

Aprendiendo neurobiología con los peces eléctricos

Angel Ariel Caputi

División Neuroanatomía Comparada
Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE)
Montevideo, Uruguay

Introducción

Los peces constituyen el grupo más antiguo y más diverso entre los vertebrados. Si bien se conocen agnatos fósiles que vivieron hace alrededor de 500 millones de años, es en el periodo Devónico que los peces muestran la mayor variedad de especies. En el Mesodevónico (hace alrededor de 300 millones de años, cuando los vegetales conquistan definitivamente la tierra firme y aparecen los insectos) todos los grupos mayores de peces hoy conocidos ya estaban presentes (Moller, 1995).

Actualmente, las especies de peces constituyen la mitad del árbol taxonómico de los vertebrados. Exhiben una asombrosa diversidad. Sus largos varían entre milímetros y metros, sus pesos entre gramos y toneladas. Habitan desde las alturas del Titicaca a las profundidades de las fosas oceánicas, en aguas dulces y saladas, debajo de los hielos polares y en las cálidas aguas tropi-

cales. Los hay herbívoros y carnívoros. En algunos casos como en el “puff fish” su cuerpo contiene neurotoxinas que los hacen indeseables como presa, en otros como en el lenguado ha logrado migrar un ojo hacia el lado opuesto para adaptarse a vivir acostados en el fondo arenoso.

Esta diversidad y capacidad de adaptación tiene su contraparte en la organización del sistema nervioso. La relación de pesos entre el encéfalo y el individuo abarca todo el rango de los vertebrados, llegando en *G. petersii* a cifras cercanas a las de los vertebrados superiores (cetáceos y primates).

Sería plausible especular que, como en una “pista de pruebas evolutiva”, los peces exploran las posibilidades que introduce el nuevo diseño del sistema nervioso y por lo tanto la mayor parte de las estrategias neurales (estructurales, circuitales o funcionales) están presentes en estos animales.

Consecuentemente, para comprender el sistema nervioso no puede omitirse el estudio de los peces. Su diversidad nos provee de ejemplos, de “experimentos de la naturaleza”, de sistemas neurales relativamente simples en los cuales se pueden estudiar diversas soluciones estructurales, funcionales e informáticas que la evolución ha encontrado para los problemas generales de control neural.

Este artículo se organiza en dos capítulos. En el primero se hace una descripción general del sistema electrosensorial comparando distintas soluciones evolutivamente convergentes para resolver la detección de objetos y la comunicación entre co-específicos por medio de señales eléctricas. En el segundo, se discute un problema de interés neurobiológico general cuya solución se ha enriquecido por el aporte de la investigación realizada en los peces eléctricos en nuestro medio: la coordinación de un acto efector. Este segundo capítulo se basa en una revisión reciente publicada por el autor (Caputi, 1999).

I. El sistema electrosensorial

Los animales están expuestos a múltiples formas de energía; estímulos mecánicos, térmicos, químicos y electromagnéticos, ocurren con una riquísima variedad de parámetros físicos. Poseen estructuras especializadas compuestas por células excitables que responden con un cambio de su actividad frente a variaciones de uno o más parámetros de una forma energética específica. Estas es-

estructuras, que se denominan en general receptores sensoriales, informan al sistema nervioso central dando origen a experiencias perceptuales y modificaciones del comportamiento. Es importante 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. La sensibilidad específica de los receptores sensoriales y su conexionado con el sistema nervioso determinan una modalidad sensorial. A los receptores involucrados con cada modalidad se los denomina de acuerdo a su selectividad mecánorreceptores, fotoreceptores, termorreceptores quimiorreceptores, etc.

Ningún animal es capaz de responder a todas las formas energéticas, ni tampoco cubrir todo el rango de los diversos parámetros de cada forma energética (v.g., a todas las frecuencias de luz o sonido, a todas las intensidades de presión o a todos los tipos de estímulo químico). Por el contrario, los sistemas sensoriales son selectivos; la evolución hubo de adaptar los sistemas sensoriales de cada especie para responder sólo a los parámetros energéticos que contienen la información necesaria para la supervivencia de la especie.

Tinbergen (1951) ha definido el *Merkwelt* o “universo perceptual” como la capacidad de cada individuo de representar el mundo desde el punto de vista sensorial: *“cada animal tiene su propio mundo perceptual y este universo difiere de su entorno tal cual nosotros lo percibimos, lo cual es lo mismo que decir: de nuestro propio mundo perceptual”*.

Entre las modalidades sensoriales desarrolladas por los animales acuáticos, y en particular por los peces, aparece la electrorrecepción. Algunas especies han desarrollado receptores capaces de detectar la diferencia de potencial a través de su piel (electrorreceptores). Esta modalidad permite a los peces detectar la presencia de objetos y animales utilizando la información derivada de la presencia de objetos emisores de energía eléctrica y de la heterogeneidad natural de la impedancia eléctrica del entorno. Se considera que aproximadamente 30% de las especies de peces son electrorreceptivas.

Las respuestas comportamentales provocadas por estímulos eléctricos y la proporción de tejido nervioso dedicado al procesamiento de la información proveniente de los electrorreceptores indican que en el “universo perceptual” de algunos peces electrorreceptivos la electrorrecepción ocupa un lugar preponderante.

Electrorrecepción pasiva

Se habla de *electrorrecepción pasiva* cuando el estímulo es generado externamente al individuo receptor. Los animales y plantas acuáticas producen campos eléctricos que constituyen posibles estímulos sensoriales para los electrorreceptores. Las señales generadas por dicho tipo estímulo se denominan *señales exaferentes* (von Holst & Mittelstaed, 1950). Es la forma más primitiva y la submodalidad más antigua desde el punto de vista evolutivo. Está presente en las rayas y los tiburones; en los bagres, en todos los peces electrogénicos, los renacuajos, en las salamandras y al menos en una especie de mamíferos: el ornitorrinco.

Los electroreceptores ampulares, llamados así por su aspecto morfológico, están asociados con esta submodalidad sensorial. En los peces están inervados por fibras aferentes provenientes de somatas 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. Dicha proyección ocurre sobre un área específica de dicho lóbulo, llamada segmento ampular.

Estas fibras aferentes presentan una actividad periódica en reposo. Las variaciones de potencial transcutáneo modulan la frecuencia de dicha actividad. Sus estímulos naturales son los campos eléctricos de baja frecuencia generados por otros seres vivos (la envoltura de los electromiogramas, los electrocardiogramas y los potenciales continuos de algunas plantas acuáticas o la piel de otros animales). 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 la capacidad de localizar fuentes electrogénicas u objetos con propiedades eléctricas distintas al medio se la denomina *electrolocalización pasiva*.

Electrorrecepción activa

Cuando exploramos un objeto con la mano aplicamos una presión, el objeto se deforma de acuerdo a su impedancia mecánica y la posición relativa de las distintas partes del objeto y la piel se modifican. Como consecuencia, los

receptores sensibles a la deformación mecánica resultante de la interacción mano-objeto resultan estimulados. La exploración táctil es un proceso activo y las señales derivadas de este proceso se denominan reaférentes (von Holst & Mittelstaed, 1950).

De la misma manera que la linterna del marino le sirve para iluminar su entorno o para hacer señales a otros barcos, la abuela que acaricia la cabeza del nieto además de percibir las señales derivadas de la interacción mecánica transmite un mensaje afectivo al niño.

El 5 % de los peces electrorreceptivos 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 descarga es portadora de señales reaférentes para el propio sistema nervioso o señales exaferentes 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 electrorreceptores, 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 & 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 exaferente: 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. Es-

tas 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*.

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 modulado¹ por la presencia de objetos de la misma manera que una diapositiva interpuesta en un rayo de luz arroja imágenes sobre una pantalla. A la modulación del perfil de corrientes (o diferencias de potencial) transcutáneo generado por un objeto se lo denomina “*imagen eléctrica*”. Los electrorreceptores 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 electrorreceptor provoca grandes variaciones en su actividad. Múltiples electrorreceptores 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).

Estrategias neurales para la detección del propio pulso

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 (america-

¹ El verbo “modular” y el sustantivo modulación refieren a la modificación activa que el aparato bucal impone sobre el sonido generado en la laringe. El sonido es entonces una energía portadora sobre la cual se han modulado inflexiones de voz. Dichas modificaciones constituyen una señal cuyo significado depende de un código o lenguaje. De la misma manera se habla de modulación de una señal sobre una onda de radio. La modificación de la energía portadora de las señales sensoriales por la presencia de un objeto es un hecho no necesariamente activo; más aún, lo activo es el proceso sensorial que compara un estímulo actual con otro previamente experimentado. No obstante, aunque la palabra precisa sería modificación, utilizo modulación por analogía.

nos), 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 et al. 1954).

En algunas de estas especies el intervalo entre descargas consecutivas es lo suficientemente corto como para que las descargas individuales se fusionen formando una onda continua. En otras, el intervalo entre descargas es mucho mayor que la duración 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 (del inglés *time coders*), 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 electrorreceptores (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 electrorreceptores responden con trenes de espigas cuya latencia inicial, frecuencia y número total dependen de la amplitud y forma de onda del pulso reaférente; es decir, de las corrientes que atraviesan la piel en el sitio que ocupa cada electrorreceptor. Existe código que relaciona las características del pulso reaférente con la sucesión de intervalos en los aferentes primarios. Este código es aún desconocido para nosotros. 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 & Hagiwara, 1967). No obstante, como veremos mas adelante, la información extraída del tren de espigas aferente está codificada por mas de un parámetro de dicho tren (Bell et al. 1989; 1993; 1997 a, b) muestran 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 corolaria* (Sperry, 1950) o *copia eferente*² (von Holst & Mittelsted, 1950) es emitida “hacia el propio sistema nervioso” creando una expectativa sensorial.

Las descargas corolaria 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 exafereentes y reafereentes son del primer tipo.

Un tipo de fibras aferentes primarias proviene de receptores tuberosos peculiares llamados Knollenorgans. Estas fibras descargan una única espiga por DOE. Proyectan sobre una estructura llamada el núcleo del lóbulo eléctrico. Allí hacen contactos de tipo eléctrico con células relativamente esféricas, adendríticas. Estas células reciben, además, contactos GABA-érgicos inhibitorios provenientes de un núcleo mesencefálico que descarga como consecuencia de la activación del núcleo comando. Los contactos GABA-érgicos ejercen una inhibición potente que bloquea el pasaje de la señal a niveles superiores de procesamiento.

² Si apoyamos un dedo sobre un ojo y lo movemos percibimos un movimiento de los objetos que nos rodean. Contrariamente cuando movemos voluntariamente los ojos no percibimos dicha sensación. Hemholtz sugirió la existencia de señales internas que interactúan con las señales provenientes de los órganos de los sentidos para explicar la diferencia de experiencias sensoriales en ambas circunstancias. El término descarga corolaria se refiere a la transmisión de un mensaje vinculado con un comando efector a otra estructura del sistema nervioso. Copia eferente es una descarga corolaria con las características de ser una imagen especular de la señal reafereente que permite la cancelación de expectativas y detección de novedad.

Dicha señal inhibitoria ocurre entre 0 y 2 ms después de la DOE. Es decir, al tiempo que las señales reaférentes llegan al lóbulo (Fig. 1; Bell et al. 1995).

Esta descarga corolario parecería estar diseñada para bloquear exclusivamente las señales reaférentes generadas por la descarga de la propia DOE. Las señales generadas por la DOE de un congénere, excepcionalmente coinciden con la del propio pez y no son bloqueadas por la descarga corolario y por lo tanto esta vía es selectiva para señales de comunicación.

En otra región del lóbulo eléctrico, otro grupo de receptores tuberosos proyecta sobre pequeñas neuronas de tipo “grano” sobre las cuales convergen sinapsis excitatorias provenientes del mismo núcleo mesencefálico. Estas sinapsis facilitan la respuesta de los “granos” durante una ventana temporal de menor umbral. Dicha ventana es coincidente con el tiempo de llegada de la señal reaférente a través de los aferentes primarios. Los “granos” proyectan sobre las células eferentes del lóbulo eléctrico, llamadas células ganglionares. Estas células responden en forma más intensa y más consistente a los estímulos administrados entre 4 y 6 ms después de la descarga del núcleo comando, es decir, a señales que ocurren coincidentemente con la DOE. En estos segmentos del lóbulo eléctrico existe entonces una facilitación de la respuesta a las señales reaférentes y una disfacilitación a las señales exaferentes. Estas vías son selectivas para electrolocalización (Fig. 2)

No se conocen los mecanismos de discriminación entre las señales autogeneradas (o reaférentes) y las generadas externamente (o exaferentes) en peces gimnótidos de pulso.

Estrategias neurales para discriminación de impedancia en peces de pulso

La presencia de descargas corolario no es la única diferencia entre los peces de pulso Africanos y Americanos. En los Mormyriiformes de pulso, el órgano eléctrico es una estructura corta, localizada. Por esta razón, los campos eléctricos registrados en un medio homogéneo tienen la forma de onda de la descarga del órgano eléctrico. 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 modifican la amplitud y la forma de onda (Budelli & Caputi, 1999; Fig. 3).

