

MONOGRAFÍA SOBRE EL PEZ ELÉCTRICO

ESTUDIANTE: LÍA GÓMEZ DAURÍA

Email: lia.gomez@fing.edu.uy

Tutor: Federico Davoine

Email: fdavoine@fing.edu.uy

Instituto de Ingeniería Eléctrica - Facultad de Ingeniería - UDELAR

RESUMEN

Los peces eléctricos poseen un particular sentido eléctrico que les permite percibir el entorno a su alrededor de distintas maneras y comunicarse con sus pares. En la presente monografía se describe el órgano eléctrico, su organización y funcionamiento, se explora el concepto de imagen eléctrica, se presentan algunas técnicas de procesamiento de señales y comportamientos asociados al sentido eléctrico.

1. Introducción

1.1. Descripción del pez eléctrico

Los peces eléctricos son animales sumamente estudiados por la neurociencia debido a su particular modo de percepción, comunicación y locomoción. Son de gran utilidad para estudiar temas como el desarrollo y la evolución del sistema nervioso, la organización anatómica y funcional de los sistemas sensoriales y motores, así como el comportamiento [1]. Estos peces poseen un complejo órgano eléctrico que se encarga de generar descargas eléctricas débiles, reguladas por un marcapasos situado en la médula [2].

Estas descargas eléctricas polarizan los objetos del entorno del pez, provocando cambios en el campo eléctrico generado. A su vez, el pez posee electro-receptores cutáneos, mediante los cuales recibe la señal modificada, particularmente sensibles al espectro de fase de las señales generadas por el mismo pez. Los receptores se sitúan mayoritariamente en la región perioral, constituyendo una fovea¹ electro-sensorial. De esta manera, el pez es capaz de generar una “imagen eléctrica” mediante la comparación de la señal re-aferente y la recibida [2].

Existen diversos mecanismos para el procesamiento de las señales eléctricas captadas por distintos tipos de electroreceptores y varían en las distintas familias de peces eléctricos. Cabe destacar que cada especie de pez eléctrico cuenta con múltiples mecanismos de recepción y procesamiento, cada uno de ellos asociado a una función específica. Estas funciones abarcan desde la localización activa y pasiva hasta la comunicación, así como la detección de cambios de fase o amplitud, entre otras.

Estos peces de agua dulce viven en ambientes muy oscuros, bajo una densa vegetación [4], lo que convierte esta habilidad eléctrica un factor fundamental para su supervivencia. Además de permitirles percibir los objetos a su alrededor, tiene un papel crucial en la comunicación entre individuos de la misma especie y proporciona una gran ventaja en la detección de presas y en la defensa frente a amenazas.

1.2. Clasificación

Si bien existe una gran variedad de animales que poseen la capacidad de generar descargas eléctricas, los peces eléctricos como los descritos anteriormente se dividen en dos órdenes que evolucionaron separadamente: los Mormyriiformes en África y los Gymnotiformes en América del Sur.

Existen tres maneras de crear la imagen eléctrica, que se presentan en las distintas especies. En primera instancia, se puede diferenciar entre las especies que emiten una sola onda continua (exclusivamente del orden Gymnotiformes) y las que emiten múltiples pulsos separados por intervalos, que son evaluados uno a uno, generando imágenes eléctricas discretas. Dentro de las especies que emiten pulsos, se pueden distinguir dos grupos: los que generan pulsos con frecuencias bajas que oscilan entre 0.1 y 5 Hz, y aquellos que emiten pulsos a frecuencias relativamente altas, en un rango entre 100 y 1000 Hz [2].

En el Instituto Clemente Estable de Uruguay, se han investigado profundamente las especies autóctonas del orden Gymnotiformes, como *Gymnotus omarorum*, *Brachyhypopomus gauderio* y *Brachyhypopomus bombilla*, todas pertenecientes al grupo que generan pulsos separados por intervalos mucho más largos que la duración del pulso. Además, también se ha estudiado la especie *Mormyrus rume*, originaria de África [1].

¹La fovea es una zona de la retina, con alta densidad de foto-receptores, que se encarga de la percepción del color y de la nitidez de la visión [3].

2. Órgano eléctrico

La organización del órgano eléctrico varía de especie a especie, por ello se decide centrar la descripción en el de los Gymnotiformes que emiten pulsos. Este órgano es el encargado de generar el campo eléctrico, está compuesto por cientos de electrocitos y se extiende desde la zona pectoral hasta la punta de la cola del pez, en forma de tubos, en ambos lados del pez. La densidad de electrocitos aumenta de manera exponencial de cabeza a cola. Los electrocitos son unidades electrógenas capaces de generar tanto corrientes sinápticas como de acción, las cuales, coordinadas de manera síncrona y secuencial por el sistema nervioso, les permiten a los peces producir las descargas eléctricas [2].

El sistema electrogénico de los peces eléctricos se conforma de cuatro componentes principales: el núcleo marcapasos, las neuronas de relevo, las neuronas electromotoras y los electrocitos. El núcleo marcapasos, ubicado en la médula espinal, es el encargado de regular las descargas eléctricas. Este núcleo envía señales a las neuronas de relevo, las cuales establecen conexiones sinápticas mixtas con las células electromotoras y finalmente estas células son las responsables de activar los electrocitos. En el circuito de la figura 1 se puede apreciar una representación de la relación entre cada uno de estos componentes [5].

