sensibles a la fase y otros sensibles a la amplitud), permite al pez detectar la presencia de señales interferentes y el signo de la diferencia de frecuencia con la descarga propia. Una vez detectado el batido de frecuencias, el pez modifica la frecuencia de descarga de su órgano eléctrico de modo de ampliar la diferencia de frecuencias y minimizar la interferencia (Heiligenberg, 1991). En los peces de pulso los electroreceptores responden con trenes de espigas cuya latencia inicial, frecuencia y número total dependen de la amplitud y forma de onda del pulso reafereente; es decir, de las corrientes que atraviesan la piel en el sitio que ocupa cada electrorreceptor. Existe un código que relaciona las características del pulso reafereente con la sucesión de intervalos en los aferentes primarios. Este código es aún desconocido. El sistema nervioso del pez podría, eventualmente, extraer información sobre las características del pulso a partir del tren de espigas. Entre las tres variables mencionadas la latencia inicial sería el parámetro más representativo de la modulación en amplitud (Szabo and Hagiwara, 1967, Bell, 1989, Bell et al., 1993, Bell et al., 1997a, Bell et al., 1997b). Sin embargo, la información extraída del tren de espigas aferente está codificada por más de un parámetro de dicho tren lo que muestra que el circuito del lóbulo eléctrico de los Mormyridos es particularmente apto para responder a cambios de latencia en la primera espiga aferente. Para

poder medir la latencia entre estímulo y respuesta, los peces de pulso deben relacionar la señal reafereente con el momento de ocurrencia de la DOE y consecuentemente deben ser capaces de detectar dicho instante. La estrategia seguida por los peces para detectar la ocurrencia de su propia descarga es disímil en las especies africanas y americanas. En las especies Africanas de pulso (Bell, 1981), una descarga corolario (Sperry, 1950) o copia eferente (von Holst and Mitteltead, 1950) es emitida “hacia el propio sistema nervioso” creando una expectativa sensorial. Las descargas corolario pueden ser invariantes en el tiempo o modificarse de acuerdo a la historia sensorial reciente. Los peces Mormyridos exhiben ambos tipos de procesos aunque aquellos que le permiten discriminar ente señales exaferentes y reafereentes son del primer tipo. En los Gymnotiformes y en la familia Gymnarchidae el órgano eléctrico ocupa la región ventral del pez desde regiones cercanas a la cabeza hasta la punta de la cola. Presentan por lo tanto una fuente espacialmente distribuida. En los Gymnótidos la DOE puede ser concebida como la suma de descargas regionales cuyas formas de onda son disímiles. El diseño estructural del OE determina (debido a la heterogeneidad de distancias entre las respectivas fuentes a un determinado punto) que la forma de onda de la DOE registrada en un medio homogéneo dependa sensiblemente de la posición de los electrodos de registro (Caputi and Trujillo-Cenoz, 1994, Caputi et al., 1998). Por la misma razón, un objeto puramente resistivo colocado en la cercanía del pez determinara cambios no solo en la amplitud sino también en la forma de onda regional de las corrientes transcutáneas que estimulan a los electroreceptores (Caputi and Budelli, 1995). En ambos grupos zoológicos, los receptores proyectan ordenadamente sobre segmentos del lóbulo eléctrico de acuerdo a un patrón espacial bidimensional, formando un mapa de la piel del pez. La posición del receptor queda entonces representada en mapas continuos. En cada mapa la imagen del pez aparece deformada. Dado que el número de unidades de procesamiento es función creciente de la entrada sensorial, las zonas con mayor densidad de electroreceptores tienen una representación más extensa en el lóbulo eléctrico. La imagen física de la piel queda representada por varias imágenes neurales consistentes en patrones espaciales de actividad neuronal (Maler, 1979, Rethelyi and Szabo, 1973, Castello et al., 1998). Este tipo de organización neural, llamada representación somatotópica, ocurre en al sistema nervioso de los vertebrados tanto en los sistemas sensoriales como en los sistemas

motores. El mantenimiento de las relaciones espaciales en el sistema nervioso facilita la presencia de circuitos capaces de procesar localmente la señal con máxima eficiencia. El procesamiento local de la información proveniente del conjunto de la población de electroreceptores parecería ser de importancia en la discriminación de las propiedades geométricas del objeto incluyendo su forma, su tamaño y su posición relativa al pez. Modelos matemáticos de la imagen eléctrica en *G. petersii* indican que la imagen de un objeto simple es tanto más nítida cuanto más cerca del pez está el objeto (Caputi et al., 1998). Este proceso de generación de la imagen eléctrica física es similar a la formación de sombras. A medida que el objeto se aleja la sombra tiene bordes más difusos. Si se considera la intensidad de luz en función del espacio que cubre la imagen se observa que la pendiente relativa (o derivada espacial) de la intensidad de luz en los bordes de la imagen disminuye cuando el objeto se aleja. De la misma manera disminuye la pendiente relativa de la imagen eléctrica (von der Emde et al., 1998). Similares hallazgos han sido reportados en Gymnótidos (Assad et al., 1999, Rasnow and Bower, 1996). Por lo tanto dicho parámetro, cuyo cálculo está facilitado por la representación somatotópica en el lóbulo eléctrico puede ser un indicador de la distancia del objeto. La máxima pendiente relativa no depende del tamaño del objeto. Sin embargo, depende de la forma. Un cubo colocado con una de sus caras paralela a la piel arroja una "imagen eléctrica" más nítida que una esfera porque sus bordes están a la misma distancia de la piel. Por lo tanto la pendiente relativa de la imagen disminuye en la esfera y consecuentemente si dicho parámetro fuese un indicador de una cualidad geométrica del objeto podría haber ambigüedad en la percepción de distancia y de forma. Las predicciones del modelo fueron comprobadas comportamentalmente por von der Ende et al (1998). Se condicionó al animal a discriminar entre dos cubos colocados a distinta distancia. Para ello, la pecera fue dividida en dos sectores por una malla de plástico con dos orificios idénticos que oficiaban de puertas. En cada puerta, del lado opuesto al pez se colocó un cubo de características similares pero a distinta distancia de la puerta y se condicionó al pez a elegir entre una de las dos puertas. Cuando el pez atravesaba una puerta se lo retribuía con comida, cuando intentaba atravesar la otra se lo rechazaba con una varilla. Luego de algunos ensayos los peces son capaces de discriminar casi sin errores entre dos cubos colocados a distinta

distancia de la puerta. Si se sustituye uno de los cubos por una esfera de diámetro igual al lado del cubo y colocada a la misma distancia de la división, el pez elige sistemáticamente como si la esfera fuese un cubo colocado a mayor distancia. Estos experimentos indican que existe ambigüedad en la percepción de forma y distancia como ocurriría si el parámetro significativo detectado por el pez fuese la pendiente relativa de la imagen.

