

MAESTRÍA EN BIOLOGÍA DE PEDECIBA- SUB ÁREA NEUROCIENCIAS
ELECTRORRECEPCIÓN ACTIVA: FORMACIÓN DE
IMÁGENES, CLAVES SENSORIALES Y ESQUEMAS
SENSORIO-MOTORES

JUAN IGNACIO SANGUINETTI-SCHECK
26 DE NOVIEMBRE DEL 2012

Maestría en Biología de PEDECIBA- Sub área Neurociencias.

Electrorrecepción activa: formación de imágenes, claves sensoriales y esquemas sensorio-motores

Juan Ignacio Sanguinetti-Scheck

26 de Noviembre del 2012

Orientador Dr. Leonel Gómez-Sena Laboratorio de Neurociencias,
Sección Biomatemáticas, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Tribunal Dr. Omar Macadar (Presidente)

Dr. Kirsty Grant (Vocal)

Dr. Eduardo Mizraji (Vocal)



Agradecimientos

A Mamá y Papá por criarme con libertad de acción
Abuela, por el entusiasmo que tenés por la ciencia hoy en día.
Abuelo, por haberme dado la magia.
María y Jose, por soportarme todos los días y dejarse entretener.
Dina, Fedor. Por el apoyo constante.
Tios, Tias y primos. Por el apoyo y el interés.
A Leonel por el apoyo constante, la libertad de emprendimiento y los excelentes momentos. Es un orgullo ser tu primer estudiante de Maestría y estoy seguro que lo mejor recién empieza.

Amigos del Liceo, la vida, Clown, Emperadores, Waterloo, Teapot, Compañeros de la BAW, Teatro, Facultad, los que se fueron de la facultad, amigos por transitiva, etc. Gracias por ser parte de mí.

A los Miledis 2011.
A los Lasconians en especial a la barra hispanoparlante.
A Camila por bancarme la cabeza en buenas y malas.
A Michael por ayudarme a sacar lo mejor de mí.
A Nico Salvia por estar siempre.
Al Fede Pedraja, un gran compañero de ciencia y humor.
A Huerto por hacerme funcionar.
A Felipe y Tamara, por interesarse siempre a pesar de la distancia.

Agradezco a los colegas del trabajo científico presentado en esta tesis:
Adri, Esteban, Angel, Pedro, Ruben, Leo, Volker, Silke, Jacob, Fede, Alejo, Bart.
Y a quienes trabajaron para evaluar el trabajo presentado:
Eduardo Mizraji, Omar Macadar y Kirsty Grant. Es un honor que ustedes contribuyan a este trabajo.

A Ana Silva por corregir el proyecto.
A María Sanguinetti por la carátula.

A los alemanes por ser excelentes colegas en la cercanía y en la distancia. A Jacob, Volker, Silke y sus hermosas familias. Y Kirsty por recibirme en Gif con tanta amabilidad.

Al Piso 4, un sentimiento.
Musto, Yuyo, Lucia, Lucia, Lucia, Diana, Daiana, Nati, Gaby, Fran, Pelo, Pajaro, Helena, Raca, Emiliano, Miguel, Los brasileros, Fede, Andrés, Eugenio, Silvia, Leticia, Uri, Vivi, Pantera, Matías, Jenny, Zorro, Adrianas M y B, Pato, Alfonso, el Rafa (Hijo de Ruben), a los que vienen del polo sur, Alvaro y JCVL. A los que vendrán en el futuro.

A los Fló Rama. Amparo, Juan, Santiago y Nuria. Muchas gracias por acogerme con tanto cariño y por alegrarme con tantas charlas y talentos.

Finalmente a Emilia, gracias por bancarme todos estos años de estudio, estrés, manía, cursos y viajes eternos. Si no te hubiera conocido no sé si estaría acá y si tendría las satisfacciones que he tenido. Y lo que es seguro, no habría tenido el placer de disfrutar esta etapa contigo. Me divertiste, entretuviste, distrajiste, sensibilizaste e inspiraste. Sos aire fresco. Te amo.

Contenido

Abreviaturas	5
Resumen	6
Introducción general	8
Antecedentes	10
Sentidos Activos.....	10
Exaferencia y Reaferencia.....	11
Electrorrecepción.....	12
Descarga del órgano eléctrico	12
Generación de la imagen eléctrica	14
Color eléctrico.....	15
Los peces eléctricos pueden medir distancia en la oscuridad	17
Flujo Sensorial.....	19
Inspección Activa en peces eléctricos.....	21
Modelado computacional del sentido eléctrico	24
Objetivos y estrategia	26
Objetivo General.....	26
Objetivos Específicos	26
Estrategia: uso de diferentes especies	26
Metodología General	28
Método de Elementos de Contorno	28
Sección 1: Generación de Imágenes	30
Resumen	30
Metodología	30
Resultados.....	31
Modelo de <i>G. omarorum</i> (MoGo).....	31
Efecto de la Geometría en la DOE	33
DOE y campo basal en <i>G. omarorum</i>	34
Generación de imágenes en <i>G. omarorum</i>	36
Imágenes de objetos de gran tamaño	38
Discusión.....	39
Prueba del MoGO	40
¿Cómo un OE complejo determina la formación de imágenes?	40
Del campo a las imágenes	41
Publicación.....	42

Sección 2: Claves sensoriales en imágenes eléctricas	43
Resumen	43
Metodología	43
Animales	43
Análisis comportamental.....	44
Registro de Imágenes eléctricas	44
Cálculo de imágenes eléctricas.....	45
Modelado de imágenes eléctricas.....	45
Resultados.....	46
Descripción de interacciones cuerpo - objeto.....	46
Imágenes eléctricas en 2D: comparación entre modelo y experimento.....	47
Análisis temporal del flujo eléctrico	50
Discusión.....	53
Validez del modelo	53
Claves electrosensoriales estáticas	54
Claves sensoriales dinámicas.....	54
Publicación.....	56
Sección 3: Imágenes eléctricas en la exploración	57
Resumen	57
Metodología	57
Métodos	58
Videotracking.....	59
Análisis de secuencias.....	60
Parámetros de Imagen	60
Resultados.....	61
Inspección libre de objetos.....	61
Aproximación a objetos.....	64
Discusión.....	68
Publicación.....	71
Discusión General	72
Financiamiento	75
Referencias	75
Apéndice	80

Abreviaturas

OE = Órgano Eléctrico

DOE = Descarga del Órgano Eléctrico

ELL = Lóbulo electrosensorial

PP = Pico a Pico

P/N = Cociente entre pico positivo y negativo

RC = Circuito Resistivo - Capacitivo

PMA = Acto motor (Probing Motor Act)

FEM = Fuerza Electromotriz

BEM = Método de elementos de contorno (Boundary Element Method)

MoGO = Modelo de *Gymnotus Omarorum* (Model of Gymnotus Omarorum)

RMS = Root Mean Squared.

SAR = Pendiente de la imagen normalizada (Slope to Amplitud Ratio)

HMW = Ancho de la imagen a media amplitud (Half Máximum Width)

SAR_t = Medida de la pendiente temporal normalizada (SAR temporal)

Resumen

Los peces eléctricos de descarga débil perciben de forma activa el medio que los rodea mediante el procesamiento de la información contenida en la distribución de corrientes que atraviesan su piel. Dichas corrientes son producidas por la descarga del órgano eléctrico (DOE) del animal.

Esta tesis pretende aportar al entendimiento del sentido eléctrico activo estudiando algunos de los problemas centrales que dicha modalidad sensorial plantea: la **generación de imágenes**, la relación entre **las imágenes y las propiedades de los objetos** y **la integración de las imágenes con el comportamiento** del animal. Estos son los tres pilares para definir los elementos de las imágenes prerreceptoriales fundamentales para la codificación y representación del mundo en el cerebro del pez.

Entender la **formación de las imágenes** es crucial para comprender el funcionamiento de cualquier sentido. En el sentido eléctrico activo la formación de imágenes depende directamente de las características de la DOE y del OE.

Los peces de OE concentrado (como el de *G. petersii*) producen campos e imágenes con la misma forma de onda temporal en cualquier punto del espacio, por lo cual las reglas básicas de formación de las imágenes son relativamente sencillas y ya hayan sido descritas (Budelli et al., 2002; Budelli & Caputi, 2000; Caputi & Budelli, 1995; Caputi et al., 1998; Rother, 2003; Rother et al., 2003). En esta tesis mostramos como peces con OE distribuido, como *G. omarorum*, presentan una mecánica de formación de la imagen más compleja, donde la geometría del pez y la fisiología del órgano eléctrico determinan el aporte de sus diferentes regiones para percibir propiedades de los objetos.

Trabajando con *G. petersii*, combinamos el registro de imágenes eléctricas en 2D y el modelado para describir la relación de **parámetros de la imagen con la distancia al objeto** que la genera (HMW, y SAR). Corroboramos en condiciones más generales que el parámetro SAR se relaciona con la distancia al objeto de forma invariante con el tamaño del mismo y discutimos la posible utilidad del HMW en condiciones más restringidas.

Basados en el mismo modelo estudiamos la imagen eléctrica temporal en un receptor ubicado en la piel del pez durante un comportamiento de *va et vient*. Encontramos que el cociente entre la pendiente temporal y la amplitud (SARt por la sigla en inglés) es un parámetro dinámico para la estimación de la distancia al objeto durante el comportamiento de inspección lateral.

Por último, utilizando una nueva metodología, estudiamos el efecto de objetos resistivos en el comportamiento espontáneo del pez en condiciones naturales. En términos generales encontramos que los peces cambian su comportamiento en presencia de objetos metálicos de manera dependientes de propiedades del objeto. Luego focalizamos el análisis en el comportamiento de aproximación al objeto y en los cambios de parámetros de las imágenes individuales y en las secuencias., Confirmamos la aplicabilidad del parámetro SAR también en estas condiciones para evaluar la distancia al

objeto y caracterizamos primariamente la dinámica del flujo electrosensorial para dicho comportamiento.

Introducción general

Los sistemas nerviosos han evolucionado en base a conferir a los animales la capacidad de interactuar con un entorno cambiante ajustándose mediante la ejecución de comportamientos. Esto conlleva dos componentes, un componente responsable de percibir los cambios en el ambiente (sensorial) y otro con la capacidad de accionar sobre el ambiente (motor). Estos dos componentes comenzaron muy interrelacionados y fueron especializándose progresivamente a lo largo de la evolución animal. Ahora, al adquirir ambas facultades, la de percepción y la de acción, los animales adquieren el problema de discernir entre los cambios explícitos en el ambiente (exaferencia) y los cambios generados por la acción del individuo (reaferencia) (von Holst & Mittelstead, 1950). Ya en 1914 el matemático Henri Poincaré señalaba que un ser sin agencia (posibilidad de acción sobre el mundo) no tendría la potencialidad de interactuar con una representación del mundo sino que estaría atado a interpretar los cambios perceptuales como cambios de estado ingenuos a su existencia. En cambio, el ser con verdadera agencia puede explorar el mundo transformándolo y modificando lo que sus sentidos perciben como externo. Esto requiere poder distinguir entre el cambio perceptual producido por el medio (exaferencia) y el producido por sí mismo (reaferencia) (Poincaré, 1914).

Poder discernir entre exaferencia y reaferencia requiere conocer dónde uno está y hacia dónde uno se mueve. Esta función fue clásicamente atribuida a propioceptores tanto musculares como vestibulares. En los años 50, J.J. Gibson fue el primero en enfatizar la importancia de sentidos, tradicionalmente considerados como exteroceptores según la clasificación de Sherrington (como el caso de la visión) (Sherrington, 1906), en la percepción de movimiento propio y ajeno (cinestesia) (Gibson, 1958).

Hasta ese entonces se consideraba que la cinestesia era gobernada por el sistema de receptores de músculos y tendones y por el sistema vestibular. Gibson plantea que la cinestesia visual difiere y es complementaria de los tipos clásicos de cinestesia. Primeramente, otorga información sobre el movimiento del cuerpo en relación al ambiente, y no sobre el movimiento de partes del cuerpo en relación a otras partes como lo hace el sentido propioceptivo. Por otro lado, brinda información de desplazamiento en vez de aceleraciones y fuerzas gravitacionales, como ocurre con el sistema vestibular. Finalmente, los desplazamientos obtenidos son relativos a las superficies, y los objetos del ambiente (Gibson, 1958).

Gibson plantea preguntas sobre la facultad de la visión de procesar los cambios en el flujo de información visual, y formula una hipótesis sobre el funcionamiento de la cinestesia visual.

“La pregunta, entonces, es cómo un animal merodea utilizando la visión. ¿Cómo reacciona a las superficies sólidas del ambiente sin colisionar cuando hay suficiente luz como para verlas? ¿Qué indica al animal que se está moviendo, o no, con respecto a ellas? ¿Qué tipo de estimulación indica la aproximación a un objeto? ¿Cómo hace el animal para

entrar en contacto con el objeto sin colisionar? ¿Qué gobierna el direccionamiento y las maniobras de la locomoción?” (Gibson, 1958).

La aplicación de dichas preguntas al sentido eléctrico activo inspira la obtención de un cuerpo de datos computacionales sobre la generación de imágenes eléctricas y el flujo de imágenes que experimenta un pez al investigar un ambiente.

Antecedentes

Los peces eléctricos perciben el medio que los rodea mediante el procesamiento de la información contenida en la distribución de corrientes que atraviesan su propia piel. En el caso de los peces eléctricos de descarga débil, dichas corrientes son producidas por la descarga del órgano eléctrico (DOE) del animal. Esta modalidad sensorial les permite navegar y cazar en aguas turbias e incluso en la oscuridad. En esta sección se desarrollarán aspectos relevantes para la comprensión del trabajo realizado introduciendo las particularidades del sentido eléctrico activo y enlazándolo con el comportamiento sensoriomotriz en estas especies.

Sentidos Activos

La diferencia entre sentidos pasivos y activos radica únicamente en el origen de la energía portadora para la modalidad sensorial en cuestión (Caputi, 2004). Los sentidos activos son aquellos para los cuales la energía portadora de la información sensorial es generada por el propio animal. Algunos ejemplos de sentidos activos son el tacto, la electrorrecepción activa y la ecolocación.

Toda modalidad sensorial depende de la transducción de algún tipo de energía al sistema nervioso del animal por parte de receptores que convierten la información aferente en señales electroquímicas. La energía portadora es aquella que es capaz de ser transducida por los receptores de una determinada modalidad. Esta energía puede provenir del exterior o puede ser generada por el propio animal. La autogeneración de la energía portadora confiere a los organismos con sentidos activos la capacidad de controlar (dentro de ciertas restricciones) variables fundamentales de la misma: intensidad, temporalidad, frecuencia y dirección de la energía portadora.

El control motor de lo que el organismo percibe no es la única vía por la cual los animales modifican activamente su aferencia. Existe, en la inmensa mayoría de los sentidos, control motor sobre la percepción. El reposicionamiento de las superficies sensoriales (ejemplo: movimiento de los ojos, movimiento de las manos sobre un objeto), el movimiento de los órganos especializados (ejemplos: movimiento de orejas, olfateo) y el control del cuerpo en el espacio determinan la información sensorial obtenida por el organismo. Finalmente todas estas modificaciones requieren que el animal sea capaz de identificar los cambios del ambiente dentro de un flujo de información que cambia por el efecto del ambiente y de las acciones del individuo.

Exaferencia y Reaferencia

Cuando un animal se mueve en su medio recibe información sensorial de los cambios en el ambiente generados por su propio desplazamiento. Esta entrada sensorial se superpone a los cambios extrínsecos en el ambiente. Los animales deben ser capaces de discernir entre los cambios externos (exaferencia) y los cambios autogenerados (reaferencia) (von Holst & Mittelstead, 1950).

Al extrapolar estas ideas a nuestras intrincadas vidas sensoriales nos enfrentamos a las múltiples caras del mundo que construimos. Al mismo tiempo que percibimos como el mundo externo nos afecta estamos afectando nuestra percepción del mundo. También en ese sentido nuestra percepción de la realidad es una verdadera construcción que nos involucra desde lo básico a lo cognitivo.

Existen diversas maneras por las cuales el individuo consciente, inconsciente y fisiológicamente afecta su aferencia. Como ya fue mencionado, desde lo más fundamental, los sentidos activos dependen de la energía generada por el propio animal (i.e.). El tacto es un ejemplo claro de este tipo de influencia del individuo en su percepción, dado que el propio movimiento del cuerpo del animal contra alguna fuente de fricción o presión genera la energía necesaria para activar sus receptores y percibir diferentes cualidades de los objetos. Esta cualidad de los sistemas sensoriales activos supone un gasto energético importante que sugiere la necesidad de optimización del uso de la energía.

Además de generar la energía que permite percibir el mundo, el individuo es generalmente capaz de alterar la aferencia modificando variables prereceptorales fundamentales, por ejemplo el punto de vista. En la visión los movimientos oculares permiten el direccionamiento de la fóvea cambiando completamente la aferencia. Tanto el caso de la generación y control de la energía sensorial como la modificación del punto de vista requieren del sistema sensorial un tercer paso que consiste en diferenciar la exaferencia de la reaferencia. Para esto, en el procesamiento de la información sensorial, se debe integrar la información motora de forma de abstraer el efecto del movimiento del propio individuo en la aferencia (Caputi, 2004).

Los peces eléctricos son un modelo animal excelente para el estudio de los sistemas sensoriales reaferentes por ser un sistema activo, modificar el punto de vista (con el desplazamiento) y tener un sistema neural destinado a sustraer la información exaferente (promediando estados basales dentro de una “memoria de trabajo”)(Caputi, 2004; Bell et al., 1993; Grant et al., 1996).

En peces eléctricos como el Mormirido *Gnathonemus petersii*, aislando farmacológicamente la DOE, se ha descrito que el comando motor de la DOE genera en el lóbulo electrosensorial (ELL) una imagen negativa de la estimulación precedente (Bell, 1981; Bell, 1982). Esto funciona en cierta forma como una memoria de plasticidad anti-Hebbiana (Grant et al., 1996; Bell et al., 1993). Este mismo mecanismo permite enfatizar los cambios en la aferencia removiendo la información “redundante” como la generada por el movimiento del pez. Esto hace que los peces eléctricos sean un modelo animal apropiado para estudiar estos problemas.

Electrorrecepción

Existen dos modalidades sensoriales basadas en la capacidad de sensar¹ diferencias de corriente a través de la piel. La electrorecepción pasiva y la activa. En ambos casos corrientes transepidérmicas estimulan electroreceptores embebidos en la piel, pero el origen de la energía eléctrica cambia. En la electrorecepción pasiva, la más antigua evolutivamente, se detectan los campos eléctricos externos al animal. Estos campos eléctricos pueden provenir de presas o depredadores cuyos músculos generan pequeños campos eléctricos en el agua. La electrorecepción pasiva está ampliamente distribuida, estando presente en tiburones y rayas (Kalmijn, 1971), en bagres, renacuajos, salamandras (Munz et al., 1982; Roth & Schlegel, 1988) e incluso en el ornitorrinco (Scheich et al., 1986)(único mamífero con sentido eléctrico).

Por otro lado, en la electrorecepción activa, algunos peces son capaces de sensar variaciones en corrientes eléctricas autogeneradas, según fue descrito por Lissmann y Machin en 1958 (Lissmann & Machin, 1958). Las mismas se producen mediante la descarga de una estructura especializada: el órgano eléctrico (OE). La electrorecepción activa requiere la capacidad de generar campos eléctricos y la de relevarlos. Los campos autogenerados son sensados por receptores localizados en la piel del pez cubriendo parte importante del cuerpo y concentrados en la cabeza, boca, u mentones especializados, formando una región foveal.