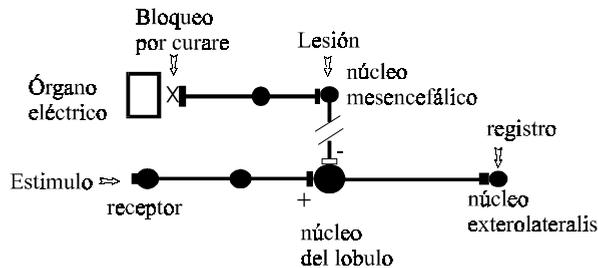
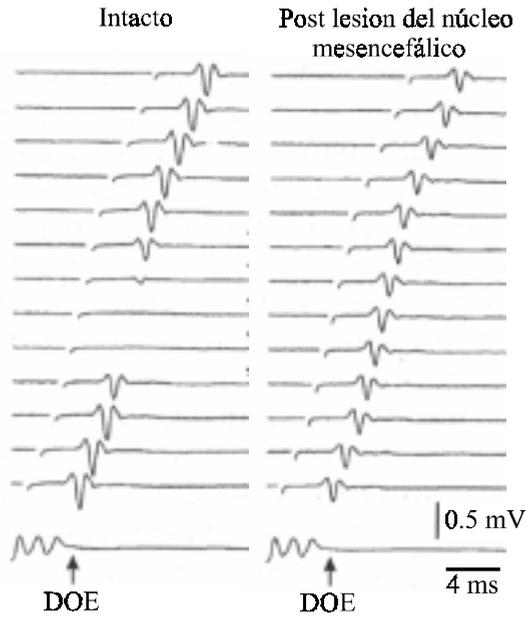


Figura 1. Actividad de campo en el núcleo exterolateralis anterior de *G. petersii* donde proyectan la mayor parte de las neuronas eferentes del núcleo del lóbulo eléctrico (positivo arriba). Se bloqueó la DOE mediante una inyección de curare; el trazo inferior muestra la actividad neural remanente que precede a la DOE. Los estímulos electrosensoriales fueron aplicados a distintas latencias con respecto al comando. En el animal intacto se observa un bloqueo de la señal cuando el estímulo es aplicado durante los 2 ms siguientes al tiempo en el cual debería haber ocurrido la DOE (flecha). Dicho bloqueo desaparece al lesionar el núcleo mesencefálico responsable de la descarga corolaria (Modificado de Bell, Dunn, Hall, Caputi, 1995).

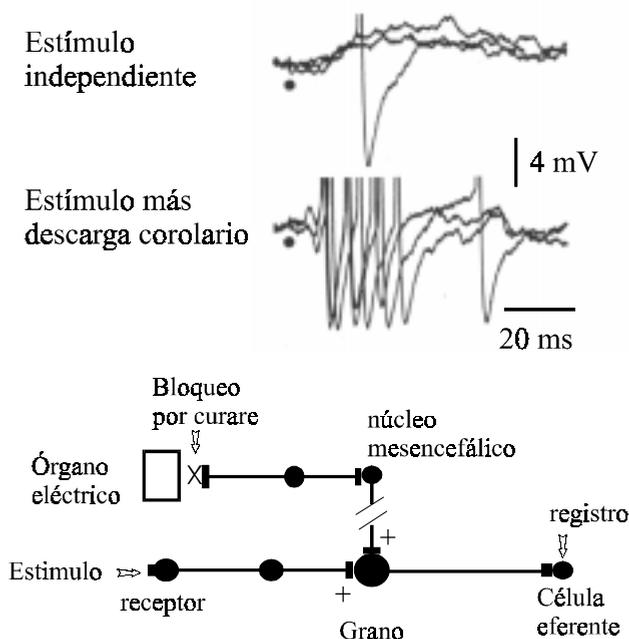


Figura 2. Registros intracelulares de una célula ganglionar (neurona eferente) del lóbulo eléctrico en un *G. petersii* curarizado. Arriba se observan potenciales sinápticos excitatorios (epp) provocados por estímulos electrosensoriales aplicados a 40 ms de la descarga comando (tres trazos superpuestos). Ocasionalmente el epp provoca la descarga de la célula. Abajo se observa la respuesta de la célula cuando el estímulo es aplicado en el momento en que debería haber ocurrido la DOE si el pez no estuviese curarizado. (Modificado de Bell, Caputi & Grant, 1997).

Dado que se trata de una señal bifásica se puede caracterizar la forma de onda por medio del cociente entre los picos positivo y negativo (P/N). Si se consideran objetos de impedancia compleja (por ejemplo con un componente capacitivo y otro resistivo) puede establecerse una correlación entre la impedancia de un objeto colocado a una determinada distancia y el cambio en los parámetros (amplitud pico a pico (PP) y cociente P/N) que caracterizan la señal reafereente. Si se grafica P/N vs. PP para diversos objetos colocados a la misma distancia de la piel se obtiene un diagrama como el representado en la figura 4a. Sobre las

líneas en forma de U se disponen las parejas (P/N - PP) correspondientes a objetos cuyo componente resistivo es igual. Sobre las líneas en forma de curva con concavidad inferior se disponen las parejas (P/N - PP) correspondientes a objetos cuyo componente capacitivo es igual. Como puede apreciarse, la línea horizontal correspondiente a los objetos resistivos puros (capacidad cero) y la línea en forma de U correspondiente a objetos puramente capacitivos (resistencia infinita) demarcan un área dentro de la cual están todas las asociaciones posibles de parámetros P/N y PP. A esta área se la denomina “espacio perceptual” (von der Emde, 1990). Obsérvese que para un objeto colocado a una

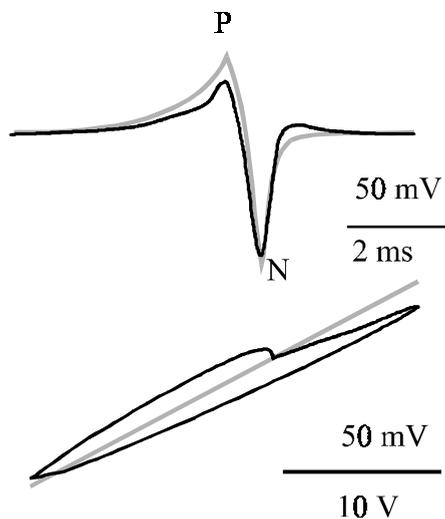


Figura 3. Deformación de la forma de onda del potencial transcutáneo provocado por un corto circuito (gris) y por un objeto de impedancia compleja (Resistencia 100 k Ω , Capacidad 3 nF) DOE en de *G.petersii*. Arriba: trazos sobrepuestos. Abajo: El diagrama de Lissajous permite poner en evidencia que la forma de onda del potencial transcutáneo es igual a la forma de onda de la DOE para el objeto resistivo (línea gris recta) y las diferencias con respecto a la forma de onda de la DOE para el objeto capacitivo (bucle negro). En este diagrama se representan los valores de potencial transcutáneo se representan referidos a la ordenada (eje vertical) y los valores de fuerza electromotriz de la DOE se representan referidos a la abscisa (eje horizontal). Cuando la forma de onda es igual los puntos caen sobre una recta; si la forma de onda es diferente los puntos forman un bucle. (Modificado de Caputi & Budelli, 1999).

determinada distancia a cada impedancia le corresponde una única pareja (P/N, PP).

Cuando la distancia del objeto se modifica el espacio perceptual también cambia. La figura es similar pero se reduce al alejar el objeto tendiendo a confluír sobre el punto determinado por la pareja correspondiente a la DOE basal en un medio homogéneo, sin objetos (marcada con una flecha en Fig. 4b). Las parejas (P/N, PP) correspondientes a un mismo objeto se disponen sobre una recta que pasa por el punto basal (por ejemplo recta gris). Sin embargo, la misma combinación de parámetros es compartida por otros objetos de distinta impedancia colocados a distinta distancia.

En los Mormyridos existen dos tipos de receptores tuberosos ambos con una respuesta de frecuencia de banda ancha abarcando en forma similar todo el espectro de potencia de la DOE.³ Un tipo de electrorreceptores es particularmente sensible a cambios en amplitud de la corriente transcutánea. El otro tipo de receptores es sensible no sólo a cambios en la amplitud sino también a cambios en la forma de onda. Si cada uno de estos tipos receptoriales codificara solo un parámetro, en el universo perceptual del pez objetos de distinta impedancia compleja podrían percibirse como de las mismas características perceptuales. A este tipo de característica dependiente de la impedancia del objeto se lo ha sido denominado “color eléctrico” (por analogía con la visión; Budelli & Caputi, 1999). Objetos del mismo “color eléctrico” compartirían la misma línea dentro del espacio perceptual. Objetos de “color” diferente generarían deformaciones de la forma de onda caracterizables por parejas (P/N, PP) pertenecientes a líneas diferentes.

La existencia de familias de estímulos capaces de generar la misma sensación se debe a que los parámetros determinantes de la señal física (en este caso 3) ocurren en mayor número que los parámetros codificados por los receptores sensoriales (aparentemente 2). Este fenómeno no es exclusivo de la electrorrecepción. Nótese que en la visión humana la misma sensación de color visual puede lograrse combinando distintas longitudes de onda en la proporción apropiada (Buser & Imbert, 1987).

³ La DOE como otras señales puede ser expresada como una suma de sinusoides de distintas frecuencias cuya potencia (máximo menos mínimo al cuadrado) y fase (diferencia entre el tiempo en que ocurre el máximo y un tiempo de referencia común) dependen de la frecuencia de cada sinusoide. Espectro de potencia es la distribución de potencias por frecuencia. Espectro de fase es la distribución de fases por frecuencia.

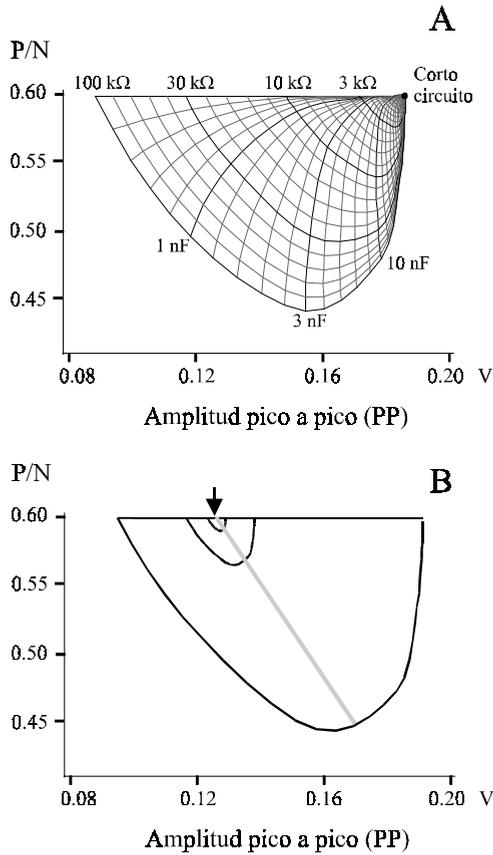


Figura 4. Diagrama que muestra las distintas combinaciones de amplitud (representada como diferencia pico a pico, PP) y forma de onda (representada como cociente entre picos, P/N) que resultan de la deformación de la forma de onda de la señal transcutánea por objetos de impedancia compleja (capacitivo-resistivos). En A se muestra el diagrama correspondiente a objetos ubicados a 1 cm de la piel. Sobre las líneas en forma de U se disponen las parejas (P/N-PP) correspondientes a objetos cuyo componente resistivo es igual. Sobre las líneas en forma de curva con concavidad inferior se disponen las parejas (P/N-PP) correspondientes a objetos cuyo componente capacitivo es igual. El area comprendida entre las curvas extremas constituye el “espacio perceptual”, es decir, el conjunto de combinaciones posibles de parámetros del estímulo al modificar la impedancia del objeto. En B se muestra la modificación del “espacio perceptual” al alejar el objeto. Obsérvese que la figura es similar y se reduce al alejar el objeto tendiendo a confluír sobre el punto de la pareja correspondiente a la DOE basal en un medio homogéneo, sin objetos (flecha). Las parejas (P/N, PP) correspondientes a un mismo objeto se disponen sobre una recta que pasa por el punto basal (por ejemplo recta gris). (Modificado de Budelli & Caputi, 1999).

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 disimiles. El diseño estructural del OE determina (debido a la inhomogeneidad 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 et al. 1989;1993;1994;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 los electrorreceptores (Caputi & Budelli, 1995).

A diferencia de los Mormyridos, en los Gymnótidos algunos receptores exhiben curvas de sintonía muy agudas. Una forma de estudiar la respuesta de frecuencia de un receptor es estimularlo con sinusoides puras y determinar la mínima intensidad necesaria para provocar una respuesta (estímulo umbral) para cada frecuencia de estimulación. En los electrorreceptores tuberosos de los Gymnotiformes se observa que existe una banda angosta de frecuencias para la cual el estímulo umbral es bajo mientras que en el resto del espectro de potencia de la DOE el umbral es alto. Dicha banda de frecuencias coincide con la banda de frecuencias en que la DOE tiene potencia máxima (Watson & Bastian, 1979). Adicionalmente se ha demostrado, que estos receptores son sensibles al espectro de fase. La modificación de la forma de onda local por la introducción de un objeto en el ambiente cercano provoca un cambio en sus espectros de potencia y de fase. La presencia de receptores altamente sintonizados y sensibles a la fase indica que el pez realiza una suerte de análisis espectral en la piel.

Estrategias neurales para la percepción de distancia y forma

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 electrorreceptores 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 & Szabo, 1973; Heiligenberg & Dye, 1982; Castelló et al. 1998).

Este tipo de organización neural, llamada representación somatotópica, ocurre en el 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. Por ejemplo, en este tipo de estructuras el cálculo de derivadas espaciales se ve facilitado (Nelson & Bower, 1990).