I.e Imagen eléctrica

Para el sentido activo, la percepción se basa en los cambios que induce en el campo eléctrico autogenerado, la presencia de objetos con una conductividad que es diferente de la del agua o con capacitancia. En analogía con el sistema visual, cuando estos cambios se proyectan sobre la superficie electrosensorial, el resultado se conoce como la imagen eléctrica de un objeto. Varios estudios han abordado ciertos aspectos de las imágenes eléctricas y los comportamientos que dependen de su recepción (Budelli and Caputi, 2000, Caputi and Budelli, 2006, von der Emde, 2006). Sin embargo, los animales hacen uso de los cambios en su mundo sensorial que por ejemplo se producen cada vez que hay movimiento relativo entre el pez y los objetos, algo que en este caso se refiere a la corriente eléctrica (Egelhaaf et al., 2003, Karmeier et al., 2006). En contraste con el flujo visual, sin embargo, el flujo eléctrico es menos propicio para la orientación en complejos entornos eléctricos debido a que las imágenes eléctricas son imágenes superpuestas (Rother et al., 2003, Migliaro et al., 2005). Esto significa que las imágenes de distintos objetos eléctricos, que en visión podrían obstruir uno al otro, puede generar una imagen eléctrica combinada sin contornos que indiquen una superposición. Así, varios objetos pueden fundirse en una imagen eléctrica, lo que dificulta la extracción de contornos y otras características de los objetos individuales (Caputi and Budelli 2006). El concepto de una imagen esta históricamente relacionado con el concepto de imagen óptica dado que el aparato óptico del ojo es capaz de formar una imagen real (real en el sentido utilizado en óptica) en una superficie por una regla de proyección de imagen llamada proyección central. Aunque el concepto de imagen óptica real sólo se aplica a la visión, el término imagen se puede aplicar a cualquier sistema sensorial. En un análisis generalizado

válido para todos los sistemas sensoriales, Caputi y Budelli (2006) identificaron tres tipos de imágenes:

1. La imagen física: patrón de energía producida por las estructuras prerreceptorales.
2. La imagen del estímulo o rectorial: la porción de la imagen física que puede ser convertida por el conjunto de células sensoriales

y finalmente,

3. la imagen neural: la excitación de distintas estructuras nerviosas provocada por el estímulo.

Por ejemplo, en el sistema auditivo las imágenes físicas pueden incluir infra y ultrasonidos, a lo cual el sistema no responde, mientras que la imagen rectorial incluye toda la gama de frecuencias a las que las células ciliadas pueden responder. Finalmente las imágenes neurales incluyen a su vez las respuestas de las células ciliadas y las fibras aferentes, y además otras estructuras posteriores en la vía auditiva. Las imágenes neurales en general, implican la segregación de la información. En el caso del sistema auditivo, esta segregación consiste en una vía rápida para la determinación de los parámetros espaciales, y una vía más lenta, la preservación de frecuencia y fase del sonido para más detalles sobre las propiedades del objeto. Las señales en la superficie sensorial son modulaciones de la energía portadora. En la electrorrecepción la portadora la constituye el campo eléctrico que también se puede expresar como la densidad de corriente. Hay dos tipos de modulaciones posibles (Caputi and Budelli 2006): (1) modulaciones causadas por cambios en las características de la fuente que genera la energía portadora o su posición relativa en relación con la superficie sensorial, (2) modulaciones causadas por la presencia de objetos que pasivamente modifican el campo causado por la fuente. Cuando un objeto genera la energía portadora, la imagen es el efecto de la portadora en la superficie sensorial. Cuando en cambio, el objeto modifica pasivamente el campo, la diferencia entre el campo con el objeto y el campo sin él, da lugar a un nuevo campo que se ha denominado como "campo perturbado" por el objeto por Lissmann y Machin (1958). Este campo puede interpretarse como el que se produciría por una fuente equivalente en el lugar del objeto, y que está directamente relacionado con una característica de los objetos que

se refiere como "imprimancia" por Lissmann y Machin (1958). Imprimancia entonces, es la propiedad del objeto que hace que este se comporte como una fuente que genera un campo idéntico al campo perturbador. Los animales pueden modificar la imagen receptorial que reciben de dos formas. La primera forma es cambiando el campo perturbador, esto se puede lograr activamente agregando una nueva fuente de energía para explorar los objetos de interés. Por ejemplo, cuando tocamos un objeto nosotros estamos introduciendo una nueva fuente de energía producida por nuestros músculos. Además los animales pueden modificar la imagen receptorial controlando la recepción de la imagen por medio de condicionamientos preceptoriales de la señal, como por ejemplo cambiando la curvatura del lente o variando el tamaño de la pupila, o produciendo movimientos que alteren la posición relativa de la superficie sensorial, fuentes y objetos.

I.f Rol del cuerpo del pez y la conductividad del agua

Se sugiere que los tejidos no electrógenicos participan en el proceso de construcción de la imagen de dos maneras.

- ✓ En primer lugar la alta conductividad de los tejidos internos en relación con el medio (agua) produce lo siguiente:
 - una expansión de las corrientes en dirección longitudinal, orientando las corrientes hacia la fovea electrosensorial,
 - una formación del campo basal autogenerado en la electrolocalización activa, que cambia la imprimancia de los objetos cercanos, y
 - la imprimancia del cuerpo del pez que interactúa con la imprimancia del objeto y viceversa.

De esta manera se desprende que cambios en la conductividad del agua pueden provocar cambios en el campo eléctrico generado por el pez y por consiguiente en la imagen eléctrica.

- ✓ En segundo lugar, el epitelio especializado, que cubre la región de la cabeza el dorso y el vientre.

Gymnotus omarorum

Gymnotus omarorum es una especie perteneciente a la familia Gymnotidae que habita arroyos y lagunas de Sudamérica. Tiene el cuerpo alargado, subcilíndrico, cabeza aplanada en el sentido dorso-ventral, su mandíbula inferior más saliente que la superior, hocico redondeado. Los ojos son pequeños y están juntos en la parte superior de la cabeza, no bate la cola para nadar, sino que se impulsa con las ondulaciones de su aleta postanal, sin llegar a flexionar su columna vertebral y también pueden nadar hacia atrás con la misma facilidad que hacia adelante. En lo que respecta a su órgano eléctrico está conformado por células denominadas electrocitos que están conectadas a la columna vertebral a través de electromotoneuronas que pueden inervar la cara rostral o caudal de cada electrocito. Estos últimos se ubican en tubos que contienen al órgano y que se distribuyen a lo largo del pez ventralmente.

I.g Hipótesis

1. Utilizando datos experimentales eléctricos y morfológicos tomados de *Gymnotus omarorum* se puede generar un modelo computacional que se comporte cualitativamente como un pez de órgano eléctrico distribuido.
2. Utilizando el modelo creado se puede estudiar las propiedades espacio temporales de la descarga del órgano eléctrico

Objetivos

1. En este trabajo se plantea generar un modelo de *G. omarorum* que represente cualitativamente al pez real. Se evaluará y comparará el modelo con datos tomados experimentalmente relacionados a dos aspectos que son de suma importancia en la electrolocación activa:

- El efecto de la conductividad del medio sobre la magnitud de la corriente producida por la DOE.
 - La imagen eléctrica de objetos simples de distintas formas.
2. A partir de la verificación del modelo y de su comportamiento ante cambios en el contexto, se estudiarán las propiedades espacio temporales de la descarga del órgano eléctrico, utilizando para esto:
- El mapa de potenciales externos y el campo eléctrico generado por la descarga del órgano eléctrico.
 - La imagen eléctrica producida por un objeto simple cuya posición varía a lo largo del eje longitudinal del pez.