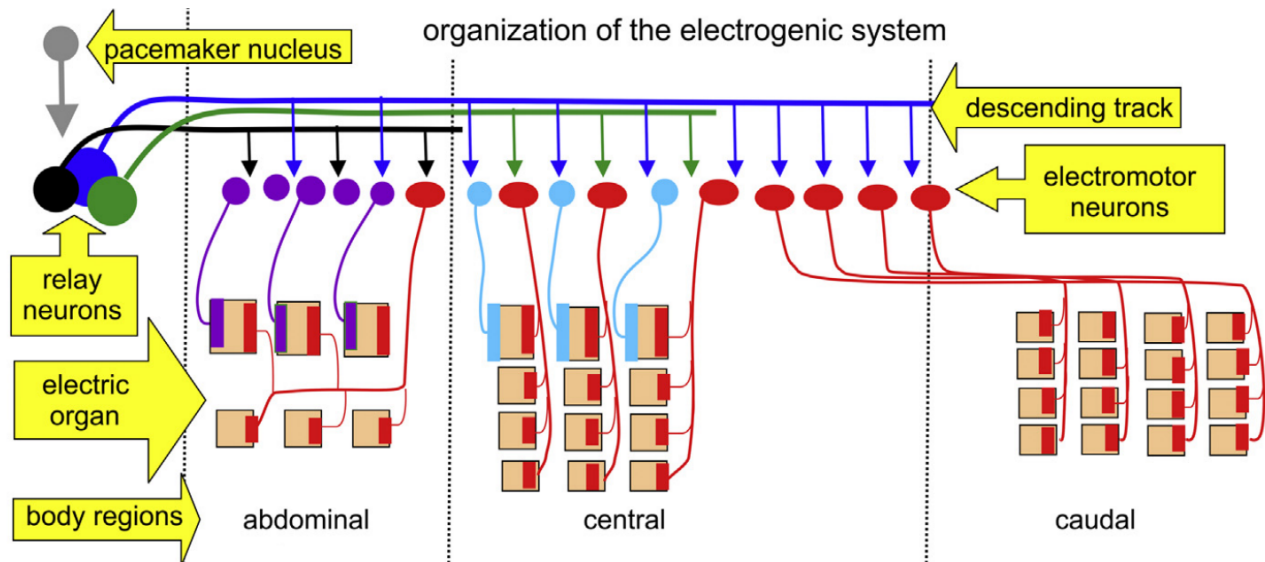
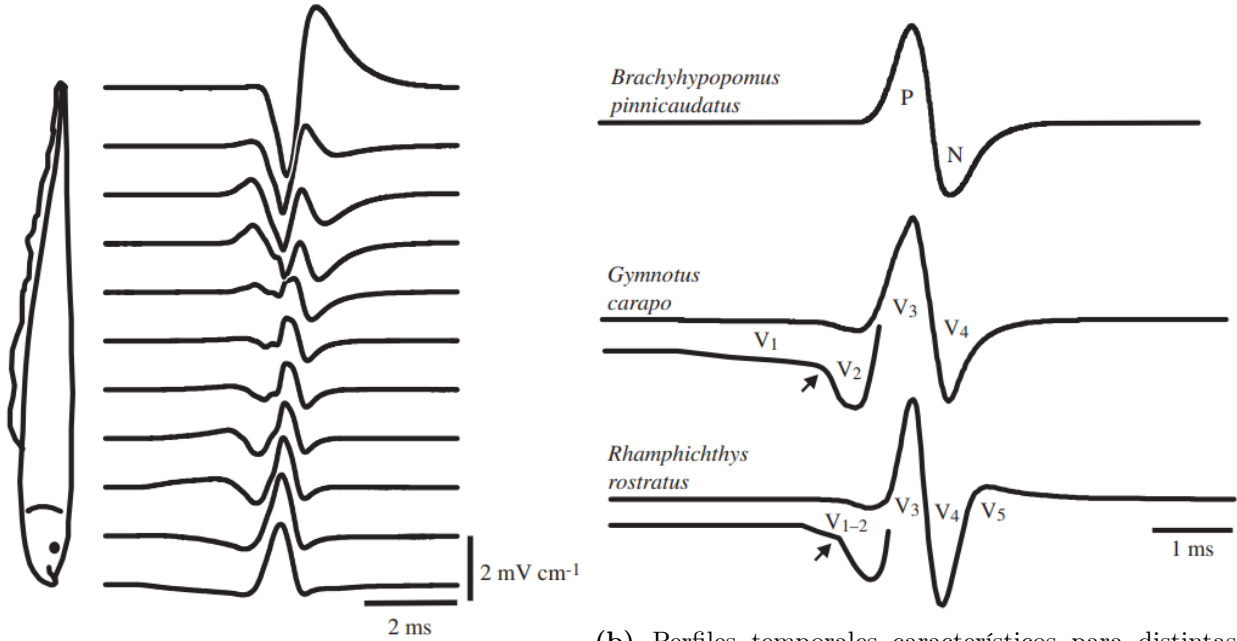


Figura 1: Organización del sistema electrogénico. En gris el núcleo marcapasos; en negro, azul y verde las neuronas de relevo; en violeta, celeste y rojo las neuronas electromotoras; y los rectángulos representan el órgano eléctrico. Extraída de [2].

Las neuronas de relevo de axones más gruesos y largos llegan hasta la zona caudal (azul en fig. 1), mientras que las de axones finos y cortos apenas pasan la zona abdominal (negro en fig. 1). Las neuronas electromotoras de soma ovalado (rojo en fig. 1) están presentes en 3 familias de Gymnotiformes que emiten pulsos, se extienden a lo largo del cuerpo del pez y se inervan con casi todos los electrocitos. Por otro lado, en algunas especies hay neuronas de somas redondos y chicos (violeta y cian en fig. 1) que tienen un rol distinto en la activación del órgano eléctrico [2].