La electrorecepción activa ha evolucionado independientemente, en dos órdenes de peces: los mormiriformes de África y los gymnotiformes de Sudamérica. Resultados recientes muestran la evolución de el sentido eléctrico activo en ambos órdenes se dio co-etariamente (Lavoue et al., 2012). Ambos órdenes constituyen el conjunto de peces referidos como peces eléctricos de descarga débil. La evolución co-etaria del sentido eléctrico activo en estos dos órdenes, lo sitúa como uno de los ejemplos más interesantes de convergencia evolutiva en vertebrados.

Descarga del órgano eléctrico

Los órganos electrogénicos de los peces de descarga débil son órganos especializados con células de estirpe miogénica (electrocitos) que han evolucionado perdiendo la contractibilidad y adquiriendo la capacidad de generar diferencias de potencial a través de su cuerpo celular (Keynes, 1961). Los electrocitos son el componente electrogénico del OE. Los mismos reciben inervaciones de neuronas meduloespinales que activan sinápticamente una de sus caras (en algunos casos ambas) desencadenando una circulación de corrientes a través de las membranas plasmáticas y alrededor de las células

¹ En el diccionario de la RAE existe el sustantivo Sensor, pero no así el verbo correspondiente a la acción que lleva a cabo. En esta tesis utilizaré el verbo "Sensar" como "medición de una condición" a falta de un termino adecuado.

(Bennett & Grundfest, 1959; Lorenzo et al., 1988). El sentido de pasaje de la corriente depende de la geometría y propiedades de cada célula, pero el principio general de la fisiología del electrocito se basa en el pasaje de corriente entrante en una cara debida a la activación sináptica del electrocito y su salida de la célula por las demás membranas. Cada electrocito constituye una fuente generadora de un campo eléctrico en el medio que los rodea (Bell et al., 1976; Caputi et al., 1989). Los OE están constituidos por series espacialmente ordenadas de electrocitos inervados todos en el mismo sentido, es decir cada electrocito es activado del mismo lado de tal modo que genera una fuente con la misma orientación que sus vecinos. Cada electrocito actúa como una pila y la activación simultánea de varias de estas unidades ordenadas resulta en una caída de potencial. La suma de estos procesos individuales en el espacio y en el tiempo resulta en la descarga del órgano eléctrico (DOE), fácilmente medible al colocar un voltímetro entre la cola y la cabeza del pez (Bennett, 1971). Esta descarga no es constante en el tiempo sino que ocurre de forma pulsátil (salvo en peces de onda), y cada pulso tiene una temporalidad estereotipada.

La frecuencia pulsátil del OE depende de la activación de los circuitos neurales que inervan los electrocitos. Esto está mediado por un circuito que en el caso de *Omarorum* (para ejemplificar) involucra 3 estructuras. La frecuencia de descarga es dictada a nivel del bulbo por un núcleo marcapaso (Bennett, 1971; Trujillo-Cenoz et al., 1990) que activa un núcleo relé que proyecta sobre las electromotoneuronas espinales que finalmente activan los electrocitos que generan la DOE.

La forma de onda de la DOE depende de las características de la activación de los electrocitos y del patrón de inervación y activación espaciotemporal del OE. En algunas especies, la activación de una de las caras del electrocito genera corrientes que activan eventualmente la cara opuesta, generando una fuente equivalente en sentido opuesto. Esto determina en cierta forma la forma de onda bifásica de la DOE (Bennett & Grundfest, 1959; Macadar et al., 1989).

Por otro lado el patrón de inervación y la activación secuencial del OE es fundamental para determinar la forma de onda temporal de la descarga y en el caso de los gymnotidos el transcurso espaciotemporal de la misma.

Peces eléctricos como el *G. petersii* tienen un OE localizado en el pedúnculo (región entre el cuerpo y la cola), por lo cual, por más que la inervación es importante la generación del campo eléctrico está localizada. La forma de activación del OE puede ser considerada como un dipolo con fuerza electromotriz variable. Contrariamente en *G. omarorum* el OE se encuentra distribuido en $\frac{3}{4}$ partes del abdomen del pez y las distintas regiones del órgano tienen distinto tamaño de electrocitos, densidad y patrón de inervación. Consecuentemente el *G. omarorum* tiene una descarga que varía en el tiempo y en el espacio. Estas diferencias se traducen en particularidades en la generación de imágenes eléctricas, lo cual será elaborado en esta tesis.

Generación de la imagen eléctrica

La descarga del OE genera corrientes que se conducen a lo largo del pez (de mayor conductividad que el agua) y atraviesan la piel del mismo. Estas corrientes transcutáneas estimulan electrorreceptores embebidos en la piel del pez, generando un patrón de activación de la “retina” electrosensorial (Lissmann & Machin, 1958). El patrón de corrientes generado por la DOE, en ausencia de objetos resistivos en el medio externo, se conoce como estímulo basal. La presencia de un objeto resistivo en el medio modifica el patrón de corrientes transcutáneas. Un objeto con mayor conductividad que el agua situado cerca del pez provocará una mayor densidad de corriente en la posición del objeto. Contrariamente, un objeto con menor conductividad que el agua genera una desviación de las corrientes y una disminución de la corriente local en la posición del objeto. Los objetos con conductividad igual a la del medio, no generan un cambio en el patrón de corrientes, por lo cual se los considera estímulos eléctricamente transparentes. Al cambio en el patrón de corrientes transcutáneas generado por un objeto con respecto al estímulo basal se lo conoce como Imagen Eléctrica (Lissmann & Machin, 1958; Budelli et al., 2002; Caputi & Budelli, 1995). Dicha imagen, puramente física y prerreceptorial tiene forma de sombrero mejicano (Caputi et al., 1998; Sicardi et al., 2000; Gomez et al., 2004), dado que en la periferia de la imagen los cambios en la densidad de corriente son opuestos a los del centro de la imagen (ver Figura 1d,f). Por ejemplo, para un objeto muy conductivo, la corriente aumentará cerca del centro de la imagen del objeto, y disminuirá en la periferia de la imagen. Lo opuesto sucede con objetos muy resistivos.

En su trabajo de 1958, Lissman y Machin describen experimentalmente y teóricamente el campo eléctrico en presencia de un objeto de conductividad diferente a la del medio (Lissmann & Machin, 1958). Ellos muestran que el campo eléctrico alrededor del pez en presencia de un objeto puede ser descompuesto en el campo original en ausencia del objeto (campo basal) y un campo generado por el objeto (Object Perturbing Field, OPF) (Figura 1b). El potencial en un punto dado de la superficie electrosensorial del pez en ausencia del objeto se debe al campo basal, el cambio en dicho potencial con la presencia del objeto se debe al campo generado por el objeto. La imagen eléctrica es el cambio en el patrón de corrientes en la superficie electrosensorial debido al campo eléctrico generado por el objeto. De esta forma el campo eléctrico generado por el objeto determina la imagen prerreceptorial.

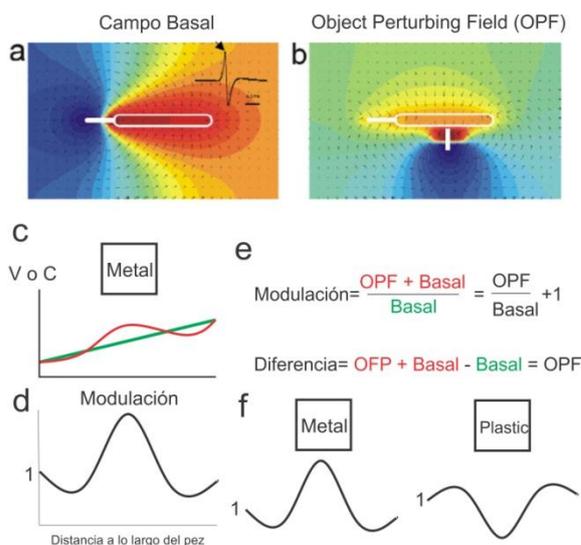


Figura 1. a) Modelo del campo basal de un pez eléctrico para el pico de un componente de la DOE. b) Modelo del OPF generado por un objeto metálico situado al costado del pez (Gomez, 2001). Esquema del potencial o la corriente transcutánea en una sección de la piel del pez en estado basal (verde) y en presencia de un objeto metálico (rojo). d) Imagen eléctrica del esquema anterior calculada como una modulación de la corriente basal. Se nota la forma de sombrero mejicano. e) Fórmulas para el cálculo de la imagen eléctrica a partir de las estimulaciones al nivel de la piel generadas por los campos con o sin objeto. f) Efecto de la conductividad del objeto en la imagen eléctrica.

Cada receptor en la superficie electrosensorial es estimulado por una DOE local (la diferencia de potencial local) cuya variación temporal en general corresponde a la de la DOE (ver contra ejemplo en sección 1). El efecto del campo eléctrico generado por un objeto puramente resistivo se observa como un cambio en la amplitud de la DOE local. La diferencia de la amplitud pico a pico de la señal local en ausencia y en presencia del objeto para toda la superficie electrosensorial permite calcular la imagen eléctrica espacial. Objetos con componentes capacitivos pueden provocar diferencias en la amplitud y en la forma de onda de la DOE local respecto a la DOE.

Color eléctrico

En peces eléctricos de descarga débil con OE localizado (como los mormiridos que incluyen al *G. petersii*) la DOE en cualquier punto del espacio alrededor del pez genera un campo con una dirección única. Por esta razón, la forma de onda de la DOE local es igual en cualquier lugar del espacio, incluyendo a cada porción de la superficie electrosensorial. Al compartir la misma forma de onda, el estímulo basal en cada punto de la superficie electrosensorial podría representarse con un solo parámetro, la amplitud. Para esto se utilizó la amplitud pico a pico (PP). En presencia de un objeto resistivo la imagen eléctrica se manifestará en un cambio del PP en la superficie del pez (Budelli et al., 2002).

Estudios de la presencia de objetos capacitivos, que pueden representarse como circuitos RC en paralelo, muestran el efecto que estos tienen sobre la forma de onda local. Un circuito RC cuenta con un capacitor y una resistencia en paralelo. Inicialmente predomina la carga del capacitor según una constante de tiempo dada, luego predomina el componente resistivo y finalmente la descarga del capacitor. La presencia de un objeto capacitivo-resistivo en la cercanía de un pez eléctrico genera un fenómeno eléctrico complejo que describiremos a continuación. Al principio de la DOE, se carga el objeto por lo cual la forma de la DOE local en la superficie electrosensorial del pez va a tener menor amplitud (dado que parte de la corriente se utilizó para cargar el objeto). Al finalizar la

DOE, el capacitor se descarga y ocurre el efecto contrario, la amplitud del segundo pico de la DOE aumenta. Estos cambios en la forma de onda de la DOE local se manifiestan en el parámetro valor absoluto del cociente del pico positivo y negativo (P/N) (von der Emde, 1990).

Los objetos que puede encontrar un pez eléctrico en su ambiente natural pueden variar tanto en su capacitancia como en su resistencia. Esto se traduce en una afectación selectiva de los parámetros PP y P/N que describen, por lo tanto, un espacio sensorial bidimensional para los objetos RC. Este espacio está delimitado como muestra la figura 1, por encima por los cambios que produce un circuito abierto a un corto circuito con capacitancia nula (Budelli & Caputi, 2000). Por debajo el espacio sensorial del estímulo está delimitado por curvas con forma de U, donde la resistencia es constante para diferentes valores de capacidad. Las curvas crecientes de concavidad negativa representan las zonas del espacio donde la capacitancia es constante (Figura 2).

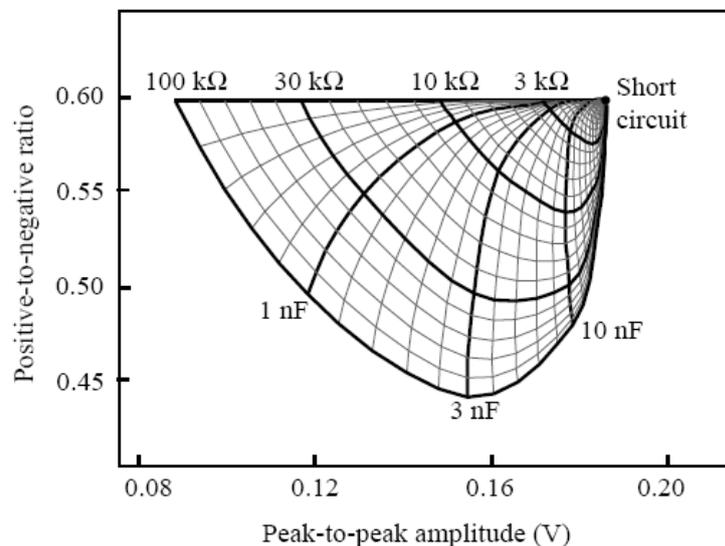


Figura 2: Espacio perceptual para *G. petersii* descrito en función de los parámetros PP y P/N. Los peces eléctricos pueden detectar objetos con componentes resistivos y capacitivos en función de cambios en dichos parámetros de la DOE local (Budelli & Caputi, 2000).

De esta manera, los mormíridos podrían relacionar estos dos parámetros a dos propiedades del objeto. De hecho, se ha encontrado que en *G. petersii* electrorreceptores de tipo A responden solamente a cambios en el parámetro PP de la DOE local, mientras que los de tipo B responden a cambios en PP y P/N. Esta capacidad para codificar los dos parámetros podría significar la percepción de una *qualia* asociada a la capacitancia de los objetos: el color eléctrico (Budelli & Caputi, 2000).

Como ya hemos mencionado, la capacidad para la codificación de un color eléctrico depende de la posibilidad de detectar cambios en la forma de onda de la DOE local, para lo cual resulta fundamental que la DOE local sea igual (tenga la misma forma) para receptores en diferentes posiciones en la piel del pez. De otra manera el cálculo de la modificación de la DOE local por objetos capacitivos se transformaría en un cálculo sitio específico. Dicho cálculo dependería de un mapa de las diferentes formas de las DOE

locales basales sensadas en las diferentes regiones de la piel del pez. Esto sugiere un problema a la hora de pensar en la codificación del color eléctrico en peces con OE distribuido. Un OE distribuido, como veremos en la **sección 1**, produce variaciones en la DOE local para diferentes sitios de la superficie electrosensorial. Se analizará en la tesis la posibilidad de percibir la *qualia* capacitiva en peces como el *G. omarorum*, y las restricciones que imponen la geometría y la distribución del OE.

Los peces eléctricos pueden medir distancia en la oscuridad

Como fue mencionado, los objetos resistivos generan una imagen eléctrica dada por un cambio en la amplitud de la DOE local. La magnitud de este cambio en el centro de la imagen depende del tamaño, de la distancia y de la impedancia del objeto. Por lo tanto el parámetro amplitud de la imagen no corresponde unívocamente a ninguna de las propiedades del objeto resistivo. Un objeto pequeño, de impedancia cercana a la del agua cerca de la superficie del pez puede generar la misma amplitud de imagen que un objeto muy conductivo y grande situado lejos del pez. Este problema no es trivial ya que refiere directamente al alcance y capacidad de discriminación que puede tener el sentido eléctrico. Sabemos, gracias a la ley de Coulomb, que un campo electrostático decae con el cuadrado de la distancia. Esta caída se aplica al efecto de todos los objetos y tiene como punto de corte la sensibilidad de los electrorreceptores. Por lo cual, un objeto pequeño, que cerca del pez, genera una imagen eléctrica que apenas supera el umbral de sensibilidad de los receptores, podría ser imperceptible al alejarse. El alcance al cual un objeto puede ser percibido depende de las propiedades del objeto, del tamaño y de la impedancia. La dependencia de la amplitud de la imagen eléctrica con estos tres parámetros hizo que se creyera que la información de la distancia de los objetos pareciera poco accesible para el pez.

En sus trabajos de 1996 y 1997 Rasnow propuso la primera hipótesis de un parámetro de la imagen que se relaciona con la distancia. Propuso que el ancho de la imagen (HMW: Half Maximum Width), a un 50% de la altura de la imagen (elección arbitraria), se relacionaba con la distancia. Esto lo mostró solamente para esferas a largas distancias (Rasnow, 1996; Rasnow & Bower, 1997). Este parámetro, sin embargo, no funciona si consideramos objetos de diferente forma, dado que la imagen de un cubo tiende a ser un poco más ancha que la de una esfera ubicada a la misma distancia. Otro inconveniente de esta hipótesis surge de la interdependencia de las tres propiedades que determinan la imagen eléctrica del objeto: tamaño, distancia e impedancia.

En 1998, el grupo uruguayo, en colaboración con los grupos de el Dr. von der Emde y la Dra. Grant propuso (en un artículo titulado como esta sección) un nuevo parámetro para la determinación de la distancia: la máxima pendiente normalizada (SAR: Slope Amplitude Ratio) (von der Emde et al., 1998). Este parámetro, combinación de dos

parámetros de la imagen, se relaciona de forma no ambigua con la distancia según fue mostrado teóricamente, en base a medidas de imágenes eléctricas y experimentos conductuales (Budelli & Caputi, 2000; Sicardi et al., 2000; von der Emde et al., 1998). Sin embargo, este parámetro no ha sido comprobado para imágenes en diferentes condiciones. Por ejemplo, no se ha comprobado para imágenes bidimensionales, para diferentes regiones de la superficie del pez o para situaciones comportamentales.

El parámetro SAR está relacionado a la nitidez (sharpness) de las imágenes (Figura 3). La imagen de un objeto lejos del pez es menos pronunciada que la del mismo objeto cerca del pez. Se comporta de manera similar a las imágenes producidas por la proyección de la sombra de un objeto sobre una superficie. Por ejemplo, si nos acercamos a una pared, vemos como nuestra sombra (imagen del objeto persona) se hace más pronunciada (nítida) a medida que nos acercamos a la pared (superficie donde la imagen se proyecta). Lo mismo ocurre con la nitidez de las imágenes de objetos en el sentido eléctrico, donde el parámetro SAR es mayor cuando el objeto se encuentra cerca del pez.

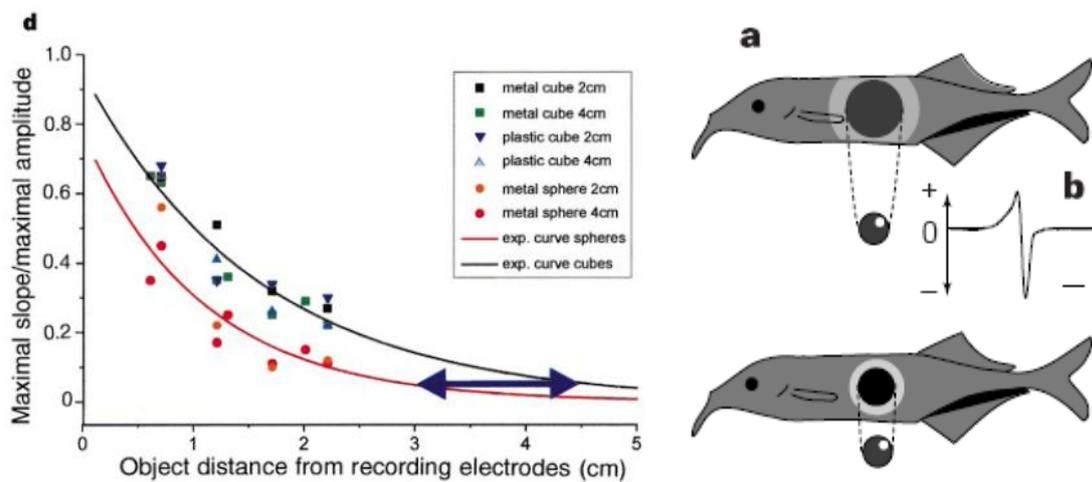


Figura 3. Izquierda: Relación del parámetro SAR (slope to amplitude ratio, eje y) y la distancia al objeto desde el electrodo de registro (cm). La misma muestra una función decreciente independiente del volumen. Derecha: Relación entre distancia y forma de la imagen eléctrica en función de la pronunciación (sharpness) de la imagen. Para un mismo objeto la imagen eléctrica es más pronunciada cuanto más cerca se encuentre del pez. (von der Emde et al, 1998)

Con los años han surgido nuevas hipótesis que complementan el trabajo de principios de siglo. Varios grupos se han dedicado a estudiar estrategias comportamentales que resulten en parámetros que se relacionen sin ambigüedad con la distancia. Tal es el caso del trabajo de Sim y Kim que relaciona las pendientes temporales de secuencias de imágenes eléctricas durante el movimiento de la cola (Sim & Kim, 2010). Sin embargo, más allá de la novedad en el trabajo con imágenes eléctricas temporales, estudios comportamentales mostraron que el movimiento de la cola es reducido previo a la captura de presas por lo cual no parecería ser una estrategia utilizada por peces eléctricos (Nelson & Maciver, 1999).