II. Materiales y Métodos

Generación del modelo

Para realizar el Modelo de *Gymnotus omarorum* (MoGo) se utilizarán 2 fotos del pez, una perteneciente a la vista desde arriba y la otra perteneciente a la vista de costado, estas fotos permitirán modelar la geometría del pez utilizando el programa "Definir Solido", desarrollado por Diego Rother (2003), además se utilizarán datos cedidos por el Departamento de Neurociencias Integrativas y Computacionales, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, en donde se midió la fuerza electromotriz (FEM) del equivalente de Thévenin en siete segmentos contiguos de *G. omarorum* utilizando el método de trampa de aire, estos datos permiten simular el cuerpo del animal y el órgano eléctrico, formado por ocho polos situados a lo largo de la aleta postanal. Las simulaciones se realizarán mediante un programa desarrollado con el propósito de calcular la imagen eléctrica en peces de descarga débil. Para esto se utiliza el método propuesto por Assad (Assad, 1997) que usa el "Boundary Element Method" (BEM, Hunter y Pullam, 1997). Este programa que también fue desarrollado por Rother, permite la

determinación de imágenes eléctricas producidas sobre la piel de un pez con uno o más objetos presentes en la escena. Una escena puede incluir uno o varios peces y objetos con diferentes características en cuanto a forma, tamaño y propiedades eléctricas. La escena se define estableciendo la geometría y ubicación del pez y los objetos, creados previamente. La conductividad del agua, tejidos internos y piel, puede especificarse según se desee. Aunque *G. omarorum* presenta variaciones en la conductividad cutánea en diferentes sectores del cuerpo, para este estudio se tomara una conductividad de la piel homogénea, aunque este programa permite mediante una interfase gráfica, crear un mapa de conductividades para la piel, tema que se abordara en estudios posteriores. Las formas complejas, incluido el cuerpo del pez, son aproximadas mediante una superficie compuesta por triángulos. La posición y ubicación de las fuentes eléctricas, que simulan el OE, también pueden variar de acuerdo a la simulación que se desee realizar. En el caso de *G. omarorum* el OE se encuentra distribuido a lo largo de la zona caudal del cuerpo del pez, ocupando aproximadamente el 85% de la longitud del animal. Como se describió el modelo usado presenta una gran flexibilidad para simular escenas según las necesidades experimentales, así como para modificar las características geométricas y eléctricas de los objetos implicados. Es un modelo tridimensional lo cual asegura que la caída de corriente se ajusta a la observable experimentalmente. Esto es particularmente relevante para la adecuada determinación del campo generado por el pez en puntos exteriores, lejanos al mismo y la generación de imágenes eléctricas en zonas de geometría compleja. La misma puede incrementarse o disminuirse en zonas discretas, por ejemplo en la zona de la piel donde se generará la imagen. Puede también adecuarse a la inervación cutánea, es decir, zonas de inervación densa, como la fóvea, pueden modelarse de forma que presenten mayor discriminación. El programa permite simular la densidad de corriente transcutánea, magnitud censada por los electroreceptores a partir de la cual puede calcularse el voltaje transcutáneo. También permite simular las corrientes y los potenciales en el medio externo al pez con facilidad.

Una vez finalizados los cálculos el programa devuelve valores de corriente en diversos nodos, sobre la piel del pez o en puntos externos definidos. Tanto la diferencia de voltaje transcutáneo como de corriente transcutánea son medidas aceptadas de la imagen eléctrica. A partir de los

valores de corriente calculados, los datos pueden visualizarse como diferencia de corriente o de voltaje y/o modulación de la corriente o del voltaje (cociente transcutáneo). Además es posible conocer los potenciales en distintos puntos de la escena, pudiéndose visualizar el mapa de potenciales así como el campo eléctrico en el entorno del pez. Las representaciones gráficas se realizarán utilizando subrutinas del programa MatLab.

Simulaciones

En este trabajo se realizarán diferentes pruebas tanto para evaluar y comparar el modelo con datos tomados experimentalmente así como para estudiar las propiedades espacio temporales de la descarga del órgano eléctrico :

- Comportamiento del modelo a una conductividad del agua de $100 \mu\text{S}/\text{cm}$ que se considerará como una conductividad basal del medio
- Comportamiento del modelo a cambios en el contexto: se modelará las variaciones de la corriente eléctrica generada por el pez ante cambios en la conductividad del agua que tomará los valores de $50 \mu\text{S}/\text{cm}$ y $150 \mu\text{S}/\text{cm}$
- Imagen eléctrica de objetos simples sobre la piel del pez.
 - Para evaluar el modelo se utilizaron tres objetos: esfera, cono y cilindro, todos metálicos colocados a una distancia aproximada de 4mm en los datos experimentales y a 3, 4 y 5mm en el modelo dado que la distancia experimental está condicionada por el movimiento del pez y del aparato de adquisición de datos cuyo error máximo es de 1mm . Los objetos fueron colocados a 4 cm a partir de la cabeza del pez. Miden 2 cm de radio y 2 cm de largo.
 - Utilizando a MoGo se estudio la imagen eléctrica de una esfera metálica de 3 cm de diámetro en dos posiciones: a 2.5 cm y 10.5 cm en el eje longitudinal del pez a partir de la cabeza.

III. El Modelo

Como se describió previamente en Materiales y Métodos utilizando datos morfológicos y datos experimentales se pudo generar el modelo de *G. omarorum*. En la figura 1 se muestra la geometría de MoGo visto lateralmente, para esta visualización se utilizó una subrutina de MatLab. MoGo mide aproximadamente 16 cm. de largo y un ancho máximo de 1.2 cm. En la imagen se resalta en rojo la posición de cada uno de los 8 polos que fueron colocados a 2 cm. de distancia entre cada uno.

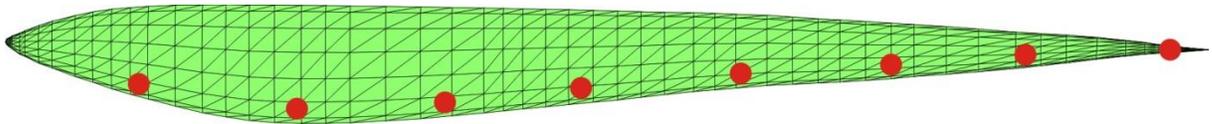


Figura 1: Morfología del pez. Imagen de la geometría de MoGo. En rojo se resalta la posición en donde se ubicó los 8 polos.

En la figura 2 se observa un esquema de la trampa de aire con el modelo, así como los datos de la Fuerza Electromotriz obtenida experimentalmente (izquierda) y los datos calculados de Corriente (derecha) a partir de la fórmula

$$I = \frac{V \cdot S}{\rho \cdot l}$$

donde I es la Corriente a calcular, V es el valor de la diferencia de potencial entre los extremos o FEM de cada sección, S es el área, l es el largo de la esa sección y ρ es la resistividad eléctrica. Los valores de FEM correspondieron a 8 ms de la DOE cabeza - cola subdivididos en 200 instantes. Estos valores de Corrientes fueron colocados en el modelo del pez, junto con los valores de conductividad de la piel y la conductividad interna, generando así el modelo De *Gymnotus omarorum*. Para este trabajo se evaluó los 200 instantes por separado así como el RMS (*root mean square*) por ser una medida estadística de la energía total en cada punto, lo que permite trabajar con una imagen unidimensional.