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 (Fig. 5). Similares hallazgos han sido reportados en *Gymnótidus* (Rasnow, 1996; Assad et al. 1999). 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 Emde 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

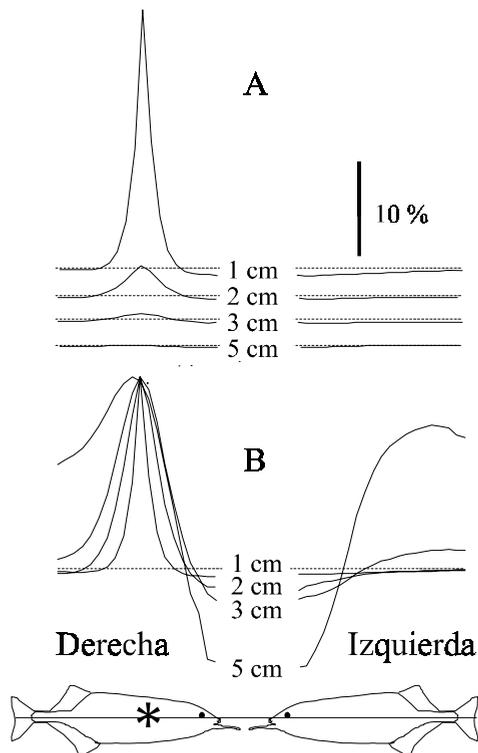


Figura 5. Perfiles espaciales a lo largo de la línea representada en el diagrama inferior. A. modulación en amplitud causada por un objeto más conductor que el agua (cortocircuito) ubicado a 1, 2, 3 y 5 cm de la piel. B: los mismos perfiles normalizados para comparar la pendiente relativa.

si el parámetro significativo detectado por el pez fuese la pendiente relativa de la imagen.

Conclusiones

Las características de la descarga permiten clasificar funcionalmente a los peces eléctricos teniendo en cuenta las características de la fuente equivalente de su órgano eléctrico: en 1) *peces de onda*, 2) *peces de pulso originados en una fuente espacialmente localizada* y 3) *peces de pulso originado en una fuente espacialmente distribuida*. La diversidad de tipos de descarga tiene su contraparte en la organización anatómico-funcional del sistema electrogénico y la estrategia computacional utilizada por las distintas especies para la organización y control de la descarga.

Las características de la fuente electrogénica también se correlacionan con las características estructurales del sistema electrorreceptivo (por ejemplo la presencia de descargas corolaria, los tipos de electrorreceptores, etc.). No obstante, los tres grupos de peces pueden realizar tareas similares (electrorrecepción pasiva, electrolocalización activa y electrocomunicación) con diseños estructurales y estrategias funcionales y computacionales diferentes. Por ejemplo, podría decirse que de la misma forma que las emisoras radiales utilizan la modulación en amplitud (AM) y en frecuencia (FM) para codificar sus señales los peces eléctricos han desarrollado estrategias similares para la detección de objetos resistivos. Los objetos resistivos modulan la señal en amplitud en el caso de los Mormyridos y en frecuencia en el caso de los Gymnótidos. En ambos grupos la modulación en fase es de fundamental importancia para la detección de objetos con impedancia compleja (por ejemplo capacitivos).

II. La coordinación neural de un acto efector

Todos hemos experimentado que hay algunos movimientos y respuestas que ocurren automáticamente mientras que otros requieren concentración y a veces entrenamiento.

El tamaño pupilar se ajusta automáticamente en respuesta al nivel de luz ambiente. Otra respuesta similar es la retirada del pie al pisar una brasa

caliente. Una tercera es el aumento de la reabsorción de agua por el sector distal de la nefrona al aumentar la osmolaridad plasmática. A este tipo de actos se le denomina reflejos. Son respuestas desencadenadas por estímulos sensoriales que ocurren en forma automática, estereotipada y rápida.

En el extremo opuesto están los movimientos que efectúan la transformación de la actividad psíquica creativa en un objeto físico; por ejemplo los movimientos del dibujante. Este tipo de movimientos puede ser aprendido, perfeccionado, y se altera significativamente por las lesiones de la corteza cerebral. En este caso, los movimientos de la mano se acompañan siempre de una corte de actos automáticos. Estos movimientos determinan, por ejemplo, el mantenimiento del punto de vista, del centro de gravedad del cuerpo al mover la mano o la cabeza, del tono muscular para efectuar trazos de similar excursión con distinta intensidad o velocidad.

En todos los casos el problema operativo es el mismo: el sistema nervioso debe controlar y coordinar un conjunto de órganos efectores. A veces como en el caso de la hormona antidiurética, simplemente liberando en mayor o menor cantidad una sustancia; otras, como en el caso del dibujante, desarrollando un complejo programa motor que involucra a la mayor parte del sistema músculo-esquelético y que eventualmente puede ser modificado interactivamente durante su ejecución.

En la organización del movimiento, el sistema nervioso utiliza dos grandes tipos de estrategias de control: a) la utilización de actos preprogramados independientes de las circunstancias concurrentes a su ejecución, (control de bucle abierto) y b) la modificación del patrón efector por la integración continua de la información que las aferencias sensoriales proveen sobre el desarrollo del acto motor (control de bucle cerrado). Aun en el caso de la estrategia de control de bucle cerrado existen patrones automáticos de movimiento que el sistema nervioso es capaz de reclutar de en bloque, como una especie de *quantum*, subprograma o subrutina motora y cuya ejecución es independiente de la reaferencia sensorial (Jeannerod, 1988). El control de la descarga del órgano eléctrico de los peces Gymnotiformes ejemplifica como diversas estrategias neurales pueden ser combinadas para lograr la coordinación de centenares de unidades efectoras y generar a partir de un impulso simple y único un patrón complejo de actividad electromotora temporo- espacialmente distribuida.

Generación de la descarga externa a partir de la actividad celular

El control de la descarga del órgano eléctrico de los peces Gymnotiformes de pulso se realiza por medio de dos procesos relativamente independientes: (a) el control de la secuencia de intervalos entre pulsos y (b) la organización de la forma de onda de cada pulso.

La secuencia de intervalos entre descargas está determinada por la actividad de un conjunto de células marcapaso, localizadas en el bulbo que actúan funcionalmente como una unidad (Bennett, 1971; Trujillo-Cenóz et al. 1990). Cada descarga de este grupo de células provoca una descarga del órgano eléctrico. Su frecuencia es controlada por proyecciones descendentes inhibitorias y excitatorias (Kawasaki & Heiligenberg, 1990; Borde et al. 1990; Falconi et al. 1997).

La forma de onda se organiza en la médula espinal y en la periferia. El circuito básico que determina la activación del órgano eléctrico consiste de tres grupos de células: Un conjunto de neuronas agrupadas en un núcleo relé bulbar (A) cuyas descargas son controladas una a una por las células marcapaso. Los axones de las células relé proyectan sobre electromotoneuronas espinales (B) las cuales a su vez comandan la actividad de unas células altamente diferenciadas, denominadas electrocitos (C) (Baillet-Derbin, 1988; Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994). Éstos últimos constituyen el componente celular principal del órgano eléctrico.

Los electrocitos son células de stirpe miogénica que se han diferenciado, perdiendo la capacidad contráctil pero manteniendo la capacidad electrogénica (Keynes et al. 1961). En situación de reposo no generan circulación de corriente eléctrica. Su potencial transmembrana en reposo es de alrededor de 100 mV; pero la distribución de cargas en la superficie cerrada de la membrana plasmática determina que la circulación de corrientes externas sea nula (corolario del teorema de Gauss).

La inervación de los electrocitos ocurre en general en un área restringida de la membrana. La activación sináptica de dicha área provoca un aumento de la conductancia local y desencadena la circulación de corrientes a través de la membrana y los tejidos que rodean el electrocito (Bennett & Grundfest, 1959; Lorenzo et al. 1988; Katz, 1962; Lorente de Nó, 1947). La dirección y sentido de dichas corrientes (y la polaridad de la caída de potencial que dichas corrientes determinan al circular por los tejidos) depende de la ubicación de la sinapsis y de la geometría de la célula. Paccini, un investigador italiano del siglo XIX, ya había obser-

vado que “*la cara inervada de las electroplacas se hace negativa durante la descarga cualquiera que sea la orientación del órgano*” (Keynes et al. 1961). La sinapsis provoca un aumento local de la conductancia generando un “camino eléctrico” más corto hacia el interior de la célula el cual es negativo con respecto al exterior. Por lo tanto, en la vecindad del sitio sináptico se observa una negatividad relativa con respecto a sitios más alejados. Dicha negatividad indica la circulación de corrientes que entran a la célula por la cara inervada y salen de ella por las otras caras.

Como se observa en la figura 6A, cuando el electrocito está en reposo la corriente externa generada es cero. Dado que la membrana presenta relativamente alta impedancia puede decirse que un electrocito en reposo es un eslabón de alta impedancia dentro del órgano eléctrico. Al ser activado el circuito equivalente deviene al representado en la figura 6B, las fuentes presentan distintos valores de fuerza electromotriz e impedancia interna; por lo tanto el equilibrio de reposo se rompe y se genera una fuente equivalente de polaridad igual a la mayor (en el caso que la polaridad de ambas sea opuesta) o igual a ambas.

En algunos electrocitos la membrana plasmática presenta exclusivamente una respuesta activa local, sub-umbral, como consecuencia de la acción sináptica. En otros, la despolarización por activación sináptica desencadena un potencial de acción en el entorno del sitio sináptico. Al igual que durante la transmisión sináptica, durante un potencial de acción la impedancia de la membrana disminuye. Consecuentemente, un potencial de acción genera también una fuente equivalente de polaridad negativa en la cara activada. En el caso del potencial de acción la fuerza electromotriz del sitio activado puede invertir su polaridad sumándose efectivamente a la fuerza electromotriz de la cara opuesta. Dichos potenciales de acción ocasionan inicialmente una fuente equivalente de igual polaridad pero mayor potencia que la actividad sináptica. En muchos casos las corrientes de acción que salen de la célula son capaces de activar las caras electrocíticas opuestas al sitio sináptico provocando corrientes de acción que circulan en sentido opuesto (Bennett & Grundfest, 1959; Macadar et al. 1989). En estos casos, la fuente equivalente invierte su polaridad y la onda generada por cada electrocito es bifásica (Fig. 6C).

El teorema de Thevenin (Donaldson, 1958) establece que parte de una red eléctrica lineal puede sustituirse por una fuente equivalente. Dicha fuente consiste en una fuerza electromotriz y una resistencia interna en serie. La

aplicación de dicha idea al sistema electrogénico permite concebir a los electrocitos como fuentes equivalentes generadoras de campos eléctricos en el medio que los rodea (Coates et al. 1937; Cox & Coates, 1938; Harder, 1964; Bell et al. 1976; Caputi et al. 1989). Es importante destacar que las propiedades de membrana de las células excitables son característicamente no lineales. Sin embargo, células con actividad estereotipada pueden representarse como una fuerza electromotriz de curso temporal variable y estereotipado y una resistencia en serie de cuyo valor también es tiempo dependiente. Tal es el caso del electrocito cuando la conductividad externa es suficientemente alta (Caputi & Budelli, 1995).

Los órganos eléctricos consisten en varias series espacialmente ordenadas de electrocitos, contenidas cada una dentro de una vaina conectiva. Dentro de una porción del órgano eléctrico, los electrocitos pertenecientes a la misma serie están igualmente orientados. De esta forma cada elemento de la serie actúa como una “pequeña pila”. Cuando dos elementos igualmente orientados se activan en forma simultánea, la corriente total por fuera del órgano se incrementa debido a que el sentido de las corrientes generadas por cada elemento es el mismo. Consecuentemente, la caída de potencial aumenta. El polo negativo de la fuente eléctrica equivalente corresponde al extremo hacia el cual las regiones sinápticas están orientadas. La actividad sincrónica de centenares de sinapsis sobre otros tantos electrocitos igualmente orientados a lo largo de una serie resulta en una caída de potencial mucho mayor al aporte de cada unidad individual (Bennett, 1971).

En los Gymnótidos la inervación de los electrocitos ocurre generalmente en las caras transversales al eje mayor y por lo tanto, la circulación longitudinal de corrientes es la que determina la fuerza electromotriz de la fuente equivalente al cuerpo del pez. Dicha fuerza electromotriz puede medirse registrando la diferencia de potencial entre dos puntos a lo largo del pez cuando éste se mantiene en el aire. En la forma de onda de la fuerza electromotriz pueden reconocerse los componentes característicos de la especie (Caputi et al. 1989).

Puede igualmente determinarse la fuerza electromotriz regional, generada por una porción longitudinal de pez. La forma de onda de dicha fuerza electromotriz corresponde aproximadamente a la de la descarga del órgano eléctrico contenido en la misma porción. Su amplitud en cambio depende de la densidad de electrocitos y de la relación de impedancias longitudinales entre el órgano eléctrico y los tejidos circundantes. Teóricamente puede demostrarse que si la resistencia interna del órgano es mayor que la de los tejidos circundantes y la resis-

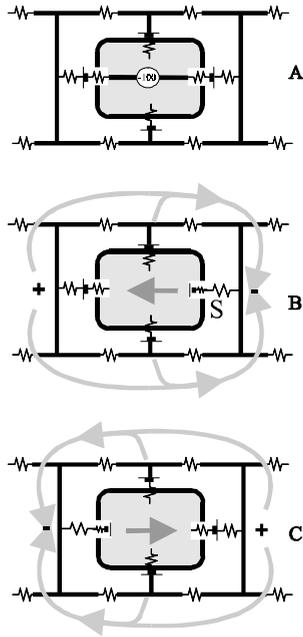


Figura 6. A. Electrocito en reposo. B. Circulación de corrientes luego de la excitación sináptica (S) . C. Propagación de la descarga a la cara opuesta. Explicación en el texto.

tencia de la vaina es relativamente baja la corriente generada por cada elemento circularía principalmente hacia afuera de órgano a través de la vaina y en menor proporción a lo largo del órgano eléctrico (Caputi et al. 1989).