La relación encontrada por Sim y Kim de la pendiente temporal de imágenes eléctricas abre un abanico de posibilidades en el estudio de comportamientos que

generen una variación temporal en la imagen eléctrica que pueda traducirse en una estrategia sensoriomotriz para la determinación de la distancia a un objeto. Esta tesis se propone integrar el análisis de imágenes estáticas con el comportamiento de peces eléctricos para proponer estrategias y parámetros utilizados en la percepción de la distancia.

Flujo Sensorial

Para entender un sistema sensorial es necesario estudiarlo en el contexto en el que opera corrientemente. Los sistemas sensoriales operan en animales que están permanentemente en movimiento (aún en estado de reposo mediante el movimiento de cabeza, orejas u ojos). Esto significa que el estímulo ecológicamente relevante es un flujo sensorial en constante cambio, un flujo espacio-temporal. Este flujo contiene información importante para realizar tareas espacio-temporales como dirigirse hacia un objeto, frenar antes de colisionar con el mismo, maniobrar para evitar objetos, perseguir objetos en movimiento, etc.

La visión es el sentido en el cual se han basado los estudios de flujo sensorial, iniciándose en la visión en humanos y habiéndose extendido al presente a otros mamíferos, insectos e incluso robots. En los años 50 J. J. Gibson defiende la importancia de la visión para el control del movimiento. Algo que hasta ese entonces se atribuía a la relación entre el sistema motor y la propiocepción. En sus trabajos formula una teoría para explicar el rol de los cambios en la estimulación visual para permitir diferentes comportamientos locomotores. En cada punto del espacio existe un patrón óptico único dado por la reflexión de la luz en los objetos y la convergencia de un único conjunto de rayos de luz. Consecuentemente, si modificamos la posición de ese punto en el espacio el patrón cambia. Gibson define el flujo óptico como los cambios en el patrón de luz que son recibidos por un punto a medida que este punto se traslada en el espacio (Gibson, 1958). Dicho patrón de luz índice en la retina generando un patrón de actividad cambiante con el movimiento del animal, es decir, el flujo óptico da a lugar a un flujo neural.

Este flujo óptico contiene información de dos tipos: información sobre el ambiente e información sobre el movimiento del individuo. Un caso típico del primer tipo de información es el paralaje por movimiento descrito por Helmholtz y también tomado por Gibson (Gibson et al., 1959; Helmholtz, 1925). Según describió Helmholtz, cuando caminamos en el campo “la velocidad angular aparente de los objetos en el campo de visión será inversamente proporcional a la distancia real a ellos; consecuentemente podemos obtener conclusiones seguras sobre la real distancia de un cuerpo basándonos en su velocidad angular”. Trabajos experimentales han demostrado la sensibilidad del sistema visual al movimiento angular relativo de los objetos (Johansson, 1973).

El otro tipo de información refiere a la información acerca del movimiento del individuo en función de la reaferencia generada, descrito por Gibson en 1950 como cinestesia visual (Gibson, 1950; Gibson, 1958). El sistema visual también es sensible a esta información, de la misma forma trabajos han mostrado la utilización de la cinestesia visual para el control del balance (Lee & Lishman, 1975) y el frenado en humanos y otros mamíferos ((Lee, 1976; Sun et al., 1992). A su vez numerosos trabajos muestran el uso de la información del flujo óptico durante el vuelo en insectos para el control de la dirección, distancia a las paredes y velocidad de movimiento (David, 1982; Kirschner & Srinivasan, 1989; Poggio & Reichardt, 1976; Reichardt & Poggio, 1976).

Basándose en el estudio de los cambios en el patrón visual (flujo óptico) se han descrito las reglas que relacionan un flujo determinado con un comportamiento locomotor determinado. Por ejemplo, si un sujeto (mono ocular sin rotación) avanza en línea recta hacia un objeto podemos decir que el sujeto sabe que está avanzando en función de que la tasa de expansión del flujo sea positiva. De la misma forma frenar significa minimizar el flujo y retroceder significa contraer la imagen (Gibson, 1958).

De esta forma, varios comportamientos locomotores guiados por información visual han sido estudiados. Por ejemplo, el control de la dirección de avance. Cuando uno avanza linealmente observa un flujo radial de la imagen dado por la expansión de los objetos en nuestro campo visual. Este flujo radial, que se denomina Flujo Traslacional y tiene un foco de expansión. La posición de dicho foco de expansión indica la dirección en la cual uno avanza. Para cambiar la dirección alcanza con mover el foco de expansión. Esta hipótesis propuesta por Gibson fue comprobada recientemente para la caminata en humanos (Warren et al., 2001).

Una vez que determinamos la dirección de movimiento hacia un determinado objeto, tenemos que poder calcular como frenar antes de colisionar con el mismo. Análisis teóricos del flujo óptico llegan a la conclusión de que el flujo no nos permite obtener información absoluta de distancia al objeto o de nuestra velocidad. En función del flujo es imposible separar estas variables (Lee, 1976). Sin embargo, no parece necesario separar estas variables para poder frenar. Para realizar dicha tarea no alcanza con conocer la distancia al objeto (ya que debemos conocer nuestra velocidad para frenar de forma efectiva), y no alcanza con solamente conocer nuestra velocidad de movimiento. El frenado eficiente depende de una relación entre ambas variables. Esta relación se da cuando consideramos el tiempo de aproximación al objeto, o tiempo al contacto (Lee, 1976), el cual está relacionado con el inverso de la tasa de expansión de la imagen. Utilizando este parámetro, Lee propone una ley de control que describe la mejor manera de frenar como la desaceleración para que la tasa de cambio en el tiempo al contacto sea de -0.5 (Lee, 1976). Se ha demostrado que el parámetro tiempo al contacto influye en el control del frenado en mamíferos (Sun et al., 1992).

Los estudios del flujo óptico han derivado en la determinación de leyes de control que se aplican en la naturaleza y que han dotado a robots con capacidades de locomoción

autónoma para aterrizar, despegar y compensar viento de frente (Franceschini et al., 2007; Srinivasan, 2011).

El sentido eléctrico activo se encuentra todavía rezagado, en relación a la visión, en lo que respecta al estudio del flujo sensorial y la aplicabilidad de leyes de control simples que se reflejen del comportamiento sensorio-motor de peces eléctricos. Esta tesis pretende contribuir al estudio del comportamiento de peces en exploración, y su relación con el flujo de imágenes, fomentando el análisis del sentido eléctrico activo en movimiento.

Inspección Activa en peces eléctricos

En su trabajo de 1970 acerca de la habilidad de mormíridos para discriminar objetos de diferente conductividad, Belbenoit describió una serie de rápidos movimientos hacia adelante y hacia atrás hoy conocidos como “*va et vient*” (Belbenoit, 1970). Este patrón motor no persistía si se “silenciaba” la DOE, mediante una sección de la médula espinal. Esto indicaba que dicho comportamiento estaba vinculado a la electrorrecepción de los objetos. Tal resultado motivó un estudio ampliado del comportamiento motor de mormíridos en presencia de objetos resistivos.

Así es que Toerring y Balbenoit en 1979 describen las acciones motoras de inspección (PMA: Probing motor acts) de objetos en *Marcusenius cyprinoides* (Toerring & Belbenoit, 1979). Mediante el análisis de filmaciones y registros de DOE, identifican y clasifican 5 PMA:

1. Acercamiento de mentón (Chin Probing): El pez se acerca lentamente al objeto, lo toca y se retira (Figura 4, A)
2. *Va et vient* : Este comportamiento motor consiste en rápidos y sucesivos movimientos rectilíneos hacia delante y hacia atrás que pueden darse de forma lateral o radial al objeto (Figura 4, B1, B2)
3. Inspección lateral (Lateral probing): Consiste en un acercamiento que se transforma en una inspección circular alrededor del objeto, donde la distancia lateral permanece constante. Puede contar con una vuelta entera o ser una sección de vuelta (Figura 4, C).
4. Inspección tangencial (Tangential Probing): Durante una aproximación al objeto el pez vira cerca del objeto y toma una dirección tangencial para alejarse del mismo (Figura 4, D).
5. Inspección estacionaria (Stationary Probing): Este acto motor consiste en un rápido acercamiento que termina en la detención del pez previo al contacto con el objeto. Luego de una breve detención el pez se aleja (Figura 4, E).

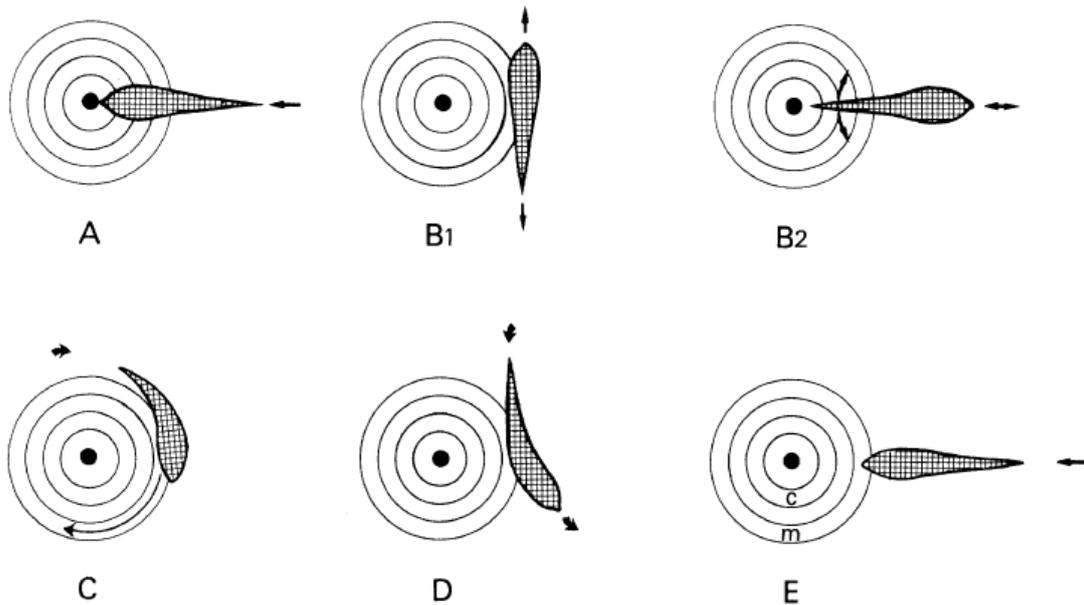


Figura 4: Clasificación de acciones motoras de inspección (PMA) en presencia de una vara metálica (punto central negro). A) Acercamiento de mentón. B1) *Va et vient* lateral. B2) *Va et vient* radial. C) Inspección tangencial. D) Inspección estacionaria. Figura tomada de Toerring y Belbenoit, 1979. En todos los casos las flechas indican la dirección de los movimientos.

En 1984 Toerring y Moller extendieron estos resultados para *Gnathonemus petersii*, encontrando que estos peces tenían el mismo repertorio de PMA. También confirmaron que peces “silenciosos” no expresaban comportamientos de *va et vient*, como había observado Belbenoit (Toerring & Moller, 1984). Esto restringe al *va et vient* como un comportamiento específico de inspección por electrorecepción activa. La funcionalidad perceptiva de dicho comportamiento será estudiada en la sección 2.

Este nuevo trabajo relacionó los PMAs con los patrones de descarga de la DOE. Ambos son salidas motoras que afectan directamente la aferencia recibida por el animal. Encontraron que existen diferencias importantes entre el patrón de DOE en estado basal y durante la ejecución de PMAs. Cuando el pez se encuentra en reposo las DOEs siguen una baja frecuencia con mucha variabilidad, mientras que durante los actos de inspección la frecuencia de la DOE aumenta y se regulariza (Toerring & Moller, 1984). Esto mostró que el desarrollo de comportamientos motores de inspección genera un cambio en la adquisición sensorial, modificando la frecuencia de muestreo del animal. Este tipo de vínculo ha sido observado para otros sistemas sensoriales activos. En la ecolocación en murciélagos se ha descrito que durante la caza de insectos la frecuencia de las emisiones sonoras (independientemente de los componentes de frecuencia de la emisión) aumenta al acercarse a la presa (Ulanovsky & Moss, 2008; Novick, 1965; Novick & Vaisnys, 1964) (Figura 5).

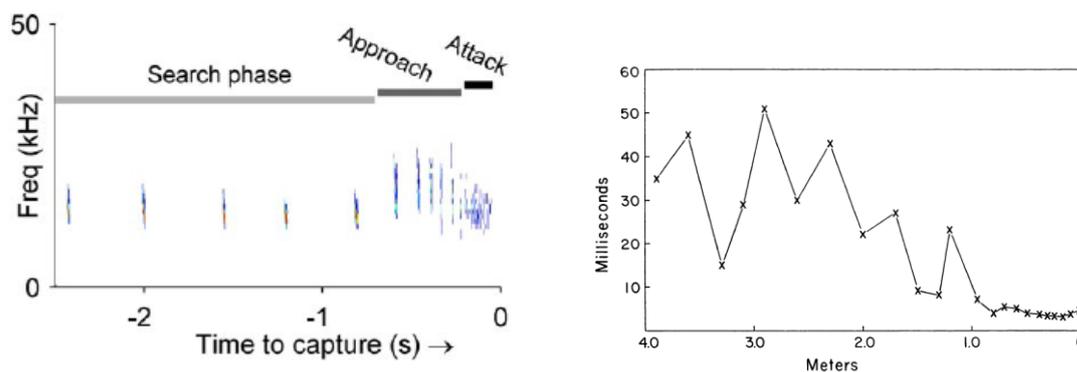


Figura 5. Izquierda: Emisiones vocales de un murciélago en las distintas etapas de la caza de un insecto en función de la frecuencia de emisión y el tiempo de captura. Puede notarse que en la etapa de acercamiento se da un incremento de los componentes de frecuencia pero a su vez hay un aumento disminución en el tiempo entre emisiones. Las emisiones se hacen más frecuentes a medida que el murciélago se acerca al insecto (Ulanovsky & Moss, 2008). Derecha: Gráfico del intervalo silencioso entre vocalizaciones de un murciélago en función de la distancia a la presa (Novick & Vaisnys, 1964).

En el sistema de vibrisas se han descrito modificaciones en la velocidad de movimiento de los bigotes, la amplitud de apertura, la superficialidad del contacto con objetos, sugiriendo un control activo que permite maximizar la información obtenida sobre el objeto en inspección (Grant et al., 2009). En dicho sistema sensorial se describen dos modos motores de inspección, el primero “exploratory whisking” exhibiendo movimientos de alta amplitud y baja frecuencia, y el segundo “foveal whisking” en el cual la amplitud disminuye pero la frecuencia aumenta (Berg & Kleinfeld, 2003).

Estos ejemplos muestran la interrelación entre el sistema motor y el sistema sensorial. En alguna etapa del procesamiento, la información provista por los sentidos debe asociarse con la información de los actos motores realizados. Esta integración podría darse a un nivel muy primario. Regresando a *G. omarorum*, trabajos de Comas y Borde muestran la modulación de la frecuencia de la DOE por la activación de la célula de Mauthner (Comas & Borde, 2010). La activación de dicha neurona genera la respuesta de escape y concomitantemente un incremento en la frecuencia de la DOE, esto muestra una asociación directa entre un programa motor y la adquisición sensorial.

Los trabajos de Toerring y Belbenoit han resultado fundamentales para describir el comportamiento exploratorio de *G. petersii* permitiendo relacionar el acto motor con un modo particular en la adquisición sensorial. Sin embargo resta contrastar estas descripciones con la información sensorial obtenida por dichos peces. Es decir, conocer cuál es la relación entre las imágenes eléctricas y los cambios en comportamiento motor al nivel locomotor y de DOE. Obtener información de las imágenes eléctricas con el pez en movimiento es una tarea tecnológicamente dificultosa. Trabajos recientes de Fotowat muestran tecnología capaz de registrar imagen eléctrica en el costado de un pez en movimiento (Fotowat H, 2012), sin embargo dicha tecnología está limitada a la imagen en un punto de la superficie del pez y no brinda información acerca de las características espaciales de las imágenes. Hasta que se obtenga una tecnología capaz de registrar imágenes espaciales, la mejor forma de relacionar comportamiento motor con imagen eléctrica es a través de modelos físicos de la DOE y la generación de imágenes.

Modelado computacional del sentido eléctrico

La electrorrecepción activa es una modalidad perceptual singular en muchos aspectos. Como fue mencionado es un sentido en el cual el animal genera la energía portadora. En este aspecto es muy diferente a los sentidos más habitualmente estudiados como la visión donde la energía (lumínica) proviene del exterior. Esto le confiere a la generación de la descarga eléctrica una gran importancia ya que es necesario conocer cómo esta se genera para inferir como se perturba por los objetos del ambiente. Esto depende de varias variables como la geometría del pez, las diferencias de resistividades entre el pez y el medio acuático, así como la posición y fisiología del OE.

Por otro lado, la forma física de la energía en la electrorrecepción le confiere otras particularidades. Todos los sentidos se construyen a partir de las propiedades físicas de la energía utilizada. Por ejemplo, en el caso de la visión, la luz, generada externamente, se propaga en línea recta y es reflejada linealmente por los objetos y termina siendo proyectada en nuestras retinas. Esto genera que no exista superposición en la retina entre dos objetos superpuestos opacos. La luz no los atraviesa, por lo cual contamos con la imagen del objeto más lejano tapada por la del objeto más cercano. En cambio, en el sentido eléctrico, el pez genera una DOE que interacciona principalmente con el cuerpo y el medio externo. En presencia de un objeto el campo basal polariza dicho objeto y se obtiene un OPF que se suma al campo basal. Cuando hay más de un objeto existen dos OPF que se proyectan de forma superpuesta sobre la superficie electrosensorial del pez. A su vez, cada OPF es un campo eléctrico y, como tal, va a polarizar al otro objeto. Debido a que la presencia de un objeto afecta la polarización de otro objeto la suma de dos imágenes eléctricas no es aditiva (Rother et al., 2003).

Estas complejidades físicas del sentido eléctrico, hacen del modelado de imágenes eléctricas una herramienta fundamental para el entendimiento de la fisiología y el comportamiento de los peces eléctricos de descarga débil. Sus aportes han sido fundamentales en la descripción de las imágenes eléctricas (Bacher, 1983; Assad, 1997; Caputi & Budelli, 1995; Caputi et al., 1998; Budelli & Caputi, 2000; Rother et al., 2003; Babineau et al., 2006).