En las zonas abdominal y central, con dos y cuatro filas de electrocitos respectivamente, se encuentran electrocitos doblemente inervados. Estos electrocitos reciben inervación tanto de las neuronas con somas ovalados, como de las neuronas con somas redondos y chicos. El papel de estas últimas neuronas es precisamente proporcionar esta doble inervación a los electrocitos. La zona caudal es en la que hay una mayor cantidad de electrocitos, ordenados en cuatro filas

[2].



(a) Perfiles temporales de los campos eléctricos asociados a las descargas del órgano eléctrico, para la especie *Gymnotus carapo*.

(b) Perfiles temporales característicos para distintas especies (*Brachyhyppopomus pinnicaudatus*, *Gymnotus carapo* y *Rhamphichthys rostratus*) con sus componentes de onda (N-P, V1-5).

Figura 2: Perfiles temporales de los campos eléctricos asociados a las descargas del órgano eléctrico. Extraídas de [5].

La forma de onda asociada a la descarga eléctrica, cómo se observa en la figura 2a, varía a lo largo del pez y las características de las mismas (cantidad, polaridad y secuencia de componentes de onda) varía en cada especie, en la figura 2b se observan algunos ejemplos. Estos distintos patrones de activación y desactivación son los que definen el proceso de secuenciación. Para lograr una forma de onda invariante y una descarga eléctrica de duración constante es necesaria la sincronización [5].

La activación sincrónica del órgano eléctrico se da como un flujo de cola a cabeza, a unos cuantos cientos de metros por segundo, lo que genera que el retardo de activación de cola y cabeza sea menor a la duración de un potencial de acción. La sincronización se logra en tres niveles: en primer lugar, los nervios más anchos de las neuronas de relevo que llegan hasta la cola permiten una mayor velocidad de conducción, lo que les permite sincronizarse con los nervios más cortos y delgados. En segundo lugar, los electrocitos grandes más cerca de la cara son inervados por nervios recurrentes (que inervan a más de un electrocito), alargando la distancia y generando un enlentecimiento en la conducción, respecto a los más alejados y pequeños que son inervados por nervios más gruesos. Por último, las neuronas electromotoras que se encuentran cercanas a la cabeza, demoran más en activarse que las de la cola (mayor latencia) [2].

Considerando un modelo lineal del pez, el mismo se puede representar como una serie de fuentes de voltaje y resistencias, cada una correspondiente a una porción del cuerpo. Para cada

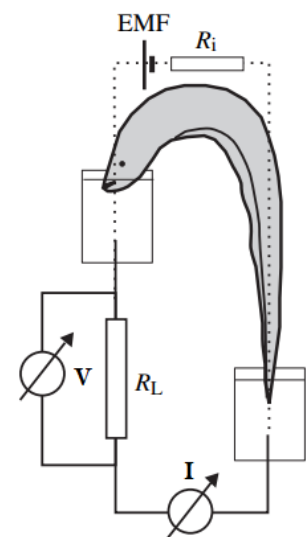


Figura 3: Esquemático del circuito equivalente Thévenin-Norton para cada segmento del cuerpo del pez. Extraída de [5].

una se utiliza la equivalencia Thévenin-Norton, como la de la figura 3, con la fuerza electromotriz longitudinal (EMF), resistencia interna R_i y una carga R_L . La resistencia interna de un segmento de pez es proporcional a su longitud e inversamente proporcional al área transversal del segmento. Por otro lado, la resistencia interna es inversamente proporcional a la longitud del pez [2].

3. Imagen eléctrica

El cuerpo del pez tiene varios roles en la formación de la imagen eléctrica. Primero, se encarga de generar las corrientes eléctricas, limita la cantidad y define la orientación de las mismas. Luego, a través de receptores cutáneos, recibe el campo eléctrico distorsionado por los objetos de sus alrededores, generando la imagen eléctrica. Cuando un objeto está en el campo eléctrico generado por el pez, es polarizado, convirtiéndose en una fuente eléctrica virtual, que a su vez polariza el cuerpo del pez y el entorno. Los objetos de menor conductancia que el agua reflejan la corriente eléctrica, aumentan la diferencia de potencial entre sus bordes y, por ende, alejando de sí las líneas de campo eléctrico. Mientras que, los de mayor conductancia incrementan el flujo a través de él y reducen la diferencia de potencial entre sus bordes, acercando las líneas de campo eléctrico, como se muestra en la figura 4 [2].

El conjunto estas perturbaciones, llamadas “marcas” (en inglés “stamp”), que genera cada objeto en el campo eléctrico conforma la imagen eléctrica. La marca que deja cada objeto se compone de tres dimensiones: impedancia, forma y volumen. Los objetos puramente resistivos tienen un efecto inmediato, mientras que los capacitivos acumulan y liberan carga. Una gran diferencia entre los peces emisores de ondas y pulsos es que, al emitir pulsos separados por intervalos mucho más grandes que la duración de la descarga, los peces emisores de pulsos producen efectos acumulativos entre descargas. Esto ocurre porque la capacitancia produce cambios en el transcurso del tiempo [2].