Organización espacial de la descarga

La polaridad de las ondas observadas en el campo eléctrico externo desencadenado por la DOE refleja las características de la fuerza electromotriz. De acuerdo a la ley de Paccini la fuerza electromotriz refleja el patrón de inervación del órgano eléctrico. La diversidad de formas de onda (Fig. 7) observada en los Gymnótidos de pulso refleja, por lo tanto, la organización anatomo-funcional del órgano eléctrico. En los Gymnótidos de pulso los electrocitos ubicados en distintas regiones del órgano difieren en su densidad, en su tamaño, en su patrón de inervación y en sus propiedades de membrana.

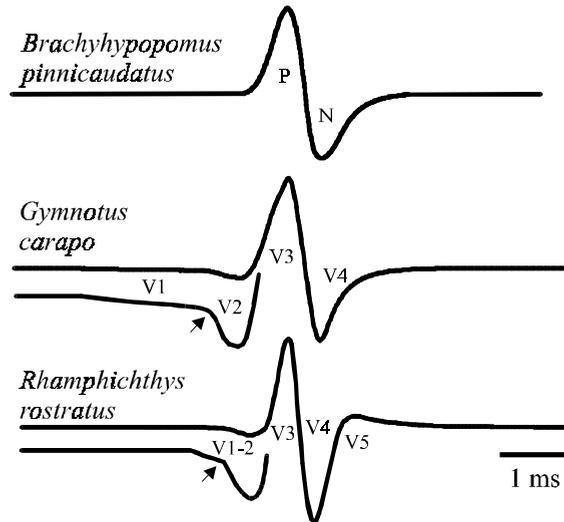


Figura 7. Formas de onda correspondientes a especies representativas de los tres géneros de gimnótidos de pulso. Registro cabeza-cola en el agua (Tomada de Caputi, 1999).

En *B. pinnicaudatus*, todos los electrocitos están igualmente inervados en sus caras caudales. Diferencias de excitabilidad regional, posiblemente asociadas al tamaño y la distancia interelectrocítica podrían explicar que la descarga sea monofásica en las porciones rostrales del órgano y bifásica en las regiones caudales. Se ha demostrado que la excitabilidad de la membrana electrocítica es controlada hormonalmente por lo cual existen variaciones estacionales de la amplitud regional del segundo componente (Fig. 8; Caputi et al. 1998; Ardanaz et al. 1995; Ardanaz, 1998).

En *B. pinnicaudatus* y *G. carapo* el órgano eléctrico se compone de cuatro pares de tubos con simetría bilateral y longitud desigual. Dichos tubos se denominan 1, 2, 3 y 4. El tubo de mayor diámetro (tubo 1) se origina en la región perianal y se ubica longitudinalmente, entre el peritoneo y la pared abdominal, en ambos flancos, por fuera del tubo medial (tubo 2). A la altura del origen rostral de la aleta anal, el tubo 1 describe un cuarto de vuelta de hélice dorso-caudo-medial y se ubica dorsal con respecto al resto de los tubos que componen el OE. Dicha relación topográfica se mantiene hasta el delgado extremo caudal del pez, compuesto en gran parte por el OE. El tubo 2 yace junto al anterior en toda su extensión; en la región abdominal ocupa una posición medial; caudalmente al

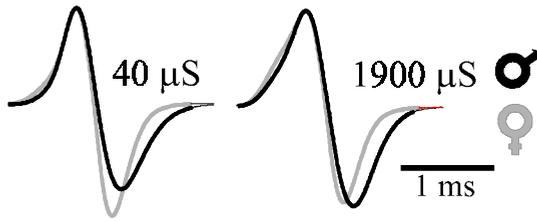


Figura 8. Forma de onda de *B. pinnicaudatus* registrada cabeza-cola en agua de distinta conductividad (40 μ S y 1900 μ S). Se comparan registros de machos (negro) y hembras (gris). Registros normalizados al máximo de la onda positiva. Nótese que las diferencias entre machos y hembras ocurren en la onda negativa y dependen de la carga. (Modificado de Caputi, Silva & Macadar, 1998)

límite abdominal se dispone por debajo del tubo 1. Los tubos 3 y 4 tienen la misma extensión que la aleta anal y se disponen cada uno ventralmente a los anteriores (Fig 9).

En *B. pinnicaudatus*, todos los electrocitos están inervados por su cara caudal (Trujillo-Cenóz et al. 1984). En *G. carapo* existen dos tipos de electrocitos. Monoinervados por su cara caudal y doble inervados, en sus caras caudales y en sus caras rostrales (Trujillo-Cenóz & Echagüe, 1989; Szabó, 1960; 1961). Los electrocitos doble inervados se extienden en el tubo 1 desde su extremo rostral hasta aproximadamente un 70-75% del cuerpo del pez. En la cola, los electrocitos de los cuatro tubos son monoinervados (Couceiro & De Almeida, 1959; Trujillo-Cenóz & Echagüe, 1989).

Macadar et al. (1989), estudian en preparados *in vitro* las propiedades electrofisiológicas de los electrocitos en las distintas porciones del OE. Demuestran que en la región abdominal las caras rostrales de los electrocitos doble-inervados sólo generan potenciales graduados cuando son activados por estimulación de los nervios intercostales. Cuando las caras caudales son activadas por el nervio electromotor anterior, generan potenciales de acción⁴ (Fig. 10A). Al ser estimulados ambos pedículos nerviosos con una diferencia temporal adecuada, un solo electrocito es capaz de generar una descarga que reproduce la secuencia de la forma de onda regional. En la región central tanto las caras rostrales

⁴ Como ya hemos explicado, la activación de una porción de membrana se manifiesta como una negatividad en el registro extracelular.

como las caudales son capaces de generar potenciales de acción. Sin embargo, las caras anteriores podrían presentar un umbral menor a la estimulación de nervio electromotor posterior, vehículo -a ese nivel- de la innervación de ambas caras. En los tubos 2, 3 y 4 de la región central y en la región de la cola (25% caudal) los electrocitos monoinervados generan potenciales de acción por activación sináptica de sus caras caudales. Las corrientes de acción subsecuentemente invaden las caras rostrales (Fig. 10B).

El estudio comparado de varias especies permitió establecer que la fuerza electromotriz generada por distintas porciones del pez, permitió establecer que el dominio espacial de cada componente homólogo de la forma de onda coincide con el dominio espacial de un tipo electrocítico

En *B. pinnicaudatus* la actividad bifásica se correlaciona con un solo tipo de electrocitos (Fig. 11). En *G. carapo*, V1 coincide con la topología de los electrocitos doble innervados que generan potenciales graduados, V2 coincide con la topografía de los electrocitos doble innervados que generan potenciales de acción y el complejo V3-V4 (similar a la descarga de *B. pinnicaudatus*) coincide topológicamente con el dominio de los electrocitos caudalmente innervados (Caputi et al. 1989) (Fig. 11).

Esta correlación, se verifica asimismo en *R. rostratus*. La forma de onda de la DOE de esta especie presenta 5 ondas. Se denominan a dichas ondas como V1, V2, V3, V4, y V5 respectivamente. El OE de *R. rostratus* se compone de hasta 20 tubos con distribución heterogénea a lo largo del pez. Dichos tubos contienen tres tipos de electrocitos. Dos de estos tipos son innervados respectivamente en sus caras rostral y caudal. El tercer tipo recibe innervación en dos regiones: en su cara caudal y en el margen de su sección transversal mayor. En la región subopercular el OE está formado por un par de tubos que contienen solamente electrocitos caudalmente innervados. En la parte intermedia todos los tubos excepto el par más ventral contienen electrocitos doble innervados. Dicho par de tubos así como todos los tubos contenidos en el 25 % caudal contienen solamente electrocitos mono-innervados caudales. En la región abdominal el OE consiste de 3 pares de tubos. Cada par contiene uno de los tipos electrocíticos descriptos. El número de tubos se incrementa hacia la cola hasta alcanzar 9 o 10 pares en los segmentos más caudales. En correspondencia topográfica con la organización anatómica se identificaron cuatro porciones funcionales. Los registros obtenidos en la región opercular muestran sólo V3 seguida de pequeñas oscilaciones. Dicha porción contiene exclusivamente electrocitos mono-inerva-

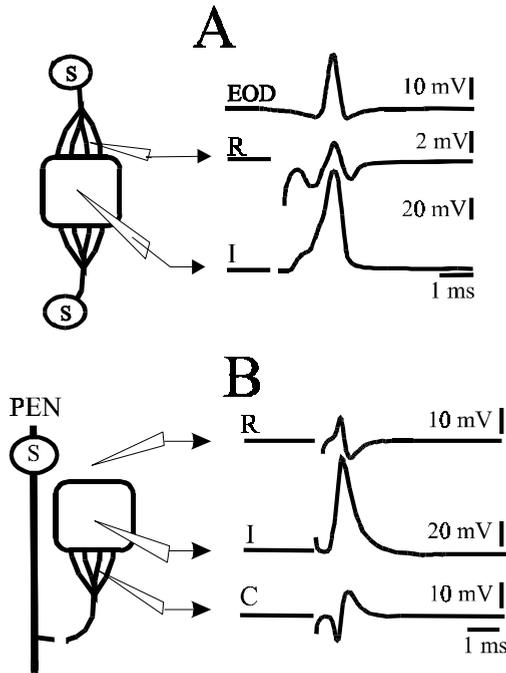


Figura 10. Propiedades de los electrocitos de *G. carapo*. A. Cuando se estimulan de los pedículos nerviosos rostral y caudal de los electrocitos doble inervados de la región abdominal con una diferencia de latencia apropiada es posible reproducir la forma de onda de la especie en el registro extracelular (comparar trazos R y EOD). Nótese en el trazo intracelular (I) que la onda negativa en R (registro extracelular en cara rostral) se correlaciona temporalmente con un potencial excitatorio post-sináptico mientras que la onda positiva en R se correlaciona con un potencial de acción. B. La estimulación del nervio electromotor posterior en la región caudal provoca una espiga originada inicialmente en la cara caudal y propagada ulteriormente a la cara caudal (obsérvese la polaridad de los registros extracelulares rostral (R) y caudal (C)) (Modificado de Macadar et al. 1990).

dos caudales. El componente de onda más temprano (V1) se observa exclusivamente en la región abdominal (dominio espacial de los electrocitos mono-inervados rostrales) mientras que el dominio espacial de V2 se extiende desde el 10 al 75 % (la región que contiene electrocitos doble inervados). V3 se observa en toda la extensión del órgano (la región que contiene electrocitos mono inervados caudales o doble inervados). V4 y V5, generadas por propagación del

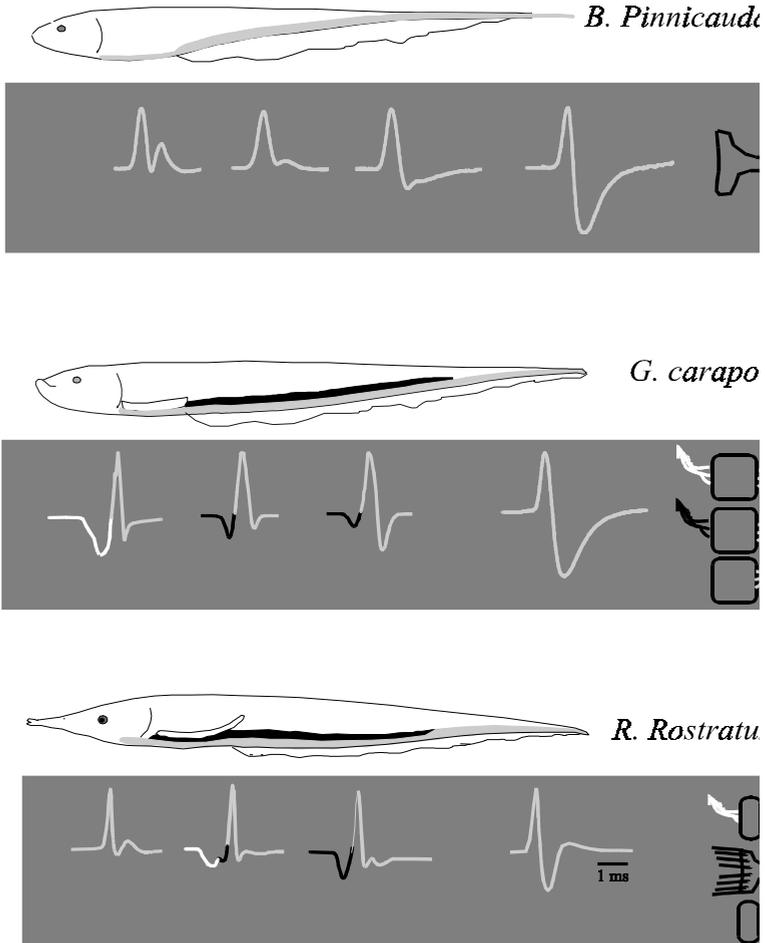


Figura 11. Correlación entre fuerza electromotriz e inervación del órgano eléctrico en tres especies representativas de los géneros de Gymnotidos de pulso. El registro de la fuerza electromotriz generada por distintas porciones del pez (trazos normalizados con respecto al pico positivo) permitió establecer que el dominio espacial de cada componente homólogo de la forma de onda coincide con el dominio espacial de cada tipo electrocitario. El código de color permite correlacionar el tipo electrocitario (derecha, blanco: inervación sobre caras rostrales que generan potenciales graduados; negro: inervación sobre caras rostrales que generan potenciales de acción y gris inervación caudal); su ubicación a lo largo del órgano, indicada sobre el esquema del pez y su participación en la generación de la forma de onda (blanco V1, negro V2, gris V3 y ondas tardías, indicada sobre trazos de fuerza electromotriz) (Modificado de Caputi, 1999).

potencial de acción que da origen a V3, se observan predominantemente en la región de la cola donde los electrocitos son más pequeños y más densamente empaquetados (Caputi et al. 1994) (Fig. 11).