Los resultados de esta tesis se basan, en gran medida, en la construcción de modelos físicos, de la generación de imágenes, que permitan el estudio de la fenomenología del sentido eléctrico al nivel de la generación de imágenes eléctricas y del uso de las mismas para la resolución del problema inverso. Para esto necesitamos: encontrar los modelos animales adecuados para las preguntas que nos hacemos, representarlos mediante los elementos físicos esenciales y traducirlos en modelos computacionales.

El pez eléctrico *G. petersii* tiene el OE localizado en el pedúnculo. Dicha descarga es fácilmente modelable por un dipolo con orientación rostrocaudal lo cual, a su vez, facilita el modelado de su campo eléctrico (Migliaro et al., 2005; Rother et al., 2003). Por otro lado *G. omarorum* tiene el OE distribuido en la zona ventral de su cuerpo. Esto genera una

dificultad a la hora de modelar dado que la descarga del órgano eléctrico varía en el tiempo y en el espacio. Para modelarlo se necesitaría una distribución de polos a lo largo del cuerpo del pez (ver Sección 1).

El modelo computacional de simulación de imágenes, validado experimentalmente, de *G. petersii* (desarrollado en nuestro laboratorio) nos permite el estudio de las imágenes pre-receptorales de objetos simples (Migliaro et al., 2005; Rother et al., 2003). Este modelo será comparado con un nuevo modelo para *G. omarorum* para ver el efecto de la geometría y de la disposición del órgano eléctrico en la generación de una descarga basal y en la generación de imágenes. Un estudio comparativo a este nivel nos permitiría acercarnos a un marco teórico general de la electrorrecepción activa.

Por otro lado, dada la posibilidad de trabajar experimentalmente con *G. petersii* y la simplicidad del modelo, se abre la puerta a la simulación de secuencias de imágenes percibidas por peces a partir de filmaciones reales de un pez inspeccionando diferentes objetos. Dicho trabajo requeriría ampliar el modelo para trabajar en función de datos experimentales con variables de espacio y tiempo. Esta tesis se propone adaptar el modelo de *G. petersii*, que ha sido utilizado para estudiar el efecto del cuerpo y la generación de imágenes por objetos de forma arbitraria, enlazándolo a situaciones experimentalmente registradas de peces inspeccionando objetos resistivos en oscuridad. Obteniendo datos experimentales del comportamiento locomotor de peces eléctricos en cercanía de objetos resistivos, y simulando estas situaciones con un modelo físico con el que estimar las imágenes eléctricas generadas en cada instante, podemos reconstruir el flujo sensorial percibido por un pez eléctrico. Mediante el estudio de este flujo en función del comportamiento observado nos acercamos a la obtención de parámetros del flujo sensorial que se relacionen con la ejecución de comportamientos.

Objetivos y estrategia

Objetivo General

Aportar al conocimiento de las claves sensoriales que permiten relacionar propiedades de los objetos con parámetros de las imágenes eléctricas en función de la comprensión de las reglas de formación de imágenes. Contribuir a establecer la relación entre los parámetros de la imagen, las propiedades de los objetos, la interacción entre percepción y acción y los parámetros dinámicos que caracterizan el flujo de imágenes.

Objetivos Específicos

El proyecto consta de tres objetivos que aportan sinérgicamente al conocimiento sobre el sentido eléctrico activo.

1-Estudiar el efecto de la geometría y de la descarga del órgano eléctrico en la generación de imágenes eléctricas en *G. omarorum*.

2-Estudiar secuencias artificiales de imágenes en *G. petersii*. Identificar los parámetros que se relacionen con la distancia de los objetos.

3-Estudiar el comportamiento sensorio-motriz en *G. petersii* mediante el modelado de secuencias de aproximación a objetos.

Estrategia: uso de diferentes especies

Esta tesis pretende aportar al estudio del sentido eléctrico activo en temas centrales para el entendimiento de dicha modalidad sensorial: la **generación de imágenes**, la relación entre **las imágenes y las propiedades de los objetos** y finalmente **la integración de las imágenes con el comportamiento** del animal. Estos son los tres pilares para definir los elementos de las imágenes prerreceptoriales fundamentales para la codificación y representación del mundo en el cerebro del pez.

La **generación de imágenes** en cada modalidad sensorial depende de las propiedades físicas de la energía portadora. Dado que los peces eléctricos generan su propia energía cada especie tendrá particularidades en las reglas de formación de las imágenes debido a las características específicas del mecanismo de electrogeneración.

Este tema ha sido abarcado principalmente en *G. petersii* donde se encontraron reglas claras para la formación de imágenes debido a la simplicidad de la DOE. En cambio, peces con OE distribuido como *G. omarorum*, generan una DOE compleja en espacio y tiempo, por lo cual nunca se ha intentado modelar dicha descarga ni se han descrito a partir de un modelo las bases de la formación de imágenes en dicha especie. Por esta razón el estudio de la generación de imágenes en *G. omarorum* puede contribuir al entendimiento de la formación de imágenes en el sentido eléctrico en general y sirve para realizar comparaciones con otras especies buscando encontrar similitudes con significación evolutiva.

Comprender las bases de la formación de imágenes ha permitido estudiar las diferencias en las imágenes eléctricas en función de los objetos que las generan. La relación entre **las imágenes y las propiedades de los objetos** ha permitido proponer parámetros de las imágenes que funcionen como claves sensoriales para codificar las propiedades de los objetos percibidos. Esta área se encuentra en pleno desarrollo para peces como *G. petersii*, los cuales ofrecen numerosas ventajas en relación a otras especies. Por un lado, como ya fue mencionado, son fácilmente modelables de forma que podemos calcular imágenes eléctricas con poco costo computacional. Por otro lado son peces entrenables y para los cuales existe numerosa bibliografía acerca de sus capacidades sensoriales.

El paso final en el estudio de las claves sensoriales en un sentido requiere **la integración de las imágenes con el comportamiento**. Nuevamente, las cualidades de *G. petersii* (animal social, con variedad comportamental y entrenable) lo hacen un animal ideal para estudiar la relación entre acción y percepción. A su vez, la vasta bibliografía acerca de su comportamiento y su fisiología lo hacen un candidato idóneo para, en un futuro, buscar en el cerebro los algoritmos neurales para la codificación de las claves perceptivas en el sentido eléctrico activo.

Metodología General

Método de Elementos de Contorno

Para modelar campos e imágenes eléctricas se utilizó el método de elementos de contorno (boundary-element method) (Hunter & Pullan, 2002) como fue introducido por Bacher y Assad (Assad, 1997; Assad et al., 1999; Bacher, 1983) y desarrollado para *G. petersii* por Rother y colaboradores (Migliaro et al., 2005; Rother et al., 2003). El modelo define objetos y medios externos que pueden ser caracterizados por sus propiedades físicas, forma, impedancia, tamaño y resistencia superficial. Fuentes puntuales de corriente pueden ser localizadas dentro de objetos, asignando amplitud y posición.

Los objetos son modelados como superficies compuestas por triángulos cuyo tamaño es definido por las necesidades de resolución espacial de modelo. La forma del "objeto pez" es aproximada utilizando dos imágenes ortogonales del pez, una superior y otra lateral.

El modelo desarrollado por Rother y colaboradores se basa en cuatro hipótesis centrales.

- 1) Todos los medios siguen la ley de Ohm. La densidad de corriente en cada punto es proporcional al campo eléctrico. La constante de proporcionalidad es la conductividad.
- 2) Se aproxima el problema como electrostático y se asume que el sistema alcanza rápidamente el equilibrio.
- 3) El espacio está dividido en volúmenes de conductividad uniforme.
- 4) Se desprecian los efectos capacitivos dentro de los volúmenes. Sólo se acumula carga en las interfaces.

Basándose en estas hipótesis y utilizando las ecuaciones de Maxwell se obtiene la ecuación de Poisson válida para todo el espacio

$$\sigma \nabla^2 \phi(x) = f(x)$$

dónde x es la posición en el espacio en 3 dimensiones, $\phi(x)$ es el potencial en el punto x , σ es la conductividad volumétrica, ∇^2 es el operador laplaciano y $f(x)$ es la densidad de corriente en el punto x .

Resolver esta ecuación de Poisson permite el cálculo del potencial eléctrico en el interior de los diferentes volúmenes, y el cálculo de la densidad de corriente normal a la superficie en la interfase entre el pez y el exterior. Esta ecuación se resuelve numéricamente utilizando BEM de acuerdo con Hunter y Pullan (Hunter & Pullan, 2002).

El modelado de la DOE fue particular para cada especie en cuestión (ver Metodología **Secciones 1 y 2**).

La conductividad interna es uniforme y está fijada en $0,01 (\Omega \cdot \text{cm})^{-1}$ para ambos peces de acuerdo a resultados experimentales obtenidos por Budelli y Caputi para *G. omarorum*. A los objetos modelados se les asigna una resistencia muy baja para que coincida con impedancias de objetos metálicos.

Para simular una escena se establece el tamaño y la localización del pez eléctrico y de los objetos con sus respectivas propiedades (forma, tamaño, impedancia). La conductividad del agua se fija de acuerdo con las mediciones experimentales correspondientes a la situación modelada.

Un programa basado en C++ resuelve los potenciales utilizando el método BEM (Rother, 2003; Rother et al., 2003). Estos son procesados por rutinas de MATLAB resultando en los gráficos de esta tesis.

Sección 1: Generación de Imágenes

Resumen

El foco de esta sección está en el estudio de la formación de imágenes eléctricas. Entender la formación de las imágenes es crucial para comprender el funcionamiento de cualquier sentido. Dado que el sentido eléctrico activo depende de la generación de un campo eléctrico por parte del pez, la formación de imágenes depende directamente de las características de la DOE y del OE.

Los peces de OE concentrado (como el de *G. petersii*) producen campos e imágenes con la misma forma de onda temporal en cualquier lado del espacio, por lo cual las reglas básicas de formación de las imágenes son relativamente sencillas y ya hayan sido descritas (Budelli et al., 2002; Budelli & Caputi, 2000; Caputi & Budelli, 1995; Caputi et al., 1998; Rother, 2003; Rother et al., 2003). Peces con OE distribuido, como es el caso de *G. omarorum*, presentan una formación de imágenes más compleja, con un conjunto de reglas particulares. Esto justifica realizar un estudio de la generación de imágenes en *G. omarorum* que se nutra de la comparación con el conocimiento acumulado para otras especies.

En esta sección mostramos la importancia de la geometría del pez y la fisiología del OE en la generación de imágenes. Describimos en base a lo hallado un esquema teórico de la electrorrecepción activa en *G. omarorum*.

Metodología

Las imágenes eléctricas y campos se calcularon utilizando el BEM (ver Metodología general).

La geometría de un *G. omarorum* de 15cm de largo fue reconstruida utilizando dos fotos ortogonales, una lateral y una desde arriba.

El OE fue simulado mediante 8 polos situados en la línea ventral. Esto equivale a tener 7 dipolos. Para calcular la magnitud de corriente en el tiempo de estos dipolos se utilizaron mediciones de fuerza electro motriz (FEM), para 7 segmentos contiguos del pez mediante el método de trampa de aire, realizadas en el laboratorio del Dr. Caputi (Rodríguez-Cattaneo & Caputi, 2009).

A partir de los datos de FEM (Figura 6 Izquierda) para cada segmento del pez podemos reconstruir las fuentes de corriente equivalentes para cada sección (Figura 6 Medio) utilizando la fórmula

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

dónde I es la magnitud de corriente de la fuente a colocar en el modelo, V es el valor de FEM para dicha sección, S es el área de la sección, l el largo de la misma y ρ la resistividad del tejido. Dado los valores de corriente obtenidos para estos 7 dipolos, se calculan los valores equivalentes para 8 polos de corriente (Figura 6 Derecha)

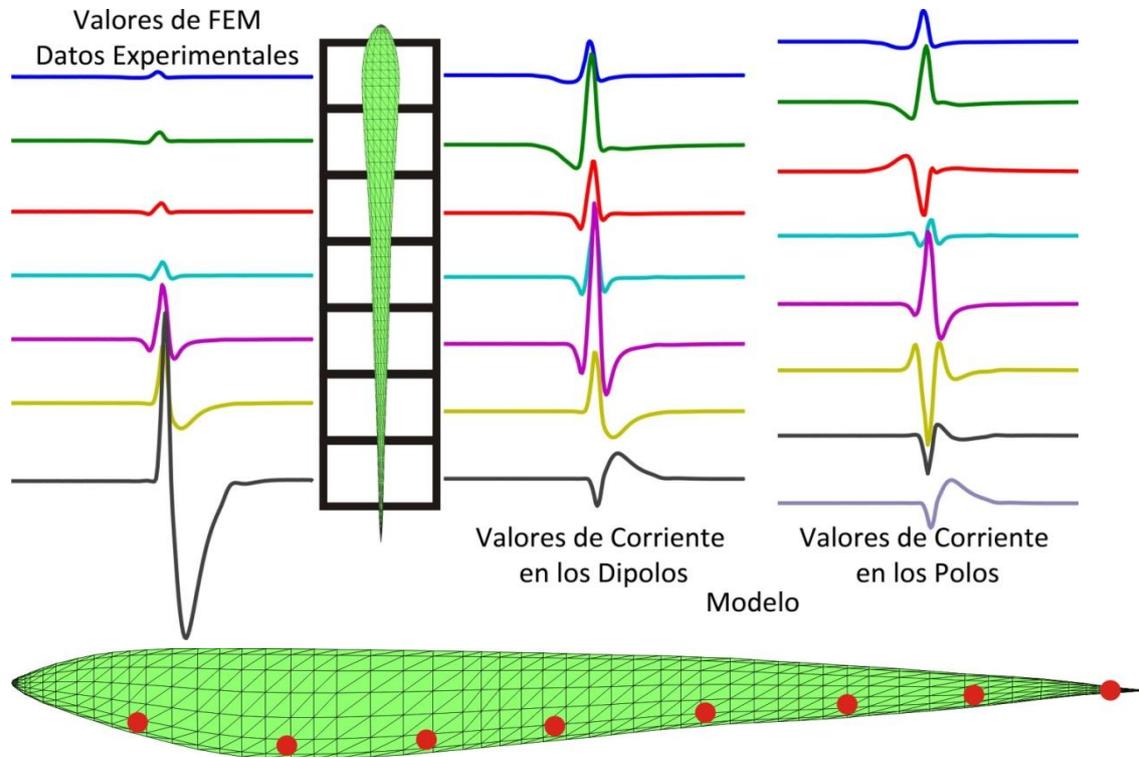


Figura 6. Descarga local del órgano eléctrico. A la izquierda se graficó los valores de la FEM para todos los instantes. Estos datos fueron adquiridos experimentalmente utilizando el método de trampa de aire. En el centro se observa los valores de Corriente generados por los dipolos, calculados a partir de las FEMs. A la derecha se muestra los valores de las Corrientes producidas por cada polo, usadas en el modelo final (Pedraja, 2012).

La posición de los 8 polos en el modelo corresponde a la posición de los 8 electrodos en el método de trampa de aire.

Resultados

Modelo de *G. omarorum* (MoGo)

Se desarrolló un modelo de DOE en *G. omarorum* (MoGO) el cual se contrastó con resultados experimentales mediante dos pruebas.

Prueba 1: En la Figura 7 se comparan los potenciales eléctricos producidos por el modelo (paneles inferiores) con los obtenidos experimentalmente (paneles superiores), para cada componente de la DOE (V1 a V4). Existen algunas diferencias en la magnitud de los potenciales y la posición del cambio de signo para algunos componentes de la descarga.

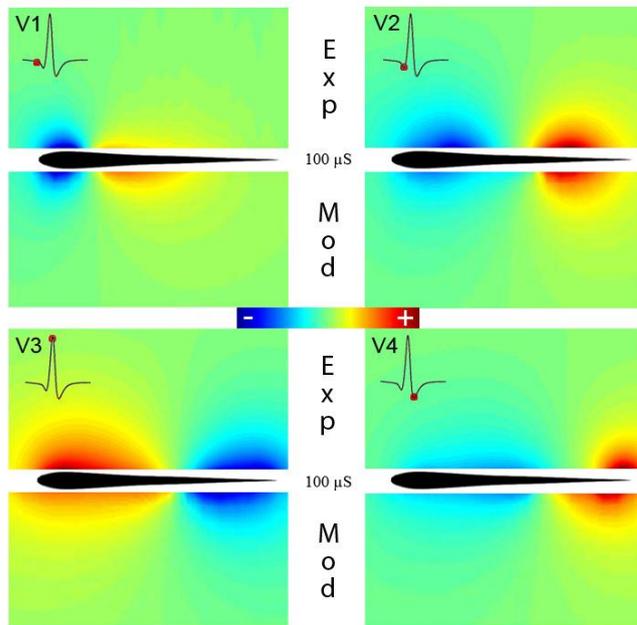


Figura 7. Mapa de potenciales eléctricos de *G. omarorum* para distintas componentes del registro cabeza cola, V1-V4. Se compararon resultados experimentales y de modelado. Superior Izq: Mapa de potenciales en V1, la parte superior corresponde al experimento, la parte inferior al modelo. Superior Der: Comparación entre experimento y modelo para V2. Inferior Izq: comparación para V3. Inferior Der: Resultados para V4.

La comparación muestra una similitud importante entre los resultados experimentales y el modelo. Estos resultados también muestran los cambios en la polaridad que son deducidos del registro cabeza-cola (Figura 7, recuadros).

Prueba 2: se calculó el campo eléctrico basal para diferentes conductividades de agua. Se compararon los resultados experimentales con las predicciones del modelo. La figura 8 muestra que una disminución en la conductividad del medio determina experimentalmente un aumento de la intensidad del campo eléctrico y que el campo se extiende más lejos. Dicha observación se comprobó igualmente con el modelo.

Estos resultados, mostrados sólo para V3 y V4, fueron verificados para la descarga completa de *G. omarorum* (resultados no mostrados). Esto muestra que MoGo es adecuado para la simulación de escenas complejas, incluyendo cambios en el contexto.

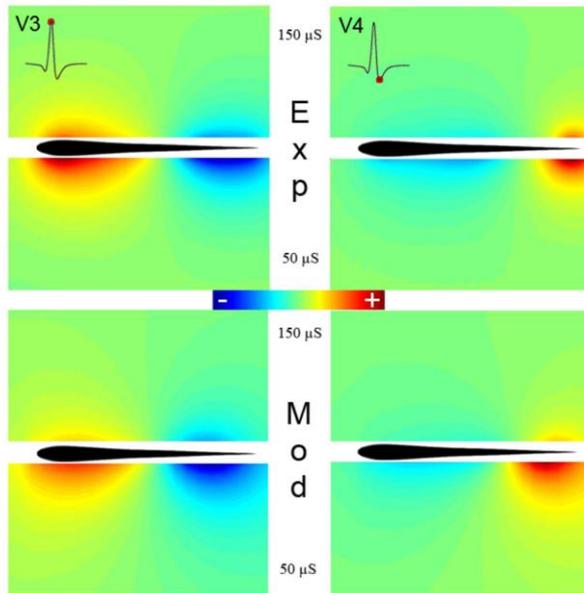


Figura 8. Mapa de potenciales eléctricos de *G. omarrorum* para V3 y V4 para diferentes conductividades de agua. A su vez, se comparan resultados experimentales y de modelado. Superior Izq: Resultados experimentales del mapa de potenciales en V3. La parte superior corresponde a una conductividad mayor, la parte inferior a una conductividad menor. Superior Der: Comparación de potencial experimental en V4 para diferentes conductividades. Inferior Izq: Resultado similar a Sup Izq utilizando modelado. Inferior Der: Resultado similar a Sup Der para el modelo.