A su vez, la “marca” depende de la posición del objeto respecto a al cuerpo del pez. Cuando un objeto se encuentra al costado del pez, en una zona del cuerpo la corriente transcutánea incrementa (“top”) y en otra zona alrededor aumenta en sentido opuesto (“brim”) para compensar, resultando un perfil de sombrero mexicano como el de la figura 5B. Debido a los efectos de borde, cuando un objeto se encuentra cerca de la piel del pez, la densidad de corriente en la piel aumenta inversamente al radio de curvatura de esa zona. Por ello, cuando un objeto se sitúa frente a la cara del pez, como en la figura 5C, la corriente tiende a centrarse mayormente en la zona del rostro y la corriente que fluye en sentido opuesto se distribuye a lo largo del cuerpo, resultando una curva en forma de campana. La distancia de un objeto a la piel determina la “claridad” de su imagen eléctrica, o sea, cuando está más cerca el pico de corriente es alto y angosto, y cuando se va alejando la imagen se va difuminando, tal como se observa en las figuras 5A, B y C. A su vez, cuando dos objetos se encuentran a igual distancia, sus imágenes comienzan a fusionarse a medida que se alejan de la piel, como en la figura 5A [2].

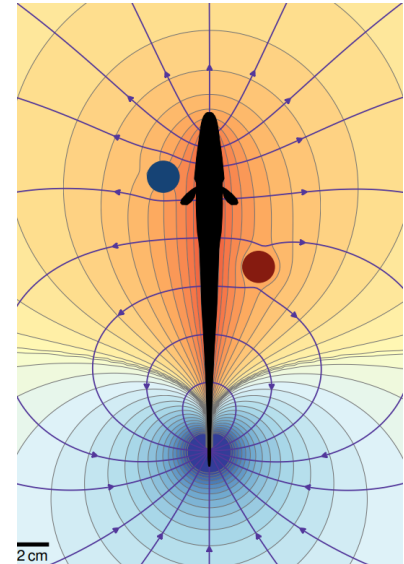


Figura 4: Perturbaciones de campo eléctrico. En azul un objeto aislante y en rojo un conductor. Extraída de [6].

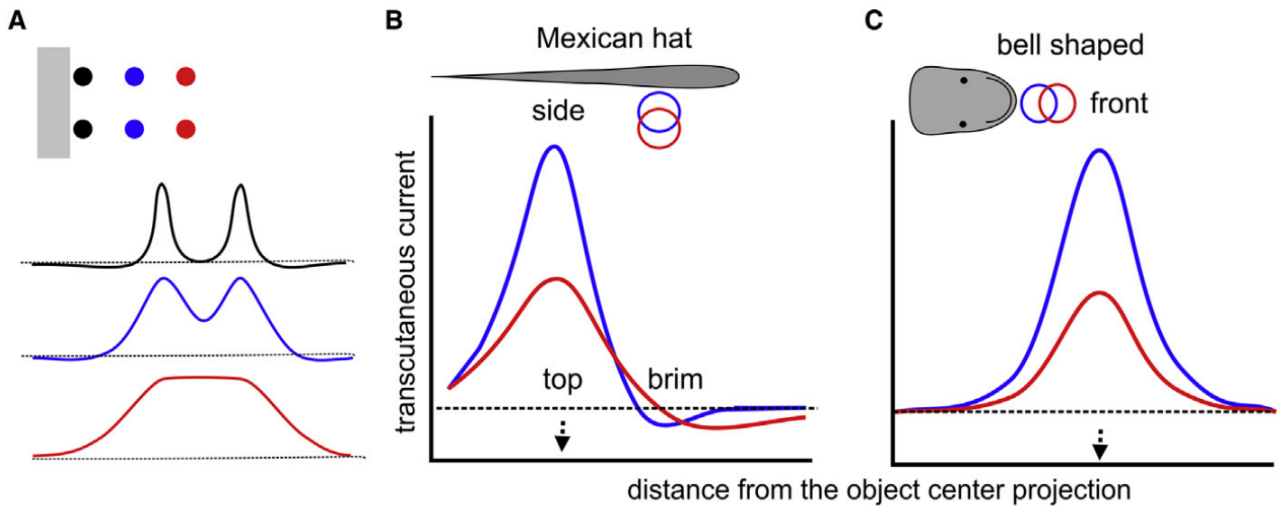


Figura 5: Imagen eléctrica de objetos y su marca. A) Dos objetos se encuentran a igual distancia y sus imágenes a medida que se alejan de la piel. C) Imagen eléctrica de un objeto al costado del cuerpo del pez. B) Imagen eléctrica de un objeto al frente del cuerpo del pez. Extraída de [2].

4. Técnicas de procesamiento de señales

Como se mencionó anteriormente, los peces eléctricos poseen electroreceptores cutáneos para captar campos eléctricos, ya sean auto-generados o provenientes de un agente externo. Los electroreceptores no se encuentran distribuidos de igual manera en el cuerpo del pez, sino que tienen zonas de mayor densidad de ellos en el rostro, como se observa en la figura 6. A esta zona muchas veces se le llama “fóvea” electrosensorial, en analogía con el sentido de la vista. De la misma manera que giramos la cabeza para ver mejor un objeto que está a nuestro costado, el pez eléctrico, al percibir un nuevo objeto a su costado, nada hacia atrás y acerca rostro al objeto para tener una mejor percepción [2].

En los peces eléctricos de la familia Mormyridae hay tres tipos de electroreceptores que se encargan de percibir distintos tipo de señales: los electroreceptores Knollenorgan se ocupan de la electrocomunicación, los electroreceptores Mormyromast se encargan de la electrolocalización activa (miden las distorsiones de su propio campo eléctrico) y los electroreceptores ampulares de la electrolocalización pasiva de baja frecuencia (miden campos eléctricos externos). Las fibras aferentes primarias de cada clase de electroreceptores terminan en una región central diferente del lóbulo electrosensorial de la línea lateral (ELL) del cerebro del pez, las cuales se ilustran en el diagrama de la figura 8. Por lo tanto, el sistema electrosensorial de la familia Mormyridae tiene tres subsistemas anatómica y funcionalmente distintos [7] [8].