Sincronización de la actividad de centenares de células efectoras

Brachyhypopomus pinnicaudatus muestra un órgano eléctrico cuyos electrocitos están homogéneamente inervados en las caras caudales. Este hecho explica que la forma de onda regional presente su primer componente (P) cabeza-positivo (ley de Paccini; Fig. 9a y 11).

Dado que la fuerza electromotriz total (medible cabeza-cola) es la suma de las regionales, su magnitud es función creciente del grado de sincronismo entre las actividades de las distintas regiones. El grado de sincronismo se puede medir si se comparan los perfiles temporales de fuerza electromotriz que corresponden a varias regiones contiguas a lo largo del pez. Como se

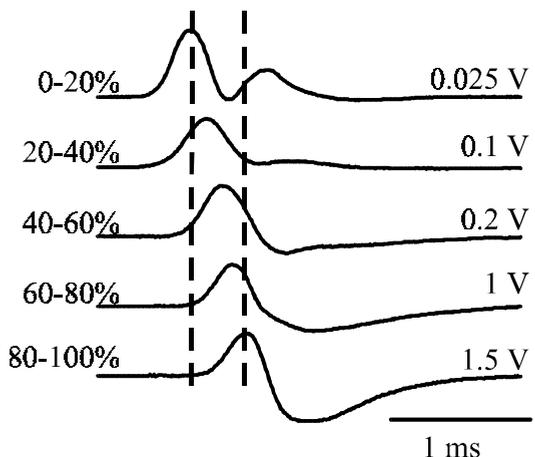


Figura 12. Fuerza electromotriz generada por 5 regiones contiguas. Correspondientes cada una al 20% de la longitud total de un espécimen de *B. pinnicaudatus*. Se registró la caída de potencial en el aire entre dos puntos a lo largo del pez. La posición de los electrodos de registro está indicada a la izquierda de los trazos. Las líneas verticales marcan la diferencia temporal entre el pico positivo correspondiente a la región más rostral y el pico positivo correspondiente a la región más caudal (Modificado de Caputi, Silva & Macadar, 1998).

observa en la figura 12, el componente cabeza-positivo no ocurre en forma perfectamente sincrónica a lo largo del órgano eléctrico sino que existe una activación rostro-caudal del mismo con un intervalo máximo de 0.7 ms entre las porciones abdominal y caudal del órgano eléctrico. Dado que dicho intervalo no es mayor que la duración del componente positivo, la suma de las descargas regionales no está críticamente comprometida. Para cuantificar el grado de sincronismo puede tomarse como índice la velocidad de propagación de la activación en sentido rostro-caudal. En el caso de *B. pinnicaudatus* es alrededor 300 m/s (1000 km/h), cifra que excede largamente la velocidad de conducción nerviosa a 20 °C. Otras especies muestran mayor grado de sincronismo: *G. carapo*, 500 m/s (Caputi et al. 1989, 1993; *R. rostratus*, 1000 m/s (Caputi et al. 1994); *E. electricus*, 2000 m/s (Coates et al. 1940).

El alto grado de sincronismo requerido para mantener la eficiencia de la suma de las corrientes generadas por electrocitos individuales parecería basarse en la acción sinérgica de líneas de retardo neural implementadas en varias formas (Aguilera & Caputi, 1995; Caputi & Aguilera, 1996).

Como se ha dicho (Fig. 9), la frecuencia de repetición de las descargas depende de la actividad de un oscilador neural. Este oscilador está constituido por un grupo de células marcapaso ubicadas en el del núcleo electromotor bulbar. Dichas células oscilan sincrónicamente. La frecuencia de descarga es controlada por un complejo sistema pre-marcapaso sobre el cual convergen además de señales electrorreceptivas reaférentes, exteroceptivas eléctricas y de otras modalidades sensoriales (Barrio et al. 1991; Capurro, 1994) y descargas corolario (Black-Cleworth, 1970; Falconi et al. 1995). El grupo de células marcapaso proyecta sobre un conjunto de 70-80 células cuyos somas se agrupan en forma de navicilla medialmente ubicada en la cara ventral del bulbo. Dichas células proyectan sobre la médula espinal formando un tracto de fibras dorsal denominado haz electromotor bulbar (HEB). Estas fibras ramifican a lo largo de su trayecto contactando cada una de ellas varias electromotoneuronas ubicadas a distintas alturas de la médula (Lorenzo et al. 1993). La entrada sináptica a las electromotoneuronas es mediada por escasos contactos los cuales muestran las características estructurales de sinapsis mixtas. Las reconstrucciones de cortes seriados revelan la presencia de uniones estrechas, densificaciones de membrana ubicadas en oposición a cúmulos de microvesículas y membranas no diferenciadas. Las electromotoneuronas se distribuyen siguiendo una columna celular

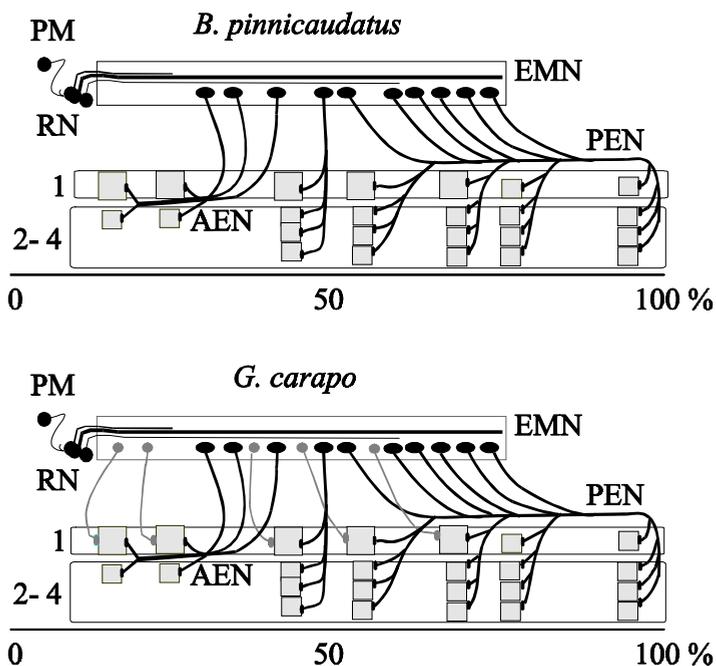


Figura 9. Esquema de la organización anatómica del sistema electromotor en *B. pinnicaudatus* y en *G. carapo*. Explicación en el texto. PM, núcleo marcapaso, RN, núcleo relé, EMN, electromotoneuronas, AEN, nervio electromotor anterior. PEN, nervio electromotor posterior. Los rectángulos claros corresponden a la médula espinal y a los tubos del órgano eléctrico (1 a 4). Los rectángulos representan electrocitos. Nótese que a) el dominio espacial de las electromotoneuronas es más corto que el largo del órgano eléctrico y b) mientras el *B. pinnicaudatus* presenta un solo tipo de neuronas *G. carapo* presenta dos tipos de neuronas que proyectan a caras electrocíticas opuestas. (Modificado de Caputi, 1999)

medial supra-ependimaria (Trujillo-Cenóz et al. 1986). Las EMN proyectan directamente sobre el OE siguiendo un camino periférico dependiente de la región del órgano considerada. Allí hacen sinapsis colinérgicas sobre los electrocitos. La ubicación de las electromotoneuronas está correlacionada con la porción del órgano eléctrico a la cual proyectan; es decir, los electrocitos más rostrales están inervados por las electromotoneuronas más rostrales y los más caudales por las electromotoneuronas más caudales. Sin embargo, esta ley no es estricta; la distribución de electromotoneuronas que proyectan sobre una zona equivalente al 5% del largo del órgano eléctrico ocupa aproximadamente un 25% de longitud de la médula

espinal (Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994). El trayecto periférico se conoce con mayor detalle en la proyección abdominal de las electromotoneuronas. En la región central y en la cola estos trayectos son de difícil exploración debido a la existencia de un plexo neural (el llamado nervio electromotor posterior, NEP) en las regiones más caudales (Trujillo-Cenóz et al. 1984; Trujillo-Cenóz & Echagüe, 1989).

Dado que *B. pinnicaudatus* exhibe un único componente neuralmente gatillado, analizaremos el problema utilizando a dicha especie como ejemplo. En las otras especies de forma de onda multifásica pueden hacerse razonamientos similares para cada componente (ver más adelante).

En *B. pinnicaudatus*, el registro simultáneo de la actividad del núcleo relé y la descarga del órgano eléctrico muestra un retardo de 6.3 ms entre el pico de actividad del núcleo relé y el pico de la onda cabeza positiva en la región abdominal. Dicho retardo aumenta a 7 ms entre el núcleo relé y la región caudal del órgano eléctrico. El tiempo núcleo relé-electrocito es la suma de tres componentes: 1) el tiempo de conducción medular, desde el relé a la ramificación de las fibras descendentes del haz bulbo-espinal; 2) el tiempo entre la ramificación del haz y la descarga de la electromotoneurona; y 3) el tiempo entre la descarga de las electromotoneuronas y la descarga de los electrocitos.

Se han descrito mecanismos de ecualización del tiempo total para cada uno de estos eslabones: 1) Lorenzo et al. (1990), muestran en *G. carapo* la compensación parcial de las distancias de conducción por velocidades de conducción adecuadamente distribuidas entre las fibras descendentes del haz electromotor bulbar. Las fibras del haz son desiguales en largo, diámetro y velocidad de conducción. Las electromotoneuronas más rostrales están inervadas por una población relativamente heterogénea de fibras constituida por las fibras cortas, finas y de baja velocidad de conducción y ramas colaterales de las fibras largas. Contrariamente las electromotoneuronas caudales están inervadas por un conjunto más homogéneo de fibras, largas, de mayor diámetro y mayor velocidad de conducción. Por lo tanto la activación de las electromotoneuronas rostrales resultaría de una actividad sináptica menos sincrónica que la actividad sináptica sobre las neuronas caudales. Probabilísticamente con respecto al tiempo de actividad presináptica la actividad de las neuronas rostrales resultaría más retrasada que las neuronas caudales. Esta hipótesis es coherente con las observaciones de Albe-Fessard & Martins Ferreira (1953) y Albe-Fessard (1954) quienes muestran una adecuada distribución de los retardos entre la actividad del haz y la de las raíces motoras.

La actividad de los distintos eslabones del circuito puede detectarse en el animal intacto registrando en el dorso del animal los potenciales de campo que preceden a la descarga del órgano eléctrico. En estos registros pueden identificarse dos ondas, la primera correspondiente a la actividad del haz electromotor bulbar y la segunda correspondiente a la actividad de la electromotoneuronas (Caputi & Aguilera, 1996). Si se registran dichos potenciales en distintos sitios a lo largo del pez puede estimarse la velocidad de propagación de la señal a lo largo del haz electromotor bulbar y la latencia entre la actividad del haz y las electromotoneuronas. El potencial del haz muestra una velocidad creciente a lo largo de la médula espinal, reflejando la mayor proporción de fibras rápidas observada por Lorenzo et al. (1990) en el sector caudal (Fig. 13). Asimismo el retraso de la actividad del pool local de electromotoneuronas con respecto al haz descendente es tanto menor cuanto más caudal es el registro, reflejando el reclutamiento más eficiente de las electromotoneuronas caudales. Sin embargo, estos mecanismos, no son suficientes para explicar el altísimo grado de sincronismo observado. Existe por lo tanto un mecanismo periférico. Un primer mecanismo se vincula con la diferencia de longitudes entre el dominio espinal de las electromotoneuronas (50 % de la longitud del pez) y el dominio de su proyección en el órgano (90 % de la longitud del pez). La presencia de un nervio recurrente electromotor anterior permite una compensación adicional de los tiempos de conducción. Dicho nervio, se origina en raíces caudales al 25% del animal y proyecta sobre electrocitos abdominales ubicados mas rostralmente, aumentando de esta forma la de distancia de conducción (Trujillo-Cenóz et al. 1984).

Organización de la secuencia de ondas

Desde fines del siglo pasado persiste la discusión sobre el papel relativo de los programas motores y sus mecanismos de regulación. Lashley (1917) reporta el caso de un paciente con una herida de bala que interesa la columna vertebral y presenta clínicamente una anestesia completa de una pierna. La anestesia impedía al paciente detectar la dirección de cualquier movimiento pasivo y la posición del miembro luego de un desplazamiento pasivo. Sin embargo, el paciente era capaz de mover precisamente su pierna en ausencia de control visual. Esta observación constituye uno de las primeras evidencias de la existencia de un programa motor central, independiente de la realimentación refleja. En 1895, Ri-

cher estudió la contracción muscular de agonistas y antagonistas midiendo los cambios de perfil muscular en película cinematográfica durante la ejecución de un movimiento rápido. Su conclusión principal fue que la contracción del músculo agonista cesaba antes de la conclusión del movimiento; y que existía una relajación del antagonista que cesaba al relajarse el agonista. Con el advenimiento de la electrofisiología, Wachholder & Altenburger en 1926, describen un patrón electromiográfico trifásico, caracterizado por una contracción agonista (i.e., bíceps), una contracción antagonista (i.e., tríceps) y una segunda contracción agonista (i.e., bíceps). Las dos contracciones del agonista persisten con el mismo perfil temporal al anestesiarse el nervio del antagonista (Fessard, 1927).