Efecto de la Geometría en la DOE

La figura 9 muestra el perfil de la densidad de corriente (o su equivalente: los campos eléctricos) generado por fuentes iguales e individuales situadas en diferentes posiciones en la línea media del cuerpo del pez. Fuentes situadas en posiciones diferentes en el cuerpo del pez generaron diferentes patrones transepiteliales de densidad de corriente a lo largo del pez. Nótese que las densidades de corriente tienden a aumentar hacia la cola y la cabeza. Esto se debe a la disminución de la superficie de escape de la corriente hacia ambos lados (efecto de borde). Nuestros resultados muestran que las fuentes colocadas cerca de la cabeza y en el área abdominal de los peces tuvieron un efecto importante en la generación de corrientes a través de la región foveal, por ende, las contribuciones de fuentes abdominales a la DOE son importantes para la electrolocalización. Obsérvese que, la contribución de las fuentes situadas entre la cola y la parte media del pez, es significativamente menor que la de las fuentes que están cerca de la cabeza. Sin embargo, puesto que generalmente la amplitud de las fuentes aumenta caudalmente, las regiones rostrales del OE (hasta la mitad del pez) contribuyeron de manera similar en el campo eléctrico en la fóvea. En contraste, las fuentes situadas cerca de la cola contribuyeron menos a las corrientes transepiteliales a través de la fóvea pero podrían ser importantes para la electrocomunicación.

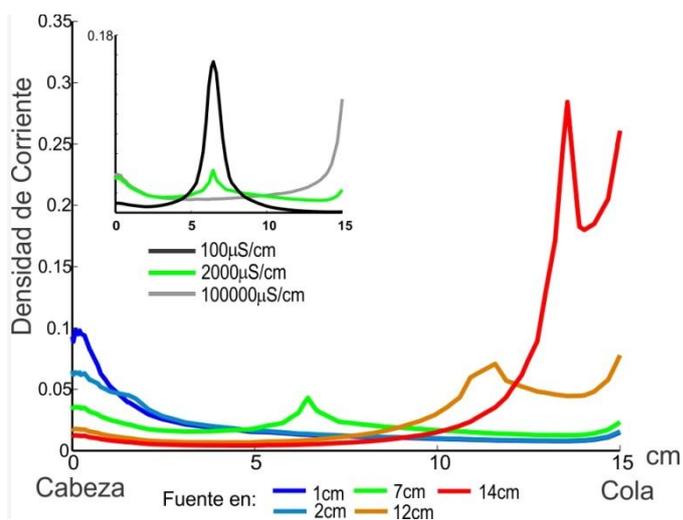


Figura 9. Perfiles de la densidad de corriente a lo largo del cuerpo del MoGO para fuentes equivalentes situadas en diferentes posiciones de la línea ventral.

Inserto: Perfiles de densidad de corriente para fuentes iguales en 7cm. Gris: Conductividad interna alta. Negro: Conductividad interna baja. Verde: Conductividad interna del pez.

El inserto de la figura 9 muestra las densidades de corriente producidas por una misma fuente colocada en la parte media del cuerpo de peces con conductividad interna alta (curva gris), normal (verde) y baja (negro). Para una baja conductividad del pez, la fuente tuvo un efecto localizado en las corrientes transepiteliales. Por el contrario, un pez altamente conductor se comporta como un objeto metálico, con un potencial homogéneo, donde las densidades de corriente se rigen exclusivamente por la geometría del pez con máximos en la cabeza y la cola (efecto de borde) y, en consecuencia, poca perturbación cerca de la fuente. Si comparamos las densidades de corriente en la cabeza del pez para la condición con conductividad natural y con conductividad muy alta, notamos que existe una similitud que no se manifiesta para la condición de baja conductividad. Esto muestra que la resistividad interna está cerca de un óptimo para la generación de corrientes a través de la fóvea por fuentes situadas en la mitad del pez. Esta condición favorece la generación de corrientes a través de la fóvea aumentando su sensibilidad.

DOE y campo basal en *G. omarorum*

MoGo nos permite calcular el campo eléctrico para cada instante de una sola DOE (tomamos 200 instantes correspondientes a pasos de 0,04 ms). Para ilustrar los resultados se representa el potencial eléctrico como un mapa de colores en un plano sagital que rodea al pez: el gradiente de este mapa es el campo eléctrico. Para ejemplificar los datos obtenidos para el conjunto de la DOE se seleccionaron los picos de los cuatro componentes principales del registro cabeza cola (V1, V2, V3 y V4; figura 10). La línea de color negro indica la zona del espacio en la que el potencial es igual a cero y que corresponde a la intersección con el plano sagital de una superficie ilimitada. Para la mayoría de la DOE, el potencial externo es similar al de un dipolo, donde la línea negra muestra donde el potencial es cero y el campo es casi paralelo al eje longitudinal del pez. Esta línea de potencial cero se mueve hacia atrás durante el transcurso de la DOE. El

resultado es similar para todos los planos a través del eje longitudinal de los peces (resultados no mostrados).

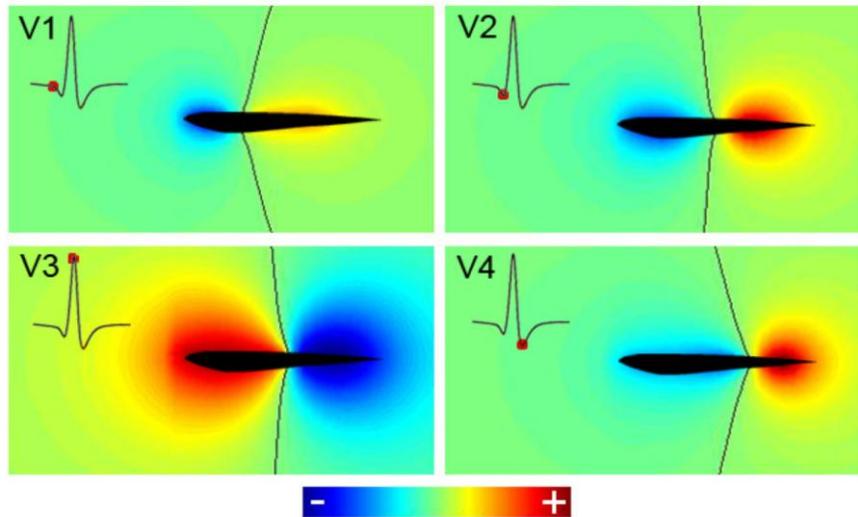


Figura 10. Modelo del campo basal de *G. omarorum* para V1, V2, V3 y V4. El mapa de colores corresponde a los potenciales con respecto al infinito (donde el potencial es nulo). Las líneas negras delimitan las superficies de reversión del signo.

Estos cambios espaciales del potencial de campo a lo largo de la DOE afectan de manera diferente la forma de onda de la DOE local alrededor del pez. La Figura 11 (fila superior) presenta diagramas de Lissajous, los cuales muestran la dirección del campo durante una DOE completa en base a los componentes (fila inferior) del campo en las direcciones perpendicular y paralelo al eje del pez. La figura muestra que el campo eléctrico cerca de la cabeza (rojo) se orienta en una dirección casi fija durante la DOE. En cambio en el tronco y la cola del pez (verde y azul) la dirección cambia (en el transcurso de la DOE). En la región de la cabeza y cerca de los peces, el campo es colimado y coherente como en los modelos de *G. petersii*. En la región del tronco y la cola esta semejanza no existe.

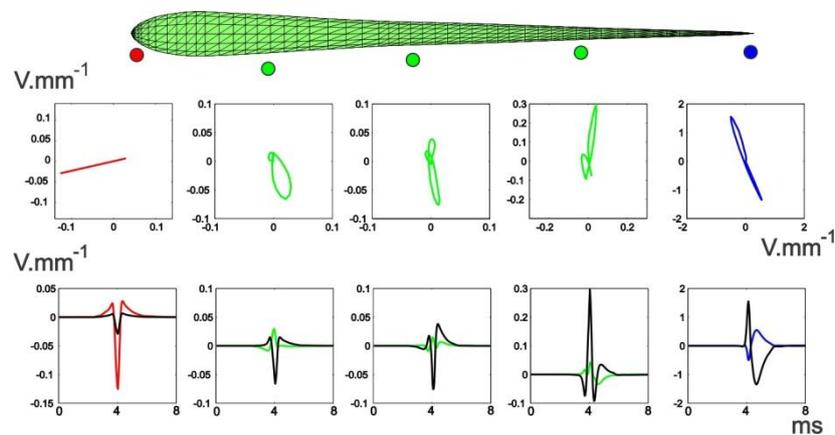


Figura 11. Curvas de Lissajous para el campo eléctrico circundante al modelo. De izquierda a derecha se presentan resultados para posiciones a lo largo del pez, de la cabeza (rojo) a la cola (azul). Superior: Los diagramas de Lissajous muestran la dirección del campo durante una DOE completa en base a los componentes en las direcciones perpendicular y paralelo al eje del pez. Inferior: Gráfico de los componentes perpendicular (en negro) y longitudinal (en color) durante la DOE. Estos son los componentes utilizados para la construcción de las curvas de Lissajous. Los componentes fueron calculados en un plano horizontal.

Lejos del pez el campo en cada punto del espacio se orienta también en una única dirección aproximándose al campo producido por un dipolo (Figura 12). La figura 12 muestra los diagramas de Lissajous para tres puntos del espacio lejos del pez. Desde dichos puntos se ve al pez como un dipolo, resultando en muy poco cambio en la dirección del campo. La dirección del campo lejos del pez podría ser informativa para coespecíficos, dando una idea de posición del pez y también permitiendo la electrocomunicación.

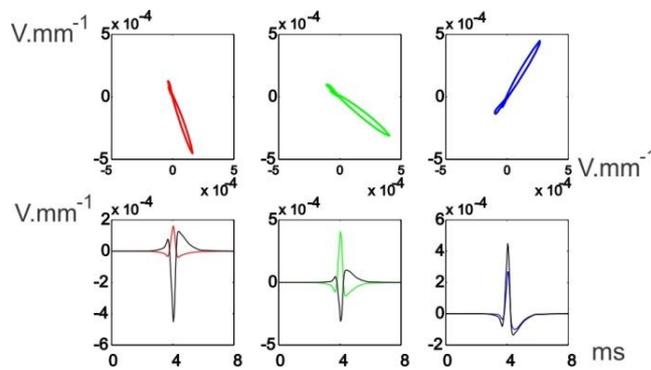


Figura 12. Superior: Curvas de Lissajous para puntos lejanos al pez. Superior: Campo eléctrico durante la DOE para puntos a una distancia correspondiente a 1 longitud del pez de la superficie lateral del modelo en las mismas posiciones longitudinales de los puntos rojos, verde rostral y azul de la figura 11. Inferior: Valores de la DOE local para los componentes longitudinal (color) y perpendicular (negro).

Estos resultados son esperables dado que: 1) En las regiones rostrales (muy cerca de la piel), el campo es casi perpendicular a la piel debido a la alta conductividad del cuerpo del pez en relación con la del agua circundante (Caputi et al., 1998), en consecuencia, la dirección del campo es casi constante. 2) cerca de las regiones donde la superficie de potencial eléctrico cero aparece y donde el potencial cambia de signo, es razonable que la dirección del campo no sea uniforme. 3) lejos del pez (Figura 12) la posición de los dipolos del modelo (en relación con el punto de registro) es casi la misma y, en consecuencia, el potencial puede calcularse asumiendo que los dipolos están en el mismo punto.

Generación de imágenes en *G. omarorum*

MoGo nos permite examinar el mecanismo de formación de la imagen en *G. omarorum*. Con este objetivo en mente se estudiaron las características de la imagen en función de la posición de un objeto.

La figura 13 muestra la imagen de una esfera de metal (altamente conductora) en la superficie del MoGo. La imagen eléctrica se calculó como la diferencia entre las corrientes transcutáneas con y sin la esfera.

Se calcularon imágenes para dos regiones, región rostral y caudal. La figura 13 presenta, en la parte inferior izquierda, una escena que incluye una esfera situada cerca de la cabeza del pez modelado, con la imagen eléctrica en el momento correspondiente al pico de V3, representado como un mapa de corrientes en la piel del pez. En la parte superior izquierda, se comparan los perfiles longitudinales a lo largo de la línea punteada de la imagen eléctrica correspondiente a los cuatro componentes principales de la DOE (V1-V4). Dicha gráfica muestra la proporcionalidad entre estas imágenes y dicha proporcionalidad es confirmada por el inserto (imágenes normalizadas). Esta proporcionalidad es válida para todas las imágenes eléctricas cerca de la cabeza en diferentes momentos a lo largo de la DOE.

Se compararon estos resultados con una simulación en la que se posiciona la esfera más cerca de la cola (Figura 13 derecha). Las imágenes a lo largo de la línea punteada muestran que en este caso las imágenes generadas de V1 a V4 no son proporcionales. En este caso, en V2, V3 y V4, las imágenes son bifásicas, aunque no proporcionales. Como hemos mostrado anteriormente, la descarga de *G. omarorum* es similar a la producida por un dipolo único que cambia de posición y amplitud a través del tiempo. Este cambio en la posición del dipolo durante la DOE es la causa de esta distorsión de la imagen. Cuando la esfera se posiciona cerca de la cola se encuentra en una zona donde el campo es variable en intensidad y dirección, causando que las imágenes generadas no sean proporcionales. Cuando el dipolo pasa por la posición de la esfera, la forma de la imagen cambia drásticamente.

Este cambio en la formación de la imagen en la superficie de la piel abdominal no es perjudicial para la percepción. Los cuatro componentes principales de la DOE "iluminan" diferentemente al objeto, generando distintas imágenes eléctricas en la piel del pez (Figura 14 arriba). En este sentido, las diferentes componentes de la DOE se suman en la percepción general del objeto (Figura 14 inferior izquierda).

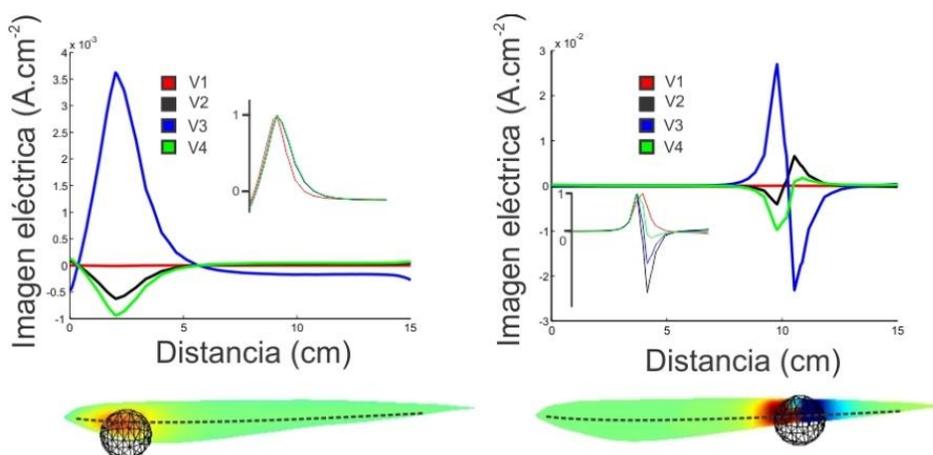


Figura 13. Imagen de una esfera. Izquierda: Esfera ubicada en la región rostral; Derecha: Esfera ubicada en la zona media - caudal que corresponde al punto en el que el campo de potenciales en el pico de V3 es cero. Arriba: Imagen eléctrica calculada a lo largo de una línea en el plano horizontal del pez. Recuadro: Imagen normalizada por el máximo de cada una. Abajo: Imagen en la piel del pez,

indicando la posición de la esfera y la imagen de la misma en el pez. La línea entrecortada en el pez indica donde fue realizado el corte que fue graficado anteriormente.

Imágenes de objetos de gran tamaño

Un cilindro (2 cm de diámetro y 5 cm de largo), posicionado al costado del pez en la región del tronco y la cola, genera imágenes que difieren para los 4 componentes principales de la DOE (figura 14). Al comparar la imagen con los mapas de colores basales se pueden evaluar los cambios en cada parte de la onda (figura 14 filas superiores). V1 resulta en un patrón bifásico rostro-caudal, significando un aumento de V1 rostral y una disminución en las porciones caudales del objeto. V2 presenta un incremento a lo largo de la proyección del objeto con un máximo en frente de la región rostral y fuga en el extremo caudal del cilindro. En V3 ocurre un aumento frente a todo el cilindro con un máximo rostral. V4 muestra un aumento rostro-caudal en la imagen del objeto.

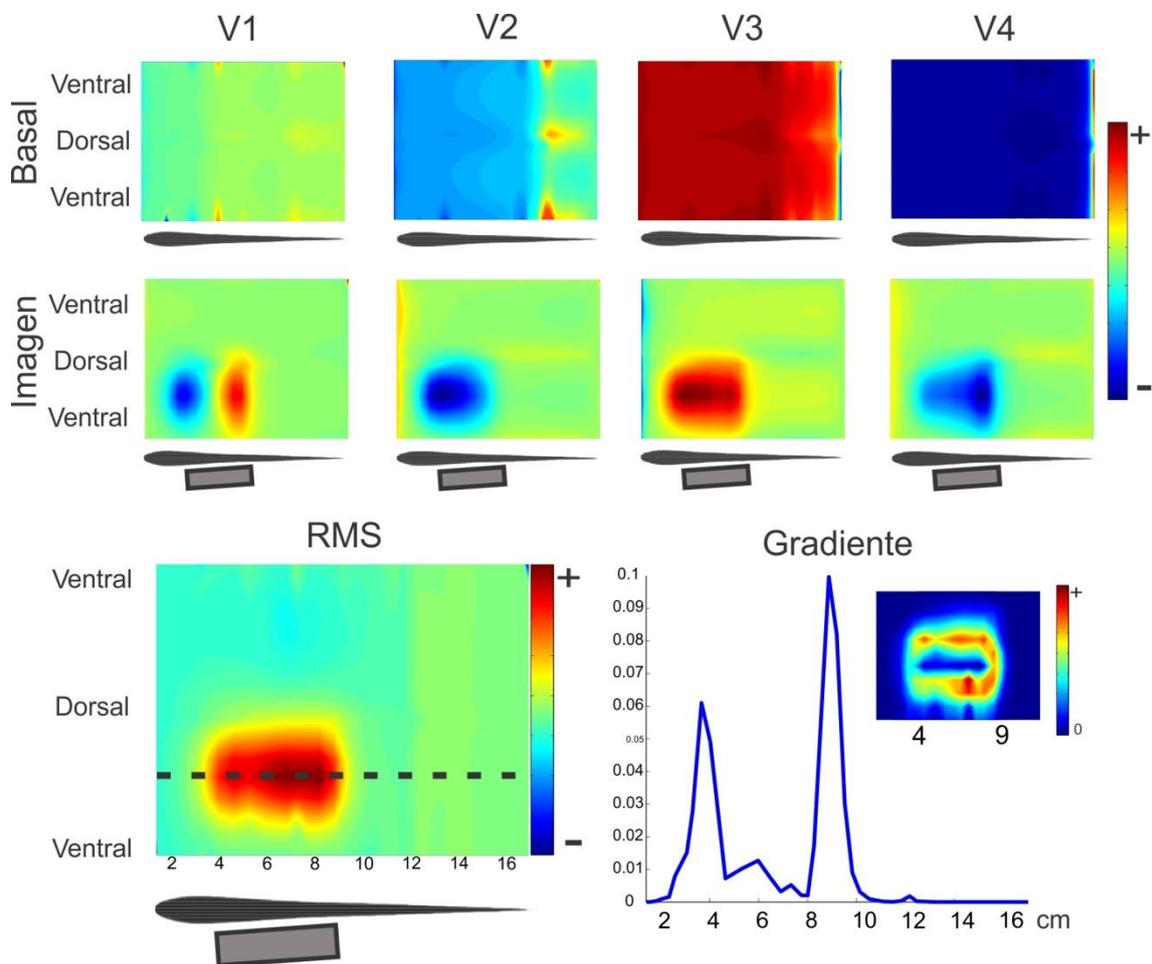


Figura 14. Figura 8. Imagen de un objeto grande de metal. Mapas de colores bidimensionales corresponden a las imágenes en la piel, donde se cortó al pez en la intersección del área ventral con el plano sagital, y fue estirado perpendicularmente al eje longitudinal, para cubrir un rectángulo. La escala horizontal corresponde a la distancia en cm desde la punta frontal a lo largo de la piel a través hasta la cola. Arriba: Imágenes generadas en la piel de Mogo, por un cilindro de 2 por 5 cm colocado casi paralelo a la piel lateral, para las diferentes componentes de la DOE. Fila superior: imágenes, en la cabeza y el tronco, de las corrientes basales para cada componente de onda. Fila inferior: la imagen

eléctrica (en la misma región) como la diferencia entre corrientes con y sin el cilindro. Abajo izquierda: RMS de la imagen del cilindro en la piel del MoGO. Abajo derecha: Perfil longitudinal de la pendiente del RMS que muestra dos picos que señalizan de la posición de los bordes del objeto. Inserto: mapa 2D del gradiente de la imagen RMS, mostrando la correlación entre el alto gradiente y los bordes del objeto.