Cada vez que el núcleo de comando (marcapasos) envía una señal de activación al órgano eléctrico, también envía una copia eferente (o descarga corolaria) a la región del cerebro que recibe las señales de las entradas aferentes de los electroreceptores. La copia eferente puede ser contrastada con la entrada sensorial (aferente) y pueden servir para habilitar al cerebro a predecir los efectos de una acción. La misma está presente en los tres subsistemas sensoriales y tiene un rol distinto en cada una de ellos, que se representan en el diagrama de la figura 7 [7].

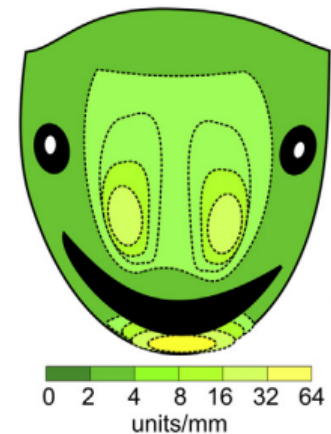


Figura 6: Distribución de electroreceptores en el rostro del pez. Extraída de [2].

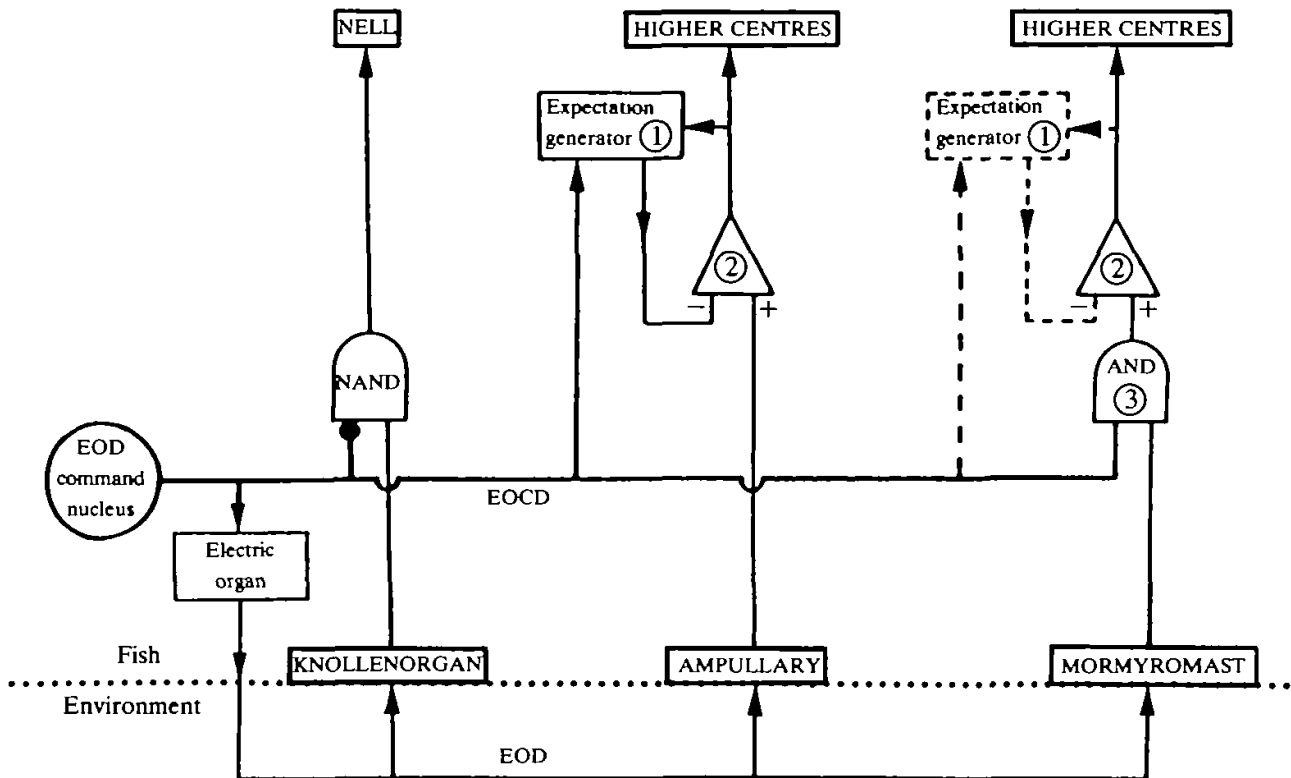


Figura 7: Diagrama de las interacciones entre la descarga del órgano eléctrico (EOD) que provoca entradas reaferentes y las señales de descarga corolaria del órgano eléctrico (EOCD), para los tres sistemas de electroreceptores, en los peces eléctricos de la familia Mormyridae. Extraída de [7]

En el caso de los Knollenorgan, la entrada reaferente² es inhibida por la copia eferente (compuerta NAND). Esto es muy útil para la electrocomunicación, donde la señal de interés es la de otro pez, normalmente distinta a la auto-generada. Los electroreceptores Knollenorgan y sus fibras aferentes primarias son muy adecuados para la codificación de la información temporal, ya que son receptores fásicos y responden solo a transitorios. Las fibras aferentes primarias del Knollenorgan son grandes (6-8 μm de diámetro) y se ramifican solo unas pocas veces dentro del núcleo del ELL (NELL), donde terminan. La respuesta aferente primaria tiene un umbral muy bajo (0-1 mV a través de la piel) y aumentar la intensidad del estímulo muchas veces por encima del umbral tiene poco efecto en la respuesta (no se agregan impulsos y solo hay una pequeña reducción en la latencia, de 0.2 a 0.4 ms, para estímulos cercanos al umbral) [7].