Estas observaciones pioneras confirman la existencia de programas motores elementales, centrales, independientes de los sistemas de realimentación. Desde entonces, la identificación de unidades simples en un programa motor es una estrategia que ha permitido establecer la existencia y el papel de los programas motores en la generación de movimientos (Jeannerod, 1988).

La descarga del órgano eléctrico de *G. carapo* tiene ondas de polaridad opuesta que son generadas por caras electrocíticas opuestas. Por lo tanto la organización de la secuencia temporal de ondas es un problema de la misma índole que el de la organización del patrón trifásico. Como veremos, la electrogénesis constituye un modelo de acto motor relativamente simple, coordinado centralmente por un programa motor fijo, determinado genéticamente y almacenado en la circuitería espinal. Las estrategias de coordinación de la DOE son probablemente diferentes a los del patrón trifásico, aunque podrían compartir algunos mecanismos celulares y circuitales.

En el caso de *B. pinnicaudatus*, los electrocitos son activados sinápticamente en sus caras caudales. Las corrientes de acción que salen de la célula son capaces de activar las caras rostrales provocando corrientes de acción que circulan en sentido opuesto. El aporte de cada electrocito a la descarga es una onda monofásica o bifásica y por lo tanto una única onda de activación que recorra las caras caudales de los electrocitos es condición suficiente para generar la forma bifásica característica de esta especie.

Gymnotus y *Rhamphychtis* presentan descargas multifásicas. Estas especies muestran electrocitos doblemente inervados, en caras anteriores y posteriores. En *R. rostratus* hay, además, coexistencia de electrocitos doblemente inervados con electrocitos mono inervados en las caras anteriores y electrocitos monoinervados en las caras posteriores.

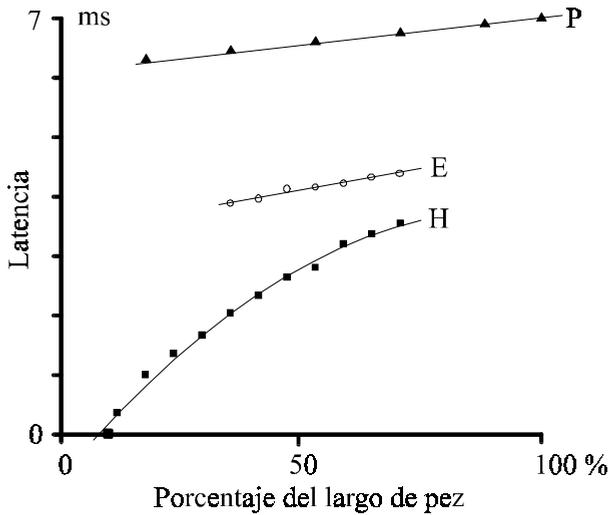


Figura 13. Latencias entre el potencial marcapaso y el pico de actividad correspondiente a cada uno de los componentes del circuito en función de la posición de los electrodos de registro sobre el dorso del pez. H, corresponde al haz electromotor bulbar, E, corresponde a las electromotoneuronas y P, corresponde a los picos de la onda P.

La existencia de varias poblaciones sinápticas que deben activarse en forma sucesiva, con un retardo fijo y exactitud de centésimas de milisegundo, plantea al sistema nervioso una tarea de altísima precisión.

En *G. carapo*, la región abdominal del órgano eléctrico presenta dos pares de tubos dispuestos con simetría sagital. Los tubos mediales poseen electrocitos inervados exclusivamente en sus caras caudales mientras que los tubos laterales poseen electrocitos doblemente inervados; en sus caras caudales y en sus caras rostrales. En estos electrocitos la inervación de las caras rostrales proviene de nervios que recorren la pared del tronco a modo de intercostales. Dichos nervios se originan en las raíces más rostrales de la medula espinal. Las caras caudales de los electrocitos laterales están inervadas por ramas del nervio electromotor anterior (Trujillo-Cenóz et al. 1984). Como ya se ha dicho, este es un nervio recurrente que se origina en raíces raquídeas ubicadas en el tercio medio del pez. Si se estimulan los nervios derivados de las raíces rostrales (“intercostales”) se observan potenciales post-sinápticos excitatorios en las caras rostrales de los electrocitos abdominales. Recíprocamente, si se estimula el nervio elec-

tromotor anterior se observa que la actividad post-sináptica ocurre en la cara caudal. Debido a diferencias de excitabilidad entre las caras, los electrocitos abdominales doblemente inervados responden con potenciales graduados a la activación sináptica de las caras rostrales y con potenciales de acción a la activación sináptica de las caras caudales (Lorenzo et al. 1988).

Coherentemente, si se secciona la médula espinal en el límite del cuarto anterior con el cuarto medio del pez el remanente de la descarga es monofásica, cabeza-negativa. Este hecho confirma que las electromotoneuronas rostrales a dicho límite inervan exclusivamente las caras rostrales de los electrocitos abdominales y que las electromotoneuronas que inervan las caras caudales de los mismos electrocitos se ubican caudalmente a la sección (Trujillo-Cenóz et al. 1984; Caputi et al. 1993).

Las diferencias de “camino neural” pueden explicar el retardo de 1,7 ms que existe entre la activación de las caras rostrales y la activación de las caras caudales en la región abdominal del órgano eléctrico. Las caras caudales se activan por una vía relativamente mas larga; las fibras del haz descendente deben recorrer mayor distancia en la medula y los axones de las electromotoneuronas agrupados en el nervio recurrente electromotor anterior desandan dicho camino en la periferia (Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994).

La redundancia de mecanismos (principio constante en la organización del sistema nervioso) también está presente en la coordinación de la secuencia de las diferentes ondas. Existen evidencias que indican que las diferencias de retardo pueden también deberse a distintas propiedades de las electromotoneuronas (Aguilera & Caputi, 1994).

Contrariamente a *B. pinnicaudatus*, en el cual todas las caras electrocíticas inervadas están igualmente orientadas y existe un solo tipo de electromotoneurona, *G. carapo* muestra electrocitos doblemente inervados y las electromotoneuronas que inervan el órgano eléctrico se agrupan en dos poblaciones de morfología diferente; grandes ovals y pequeñas y redondeadas (Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994).

La inervación peculiar de la región abdominal permitió detectar una correlación entre los tipos de electromotoneuronas y su proyección a nivel del órgano. Si se inyecta peroxidasa de rábano en un tejido, los axones que lo inervan captan dicha enzima y la transportan hasta su soma. En cortes histológicos de médula espinal pueden determinarse la ubicación de los somas de las neuronas que han transportado la peroxidasa dado que su presencia permite

la oxidación de un cromógeno por el agua oxigenada. La inyección de peroxidasa de rábano en la región abdominal del órgano eléctrico de *G. carapo* permitió determinar las dos poblaciones de neuronas que lo inervan: una población rostral (distribuida entre el 10% y el 25 % de la médula espinal, utilizando como escala lineal de referencia 0% el labio inferior y 100% el extremo de la cola) y otra población caudal (entre el 25% y 35% de la médula espinal con la misma escala de referencia (Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994). La población rostral (es decir, las neuronas que inervan las caras anteriores) esta compuesta por neuronas redondas y pequeñas mientras que la población caudal (es decir, la que da origen al nervio electromotor anterior) esta compuesta por neuronas ovals y grandes. En concordancia con la existencia de electrocitos doblemente inervados en la porciones abdominal y central del pez, los dos tipos neuronales coexisten en los dos tercios rostrales de la médula espinal. Paralelamente a la ausencia de inervación rostral en los electrocitos de la región de la cola, solo se observan electromotoneuronas ovals grandes en la porción caudal de la médula (Fig. 14). Estas propiedades estructurales parecen ser determinantes para la organización de la secuencia de reclutamiento de las distintas caras electrocíticas.

Desde hace aproximadamente medio siglo se sabe que las neuronas pequeñas son más excitables que las neuronas grandes. La actividad sináptica provoca la entrada de carga a la célula; la acumulación de dicha carga despolarizará tanto más la membrana cuanto menor sea su capacidad equivalente en relación con la resistencia de membrana en paralelo. En células con las mismas propiedades de membrana, las pequeñas, tienen menor superficie, menor capacidad y mayor resistencia; presentan “alta impedancia de entrada” y se despolarizan más fácilmente que las grandes. Por lo tanto para la misma entrada sináptica las neuronas pequeñas dispararán antes y en forma más probable que las neuronas grandes. Este principio general, fue aplicado a las esqueleto-motoneuronas espinales por Hennemann (1957) quien propone que dicha propiedad es responsable del orden de reclutamiento de las esqueleto-motoneuronas espinales durante un acto motor. Análogamente, dicha propiedad podría explicar el reclutamiento anticipado de las electromotoneuronas pequeñas y por ende la activación más precoz de las caras rostrales.

El fenómeno del reclutamiento ordenado de unidades motoras y su relación con la capacidad de generación de fuerza fue descrito por Denny-Brown y Pennybaker (1938) quienes subrayan que “... *un movimiento voluntario particular parece comenzar siempre con la descarga de la misma motoneuro-*

na. Contracciones más intensas son aseguradas por la suma de más y más unidades motoras adicionadas en una secuencia particular... las unidades motoras tempranas son siempre las más pequeñas. Las unidades motoras grandes y más potentes, que controlan mucho más fibras musculares entran en acción más tarde”.

El “principio del tamaño” de Hennemann relaciona el tamaño neuronal con el orden de reclutamiento y el tamaño de la unidad motora. Las motoneuronas grandes inervan mayor número de células musculares que las motoneuronas pequeñas. Consecuentemente, su activación produce un incremento mayor de la fuerza muscular que la activación de las motoneuronas pequeñas. Adicionalmente otras propiedades de membrana han sido involucradas en la capacidad de respuesta diferencial de las esquelito-motoneuronas (Burke, 1990).

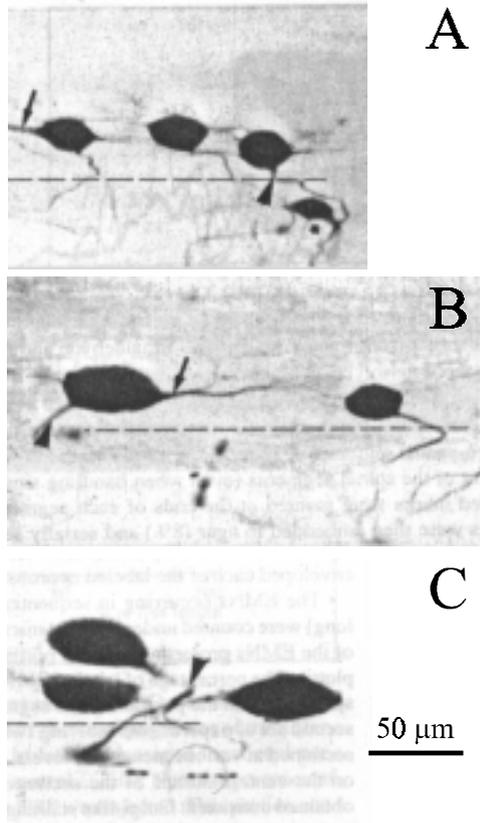
La analogía entre los sistemas electromotor y esquelitomotor se mantiene parcialmente: las neuronas más caudales son promedialmente más grandes, inervan más electrocitos y su activación provoca la generación de una fuerza electromotriz mayor que las electromotoneuronas más rostrales. Por lo tanto sería plausible que el principio del tamaño fuese un mecanismo importante para la organización de la secuencia de las ondas (Caputi & Trujillo-Cenóz, 1994).

En el sistema esquelitomotor la generación de fuerza resulta de la activación gradual del “pool” de esquelito-motoneuronas por un comando descendente y es controlada por un sistema reflejo de realimentación. La adecuación de la fuerza a la carga prevista y a las interferencias imprevistas es una condición indispensable para un movimiento suave y armónico. Por el contrario, en el sistema electromotor la activación es todo o nada. Es necesaria la constancia de la forma de onda para “iluminar” el entorno de la misma forma y para dar el “santo y seña” de especie al ser captado por otros peces eléctricos.

No obstante, es posible experimentalmente lograr la activación graduada del sistema mediante la activación del haz descendente con distintas intensidades de estimulación eléctrica. Coherentemente con lo previsible por la aplicación del “principio del tamaño”, la activación del haz electromotor bulbar por estímulo umbral provoca una descarga monofásica cabeza negativa. Es decir, cuando la entrada sináptica es pequeña se activan exclusivamente las neuronas más pequeñas y excitables, que proyectan sobre las caras electrocíticas rostrales.