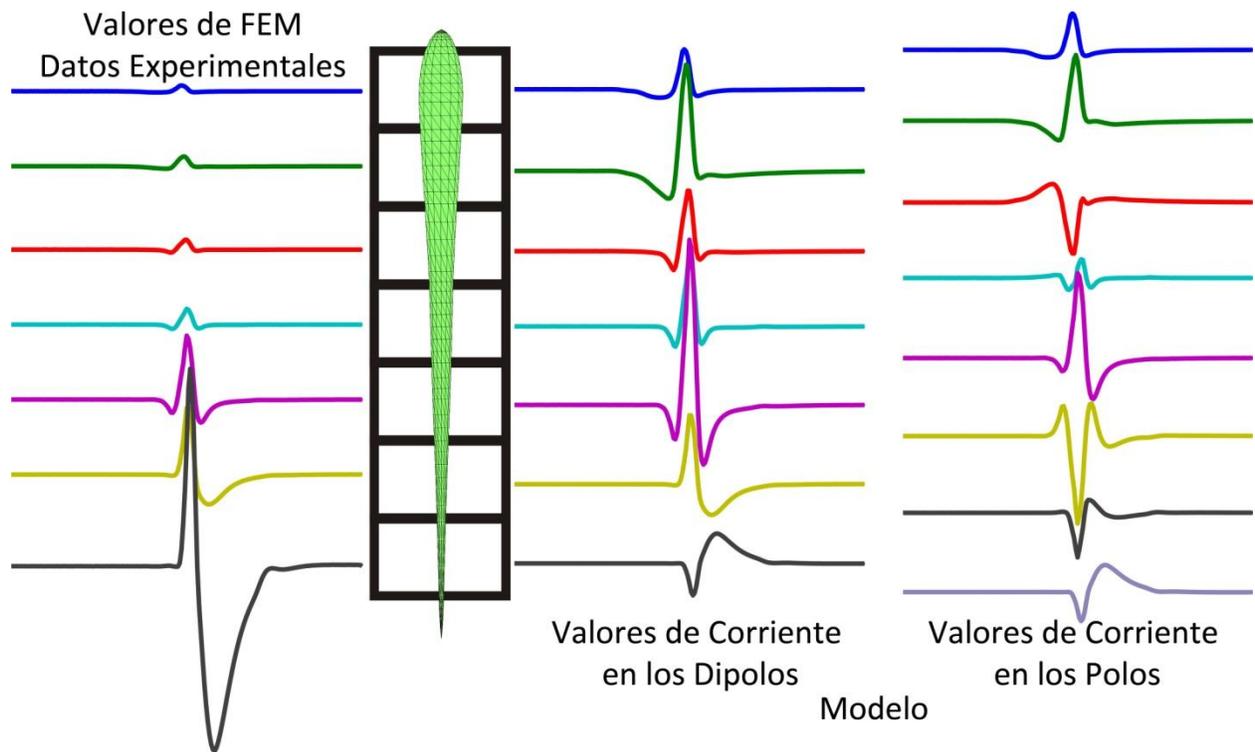


Figura 2: Descarga local del órgano eléctrico. A la izquierda se graficó los valores de la FEM para todos los instantes. Estos datos fueron adquiridos experimental mente utilizando el método de trampa de aire. En el centro se observa los valores de Corriente generados por los dipolos, calculados a partir de las FEMs. A la derecha se muestra los valores de las Corrientes producidas por cada polo, usadas en el modelo final.

IV. Resultados

Para probar el modelo, se comparan las simulaciones y los datos experimentales obtenidos a partir de la misma escena, en particular: 1) la distribución de potenciales basales, 2) el efecto de la conductividad del agua en la distribución de los potenciales basales y 3) la imagen eléctrica de objetos simples sobre la piel del pez

Potenciales basales

Prueba 1: En la Figura 3 se comparan los potenciales eléctricos producidos por el modelo (paneles inferiores) con el determinado experimentalmente (paneles superiores), para cada componente de la DOE (V1 a V4). La similitud entre los resultados experimentales y el modelo es evidente. Estos resultados también muestran los cambios en la polaridad que se puede deducir fácilmente por la descarga cabeza- cola del órgano eléctrico (Fig. 3, márgenes). Para comparar el resultado predicho por el modelo y las medidas del campo eléctrico durante la descarga completa se realizó una película.

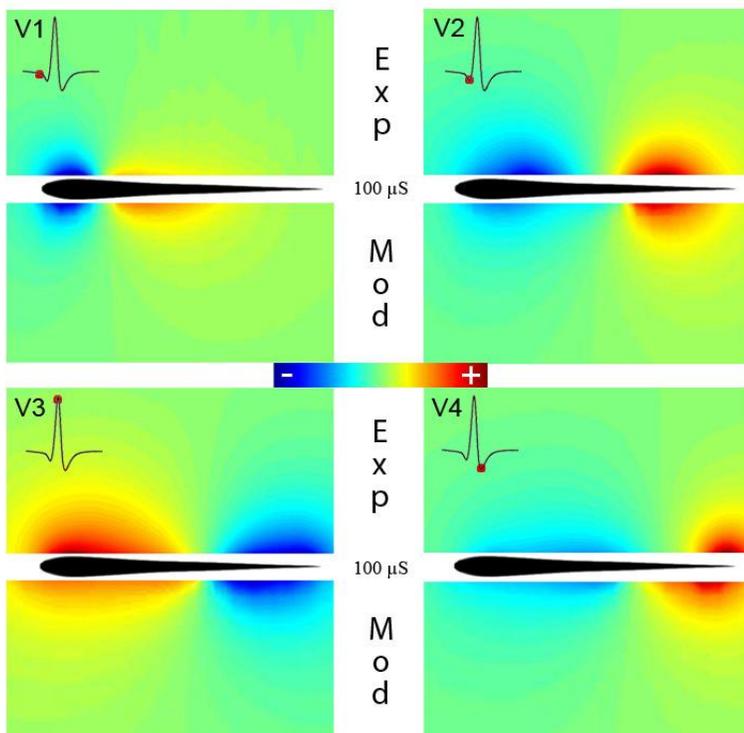


Figura 3: Comparación entre resultados experimentales y las predicciones del modelo para el campo eléctrico generado por la DOE de *G. omarorum* para una conductividad del medio de $100 \mu\text{S}/\text{cm}$. Los mapas de colores permiten comparar los potenciales medidos experimentalmente en un plano horizontal (mitad superior) en el pico de cada componente (V1 a V4, marcados en los recuadros como un punto rojo en la DOE cabeza-cola) con los mismos campos predichos por el modelo (en la mitad inferior).

Prueba 2: Se calcula los potenciales externos en el modelo y se miden experimentalmente en el pez real obtenido para distintas conductancias de agua. La figura 4 muestra que una disminución en la conductancia del medio determina un aumento de la intensidad del campo eléctrico. Pequeñas diferencias cuantitativas podrían estar relacionadas con la sensibilidad de los electrocitos a los cambios en las fuentes en función de las corrientes longitudinales. Además, para una conductividad más baja el campo se extiende más lejos. Estos resultados, que se muestra sólo para V3 y V4, se verificaron para la descarga completa del *G. omarorum* (resultados no mostrados).