Por otro lado, en el caso del procesamiento de las señales de los receptores ampulares, la copia eferente se encarga de liberar la expectativa, creada por el generador de expectativas, de su almacenamiento. Luego, la expectativa se resta a la entrada aferente, actualiza el almacén de expectativa con el resultado y envía el mismo resultado al lóbulo electrosensorial de la línea lateral, como se representa en la figura 7. Sus fibras aferentes terminan centralmente en la zona ventral lateral de la corteza (VLZ) del ELL. Este tipo de receptores responden a señales de baja frecuencia y también están presentes en animales no eléctricos, sin embargo, la presencia de la descarga corolaria es característica de este tipo de peces. Además, esta descarga es modificable: cuando la entrada reaferente cambia, la EOCD también cambia y de manera correspondiente, esto permite una mejor adaptación a cambios en el entorno [7].

Finalmente, en el caso de los receptores Mormyromast se identificó un procedimiento similar al de los receptores ampulares, donde además se compara directamente (compuerta AND) la señal enviada (copia eferente) con la reaferente, con el fin de detectar las perturbaciones

²Entrada aferente de la señal auto-generada.

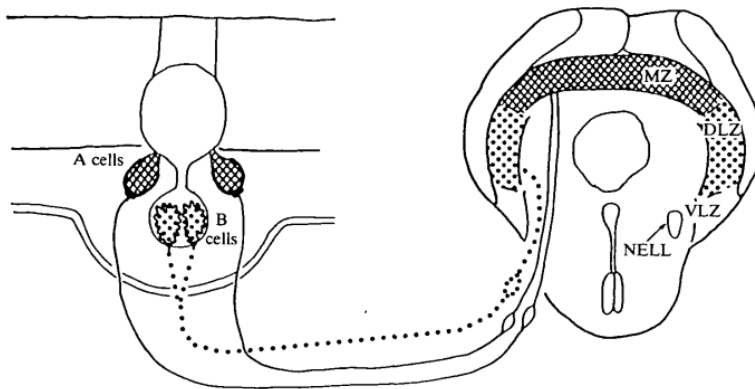


Figura 8: Diagrama de las terminaciones de los dos tipos de receptores Mormyromast y de las diferentes regiones del lóbulo electrosensorial de la línea lateral (ELL): DLZ, zona dorsolateral de la corteza; MZ, zona medial de la corteza; VLZ, zona ventrolateral de la corteza; NELL, núcleo de ELL. Extraída de [7].

Sin embargo, no se sabe cuáles de estas diferencias son críticas para el sistema [7].

Las fibras aferentes primarias son grandes (6-9 μm de diámetro) y se ramifican repetidamente para formar un denso árbol con ramas finas. En algunas células se registraron sinapsis mixtas y en total hay presentes tres tipos de potenciales

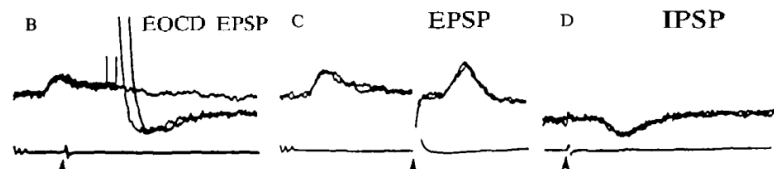


Figura 9: Los tres tipos de potenciales sinápticos presentes en los receptores Mormyromast. Extraída de [7].

sinápticos, que se muestran en la figura 9: EPSPs³ electrosensoriales debido a la estimulación de electroreceptores cercanos a la aferencia registrada, IPSPs⁴ electrosensoriales evocados por la estimulación de electroreceptores más alejados, y EPSPs EOCD asociados con el comando motor de la descarga del órgano eléctrico. Hay dos posibles (no excluyentes) funciones para los EPSPs EOCD: mejorar selectivamente las respuestas reaferentes (significativas para la electrolocalización activa) y servir como medio para decodificar la latencia (cuanto mayor el estímulo, más corta la latencia y mayor la interacción con el EPSP EOCD en las células postsinápticas) [7].

Los peces del orden Gymnotiformes presentan electroreceptores tuberosos, especializados en captar las descargas eléctricas generadas por el mismo pez, que se dividen en dos tipos. Los de tipo I son de mayor diámetro, están profundamente anclados e inervados por fibras aferentes gruesas con ramas preterminales mielinizadas. Los de tipo II tienen un diámetro más pequeño, están más cerca de la superficie y están inervados por fibras aferentes de menor diámetro que pierden su vaina de mielina antes de penetrar la cápsula [2].

El lóbulo electrosensorial de los Gymnotiformes recibe proyecciones de tres aferentes primarios: ampulares, marcadores de pulso y codificadores de ráfagas. Los ampulares fueron explicados anteriormente. Los marcadores de pulsos se originan en los electroreceptores de tipo I, disparan un único impulso por cada descarga del órgano eléctrico y codifican la intensidad y la densidad espectral de potencia de los campos autogenerados a través de variaciones de latencia de los impulsos que llegan al lóbulo electrosensorial. Los codificadores de ráfagas se originan en los electroreceptores de tipo I, disparan una ráfaga de impulsos de alta frecuencia (hasta 500 Hz), cuya latencia, frecuencia y número de impulsos dependen de la intensidad del estímulo y del espectro de amplitud y fase del campo autogenerado [2].