Con estímulos de intensidad intermedia la amplitud de la deflexión cabeza

Figura 14. Tipos de electromotoneuronas en la medula de *G. carapo*. En las regiones rostrales se observan exclusivamente neuronas pequeñas y redondeadas con un diámetro menor de 25 μm (A). En las regiones caudales se observan exclusivamente neuronas grandes y ovales con un diámetro mayor de 25 μm (C). En las regiones intermedias existe una población mixta (B).



negativa es mayor y aparecen múltiples descargas cabeza positiva. Con estímulos de intensidad mayor se logra reproducir la secuencia trifásica (Negativo (V2) - Positivo (V3) - Negativo (V4)) observada en la porción central del cuerpo del animal aunque la latencia entre la componente cabeza negativa (V2) y la componente cabeza positiva (V3) es algo mayor que la normal. Si se estimula con intensidad mayor aún se logra reproducir completamente la forma de onda normal (Aguilera & Caputi, 1994) (Fig. 15).

Estos experimentos sugieren que el principio del tamaño también se aplica al sistema electromotor aunque no descartan la participación de otros mecanismos asociados coadyuvantes. Si bien no hay evidencias ni a favor ni en contra, la existencia de propiedades de membrana diferentes para cada uno de los grupos neuronales que inervan respectivamente las caras anteriores y

posteriores podría ser esperable dada la comprobada redundancia de mecanismos observada en el sistema electrogénico.

Estos resultados también implican la existencia de un comando descendente común a ambos “pool” de neuronas similar al postulado para el sistema esquelético de los mamíferos. El concepto de comando común (“common drive”, De Lucca et al. 1994) implica que el conjunto de unidades motoras que constituye un efector muscular es controlado colectivamente durante la contracción. Los patrones de descarga de las unidades motoras individuales son controlados no por señales de comando separadas sobre estas unidades sino por un comando común al cual las unidades responden diferencialmente. La arquitectura específica del sistema y la gradación ordenada en las propiedades inherentes a cada elemento permiten que una fuente única controle la actividad de todas las unidades en el conjunto de motoneuronas. Este tipo de organización releva al sistema nervioso de la necesidad de monitorizar y regular cada unidad motora en forma separada y por lo tanto aumenta la eficiencia (Lemon, 1988).

En síntesis: Desde un impulso a un patrón efector espacio-temporalmente coordinado

La hipótesis actual sobre la organización del sistema electrogénico se ilustra en la figura 16 donde se toma como ejemplo la especie mejor conocida, *G. carapo*. La excitación del sistema comienza con una señal de comando única, en el núcleo relé. La población de axones descendentes originados en el núcleo relé conduce potenciales de acción a distintas velocidades a lo largo de la médula espinal. Las fibras más largas presentan mayor diámetro. Dado que la velocidad de conducción de las fibras es tanto mayor cuanto mayor es su diámetro, el retardo medio entre la activación del núcleo relé y el potencial compuesto del haz aumenta en forma no proporcional a lo largo de la médula (Fig. 16 A). La ráfaga de activación alcanza primero la población de electromotoneuronas pequeñas dedicadas a la activación específica de las caras rostrales de la región abdominal (Fig. 16 B). Aproximadamente 1 ms luego del inicio, el frente de onda de la actividad descendente se agudiza hacia el extremo caudal reflejando la dispersión de velocidades de conducción. La mayor dispersión temporal en la entrada sináptica a las electromotoneuronas más rostrales determina una disminución de la eficacia sináptica y por lo tanto un retraso relativo adicional. En cambio las neuronas caudales son activadas por una población más homogénea

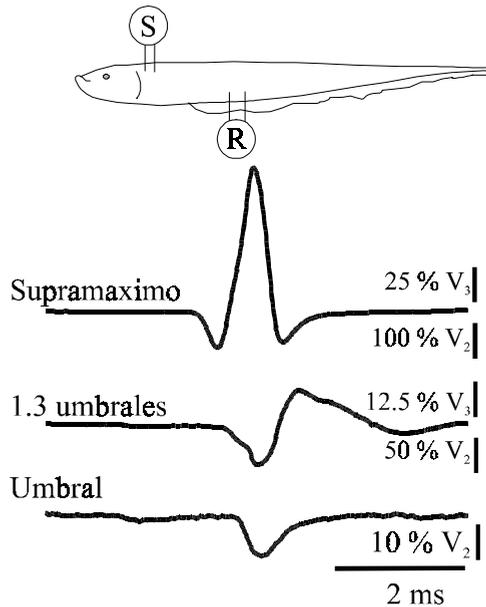
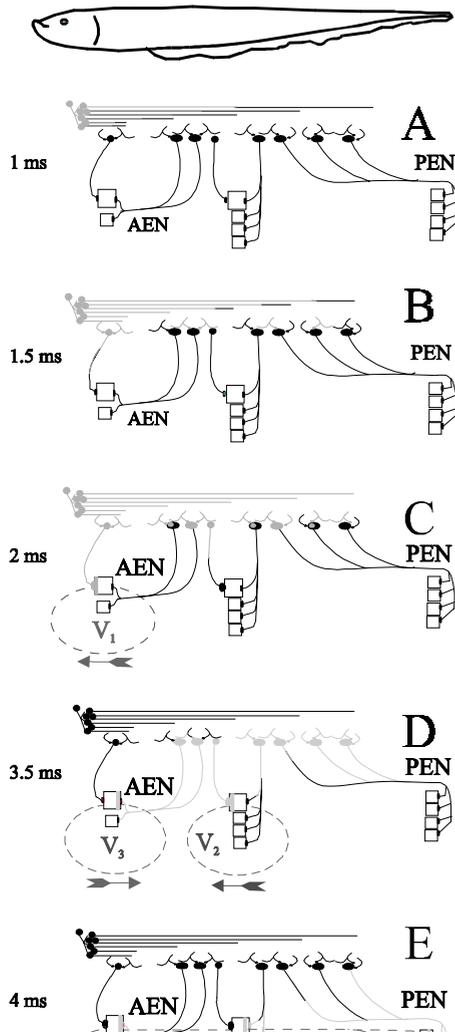


Figura 15. Reclutamiento ordenado de los dos grupos neuronales por estimulación del haz descendente. La posición de los electrodos de estimulación (S) y registro (R) se indican en el diagrama. Con estímulo umbral se reclutan exclusivamente las neuronas que inervan las caras anteriores. Con estímulos intermedios el porcentaje de reclutamiento de las caras rostrales con respecto al máximo es mayor que el correspondiente de las caras caudales. Con estímulos supramáximos se reproduce la forma de onda regional. (Tomado de Aguilera & Caputi, 1994).

de fibras. Por lo tanto su activación sináptica es más eficaz y su retardo de activación es menor. La combinación de ambos mecanismos (ecualización de tiempos de conducción medular y aumento rostro-caudal de la eficacia sináptica) determina que el retardo de 0.5 ms entre la activación de dos neuronas del mismo tipo ubicadas en los extremos del dominio espacial del “pool”. Esto equivale a la existencia de una ráfaga de activación que recorre la medula espinal a una velocidad aproximada de 400 m/s. Luego de 2 ms la mayor parte de las fibras descendentes han sido activadas. En la región central de la médula, las electromotoneuronas que proyectan sobre las dos poblaciones de electrocitos comienzan a activarse. Las electromotoneuronas pequeñas que proyectan a las caras rostrales disparan promedialmente antes que las electromotoneuronas gran-

des que proyectan a las caras caudales (Fig. 16 C) . Al mismo tiempo los potenciales de acción conducidos por los axones “intercostales” alcanzan las terminales sinápticas sobre las caras rostrales de los electrocitos doble inervados de la región abdominal y provocan potenciales post-sinápticos generando V_1 . Alrededor de 3.5 ms después del inicio, las terminales axonales de las neuronas pequeñas activan las caras rostrales de los electrocitos doblemente inervados de la porción central del pez. Dichas caras responden con potenciales de acción cuya sumatoria da origen a V_2 (Fig. 16 D); las neuronas grandes y ovals, menos excitables disparan mas tardíamente. Este hecho, y posiblemente diferencias de eficacia sináptica entre las placas neuroelectrofitica rostral y caudal determina que V_3 ocurra 0.7 ms después que V_2 . Las caras caudales disparan con un alto grado de sincronismo (retraso máximo 0.3 ms) a pesar de que el retraso de activación en la médula espinal es mayor. Este aumento periférico del sincronismo se debe a que los axones de las electromotoneuronas grandes que proyectan sobre las caras caudales de los electrocitos abdominales siguen un curso recurrente a través del nervio electromotor anterior adicionando un retardo extra para la activación de las regiones rostrales del órgano. Las electromotoneuronas que ocupan los segmentos mas caudales proyectan exclusivamente las caras caudales de los electrocitos de la región caudal del órgano eléctrico desencadenando el componente de cola de V_3 aproximadamente 4.1 ms luego de la activación del núcleo relé. (Fig. 16 E). V_4 resulta de la propagación de los potenciales de acción que generan V_3 a las caras opuestas de los mismos electrocitos. Adicionalmente, en la región de la cola donde los electrocitos estan mas densamente empaquetados, efectos de campo pueden coadyuvar para incrementar la eficacia de la activación no neural de las caras rostrales a dicho nivel. De esta forma, la activación neural de las caras caudales desencadena el complejo bifásico V_3 - V_4 (Fig. 16 F). Sin embargo las propiedades de membrana, moduladas por factores endocrinos y ambientales determina la forma de V_4 . La integración de la actividad electrocitaria individual se hace por la sumatoria de las corrientes generadas al circular por los tejidos del pez y en menor grado por el medio externo. La menor impedancia relativa de los tejidos con respecto al agua fija dentro de ciertos límites la impedancia interna de la fuente equivalente asegurando una constancia relativa de la forma de onda. Las corrientes localmente generadas por electrocitos individuales fluyen principalmente en los tejidos del animal, determinando que todo el cuerpo del pez se comporte con respecto al agua circundante como una fuente eléctrica distribuida. En algunas especies las

Figura 16. Secuencia de activación del sistema electrogénico en *G. carapo*. En grises estructuras activadas para cada tiempo. En punteado circulación de corrientes correspondientes a cada onda. Explicación en el texto.



hormonas sexuales parecen modificar las propiedades de membrana de los electrocitos condicionando variaciones individuales y estacionales de la forma de onda vinculadas al grado de diferenciación sexual.

La acción de filtrado eléctrico ejercida por los tejidos del pez equivale a la acción de filtro mecánico que ejerce el sistema osteo-aponeurótico en el sistema motor. En ambos casos su conocimiento es de fundamental importancia para determinar la salida motora a punto de partida de la señal neural.

Los efectos hormonales sobre la respuesta electrocíticas son evidencias de mecanismos plásticos en la organización de la descarga. En estos animales, el sistema nervioso parece estar diseñado para aplicar una ley de transformación invariante, especie-específica. Los efectores periféricos y las estructuras post-efectoras parecen ser los elementos que determinan la variabilidad individual y los comportamientos adaptativos.

Agradecimientos

En el primer capítulo se refieren resultados experimentales correspondientes a trabajos de investigación que compartimos con C. Bell y K Grant (en lo que se refiere a la descarga corolario de los peces Mormiridos) y R. Budelli (en lo que se refiere a los mecanismos de generación de imágenes eléctricas).

La mayor parte de los datos referidos en el segundo capítulo se obtuvieron en el desarrollo de un proyecto multidisciplinario en el que colaboraron las Divisiones Neuroanatomía Comparada y Neurofisiología del IIBCE desde principios de la década del 80. La capacidad docente de O. Macadar y O. Trujillo-Cenóz transformó la actividad en torno a este proyecto en un “semillero” de neurobiólogos. Como consecuencia de su fecunda tarea múltiples líneas de investigación que toman como modelo biológico los peces eléctricos están hoy en desarrollo. En paralelo, los mas veteranos de aquel grupo de imprudentes que queríamos dedicarnos a la ciencia recibimos por ósmosis una lección colateral. A los pioneros Omar Trujillo-Cenóz y Omar Macadar mi más sincero reconocimiento. En los trabajos que se resumen en este capítulo contribuyeron además: Pedro Aguilera, José Luis Ardanaz, Cristina Bertolotto, Michel Borde, Ruben Budelli, Virginia Comas, Gustavo Dittrich, Juan Antonio Echagüe, Juan Vicente Echagüe, Daniel Lorenzo, Felipe Sierra, Ana Celia Silva, y Julio César Velluti.

Agradezco fraternalmente a Michel Borde y Julio C. Velluti las críticas y comentarios sobre el manuscrito.

Lecturas sugeridas

- Bell, C.C.** (1989) Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid fish. *J Exp Biol.* 146: 229-53.
- Bennett, M.V.L.** (1971) Electric organs. En: *Fish Physiology*. Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds) Academic Press, London. pp. 347-491.
- Bullock, T.H., Heiligenberg, W.** (1986) Electoreception. Wiley, New York.
- Camhi, J. M.** (1990) Neuroethology. Nerve Cells and the Natural Behavior of Animals. Sinauer Associates. Sunderland, MA. pp. 416.
- Caputi, A.** (1999). The EOD of pulse gymnotiforms: The transformation of a simple impulse into a complex spatio-temporal electromotor pattern. *J Exp Biol.* 202: 1229-1241.
- Chagas, C., Paes de Carvalho, A.** (1961) Bioelectrogenesis. Elsevier, Amsterdam.
- Fessard, A.** (1958) Les organes électriques. En: *Traité de Zoologie. Agnathes et Poissons: Anatomie, Ethologie, Systématique*. Grassé, P.P. (Ed) Masson, Paris. pp. 1143-238.
- Heiligenberg, W.** (1991) Neural nets in electric fish Cambridge, MA. MIT Press.
- Kramer, B.** (1990) Electrocommunication in Teleost Fishes: Behavior and Experiments. Springer, New York. pp. 240.
- Macadar, O.** (1993) Motor control of waveform generation in *Gymnotus carapo*. *J. Comp. Physiol A.* 173: 728-729.
- Trujillo-Cenóz, O.** (1991) El enigma de los peces eléctricos. *Ciencia Hoy*.