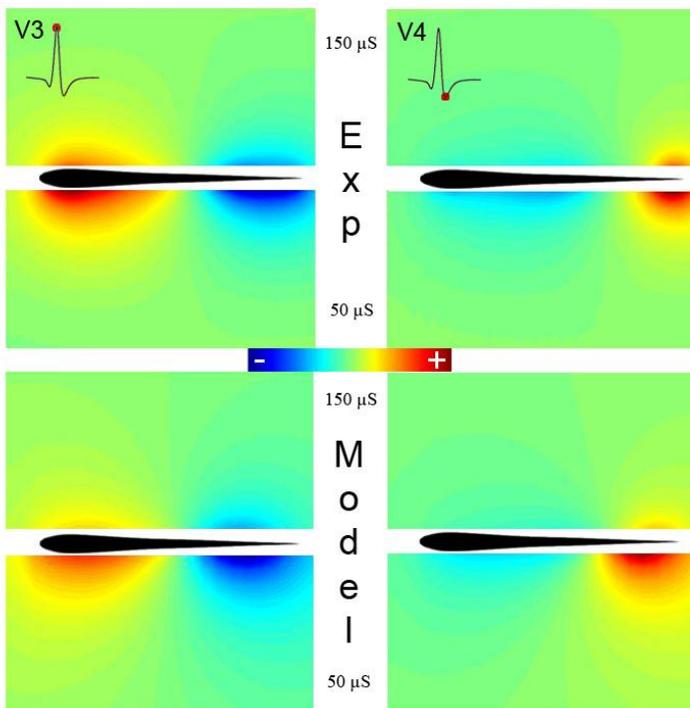


Figura 4: Comparación entre el campo de potenciales generado por *G. omarorum* y MoGO a dos conductancias del medio distintas de 150 y 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Las imágenes superiores muestran los resultados experimentales para V3 (izquierda) y V4 (derecha) usando dos conductividades distintas, 150 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (mitad superior) y 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (mitad inferior). Las imágenes inferiores muestran el mismo resultado determinado por MoGO.

Imagen eléctrica de objetos simples

Prueba 3: Se calcula la imagen eléctrica de objetos simples medida la diferencia en la densidad de corriente que atraviesa la piel frente al mismo en relación a la basal. En la figura 5 se compara el valor de RMS calculado para 200 instantes y normalizado con el control como la imagen eléctrica producida por tres objetos: esfera, cono, cilindro, todos metálicos colocados a una distancia aproximada de 4mm (mitad superior izquierda) en los datos experimentales y a 3,

4 y 5mm (mitad superior derecha, mitad inferior izquierda y mitad inferior derecha respectivamente) en el modelo. Los objetos fueron colocados a 4 cm a partir de la cabeza a lo largo del eje longitudinal del pez. Miden 2 cm de radio y 2 cm de largo. Si comparamos la forma y la magnitud de las curvas de densidad de corriente transcutánea se observan claras diferencias, sin embargo se observa que la relación de amplitud entre los objetos se mantiene. Esto demuestra que MoGo es adecuado para la simulación de escenas complejas, incluyendo cambios en su contexto.

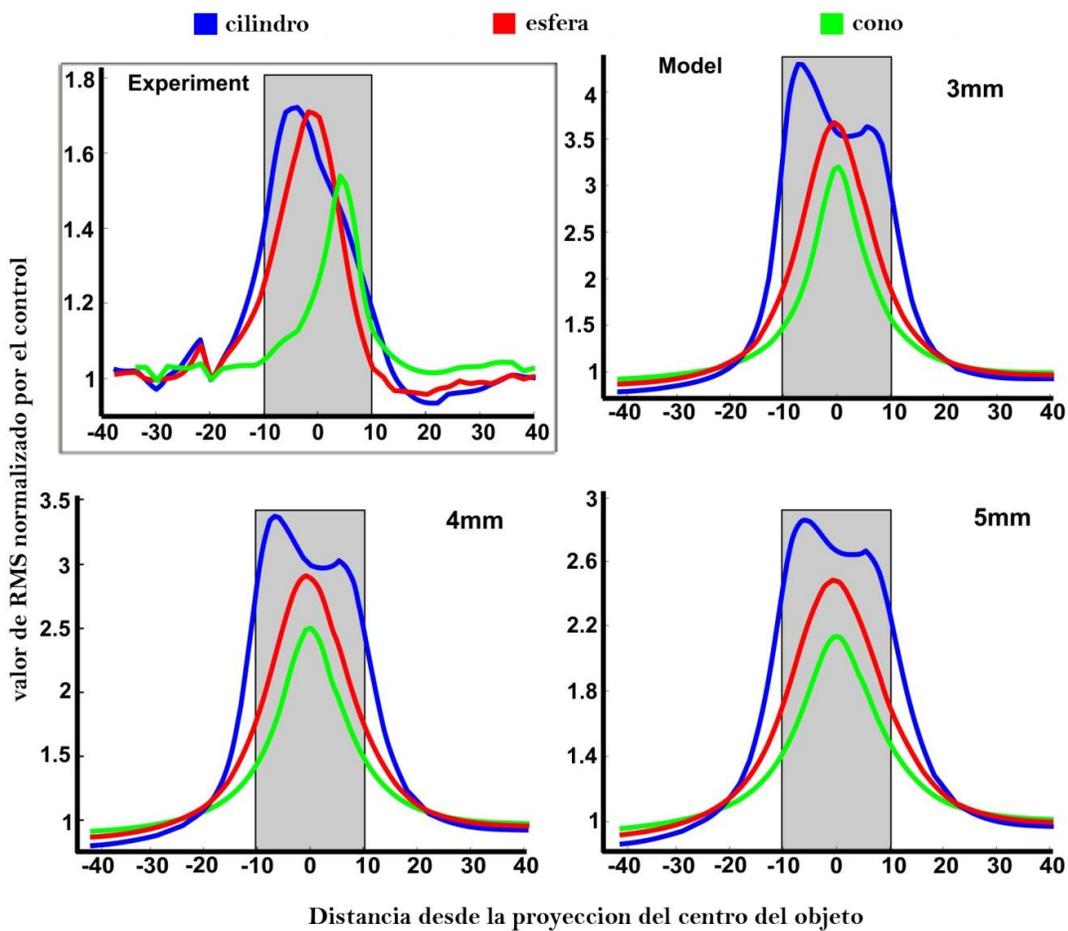


Figura 5: Comparación entre las imágenes eléctricas producidas por *G. omarorum* (mitad superior izquierda), y MoGO (mitad superior derecha y mitad inferior) para tres objetos conductores: cilindro (azul), esfera (rojo) y cono (verde).

Gracias a que el modelo se comporta adecuadamente de manera cualitativa en relación al real, nos permite trabajar con él y estudiar el efecto del órgano eléctrico distribuido en relación al campo eléctrico que produce y la generación de las imágenes eléctricas producidas por objetos cercanos a la piel del pez en distintas posiciones a lo largo del mismo.