³Potenciales postsinápticos excitatorios.

⁴Potenciales postsinápticos inhibitorios.

5. Comportamientos eléctricos del pez

Localización

La electrolocalización es el comportamiento eléctrico fundamental de los peces eléctricos, ya que les permite detectar objetos cercanos al polarizarlos eléctricamente, en los lugares oscuros que habitan. Como se mencionó en la sección anterior, puede darse de dos maneras: activa y pasiva. La electrolocalización activa se da al medir las distorsiones de su propio campo eléctrico generadas por la presencia de objetos, a través de ella puede detectar: la distancia al objeto, el tamaño, la forma y si es conductivo o capacitivo. La electrolocalización pasiva consiste en detectar los campos eléctricos externos generados por otros animales acuáticos. No solo los animales eléctricos generan señales eléctricas, sino que cualquier organismo genera gradientes electroquímicos que resultan en campos eléctricos que pueden medirse en su cercanía [6] [7].

Comunicación

A través de las descargas eléctricas, también se da la comunicación entre los peces. Los descargas del órgano eléctrico emitidas por cada pez y su frecuencia, ya contienen información sobre su especie, sexo y estatus social. Sin embargo, el pez también es capaz de modular la amplitud y la frecuencia de la descarga, generando varios tipos de señales de comunicación activa [6].

Cuando dos peces se acercan, sus descargas eléctricas se superponen y dan como resultado una modulación de amplitud periódica, o sea un “ritmo” (en inglés “beat”). El pez receptor capta sus propias descargas eléctricas, con frecuencia f_1 y amplitud A_1 , y las descargas del pez vecino, generalmente con frecuencia f_2 y amplitud A_2 distintas a las propias. Las ondas interfieren constructiva destructivamente, formando un patrón periódico como los de de la figura 10, de frecuencia $\Delta f = |f_1 - f_2|$. En el caso de los peces emisores de ondas, que emiten constantemente descargas eléctricas, sus descargas eléctricas se superponen constantemente, como se observa en la figura 10a. Mientras que para los peces que emiten pulsos, esta superposición ocurre con menos frecuencia, como se observa en la figura 10b [6].

En el caso de los peces de la especie *Apteronotus leptorhynchus*, cuando dos peces de distinto sexo se encuentran el “ritmo” resultante de la interferencia es alto, entre 50 y 250 Hz, mientras que cuando se acercan dos del mismo sexo, el “ritmo” es menor a 50 Hz [9].

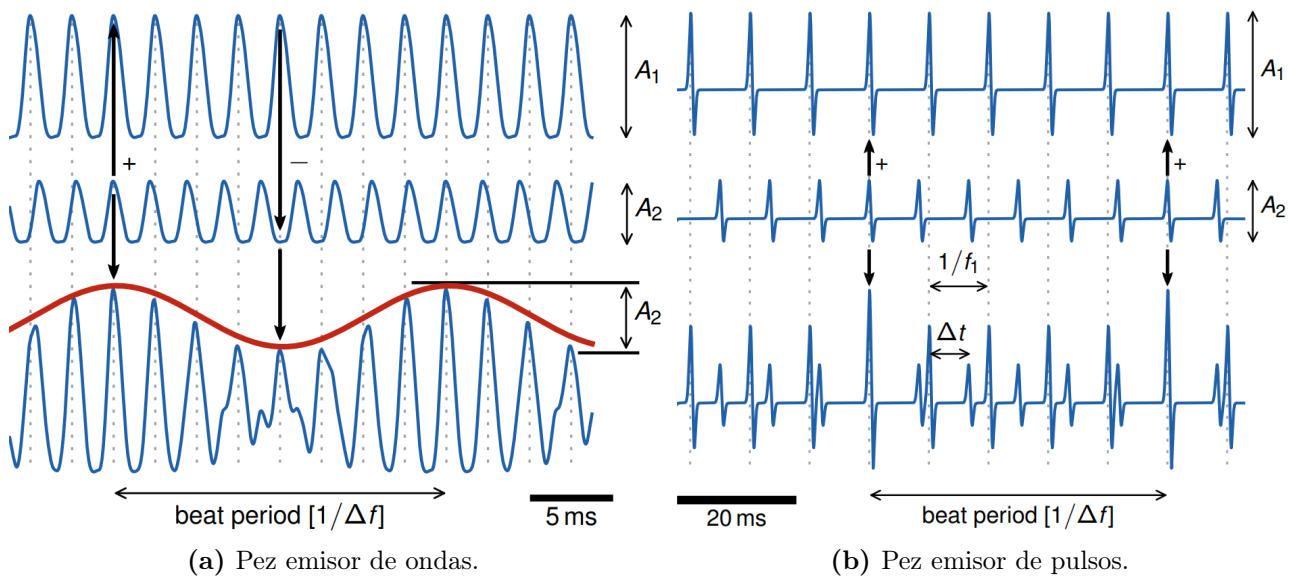


Figura 10: Descargas del órgano eléctrico del pez receptor, de otro pez cercano y el patrón resultante al superponerse, para ambos tipos de pez: emisores de ondas y pulsos. Extraídas de [6].