Nótese que en todos los casos, para la zona central de la imagen, el color (rojo o azul) es el mismo que el color del estímulo basal en esa zona, lo que indica un aumento en el valor absoluto de la corriente. En V1, el campo basal genera corrientes negativas en la región rostral (tonos fríos), los colores azules de la imagen eléctrica indican un aumento de las corrientes basales negativas. Por el contrario, los colores rojos de la imagen eléctrica corresponden a corrientes basales positivas (tonos cálidos). Esto indica un aumento de las corrientes basales positivas. A ambos lados de la línea de reversión el valor absoluto de la corriente aumenta con la presencia del objeto. Las variaciones temporales de la distribución espacial de la imagen nos indujeron a buscar una imagen única que englobe las variaciones temporales de la DOE local en los diferentes puntos de la piel de pez. Con este objetivo, se evaluó el patrón del cambio en la energía como el RMS de la imagen en el tiempo (figura 14, abajo a la izquierda mapa de colores): para cada punto de la superficie de MoGo calculamos la imagen de RMS como la raíz cuadrada de la media de los cuadrados de las diferencias con el basal de todos los instantes a lo largo de la DOE. El RMS retrata claramente la huella del objeto frente a la piel. El gradiente de esta imagen muestra los límites del cilindro. Esto se ilustra en el perfil del gradiente rostro-caudal que delimita claramente los bordes rostral y caudal del cilindro (figura 14, la parte inferior derecha mapa de colores y la gráfica).

Imágenes de objetos cerca del tronco son “iluminados” desde diferentes ángulos, resultando en una imagen global del objeto, esto permite la exploración de objetos de gran tamaño. Al contrario, las características locales de los objetos, como los bordes, u objetos pequeños o capacitivos pueden ser examinados con más detalle por la fóvea.

Discusión

En esta sección introducimos un modelo físico de *G. omarorum* que toma en consideración la geometría del pez y la localización del OE. A partir de datos empíricos pudimos reconstruir la geometría de *G. omarorum* y el transcurso temporal de las fuentes que contribuyen a la formación del campo eléctrico alrededor del pez y en consecuencia a la formación de imágenes. Los resultados del modelo fueron contrastados con medidas experimentales del campo alrededor de un gimnoto, dando lugar a la verificación cualitativa del modelo.

Por un lado la geometría del pez y su conductividad interna determinan que fuentes abdominales contribuyan en el campo generado en la cabeza del pez. Fuentes

situadas en diferentes regiones del cuerpo generan distribuciones de corriente diferentes en la superficie del pez. Esto se debe a la dependencia de la densidad de corriente con la geometría. Esto resulta en que diferentes fuentes a lo largo del pez “iluminen” diferentemente a objetos situados en diferentes zonas aledañas (figura 14).

Por otro lado la secuencia de activación espaciotemporal de dichas fuentes también afecta las formas de onda de las DOE locales que reciben diferentes receptores en la piel del pez. Esto se traduce en que diferentes regiones del mosaico electrosensorial puedan obtener información con una organización diferente, restringiendo la percepción de componentes capacitivos a una región de la piel del pez correspondiente a la fovea.

Estos resultados sugieren un marco teórico para el estudio de electrorrecepción en *G. omarorum* y otros peces eléctricos de pulso con OE distribuido.

Prueba del MoGO

Para verificar el modelo comparamos los campos modelados para los picos de los componentes del registro cabeza cola con registros de campo experimentales. Realizamos esta comparación para una situación basal y para cambios en la conductividad del medio. En ambos casos encontramos una similitud cualitativa entre los resultados empíricos y los cálculos del modelo. Sin embargo, notamos que existen algunas diferencias en la posición de la curva de potencial cero y la forma del campo para el componente V4. Esto puede deberse a variaciones en la conductividad interna y de la piel del pez que no fueron considerados en el modelo, y también a pequeñas diferencias en la geometría. Hemos visto que tanto la geometría como la conductividad interna afectan las densidades de corrientes que salen a través de la superficie del pez. Resulta razonable pensar que las diferencias en los campos pueden provenir de diferencias de conductividad y geometría entre el modelo y el pez registrado.

¿Cómo un OE complejo determina la formación de imágenes?

En general la imagen eléctrica de un objeto resistivo es una función del tiempo y de la ubicación del mismo en el espacio. En el caso de peces con el OE localizado, como *G. petersii*, la imagen eléctrica de un objeto resistivo es proporcional para todos los instantes de la DOE. De esta forma podemos eliminar la variable temporal, y decir que la imagen en *G. petersii* es solamente una función espacial en la superficie del pez. El OE localizado actúa como una única fuente dipolar, generando así un campo coherente en los alrededores del pez. En cambio, en *G. omarorum*, la imagen tiene 3 dimensiones: dos espaciales para la superficie del pez y una para el tiempo. Esto resulta en lo mostrado en la figura 13 donde se ve que las imágenes no necesariamente son proporcionales a lo largo de la DOE.

Nuestros resultados de dirección de campo, y de modelado de imágenes eléctricas muestran que existen dos zonas entre las cuales las imágenes de objetos resistivos

cambian cualitativamente. Cerca de la cabeza el campo no cambia de dirección de forma similar a lo que ocurre en *G. petersii* donde el campo es perpendicular al pez durante toda la DOE. En esta zona las imágenes de los objetos resistivos son proporcionales en el transcurso de la DOE. Contrariamente, en el costado del pez, lejos de la cabeza, los diagramas de Lissajous muestran cambios en la dirección y amplitud del campo a lo largo de la DOE (figura11).

Las imágenes de objetos capacitivos son más complejas, dado que objetos con tal característica eléctrica se cargan durante la DOE y actúan como fuentes activas durante el resto de la descarga. El efecto inmediato de un objeto capacitivo es un cambio en la forma de onda de las DOE's locales entre el pez y el objeto. En la especie *G. petersii*, y quizás en otros mormiridos con OE localizado, estos cambios en la forma de onda pueden ser fácilmente detectados debido a que la forma de onda de la DOE basal es la misma para cualquier punto en la superficie del pez. Entonces cualquier cambio en la forma de onda sensada por un receptor puede ser atribuido a las propiedades capacitivas del objeto. Podemos decir que lo mismo es válido cerca de la cabeza de *G. omarorum*, donde, además, esta especie cuenta con variedad de electrorreceptores con diferentes curvas de sintonía (Watson, 1979). Sin embargo, si nos movemos hacia la cola de *G. omarorum* vemos que la forma de onda no es constante para receptores en diferentes posiciones de la piel. Entonces, para percibir los cambios generados por la capacidad de los objetos, el pez debería poder distinguir los cambios en la forma de onda para cada receptor. Esto sería una tarea computacionalmente costosa. Si combinamos esto con el dato empírico de que, en el tronco del pez, no hay variedad en la sintonía de los electrorreceptores a las variaciones en formas de onda, podemos sugerir que en *G. omarorum* la percepción de la capacitancia o el color eléctrico se restringe al área de la cabeza.

Del campo a las imágenes

Esta sección ha mostrado como las características del campo determinan la formación de imágenes. Esto nos permite dividir el medio alrededor del animal en 3 regiones en función de diferencias en el campo basal y consecuentemente en el aporte del mismo a la formación de las imágenes eléctricas.

Cerca de la cabeza de *G. omarorum*, el campo es coherente y colimado (como ocurre en cualquier lado alrededor de un *G. petersii*). Consecuentemente, la formación de imágenes en esta región sigue reglas similares a las descritas para *G. petersii*. Pequeños objetos resistivos generan una perturbación del campo que se traduce en una imagen eléctrica en la superficie del pez que no cambia de forma y cuya amplitud y signo siguen la forma de onda de la DOE del animal. En cambio, objetos capacitivos modificarían la forma de onda de las DOE locales. Esto sería codificado por la variedad de electrorreceptores que existe en la cabeza, dando a lugar a la percepción de una *qualia* eléctrica (Budelli & Caputi, 2000). Existen importantes similitudes entre las capacidades perceptivas en esta región de *G. omarorum* y las de *G. petersii*. Las leyes de formación de imágenes muestran similitudes

entre ambas especies que sugieren una evolución convergente en las características de la producción de imágenes. Es razonable pensar que esta similitud no está restringida a la formación de las imágenes sino que también estas podrían ser procesadas de igual forma en el cerebro. Dada la diferencia entre gimnótidos y mormíridos en la organización de la vía de electrorrecepción, este procesamiento podría tener el mismo resultado basado en mecanismos no idénticos.

Cerca del tronco, el campo varía en dirección a lo largo de la DOE. Por un lado esto significa que electrorreceptores diferentes ven formas de onda basales diferentes. Esto generaría una gran complejidad para codificar cambios en la forma de onda debidos a objetos capacitivos. Esto sumado a la escasez de variedad de receptores en esta región del pez, resultaría en una incapacidad para codificar el “color eléctrico”.

Por otro lado la variación de la dirección del campo significa que objetos resistivos grandes son “iluminados” desde diferentes direcciones en el transcurso de una DOE. Por lo cual objetos grandes en esta región producirán imágenes eléctricas cambiantes en su forma y amplitud durante la DOE como muestra la figura 14 para un cilindro metálico. En esta región, todos los electrorreceptores son de un mismo tipo, lo cual quiere decir que codifican para un solo parámetro del estímulo. En ausencia de datos experimentales acerca de la sensibilidad de dichos receptores proponemos que dicho parámetro podría ser la energía total de la DOE local (RMS). La imagen, utilizando dicho parámetro, resulta en una representación más fiel del objeto que la amplitud de cualquiera de los componentes individuales de la DOE. En cierta forma esta “iluminación” multidireccional en *G. omarorum* también resulta en una representación más global de la posición y forma del objeto que en el caso de un OE localizado como en *G. petersii*.

Lejos del pez, los cálculos del modelo resultan en un campo bastante unidireccional (Figura 12). La DOE del pez se percibe de lejos como la de un dipolo cambiando de amplitud y signo. Por otro lado la amplitud de la DOE local es muy pequeña por lo cual un objeto a esta distancia generaría una perturbación del campo igualmente pequeña cuyo efecto en los receptores en la piel del pez sería aun menor. La amplitud de la DOE del animal define una burbuja perceptiva en la cual los objetos generan imágenes perceptibles. Fuera de esta burbuja la DOE puede ser utilizada para distinguir la presencia y dirección hacia un coespecífico y para electrocomunicación social, sexual y agonística.

Publicación

Los resultados de esta sección fueron publicados en un artículo científico en la revista internacional, arbitrada Plos One (Sanguinetti-Scheck et al., 2011) (ver apéndice).

Sección 2: Claves sensoriales en imágenes eléctricas

Resumen

La formación de imágenes eléctricas depende fuertemente de la forma en la cual el pez genera la energía portadora. En la sección previa, trabajando con *G. omarorum* mostramos que la geometría del pez y la fisiología del órgano eléctrico determinan como las imágenes se forman y que propiedades de los objetos pueden ser sensadas. En otras palabras, la fisiología y la física de la DOE determinan cuales van a ser las reglas de la formación de imágenes eléctricas en ese animal. Una vez comprendidas las reglas básicas podemos estudiar el efecto de las propiedades de los objetos en las imágenes, y la relación entre las imágenes eléctricas y el comportamiento animal. Para esto trabajaremos con *G. petersii* que presenta ventajas como modelo animal dadas por la simplicidad de las reglas perceptivas (debido a tener un OE localizado) y la riqueza de sus comportamientos exploratorios.

Combinando el registro de imágenes eléctricas y el modelado describiremos el comportamiento de parámetros de la imagen previamente relacionados con la distancia al objeto (HMW, y SAR).

Utilizando datos de velocidad en el comportamiento conocido como *va et vient* y la frecuencia de la DOE modelaremos la imagen eléctrica temporal en un receptor ubicado en la piel del pez modelado. A partir del estudio de estas secuencias de imágenes analizaremos el comportamiento en el tiempo del cociente entre la pendiente y la amplitud de la imagen temporal (SARt por la sigla en inglés) como un parámetro dinámico para la estimación de la distancia al objeto durante el comportamiento de inspección lateral.

Metodología

Animales

Se utilizaron peces de la especie *G. petersii*, Mormyridae, Günther 1862; 12–14 cm SL, que fueron obtenidos de un proveedor comercial. Se aislaron en peceras previamente y posteriormente a los experimentos. Se alojaron en acuarios a una temperatura de $23 \pm 2^\circ\text{C}$ y una conductividad de $100 \pm 20 \mu\text{S cm}^{-1}$ en un ciclo de luz/oscuridad de 11–13 horas. Se utilizaron 4 peces para medir imágenes eléctricas y 12 para realizar experimentos comportamentales de los cuales solo se documenta un resultado en esta sección.

Análisis comportamental

Filmamos peces en libre movimiento ($N = 11$, *G. petersii*) durante la exploración de cubos metálicos (1, 8 y 27 cm³) en una arena (80x80x30cm) con iluminación IR (880 nm). La adquisición de video (AVT Marlin F-033B, 658 x 494 pixel, rutinas de MATLAB) fue disparada por la DOE del pez (utilizando una exposición muy breve para capturar con precisión la posición y forma del pez). La DOE fue detectada mediante un arreglo perpendicular de electrodos. Las filmaciones se hicieron durante la noche. Mediante un análisis posterior realizamos el seguimiento del animal, registrando posición en el tanque y forma del cuerpo.

Registro de Imágenes eléctricas

Para registrar las imágenes eléctricas de cubos metálicos, se anestesiaron peces con Etomidato (2 mg.l⁻¹, Janssen- Cilag, Neuss, Germany). Esta anestesia produce un enlentecimiento y regularización de la DOE (aprox. 1.5 Hz), pero no afecta la amplitud ni la forma de onda de la DOE (Engelmann et al., 2006).

A esta concentración de anestesia los peces respiraban de manera autónoma evitando la necesidad de respiradores artificiales.

Luego de la anestesia los peces fueron transferidos al tanque de experimentación de acrílico (30x30x15 cm; 10l; $100 \pm 20 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, variación por experimento $<5 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Una concentración de Etomidato 0.3 mg.l⁻¹ en el agua del tanque fue suficiente para mantener al pez respirando activamente y sedado. Permitiendo registrar por tiempo prolongado.

El pez se fijó a una esponja, contralateral al costado registrado, mediante hilos de algodón.

Se registraron 8 DOEs por posición utilizando un electrodo dipolar de tungsteno (distancia entre los polos 1mm). Los dos polos se orientaron perpendicularmente a la línea media del pez.

La señal se amplificó (100x con un amplificador hecho en la universidad), filtró (pasa banda 100 Hz–10 kHz) and digitalizó con un conversor AD (50 kHz, CED Power 1401 mkII, CED Limited, Cambridge, UK) utilizando el programa Spike2 (v7.02a, CED Limited).

El electrodo de registro se controló mediante un sistema computarizado de posicionamiento (resolución espacial <0.1 mm). La posición se modificó en el plano vertical (x = rostro-caudal, y = dorso-ventral; pasos de 1 or 2 mm) o en una línea horizontal (x = rostro-caudal; pasos de 2 mm) a lo largo del pez. La posición mediolateral del electrodo permaneció constante (eje z). Debido a la curvatura del pez, las posiciones del electrodo difieren en su distancia a la superficie del pez (entre 1 y 5 mm).

Nótese que aunque se registraron imágenes en un plano, el aumento en la resolución hace que la adquisición de imágenes siga llevando varias horas.

Cubos metálicos de diferentes volúmenes (1 cm³, 3.375 cm³ o 8 cm³) fueron posicionados a lo largo pez y a diferentes distancias del mismo utilizando un micromanipulador.

Cálculo de imágenes eléctricas

Las DOE registradas se utilizaron para calcular la amplitud pico a pico (PP) en cada posición. Utilizando la medida PP se obtuvieron las intensidades de campo basal (CB), y las intensidades de campo con el objeto presente (CO). Las imágenes eléctricas fueron calculadas como la modulación del campo basal siguiendo la siguiente fórmula.

$$IE = \frac{CO}{CB}$$

Modelado de imágenes eléctricas

Las imágenes eléctricas (también modulaciones del campo basal por la perturbación generada por la presencia del objeto) se calcularon utilizando el Método de Elementos de Contorno (BEM) explicado en la sección Metodología General. Se utilizó la versión del modelo desarrollada por Rother y Migliaro para una piel con conductividad heterogénea según la figura 15-C. El modelado de la DOE en este caso consiste en el posicionamiento de dos fuentes unitarias (un dipolo +1 /-1) en el pedúnculo del pez. Esto se debe a que *G. petersii* tiene el OE localizado, resultando en que las imágenes producidas sean proporcionales en todo momento a la DOE y permitiéndonos modelar (cualitativamente) el campo con un dipolo unitario que no cambia su amplitud en el tiempo.

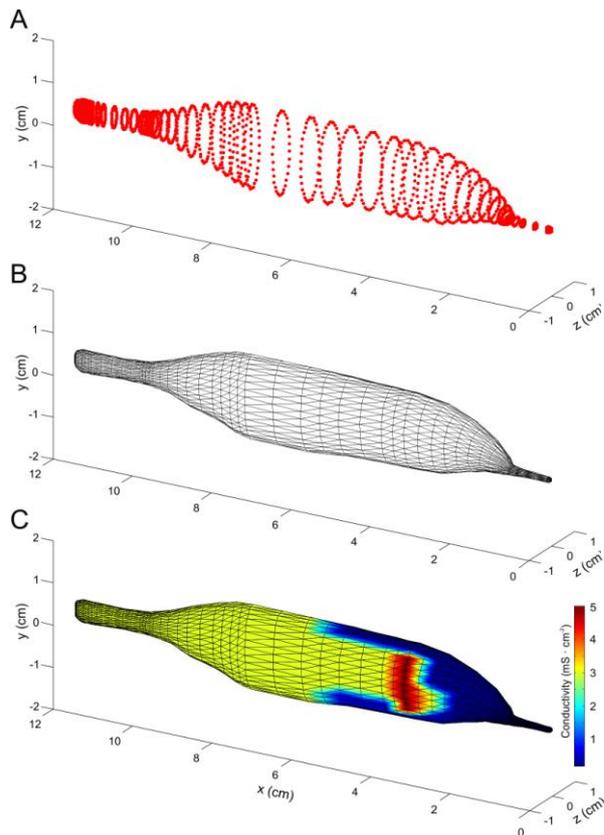


Figura 15. Geometría de *G. petersii*. A) Gráfico de nodos de *G. petersii*. Para el modelado de esta sección se utilizaron peces de 1906 nodos organizados en 57 elipses (2 de 17 nodos al principio y al final del pez, y 55 de 34 nodos). B) Se construyó un entramado entre estos nodos formado por 3808 elementos triangulares que determina la superficie del pez. C) La figura muestra el mapa de conductividad de la piel del modelo.