Potenciales y campo eléctrico producido por el modelo

MoGo permite calcular el campo eléctrico durante los 200 instantes (intervalos de 0,04 ms) de una sola EOD. Para ilustrar los resultados en la figura 6 trazamos el campo de potenciales, como un mapa de colores, sobre un plano sagital del pez. Para ejemplificar los datos obtenidos para el conjunto del EOD se seleccionaron los cuatro componentes principales de la descarga de cabeza a cola (V1, V2, V3 y V4. Fig. 6, márgenes). La línea de color negro indica los puntos donde el potencial es cero. Cuando todos los polos positivos se colocan rostrales (o caudales) de los negativos, todos los puntos externos cuyo potencial es cero están en una sola superficie separando los puntos positivos y negativos a ambos lados. En otros casos, otra superficie de ceros con forma ovoide puede aparecer aunque para la mayoría de los instantes no se muestra, porque se encuentran dentro o muy cerca del pez. Sin embargo, en algunos instantes esta superficie es lo suficientemente grande como para ser detectada. En la mayoría de los instantes, el potencial externo es similar al de un dipolo, donde la línea equipotencial igual a cero es abierta y tiende a infinito por ambos extremos. Hay que tener en cuenta que esta línea de cero se mueve hacia atrás durante la descarga del órgano eléctrico, y en consecuencia los puntos donde el potencial cambia de signo (los puntos de inversión de potenciales) también se mueven hacia atrás (ver figura 6). El resultado es similar para todos los planos a través del eje longitudinal de los peces (resultados no mostrados).

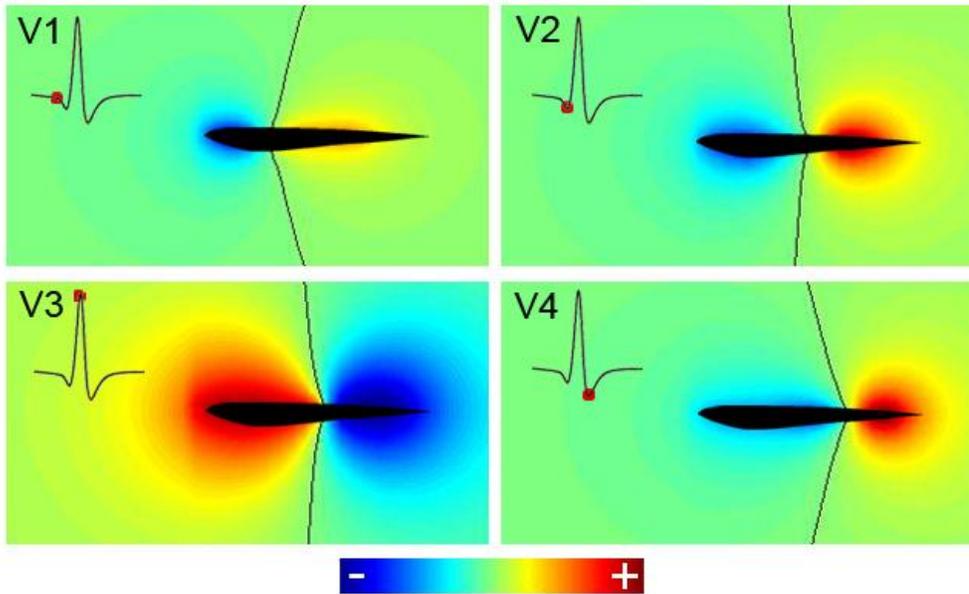


Figura 6. Campo de potenciales eléctricos normalizados en el plano sagital. Cada imagen corresponde al instante en donde la DOE cabeza - cola alcanza los picos de onda correspondientes a V1, V2, V3 y V4. La línea negra indica los puntos donde el potencial es cero. En el margen superior izquierdo se muestra la DOE cabeza - cola, donde el punto rojo indica el pico de las ondas respectivas. Nótese que la línea de cero cambia su posición respecto al OE a lo largo de la DOE.

Dado que el gradiente de los potenciales externos es el campo eléctrico, MoGo nos permite calcularlo fácilmente para todos los instantes. En la figura 7 se muestra el campo eléctrico para los cuatro componentes principales de la descarga cabeza - cola (V1, V2, V3 y V4), las flechas de color azul indican la dirección y sentido del campo eléctrico, siendo la primera casi paralela al eje longitudinal del pez y existiendo un cambio en el sentido entre V2 y V3 así como entre V3 y V4.

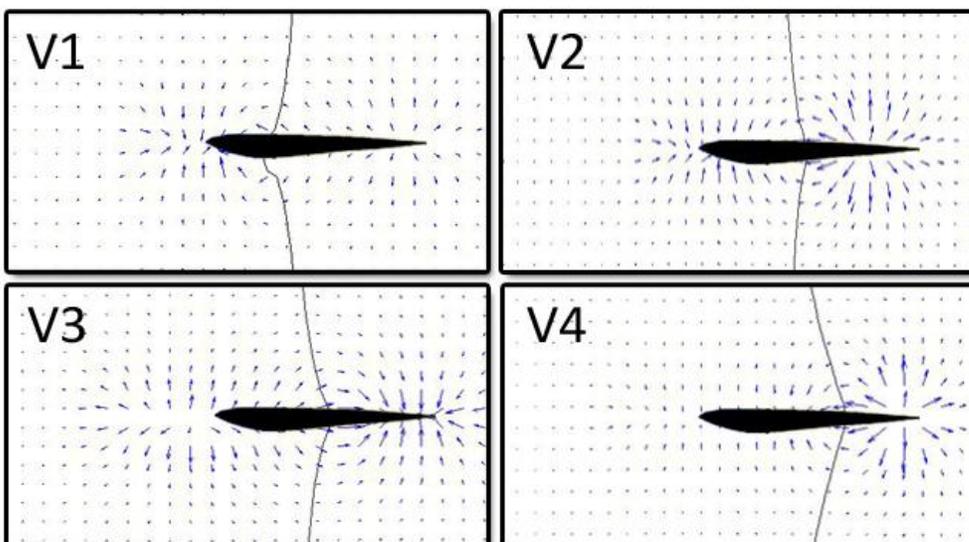


Figura 7. Campo eléctrico en el plano sagital. Cada imagen corresponde al instante en donde la DOE cabeza - cola alcanza los picos de onda correspondientes a V1, V2, V3 y V4. La línea negra indica los puntos donde el potencial es cero.