Referencias

- Assad, C. Rasnow, B., Stoddard, P.K.** (1999) Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J. Exp. Biol.* 202, 1185-1193
- Aguilera, P., Caputi, A.** (1994) Mecanismos espinales de organización de la forma de onda en *Gymnoto carapo*. XVIII Congreso Latinoamericano de Ciencias Fisiológicas. Montevideo, Uruguay. pp. 221.
- Aguilera, P., Caputi, A.** (1995) Organización espinal de la descarga del organo electrico (DOE) en *Gymnotus carapo*: Un modelo simple basado en datos experimentales. VII jornadas de la Sociedad Uruguaya de Biociencias. Piriápolis, Uruguay. pp. 97.
- Albe-Fessard, D., Martins-Ferreira, H.** (1953) Role de la commande nerveuse dans la synchronization du fonctionnement des éléments de l'organ électrique du Gymnote *Electrophorus electricus*. *J Physiol (Paris)* 45:533-546
- Albe-Fessard, D.** (1954) Nouvelle etude des latences spinales dans le dispositif de commande des organes électriques chez *Electrophorus electricus*. *Anais Acad Brasil Cienc.* 26:187-192.
- Ardanaz, J.L., Sierra, F., Macadar, O., Lorenzo, D.** (1995) Variación de la forma de la DOE con la temperatura en *Gymnotus carapo*. VII jornadas de la Sociedad Uruguaya de Biociencias Piriapolis, Uruguay. pp. 99.
- Ardanaz, J.L.** Efectos de la temperatura sobre la forma de onda de *G. carapo*. Magister en Ciencias Biológicas, Tesis. Montevideo. Uruguay.
- Barrio, L., Caputi, A., Crispino, L., Buño, W.** (1991) Electric organ discharge modulation evoked by water vibration in *Gymnotus carapo*. *Comp Biochem Physiol.* 100:555-562
- Bell, C.C.** (1989) Sensory coding and corollary discharge effects in mormyrid electric fish. *J exp Biol.* 146, 229—53.

- Bell, C.C., Bradbury, J., Russell, C.J.** (1976) The electric organ of a mormyrid as a current and voltage source. *J Comp Physiol.* 110: 65-88.
- Bell, C.C** (1981) An efference copy modified by reafferent input. *Science* 214: 450-453.
- Bell, C.C., Caputi, A., Grant, K., Serrier, J.** (1993) Storage of a sensory image in the electric lobe of *Gnathonemus petersii*. *Proceed Nat Acad Sc.* 90:4650-4654
- Bell C.C, Dunn K, Hall B., Caputi A** (1995) Electric organ corollary discharge pathways in mormyrid fish. The mesencephalic command associate nucleus. *J Comp Physiol A* 177:499-462.
- Bell, CC, Caputi A, Grant, K.** (1997) Physiology and plasticity of Morphologically identified cells in the Mormyrid electrosensory lobe. *J Neurosci.* 17: 6409-6423
- Bell, C.C., Bodznik, D., Montgomery, J., Bastian, J.** (1997b) The generation and subtraction of sensory expectations within cerebellum-like structures. *Brain Behav Evol.* 50: 17-31
- Bennett, M.V.L., Grundfest, H.** (1959) Electrophysiology of electric organ in *Gymnotus carapo*. *J Gen Physiol.* 42:1067-1104.
- Bennett, M.V.L.** (1971) Electric organs. En: Fish Physiology. Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds) Academic Press, London. pp. 347-491.
- Baillet-Derbin C.** (1988) Motoneuron organization in the spinal cord of three teleost fishes, *Gymnotus carapo* (Gymnotidae), *Gnathonemus petersii* (Mormyridae), and *Salmo trutta* (Salmonidae). *Biol Struct Morphogenesis* 1: 160-170.
- Black-Cleworth, P.** (1970) The role of electrical discharges in the non—reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces). *Anim Behav Monogr.* 3: 1-77.
- Borde, M., Pereda, A.E., Morales, F.R.** (1991) Electrophysiological characteristics of the Mauthner cell of the weakly electric fish *Gymnotus carapo*. *Brain Res.* 567: 145-148.
- Budelli, R., Caputi., A.A.** (1999) The electric image in weakly electric fish. Physical images of capacitive objects in *Gnathonemus petersii*. *J Exp Biol.* (en prensa)
- Burke, R.** (1990) Motor units; some history and unsettled issues. The segmental motor system. En: Binder M., Mandell L. (Eds) Oxford University Press. pp. 207-221
- Buser, P., Imbert, M.** (1987) Vision. Herman , Paris.
- Capurro, A.** (1999) Aspectos del control de la frecuencia de la descarga del organo electrico en *Gymnotus carapo*: descarga espontanea y respuesta de evitación de interferencia. Tesis de Doctorado (en preparación).
- 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., Silva, A., Macadar, O.** (1993) Electric organ activation in *Gymnotus carapo*: spinal and peripheral mechanisms. *J Comp Physiol A.* 173: 227-232.
- 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., Trujillo-Cenóz, O.** (1994) The spinal cord of *Gymnotus carapo*: the electromotorneurons and their projection pattern. *Brain Behav Evol.* 44:166-174.
- Caputi, A., Budelli, R.** (1995) The electric image un weakly electric fish : I. A data-based model of waveform generation in *Gymnotus carapo*. *J Computational Neurosci.* 2: 131-147.
- Caputi, A., Aguilera, P.** (1996) A field potential analysis of the electromotor system in *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A.* 179: 827-835.
- Caputi, A., Silva, A., Macadar, O.** (1998) The effect of environmental variables on waveform generation in *Brachihypopomus pinnicaudatus*. *Brain Behav Evol.* (in press).
- Caputi, 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.* 20: 2115-2128.

- Castello, 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*.
- Coates, C.W., Altamirano, M., Grundfest, H.** (1954) Activity in electrogenic organs of knifefishes. *Science* 120, 845—6.
- Coates, C.W., Cox, R.T., Granath, L.P.** (1937) The electric discharge of the electric eel, *Electrophorus electricus* (Linnaeus). *Zoologica (N.Y.)* 22, 1-34.
- Coates, C.W., Cox, R.T., Roseblith, W.A., Brown, M.B.** (1940) Propagation of the electric impulse along the organs of the electric eel, *Electrophorus electricus* (Linnaeus). *Zoologica* 25: 249-256
- Couceiro, A., De Almeida, D.F.** (1961) The electrogenic tissue of some gymnotidae. En: Bioelectrogenesis. Chagas, C., Paes de Carvalho, A. (Eds). Elsevier, Amsterdam. pp. 3-13.
- Cox, R.T., Coates, C.W.** (1938) Electrical characteristics of the electric tissue of the electric eel *Electrophorus electricus* (Linnaeus). *Zoologica* 23: 203-212.
- Denny-Brown, D., Pennybaker, J.B.** (1938) Fibrillation and fasciculation in voluntary muscle. *Brain* 61: 311-334.
- De Luca, C.J., Erim, Z.** (1994) The common drive principle. *Trends Neurosci.* 1994 17: 299-305.
- Donaldson, P.E.K.** (1958) Electronic apparatus for biological research. Butterworth. London.
- Falconi, A., Lorenzo, D., Curti, S., Morales, F.R., Borde, M.** (1997) Mauthner cell-evoked synaptic actions on pacemaker medullary neurons of a weakly electric fish. *J Comp Physiol A*. 181: 143-151
- Fessard, A.** (1958) Les organes électriques. En: *Traité de Zoologie. Agnathes et Poissons: Anatomie, Ethologie, Systématique*. Grassé, P.P. (Ed) Masson, Paris. pp. 1143-238.
- Fessard, A.** (1927). Le mouvement volontaire (d'après K Wacholder). Cours et Conférences de la Faculté de Médecine et des Hospitaux de Paris. Chahine. Paris. (Citado por Jeannerod, 1988).
- Heiligenberg, W., Dye, J.C.** (1982) Labelling of electrorreceptive afferents in a gymnotoid fish by intracellular injection of HRP. The mystery of multiple maps. *J Comp Physiol*. 148: 287-296
- Harder, W., Schief, A., Uhlemann, H.** (1964) Zur function des elektrischen organs von *Gnathonemus petersii* (Mormyriiformes, Teleostei). *Z Vgl Physiol*. 48: 302-331.
- Hennemann, E.** (1957) Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge. *Science* 126: 1345-1346.
- Jeannerod, M.** (1988) *The neural and behavioral organization of goal directed movements*. Oxford Science publications. Clarendon Press. Oxford.
- Katz, B.** (1962) The transmission of impulses from nerve to muscle, and the subcellular unit of synapsis action. *Proc Roy Soc London* 155: 455-465.
- Kawasaki, M., Heiligenberg, W.** (1990) Different classes of glutamate receptors and GABA mediate distinct modulations of a neuronal oscillator, the medullary pacemaker of a gymnotiform fish. *J Neurosci.* 10: 3896-3904
- Keynes, R.D., Bennett, M.V.L., Grundfest, H.** (1961) Studies on the morphology and electrophysiology of electric organs. II. Electrophysiology of the electric organ of *Malapterurus electricus*. En: Bioelectrogenesis. Chagas, C., Paes de Carvalho, A. (Eds) Elsevier, Amsterdam. pp. 102-12.
- Lashley, K.S.** (1917) The accuracy of movement in absence of excitation from the moving organ. *Am J Physiol*. 43: 169-94.

- Lorente de Nó, R.** (1947) A study on nerve physiology. *Stud Rockefeller Inst med Res.* 132: 384-482.
- Lemon, R.** (1988) The output map of the motor cortex. *Trends in Neurosci.* 11: 501-506.
- Lissmann, H.W.** (1951) Continuous electrical signals from the tail of a fish, *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Nature* 167: 201-202.
- Lorenzo, D., Velluti, J.C., Macadar, O.** (1988). Electrophysiological properties of abdominal electrocytes in the weakly electric fish *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol.* 162:141-144.
- Lorenzo, D., Sierra, F., Silva, A., Macadar, O.** (1990) Spinal mechanisms of electric organ discharge synchronization in *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A.* 167: 447-452
- Lorenzo, D., Sierra, F., Silva, A., Macadar, O.** (1993) Spatial distribution of the medullary command signal within the electric organ of *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A.* 173: 233-238.
- Macadar, O., Lorenzo, D., Velluti, J.C.** (1989) Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. II. Electrophysiological properties of single electrocytes. *J Comp Physiol A.* 165: 353-360.
- Maler, L.** (1979) The posterior lateral line lobe of certain gymnotoid fish: quantitative light microscopy. *J Comp Neurol.* 183: 323-363.
- Nelson, M., Bower, J.** (1990) Brain maps and parallel computers. *Tins* 13: 403-408.
- Rasnow, B.** (1996). The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *J Comp Physiol A.* 178: 397-411.
- Rethelyi, M., Szabo, T.** (1973) Neurohistological analysis of the lateral line lobe in a weakly electric fish, *Gymnotus carapo*. *Exp Brain Res.* 18: 323-339.
- Richer, P.** (1895) Du mode d'action des muscles antagonistes dans les mouvements tres rapides, alternativement de sense inverse. *C.R. Soc Biol Paris.* 47: 171-174 (citado por Jeannerod, 1988).
- Sperry, R.W.** (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psych.* 43: 482- 489.
- Szabo, T.** (1960) Quelques observations sur l'innervation de l'organ électrique de *Gymnotus carapo* *Arch Anat Microsc Morphol Exp.* 49: 89-92.
- Szabo, T.** (1961a) Les organes électriques de *Gymnotus carapo*. *Proc K ned Akad Wet Ser.* 64: 584-586.
- Szabo, T., Hagiwara, S.** (1967) A latency-change mechanism involved in sensory coding of electric fish (Mormyrids). *Physiol Behav.* 2: 331-335.
- Tinbergen, N.** (1951) The study of instinct. Oxford University Press, NY.
- Trujillo-Cenóz, O., Echagüe, J.A., Macadar, O.** (1984) Innervation pattern and electric organ discharge waveform in *Gymnotus carapo*. *J Neurobiol.* 15: 273-281.
- Trujillo-Cenóz, O., Echagüe, 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.
- Trujillo-Cenóz, O., Echagüe, J.A.** (1989) Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. I. Morphology and innervation of the electric organ. *J Comp Physiol A.* 165: 343-351.
- Trujillo-Cenóz, O., Lorenzo, D., Caputi, A.** (1990) Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. I. Anatomical aspects. En: *Fundamental Neurobiology.* García-Austt E., Macadar, O., Trujillo-Cenóz, O., Velluti, R.A. (Eds) Departamento de Publicaciones. Universidad de la República. Montevideo. Uruguay.
- von Holst, E., Mittelstaed, H.** (1950) The reafferece principle. *Naturwissenschaften* 37: 464-476

- 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., Schwartz, S., Gómez, L., Budelli, R., Grant, K.** (1998) Electric fish measure distance in the dark. *Nature* 395: 890-394.
- Wacholder, Altenburger** (1926) Beiträge zur physiologie der willkürlichen Bewegun. *Pflüger. Arch. Ges. Physiol.* 214: 642-661. (Citado por Jeannerod, 1988)
- Watson D., Bastian, J.** (1979) Frequency response characteristics of electroreceptors in the weakly electric fish *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A.* 134: 191-202.