Resultados

Descripción de interacciones cuerpo - objeto

Se han descrito comportamientos motores de exploración distintivos: inspección con SO, *va et vient* lateral y radial, inspección con el costado del cuerpo del pez, inspección tangencial e inspección estacionaria (Toerring & Belbenoit, 1979; Toerring & Moller, 1984). Sigue sin esclarecerse si esta clasificación representa comportamientos prototípicos. Sin embargo se han notado algunos indicios, como la regularización del patrón de DOE durante un comportamiento de *va et vient* (Toerring & Moller, 1984).

A continuación mostramos un análisis cinemático básico obtenido para 4 animales realizando una acción motora de inspección, el *va et vient*. Los datos obtenidos fueron utilizados para caracterizar el comportamiento y realizar el modelado de secuencias artificiales de imágenes. Típicamente el *va et vient* consiste en una secuencia en la cual el animal nada hacia adelante y hacia atrás mientras se sitúa al costado de un objeto, manteniendo la distancia a este relativamente constante. Un ejemplo del *va et vient* se muestra en la figura 16. En esta el animal inicialmente inspecciona un objeto con el SO,

luego realiza una inspección lateral y un *va et vient*. Como puede verse la inspección de un objeto involucra varios comportamientos. En esta secuencia puede verse que la inspección con el SO se relaciona con un incremento en la DOE, mientras que durante el *va et vient* la DOE se regulariza en un valor de alrededor de 20 Hz; figura 16). Durante el *va et vient* la velocidad de nado fue bastante constante, para 4 peces y un total de 10 escenas la velocidad de nado fue $9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 16).

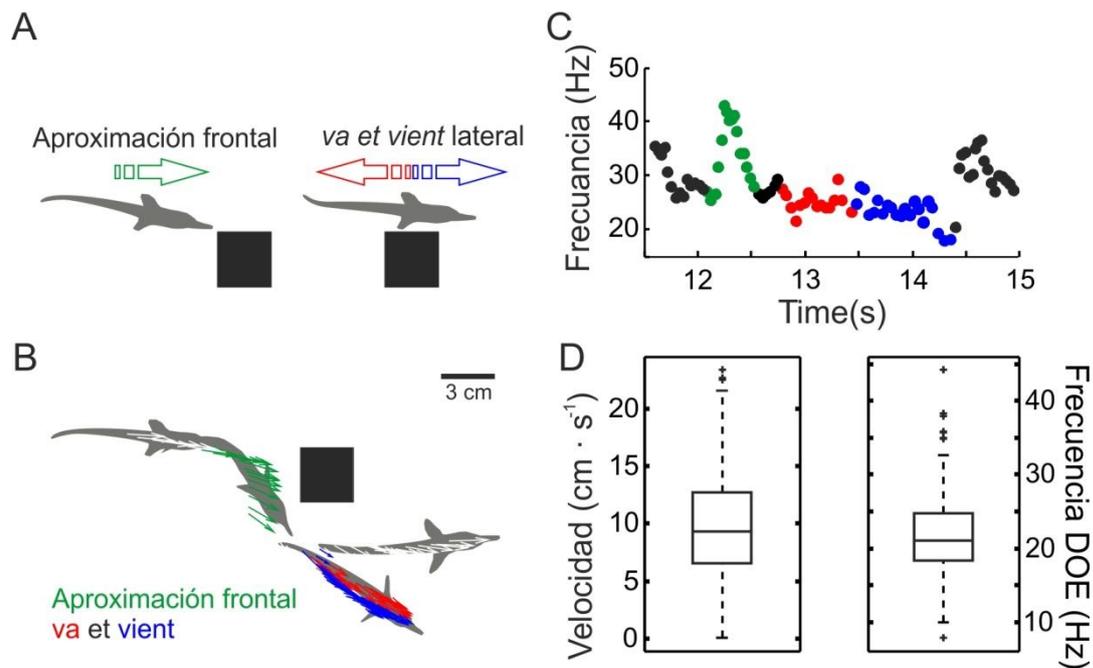


Figura 16. Comportamiento de exploración de objeto. (A) Esquema de dos comportamientos observados durante la inspección de objetos. (B) Ejemplo de secuencia de inspección utilizando flechas para mostrar el desplazamiento. La secuencia está marcada con tres colores relacionados a los comportamientos del esquema en A. El verde corresponde a un acercamiento de mentón y los colores rojo y azul corresponden a el movimiento hacia adelante y hacia atrás en el comportamiento *va et vient*. (C) Frecuencia de DOE para la secuencia de exploración mostrada en B. (D) Gráficos de velocidad y frecuencia de DOE basados en 10 secuencias representativas del pez inspeccionando un objeto con un retroceso. Los datos mostrados en B-D se basan en el seguimiento de peces (N=4) con video IR durante la exploración de un objeto novedoso.

Para entender mejor como se estructura la información obtenida durante un *va et vient*, modelaremos de forma arbitraria las imágenes eléctricas generadas por un cubo a lo largo del costado del pez, manteniendo la distancia al eje del pez (no la distancia mínima) constante. De esta forma podremos relacionar el comportamiento observado con la información obtenida por imágenes eléctricas modeladas.

Imágenes eléctricas en 2D: comparación entre modelo y experimento

La novedad en nuestra aproximación consiste en que por primera vez se registran y comparan imágenes eléctricas en 2D. Todos los datos anteriores estaban restringidos a medidas realizadas a lo largo de una única dimensión. Las claves derivadas del patrón espacial de la imagen eléctrica como, por ejemplo, el SAR descrito en *Mormíridos* (von der

Emde et al., 1998) y el HMW en *Gimnotiformes* (Babineau et al., 2007; Rasnow, 1996), fueron presentadas como parámetros adecuados para la estimación de la distancia. Entre estos, el SAR resulta especialmente atractivo, dado que permite una estimación de la distancia independiente del tamaño del objeto. Se muestra, primeramente, que nuestra aproximación en 2D es válida para reproducir los resultados previos en relación a la aplicabilidad de SAR y HMW para la estimación de la distancia. Utilizamos el BEM para realizar un modelo biofísico de la generación de imágenes comparables a las obtenidas experimentalmente en *G. petersii* que captura el comportamiento de dichos parámetros y permite predecir propiedades de las imágenes eléctricas en la superficie del pez extendiendo y generalizando las medidas fisiológicas.

La figura 17 compara imágenes eléctricas medidas (Figura 17A) y calculadas (Figura 17B, C) para condiciones idénticas con un cubo metálico de 1cm³ situado a distancias de 10, 13 y 16mm del pez (medida como la distancia del eje longitudinal del pez a la superficie del cubo). Nótese que las formas 2D de las imágenes eléctricas son cualitativamente comparables, aunque los valores absolutos difieren por razones que se discutirán más adelante. La imagen eléctrica relevante es la medida al nivel de los electrorreceptores, como corriente transcutánea en la piel. Dado que es prácticamente imposible medir experimentalmente estas imágenes con suficiente precisión, modelamos la imagen eléctrica a nivel de la piel del pez (Figura 17C). Dichas imágenes también se asemejan a las medidas experimentalmente en el plano (Figura 17A).

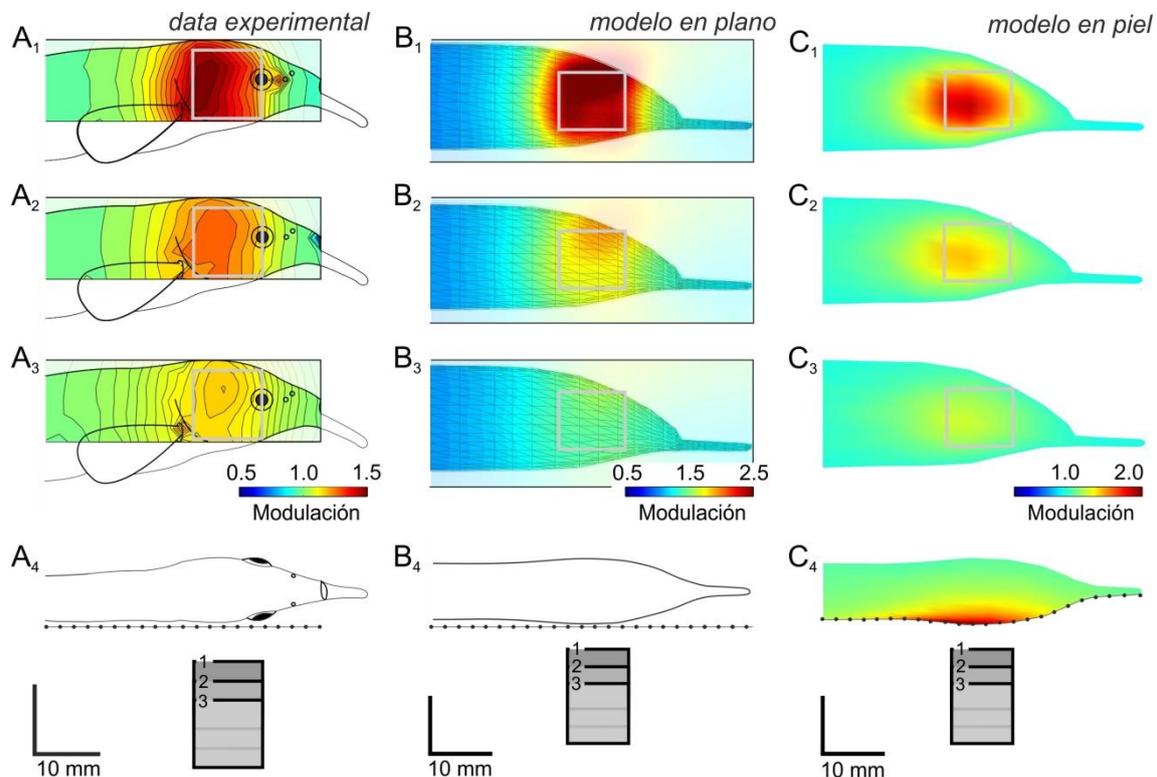


Figura 17. Imágenes eléctricas 2D obtenidas en la región de la cabeza para distintas distancias entre un cubo y el animal. A-C) Comparación de imágenes eléctricas medidas (A, N=3), modeladas en un

plano (B) y modeladas sobre la piel del modelo para un cubo metálico (1 cm³). La distancia incrementa desde las figuras superiores a las inferiores fue de 10mm (A1–C1) a 13mm (A2–C2) y 16 mm (A3–C3). Las imágenes de abajo del todo (A4–C4) indican la configuración de registro o modelado. El paso en A fue 2 mm. Datos en B y C are se basan en el modelo ajustado a las condiciones de registro, incluyendo algunas dimensiones del pez. Las figuras en B muestran imágenes eléctricas en un plano en configuración similar a la situación de registro. Las imágenes son calculadas como modulaciones.

Para validar el modelo analizamos como la pendiente normalizada de la imagen eléctrica (SAR) y el ancho medio de imagen (HMW) cambia en función de la distancia del cubo (Figura 18). Utilizando secciones horizontales de la modulación a lo largo de las imágenes eléctricas (ver Figura 18C, línea gris), encontramos que ambos parámetros (SAR y HMW) correlacionan con la distancia (Figura 18A₁-A₃). A pesar de la variabilidad en los datos obtenidos para diferentes alturas de corte, una estimación de la distancia se puede obtener independientemente de la altura de corte elegida. La comparación con los datos de imágenes eléctricas modeladas en la piel del pez muestra que el modelo concuerda con los datos experimentales (Figura 18 C1-c3). Los valores absolutos de los parámetros SAR y HWM difieren, pero las características principales entre experimento y modelado son cualitativamente similares.

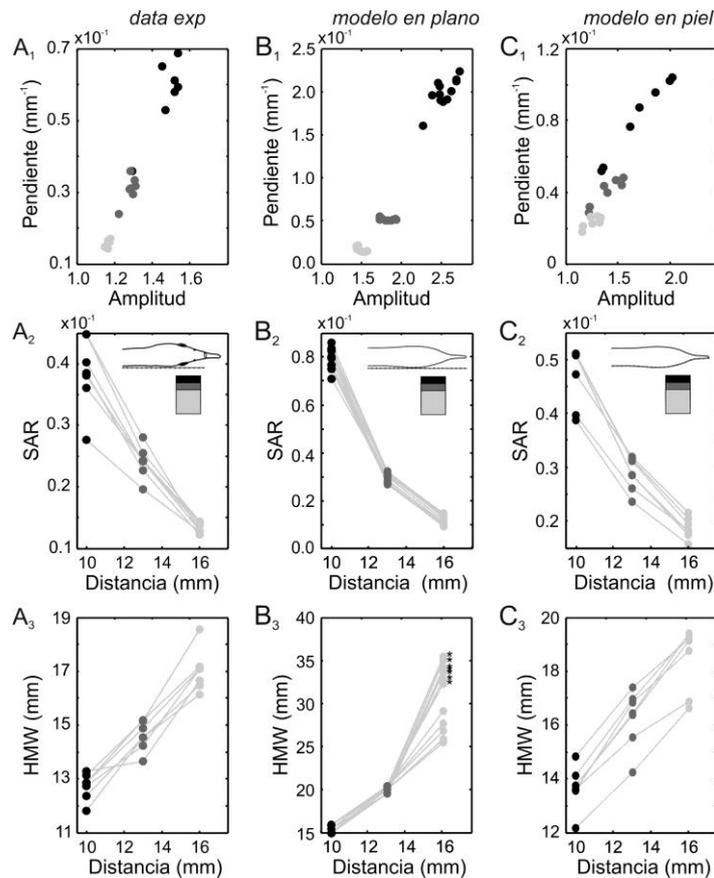


Figura 18. Comparación de parámetros de las imágenes eléctricas medidas y modeladas mostradas en la figura 17. Todos los datos corresponden a secciones de diferente altura de la parte rostral de la imagen (A) Resultados para imágenes eléctricas registradas experimentalmente. (B) Resultados basados en las imágenes eléctricas modeladas en un plano paralelo al pez. (C) Resultados de imágenes eléctricas modeladas sobre la piel del pez. (Fila 1) Relación entre la pendiente máxima rostral en

función de máxima modulación. (Fila 2) Relación entre la pendiente máxima normalizada (SAR) y la distancia al objeto. (Fila 3) Relación entre el ancho medio de la imagen (HMW) con la distancia al objeto. Nótese que los valores marcados con un asterisco en B₃ son una sobrestimación metodológica debido a la ausencia de cuerpo del pez en el borde dorso-rostral de las imágenes. Para todos los gráficos el nivel de gris de los puntos indica la distancia al objeto. En las filas 2 y 3 los datos para un corte a la misma altura de la imagen están unidos por líneas rectas.

Modelando imágenes con tres cubos de diferente volumen testeamos la influencia del tamaño en los parámetros SAR y HMW (Figura 19A, B). Similarmente a von der Emde et al. (1998), encontramos que la relación de SAR con la distancia no es afectada por el tamaño del objeto. En cambio el HMW correlaciona con la distancia y el tamaño del cubo (Figura 19B), y por ende no es invariante con el tamaño. Contrariamente a publicaciones anteriores encontramos que la estimación de la distancia por SAR puede ser obtenida con cualquiera de los dos flancos de la imagen (tanto caudal como rostral, datos no mostrados).

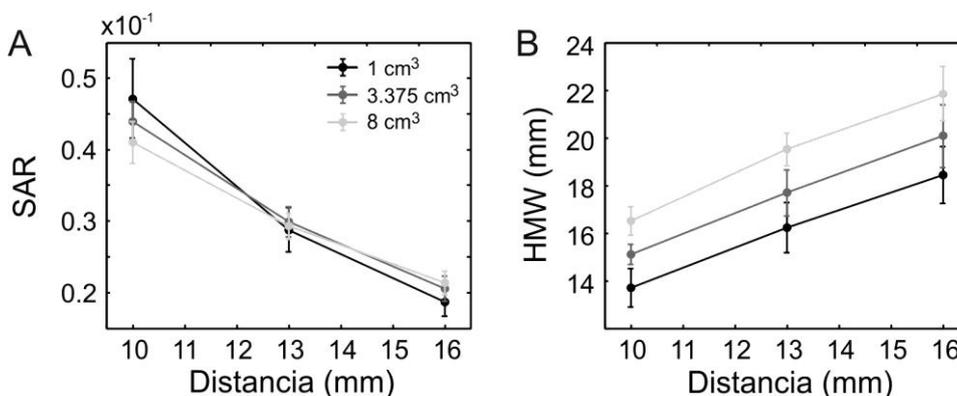


Figura 19. Modelado de la relación entre parámetros de la imagen con la distancia y el tamaño. A) Relación de SAR con la distancia para objetos de tres tamaños (en tonos de grises). B) Relación entre el parámetro HMW y la distancia para objetos de tres tamaños.

Por primera vez el modelo de *Gnathonemus petersii* es contrastado con resultados experimentales y computacionales para medidas de HMW y SAR. Esto permite extender el modelo a condiciones en las cuales las medidas experimentales son difíciles de obtener (en la piel) o imposibles de registrar (para animales en libre movimiento).

Análisis temporal del flujo eléctrico

Extendemos nuestro análisis a un análisis sistemático de las imágenes eléctricas para objetos posicionados a lo largo del cuerpo del animal. Para esto, restringimos los modelos a situaciones comparables a las obtenidas para los registros experimentales sobre la piel del pez. En las medidas experimentales se mueve un cubo metálico de 1 cm³ a lo largo del costado del pez lo cual muestra que las imágenes eléctricas varían sistemáticamente, incrementándose la amplitud de la imagen hacia la cabeza (Figura 20A, B). Consecuentemente, tanto el SAR como HMW dependen de la posición del objeto. Mientras que SAR aumenta en sentido rostro-caudal, el HMW decrece (Figura 21). Se

encuentran resultados similares para las imágenes eléctricas modeladas a nivel de la piel del pez (Figura 20C and 21B).

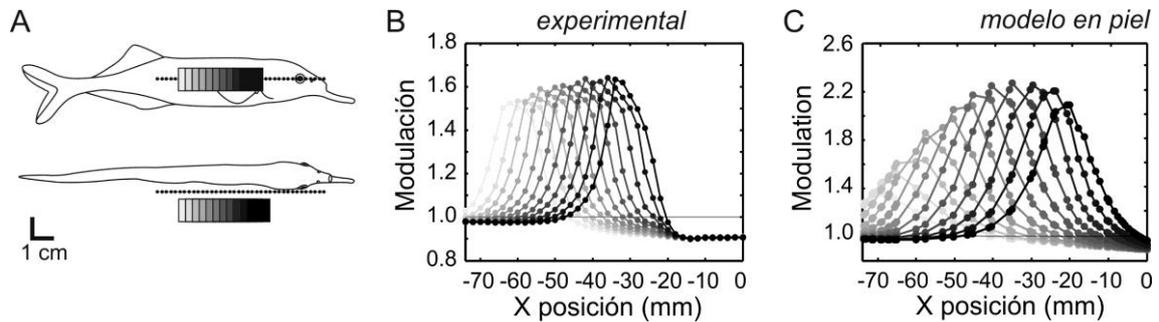


Figura 20. Imágenes eléctricas de objetos en el costado de un pez. Comparación entre imágenes experimentales y modeladas. A) Esquema que muestra la disposición de los objetos y puntos de registro de la imagen eléctrica. La posición del cubo varió entre -31 y -60 mm en el eje rostrocaudal y se encontraban a 13.5 mm de distancia lateral a la línea media del pez. **B)** Imágenes eléctricas registradas de cubos metálicos en el costado de un pez para las condiciones indicadas (N=1) **C)** Imágenes modeladas de cubos de mismo tamaño en condiciones similares pero abarcando entre -20 y -70mm del eje rostrocaudal.