Defensa

En contextos de agresión, el pez es capaz de elevar abruptamente la frecuencia de descarga del órgano eléctrico por períodos cortos. A este comportamiento se le llama *chirping* es disparado por el núcleo marcapasos medular. El *chirping* también se da en situaciones de cortejo y en respuesta a novedades en las entradas sensoriales de cualquier modalidad. El pez eleva gradualmente la frecuencia de su descarga en respuesta a una señal de frecuencia más baja y disminuye su frecuencia en respuesta a una señal de frecuencia más alta. Estas elevaciones son causadas por una mayor actividad de las células pequeñas en el núcleo marcapasos y pueden ser bloqueadas de manera reversible mediante la aplicación del bloqueador de receptores NMDA. Las disminuciones graduales en la frecuencia de la descarga parecen ser causadas por la inhibición tónica de las células pequeñas en el núcleo marcapasos [10].

Caza

La descarga eléctrica emitida por el pez es débil, por lo tanto no es útil para aturdir presas (como en el caso de la anguila eléctrica), pero sí para detectarlas [6]. El pez eléctrico es un cazador nocturno, que se alimenta principalmente de larvas de insectos y pequeños crustáceos en los ríos de agua dulce. Es capaz de hacer movimientos muy ágiles y rápidos, nadar en varias direcciones y cambiar rápidamente de velocidad. Para detectar presas, nada hacia adelante con la cabeza inclinada hacia abajo o hacia atrás con la cabeza inclinada hacia arriba, para maximizar la eficiencia en la detección. Luego de detectar la presa, hace un escaneo inverso de entre 300 y 800 ms, acomoda su cuerpo y da una breve arremetida para capturar la presa [11].

6. Conclusiones

La capacidad de los peces eléctricos para generar y percibir campos eléctricos ha sido profundamente estudiada en la neurociencia. A lo largo de esta monografía, se describieron las estructuras anatómicas y los circuitos neuronales que permiten a estos peces aprovechar los campos eléctricos para sobrevivir y comunicarse en su entorno acuático. A pesar de que los peces originarios de América del Sur y los de África tienen orígenes independientes, ambos grupos desarrollaron órganos eléctricos complejos que les permiten generar y manipular descargas eléctricas débiles.

El órgano eléctrico, el núcleo marcapasos y los diversos tipos de electroreceptores forman un sistema altamente coordinado que genera y modula las descargas eléctricas. Las diferentes funciones de los electroreceptores, desde la detección de objetos hasta la comunicación y la percepción de campos eléctricos externos, resaltan la gran adaptación de estos órganos a su entorno.

La electrolocalización activa y pasiva son comportamientos esenciales para la supervivencia de los peces eléctricos. La capacidad de detectar objetos cercanos mediante la generación de campos eléctricos y la interpretación de las perturbaciones en ellos les da grandes ventajas para la caza, la defensa y la interacción social.

En resumen, los peces eléctricos representan un ejemplo de la adaptación evolutiva que ha llevado al desarrollo de sistemas sensoriales y son un modelo muy útil para estudiar los circuitos y mecanismos implicados en los sistemas sensoriales reaférentes, la adquisición sensorial, el control de las superficies sensoriales para mejorar la recepción de señales, la filtración de las señales entrantes para extraer y mejorar las señales de interés.

Bibliografía

- [1] Instituto Clemente Estable. (2022, Mayo) Primera generación del pez eléctrico en cautiverio en el instituto estable. Ministerio de Educación y Cultura. [Online]. Available: <https://www.gub.uy/ministerio-educacion-cultura/comunicacion/noticias/primera-generacion-del-pez-electrico-hh-cautiverio-instituto-estable>
- [2] A. A. Caputi, “The Active Electric Sense of Pulse Gymnotiformes,” *The Senses: A Comprehensive Reference. Elsevier, Academic Press*, pp. 341–368., vol. 7, 2020.
- [3] H. A. Springer AD, “Development of the primate area of high acuity. 1. Use of finite element analysis models to identify mechanical variables affecting pit formation.” *Visual Neuroscience*, vol. 21, 775–790, 2004.
- [4] (2022, Mayo) Peces eléctricos: un modelo de investigación en neurociencias icónico del iibce. sobreciencia. [Online]. Available: <https://sobreciencia.uy/peces-electricos-un-modelo-de-investigacion-en-neurociencias-iconico-del-iib>
- [5] A. A. Caputi, “The electric organ discharge of pulse Gymnotiformes: the transformation of a simple impulse into a complex spatio-temporal electromotor pattern,” *The Journal of Experimental Biology*, vol. 202, 1229–1241, 1999.
- [6] J. Benda, “The Physics of Electrosensory Worlds. In: Fritzsche, B. (Ed.) and Bleckmann, H. (Volume Editor),” *The Senses: A Comprehensive Reference*, vol. 7, 228–254, 2020.
- [7] C. C. Bell, “Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish,” *The Journal of Experimental Biology*, vol. 146(1): 229–253, 1989. [Online]. Available: <https://journals.biologists.com/jeb/article/146/1/229/5366/Sensory-coding-and-corollary-discharge-effects-in>
- [8] —, “An Efference Copy Which is Modified by Reafferent Input,” *Science*, vol. 214, 450–452, 1981.
- [9] J. Benda, A. Longtin, and L. Maler, “A synchronization-desynchronization code for natural communication signals.” *Neuron*, vol. 52, 347–358, 2006.
- [10] M. Kawasaki and W. Heiligenberg, “Different Classes of Glutamate Receptors and GABA Mediate Distinct Modulations of a Neuronal Oscillator, the Medullary Pacemaker of a Gymnotiform Electric Fish ,” *The Journal of Neuroscience*, vol. 10(12): 3896–3904, 1990.
- [11] M. N. Nelson and M. A. Maciver, “Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: Sensory acquisition strategies and electrosensory consequences,” *The Journal of Experimental Biology*, vol. 202, 1195–1203, 1999.