Cálculo de la imagen eléctrica de objetos simples

La figura 8 muestra la imagen de una esfera de metal (alta conductividad) en la piel de MoGo. La imagen eléctrica se calculó como la diferencia entre las corrientes transcutánea con y sin la esfera. Como era de esperar por los cambios en el campo eléctrico ya descrito, la imagen de un objeto será una función de ambos, el punto en la piel y el tiempo. Se calcularon las imágenes de una esfera de metal cuando se coloca en dos lugares, una rostral y una en la región caudal. La figura 8 muestra, en la parte inferior izquierda, una escena que incluye una esfera situada cerca de la cabeza del modelo, en el momento que corresponde al pico de V3, representado como un mapa de colores sobre la piel. En la parte superior izquierda, se comparan los perfiles longitudinales a lo largo de la línea punteada de la imagen eléctrica correspondientes a los cuatro componentes principales de la DOE (V1 a V4). En el recuadro se muestra que las imágenes son proporcionales y que tienen forma de sombrero mexicano, siendo esta proporcionalidad válida para todas las imágenes de la piel en diferentes momentos a lo largo de la descarga del órgano eléctrico. Se compararon estos resultados con una simulación en la que se mueve la esfera más cerca de la cola (Fig. 8 derecha). En la parte superior, las imágenes muestran a lo largo de la línea de puntos correspondientes a las imágenes generadas de V1 a V4, que en este caso no son proporcionales. En esta imagen, tanto V2, V3 y V4, son bifásicas, aunque no proporcionales. Como se ha demostrado anteriormente, la descarga de *G. omarorum* es similar a la producida por un dipolo único que cambia de posición y de amplitud en el tiempo. Este cambio en la posición del dipolo durante la descarga del órgano es la causa de esta distorsión de la imagen. Cuando el movimiento del dipolo pasa por el lugar donde se encuentra la esfera, que se coloca en un campo variable y lejos de ser uniforme, provoca en consecuencia que la imagen en la piel cambie de manera no proporcional. Por lo tanto, en cierto sentido, como el dipolo pasa por la posición de la esfera, la imagen cambia drásticamente. Este cambio en la formación de la imagen en la superficie de la piel no es necesariamente perjudicial para la percepción.

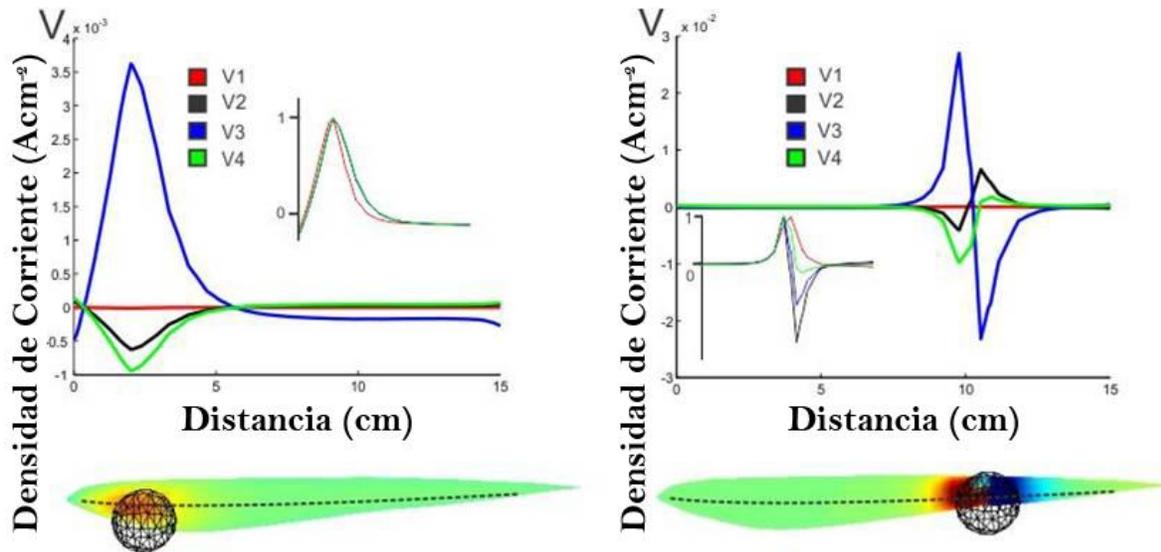


Figura 8: imagen de una esfera. Izquierda: Esfera ubicada en la región rostral; Derecha: Esfera ubicada en la zona media - caudal que corresponde al punto en el que el campo de potenciales en el pico de V3 es cero. Arriba: Imagen eléctrica calculada a lo largo de una línea en el plano horizontal del pez. Recuadro: Imagen normalizada por el máximo de cada una. Abajo: Imagen en la piel del pez, indicando la posición de la esfera y la imagen de la misma en el pez. La línea entrecortada en el pez indica donde fue realizado el corte que fue graficado anteriormente.

V. Discusión

Pruebas de MoGo

MoGo permite el cálculo de los potenciales eléctricos generados en cualquier momento durante la descarga del órgano eléctrico, pudiéndose observar un cambio en la amplitud y en el patrón de descarga. Tomando los instantes correspondientes a los cuatro picos más importantes de la DOE cabeza-cola, se pudo observar que los mapas de potenciales eléctricos son diferentes en magnitud y en la ubicación del punto de inversión. Esto se debe a los

diferentes pesos de los componentes activos en cada uno de los picos a lo largo del pez. Estas diferencias en los pesos son el resultado de dos factores: la magnitud relativa de las fuerzas electromotrices locales y la relación entre la conductividad del agua y la resistencia de los tejidos en diferentes regiones del cuerpo. De esta manera y trabajando con diferentes conductividades del agua se pudo observar que al disminuir la conductividad del medio la diferencia entre esta y la conductividad interna del pez aumenta lo que produce un aumento en la intensidad de corriente que pasa a través del pez produciendo un aumento en los potenciales externos. Por el contrario al aumentar la conductividad del agua se produce una disminución en la diferencia entre la conductividad del pez y la del agua cortocircuitando las fuentes en la cercanía del pez y por consiguiente disminuyendo los potenciales eléctricos.

Finalmente, en relación a la imagen eléctrica se pudo observar que existen semejanzas cualitativas en la representación de los objetos en la piel del pez, existiendo diferencias entre los resultados del modelo y los resultados obtenidos con un pez real cuya respuesta está íntimamente relacionada con la conductancia homogénea de la piel que presenta MoGo. Una solución a futuro es colocar en la piel una conductancia que se asemeje a la real en las diferentes partes del cuerpo (heterogénea). A pesar de estas diferencias MoGo produce una imagen eléctrica similar a la imagen eléctrica real. Tanto los potenciales basales para distintas conductividades del agua como la imagen eléctrica que producen objetos simples en la descarga completa del órgano eléctrico validaron el modelo.

Campo eléctrico e Imagen eléctrica

El órgano eléctrico de *G. omarorum* es complejo (en relación con otros peces eléctricos de descarga débil) en varios aspectos. Esto es causado por la geometría del pez, la magnitud relativa de las fuentes y su distribución, que contribuyen en forma diferente a la polarización del campo en diferentes regiones. En este trabajo se presenta un modelo de electrolocalización realista en 3D de *G. omarorum*, teniendo en cuenta la geometría del pez y la distribución de las fuentes eléctricas. Estos aspectos son importantes de diferentes maneras.

En primer lugar, ya que la resistencia interna longitudinal varía inversamente con el cuadrado del diámetro y la conductancia de la piel varía proporcionalmente con el diámetro, las fuentes colocadas en las diferentes regiones de los peces tienen diferentes efectos en la "iluminación" del objeto siendo el peso también diferente en el campo basal. Potenciales producidos por fuentes con la misma intensidad pero localizados en regiones diferentes del pez producen efectos distintos. Diferentes fuentes contribuyen con diferentes formas de onda y amplitudes. Estos efectos en la "iluminación" de los objetos que son colocados en distintas posiciones son significativos, más aun si este objeto se encuentra ubicado en la zona correspondiente a la inversión de potencia. Sin embargo esto no afecta ciertas zonas rostrales dado que el órgano eléctrico se encuentra ubicado caudalmente lo que se relaciona directamente con la capacidad de identificar objetos resistivos y principalmente capacitivos. Si el campo es coherente y colimado (como en la región frontal del pez), los objetos puramente resistivos modifican exclusivamente la amplitud de las corrientes transcutáneas que estimulan los electrorreceptores enfrentados con el objeto mientras que los objetos de impedancia compleja (capacitivos y resistivos) modifican la amplitud y la forma de onda (Budelli and Caputi., 1999)

VI. Conclusión

En este trabajo, se presenta un modelo que permite el cálculo de los campos eléctricos y las imágenes de un pez eléctrico de descarga débil con un órgano eléctrico distribuido: *Gymnotus omarorum*. Los resultados del modelo se cotejan con los experimentales, resultando en una fuerte similitud cualitativa. Además, se obtuvieron resultados generales acerca de los campos eléctricos y de potenciales, así como de las imágenes eléctricas producidas por objetos simples, subrayando la importancia de la secuencia rostro-caudal de la descarga del órgano eléctrico y la forma del cuerpo del pez. Esto muestra que en estos tipos de peces, la imagen es un patrón espacial que varía en amplitud y tiempo.

VI. Referencias

- ASSAD, C. 1997. *Electric field maps and boundary element simulations of electrolocation in weakly electric fish*. California Institute of Technology.
- ASSAD, C., RASNOW, B. & STODDARD, P. K. 1999. Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J Exp Biol*, 202, 1185-93.
- BELL, C., BODZNICK, D., MONTGOMERY, J. & BASTIAN, J. 1997a. The generation and subtraction of sensory expectations within cerebellum-like structures. *Brain Behav Evol*, 50, 17-31.
- BELL, C. C. 1981. An efference copy which is modified by reafferent input. *Science*, 214, 450-53.
- BELL, C. C. 1982. Properties of a modifiable efference copy in an electric fish. *J Neurophysiol*, 47, 1043-56.
- BELL, C. C. 1989. Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *J Exp Biol*, 146, 229-53.
- BELL, C. C., CAPUTI, A. & GRANT, K. 1997b. Physiology and plasticity of morphologically identified cells in the mormyrid electrosensory lobe. *J Neurosci*, 17, 6409-23.
- 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 U S A*, 90, 4650-4.
- BENNETT, M. 1971. Electroreception. In: HOAR, W. & RANDALL, D. (eds.) *Fish Physiology*. Academic Press.
- BUDELLI, R. & CAPUTI, A. A. 2000. The electric image in weakly electric fish: perception of objects of complex impedance. *J Exp Biol*, 203 Pt 3, 481-92.
- BUDELLI, R. & CAPUTI, A. A. 1999. The electric image in weakly electric fish. Physical images of capacitive objects in *Gnathonemus petersii*. *J Exp Biol*.
- CAPUTI, A. & BUDELLI, R. 1995. The electric image in weakly electric fish: I. A data-based model of waveform generation in *Gymnotus carapo*. *J Comput Neurosci*, 2, 131-47.
- CAPUTI, A., BUDELLI, R., GRANT, K. & BELL, C. 1998. The electric image in weakly electric fish: II. Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *J. Exp. Biol.*, 201, 2115-2128.
- CAPUTI, A. & TRUJILLO-CENOZ, O. 1994. The spinal cord of *Gymnotus carapo*: the electromotoneurons and their projection patterns. *Brain Behav Evol*, 44, 166-74.
- CAPUTI, A. A. 2004. Contributions of electric fish to the understanding of sensory processing by reafferent systems. *J Physiol Paris*, 98, 81-97.

- CAPUTI, A. A. & BUDELLI, R. 2006. Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 192, 587-600.
- CASTELLO, M. E., CAPUTI, A. & TRUJILLO-CENOZ, 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, 549-63.
- COATES, C. W. 1954. Activity in electrogenic organs of knifefishes. *Science*, 845-6.
- EGELHAAF, S. U., VAN SWIETEN, E., BOSMA, T., DE BOEF, E., VAN DIJK, A. A. & ROBILLARD, G. T. 2003. Size and shape of the repetitive domain of high molecular weight wheat gluten proteins. I. Small-angle neutron scattering. *Biopolymers*, 69, 311-24.
- HEILIGENBERG, W. 1991. Recent advances in the study of electroreception. *Curr Opin Neurobiol*, 1, 187-91.
- KALMIJN, A. J. 1971. The electric sense of sharks and rays. *J Exp Biol*, 55, 371-83.
- KALMIJN, A. J. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. *Handbook of Sensory Physiology: Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*, 3, 147-200.
- KARMEIER, K., VAN HATEREN, J. H., KERN, R. & EGELHAAF, M. 2006. Encoding of naturalistic optic flow by a population of blowfly motion-sensitive neurons. *J Neurophysiol*, 96, 1602-14.
- LISSMANN, H. W. 1951. Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus*. *Cuv. Nature*, 167, 201-202.
- LISSMANN, H. W. & MACHIN, K. E. 1958. The mechanisms of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish. *J. Exp. Biol*, 35, 457-486.
- MALER, L. 1979. The posterior lateral line lobe of certain gymnotoid fish: quantitative light microscopy. *J Comp Neurol*, 183, 323-63.
- MARR, D. 1982. *Vision*, NY, Freeman.
- MIGLIARO, A., CAPUTI, A. A. & BUDELLI, R. 2005. Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol*, 1, 123-31.
- RASNOW, B. & BOWER, J. M. 1996. The electric organ discharges of the Gymnotiform fishes: I. *Apteronotus leptorhynchus*. *J. Comp. Physiol. A*, 178, 383-396.
- RETHELYI, M. & SZABO, T. 1973. Neurohistological analysis of the lateral lobe in a weakly electric fish, *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces). *Exp Brain Res*, 18, 323-39.
- ROTHER, D., MIGLIARO, A., CANETTI, R., GOMEZ, L., CAPUTI, A. & BUDELLI, R. 2003. Electric images of two low resistance objects in weakly electric fish. *Biosystems*, 71, 169-77.

- SCHEICH, H., LANGNER, G., TIDEMANN, C., COLES, R. B. & GUPPY, A. 1986. Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature*, 319, 401-2.
- SPERRY, R. W. 1950. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J. Comp. Physiol. Psychol*, 43, 482-489.
- SZABO, T. & HAGIWARA, S. 1967. A latency-change mechanism involved in sensory coding of electric fish (mormyrids). *Physiol. Behav.*, 2, 331-335.
- VON DER EMDE, G. 2006. Non-visual environmental imaging and object detection through active electrolocation in weakly electric fish. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 192, 601-12.
- VON DER EMDE, G., SCHWARZ, S., GOMEZ, L., BUDELLI, R. & GRANT, K. 1998. Electric fish measure distance in the dark. *Nature*, 395, 890-4.
- VON HOLST, E. & MITTELTEAD, H. 1950. Das Reafferenzprinzip Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften*, 37, 464-476.