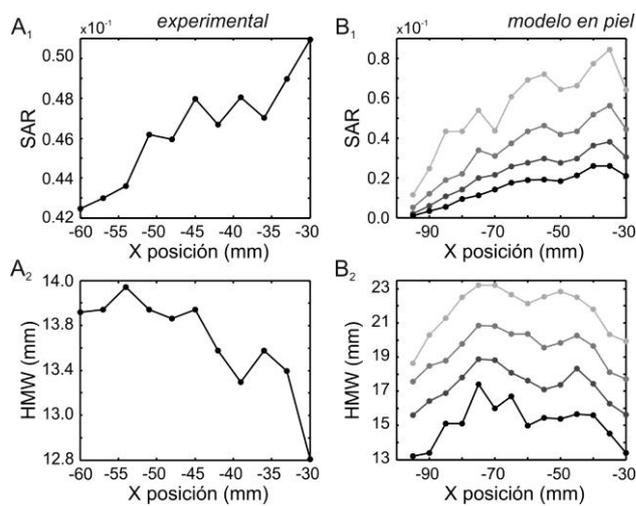


Figura 21. Variación de los parámetros SAR y HMW para imágenes de cubos en el costado del pez. A) Variación SAR y HMW para imágenes registradas experimentalmente (Figura 20 B). A pesar de que la distancia lateral es constante SAR y HMW son determinados por la posición del objeto y la distancia mínima a la superficie del pez. **B)** Variación de parámetros SAR y HMW para imágenes modeladas en diferentes posiciones del costado (X posición) y a diferentes distancias del pez (en tonos de grises de claro a oscuro: 15, 17.5, 20 y 22.5 mm)

Los datos obtenidos mediante modelado se extienden por un rango más amplio de posiciones que para las medidas experimentales, incluyendo posiciones cercanas a la cola y al schnauzerorgan. Para las imágenes modeladas hacia el lado rostral del pez hay una disminución de la amplitud. Esto se debe al cambio de distancia mínima entre la superficie del cubo y la piel del pez, dado que el objeto ya pasó por el punto más cercano a la piel. La Figura 21B muestra, utilizando los datos de la figura 20C, que el HMW disminuye tanto hacia la cola como hacia la cabeza. Modelando el mismo movimiento de un cubo pero modificando las distancias objeto-pezu (15 a 22 mm, líneas oscuras a claras) mostramos que la dependencia espacial del SAR y el HMW no dependen de la distancia lateral al objeto.

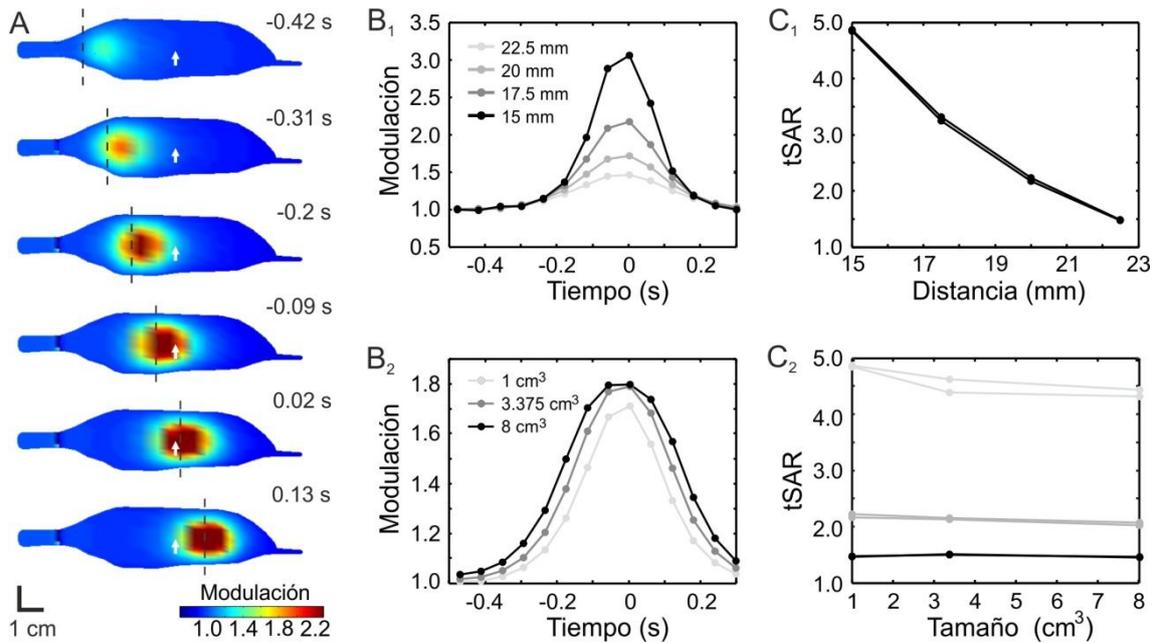


Figura 22. Modelado de imágenes eléctricas e imágenes eléctricas temporales durante el comportamiento de *va et vient*. A) Imágenes eléctricas espaciales en la piel del modelo durante la exploración de un objeto (cola primero), asumiendo una velocidad de 9 cm s^{-1} y una frecuencia de DOE constante de 18 Hz (ver Figura 16D). La posición del centro de masa del cubo es indicada con una línea vertical negra. El tiempo durante la secuencia artificial es indicado con números al final del esquema en $t = 0$ el receptor se encontró frente al centro de masa del objeto. B) Imágenes eléctricas temporales basadas en la medida de un receptor (su posición es indicada por una flecha blanca en A), para diferentes distancias de objetos (B₁) y diferentes tamaños (B₂). Para el modelado de imágenes con objetos de diferentes tamaños se mantuvo constante la distancia entre la línea media del pez y la superficie del objeto (20 mm). C) Se calculó el parámetro SART (pendiente normalizada de la imagen temporal) para las imágenes temporales mostradas en B para diferentes distancias (C₁) y tamaños (C₂). Las relaciones mostradas para el parámetro SART pudieron ser calculadas utilizando la pendiente del acercamiento y alejamiento del objeto con respecto al receptor (dos trazos negros en C₁). Adicionalmente el SART para los diferentes tamaños de cubos se calculó para mayor distancia (20 and 22.5 mm líneas grises en C₂, donde el tono corresponde a la leyenda de B₁). Nótese que el SART no varía con el tamaño mientras que si lo hace con la distancia al objeto.

Considerando el comportamiento de inspección lateral (*va et vient*) resulta razonable estudiar cómo influye el movimiento relativo entre el objeto y la superficie electrosensorial en las claves sensoriales que permitirían al pez detectar y discriminar las propiedades del objeto. Usando los datos de la figura 16 calculamos la imagen sensada por un solo receptor mientras el pez se mueve en relación al cubo (Figura 22 A, B) con una trayectoria idealizada, tomando en cuenta parámetros obtenidos para el comportamiento de *va et vient* (distancia lateral constante, velocidad de nado $\sim 9 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, Frecuencia de DOE $\sim 18 \text{ Hz}$). Las imágenes temporales resultantes (IET) se caracterizan por una transformación al dominio temporal de las imágenes eléctricas espaciales moviéndose sobre el receptor (Gomez et al., 2004). Se indica la posición aproximada del receptor con una flecha blanca en la figura 22A. Se calcularon IET para diferentes distancias del cubo (15, 17.5, 20, 22.5 mm con un cubo de 1 cm^3 ; Figura 22B₁) y para diferentes tamaños (1, 3.375, 8 cm^3 a 15 mm distancia; Figura 22B₂). El incremento en la distancia entre pez y el objeto resultan en una disminución tanto de la amplitud como de la pendiente

normalizada de la imagen (Figura 22B₁), mientras que el incremento en el tamaño del cubo solo afectó la amplitud de las IET. Para cuantificar esta relación introdujimos el parámetro pendiente de la imagen temporal normalizada, nombrada SART por la sigla en inglés (slope amplitude ratio temporal). Se define como el cociente entre la máxima pendiente temporal y la máxima amplitud de la imagen temporal. Al igual que con las imágenes espaciales se pueden medir dos pendientes a cada lado de la imagen, una relacionada al acercamiento del cubo al receptor y otra relacionada al alejamiento (siempre en un movimiento paralelo a la piel). Como muestra la figura 22 C₁ el SART disminuye con la distancia lateral al objeto y, para el rango de tamaños de cubo estudiado, el parámetro se comporta como invariante con el tamaño de cubo (Figura 22C₂) permitiendo la estimación de la distancia para objetos resistivos de forma similar al SAR.

Discusión

Esta sección presenta el trabajo de registro y modelado de imágenes eléctricas en *G. petersii*. Las reglas para la formación de imágenes en esta especie ya son conocidas por lo que nos concentramos en obtener relaciones entre los parámetros de las imágenes y las propiedades de los objetos (Budelli et al., 2002; Budelli & Caputi, 2000; Caputi & Budelli, 1995; Caputi et al., 1998; Rother, 2003; Rother et al., 2003). Este “diccionario” de claves sensoriales eléctricas permitirá que en el futuro podamos buscar dónde en el cerebro se llevan a cabo los algoritmos neurales que codifican y procesan dichas claves. En este trabajo nos enfocamos en los parámetros que se relacionan con la distancia al objeto. De acuerdo con ese objetivo obtuvimos las primeras medidas experimentales de imagen eléctrica en 2D mostrando la validez del modelo para reproducir dichas imágenes eléctricas bidimensionales. La comparación se extendió a parámetros de la imagen como el SAR y la HMW, verificando la utilidad de los mismos como claves sensoriales para evaluar distancias. Además, teniendo en cuenta esquemas comportamentales identificados en esta especie, se profundizó en la búsqueda de otros parámetros vinculados con la distancia a los objetos, proponiendo una nueva clave dinámica a la que llamamos SAR temporal (SART) .

Validez del modelo

El modelo se contrastó con imágenes eléctricas bidimensionales experimentalmente registradas. El modelo fue capaz de predecir suficientemente las imágenes de cubos metálicos a pequeñas distancias del pez. Las imágenes calculadas y las registradas difieren en parámetros de forma, amplitud y tamaño. Estas diferencias pueden tener dos causas. Por un lado en las medidas experimentales a pesar de controlar el largo del animal, variables como la forma del pez, la curvatura, el ancho y la inclinación en

relación al plano de registro no fueron tomados en cuenta por el modelo, pudiendo resultar en desviaciones numéricas y geométricas de los cálculos. Por otro lado, cada animal tiene sus propios valores de conductividad de piel en función de las densidades de los diferentes tejidos. En cambio, el modelo toma en consideración una aproximación muy esquemática de las conductividades de piel de un *G. petersii*, generando incluso saltos abruptos entre valores de conductancia. Estas aproximaciones en las que se basa el modelo podrían resultar en las diferencias observadas en las imágenes eléctricas, principalmente para objetos muy cercanos a la piel del pez.

A pesar de estas diferencias el modelo reproduce exitosamente aspectos cuantitativos del comportamiento de los parámetros de la imagen eléctrica relacionados, en la bibliografía, con la distancia a los objetos (HMW y SAR).

Claves electrosensoriales estáticas

Comprobamos las relaciones con la distancia descritas en la literatura para los parámetros SAR y HMW. Ambos parámetros se relacionan con la distancia al objeto, el SAR disminuye mientras que el HWM se incrementa. Estos resultados fueron obtenidos tanto para imágenes eléctricas bidimensionales registradas como para imágenes eléctricas modeladas. A su vez estudiamos la dependencia de dichos parámetros con el tamaño del objeto. SAR resulta ser el único parámetro de la imagen estática conocido que se relaciona con la distancia al objeto siendo invariante con el tamaño del mismo.

Aunque la importancia teórica de parámetros de imágenes estáticas unívocamente relacionados a las propiedades de los objetos es clara, hasta ahora se desconoce si estos parámetros son efectivamente utilizados por el pez en una situación natural. A favor de dicha hipótesis se encuentran los trabajos de von der Emde donde muestra que peces *G. petersii* tiene esta capacidad ya que pueden ser entrenados para discriminar la distancia a un objeto sin importar el tamaño del mismo (von der Emde et al., 1998).

Por otro lado, trabajos en otras especies de peces eléctricos muestran que no es necesario un parámetro de estimación de la distancia para la captura de presas en situación natural. Los peces proceden automáticamente desde la detección hasta la intercepción de la presa, mediante un acercamiento secuencial (MacIver et al., 2001; Nelson & Maciver, 1999). No se ve en dichos resultados un ataque directo a la presa que evidencie una capacidad de estimación directa de la distancia. Esto sin embargo no quita que diferentes estrategias comportamentales y perceptuales se utilicen dependiendo del contexto.

Claves sensoriales dinámicas

Las claves sensoriales que sustentan la percepción de las propiedades de los objetos es una de las líneas fundamentales de investigación para desentrañar el funcionamiento del sentido eléctrico. Estas relaciones entre propiedades de los objetos y

propiedades de las imágenes explican las capacidades sensoriales de las distintas especies de peces eléctricos. Sin embargo, la mayor parte de esos estudios se han realizado en condiciones estáticas. Esto satisface una etapa inicial del estudio del sentido que deberá desarrollarse en otras direcciones para formar un cuerpo de conocimiento que explique el sentido eléctrico en el comportamiento. En situaciones de libre locomoción parte de la información acerca de una escena está dada por el flujo sensorial. Contribuyendo principalmente a la desambiguación de la escena y a el establecimiento de reglas heurísticas que influyen directamente en el comportamiento (Gibson et al., 1959; Lee, 1980; Sobel, 1990; Rogers, 1993; Johansson, 1973).

Un tipo de clave dinámica, relacionada al movimiento del pez se muestra en el estudio del movimiento de cola en gimnótidos (Chen et al., 2005; Sim & Kim, 2010). Sim y Kim encontraron que el cambio relativo en la imagen sensada por un mismo receptor durante un ciclo de movimiento de cola se relaciona con la distancia al objeto. En este caso cada receptor recibiría una señal diferente al estar a diferentes distancias del objeto.

En esta sección registramos y modelamos imágenes eléctricas de objetos, localizados lateralmente a lo largo del cuerpo del pez, para obtener el flujo eléctrico durante un comportamiento característico. Las imágenes eléctricas tanto medidas como modeladas muestran un incremento en la amplitud de la imagen a medida que el objeto se aproxima a la cabeza debido a una disminución en la distancia mínima entre superficies (Figura 21). A partir de las imágenes modeladas, y del cálculo de la velocidad de nado y velocidad de DOE (Figura 16) durante el *va et vient*, se obtuvieron imágenes temporales para 1 electrorreceptor. Encontramos que la tasa de cambio relativo en estas imágenes, parámetro al que llamamos SART, disminuye con la distancia y es invariante con el tamaño (Figura 22). Este nuevo parámetro permitiría la estimación de la distancia lateral durante el comportamiento de inspección. Cuanto más lejos se encuentra un objeto, menor va a ser la tasa relativa de cambio de la imagen para un movimiento dado. Cuando el objeto se encuentra lateralmente cerca, un pequeño movimiento hacia adelante o hacia atrás generará un gran cambio relativo en la imagen. Este mecanismo perceptivo es similar al paralaje, tal como ha sido descrito para la visión. Si yo muevo la cabeza, puedo estimar la distancia a los objetos basándome en cuanto se mueven en mi retina. Si un objeto se mueve mucho en mi retina, quiere decir que está cerca y si, por el contrario, se mueve poco cuando yo muevo la cabeza, quiere decir que se encuentra lejos. El paralaje como estimador de la distancia a los objetos en visión ha sido descrito en un abanico de especies que abarca desde saltamontes a humanos (Borst & Egelhaaf, 1989; Rogers, 1993; Sobel, 1990).

Las claves temporales son atractivas para resolver ambigüedades y mejorar la resolución en la electrolocación. Sin embargo, los algoritmos neurales para realizar los cálculos en el tiempo necesarios no son triviales. De alguna manera los centros de procesamiento deben integrar la entrada sensorial en el tiempo para calcular la tasa de cambio. De lo que se conoce acerca del procesamiento sensorial en el lóbulo electrosensorial (ELL), sabemos que existe un “hardware” anatómico y funcional capaz de

integrar información de varias DOE (Bell et al., 1993; Bell & Grant, 1989; Grant et al., 1996; Bell, 1981). Dicho lóbulo, probablemente, funciona como un filtro adaptativo (Kohonen & Oja, 1976) gracias a la implementación de una regla de aprendizaje anti-hebbiana (Grant et al., 1996; Bell et al., 1993).

Publicación

Los resultados de esta sección fueron publicados en un artículo científico en la revista internacional, arbitrada *Journal of Physiology-Paris* (Hofmann et al., 2012) (ver apéndice).

Sección 3: Imágenes eléctricas en la exploración

Resumen

Existe una hipótesis que sostiene que los peces utilizan diferentes estrategias comportamentales para moldear y optimizar activamente la información obtenida mediante el sentido eléctrico. Ésta se basa en varios argumentos: a) los movimientos del pez cambian variables fundamentales, modifican la posición del OE y modifican la posición del pez en relación a los objetos (cambiando el punto de vista de los receptores); b) se observan comportamientos específicos para la exploración utilizando el sentido eléctrico y estos están relacionados a cambios en la frecuencia de la DOE modificando la resolución temporal del sistema sensorial (Toerring & Belbenoit, 1979; Toerring & Moller, 1984). A pesar de que varios hallazgos apoyan dicha hipótesis, ésta no ha sido puesta a prueba, principalmente debido a la dificultad de acceso a la información sensorial dinámica que los peces obtienen durante el comportamiento de exploración. La metodología implicada en esta sección podría dar una primera aproximación al flujo sensorial experimentado por peces en situaciones naturales, permitiendo relacionar los cambios en las variables comportamentales con los cambios en las imágenes eléctricas percibidas.

Utilizando esta nueva metodología estudiamos, de forma general, el efecto de objetos resistivos en el comportamiento del pez. Encontramos que los peces cambian su comportamiento en presencia de objetos metálicos, pasando más tiempo en la proximidad de los mismos, inspeccionando, y concomitantemente disminuyen la velocidad y cambian la frecuencia de la DOE.

También en este caso realizamos un análisis enfocado a un comportamiento específico, el comportamiento de aproximación al objeto, confirmando así la aplicabilidad del parámetro SAR para describir la distancia al objeto y obteniendo un primer indicio de la dinámica del flujo eléctrico para dicho comportamiento.

Metodología

Materiales

Se construyó un tanque, de 1mx1mx0.3m con 10 cm de agua, transparente con 2 refugios, un arreglo de 8 electrodos y un artefacto en el medio para sujetar objetos. A su

vez se posicionó una cámara de alta resolución temporal tomando imágenes, desde arriba, de la sombra generada por el pez y el objeto a una iluminación infrarroja uniforme a través de la piscina. Esto se logró mediante una cama de LED's infrarrojos. El dispositivo experimental permitió, por un lado conservar los movimientos del pez en el plano horizontal, impidiendo la utilización de la visión y permitió el registro de la DOE y la captura simultánea de una imagen del pez en el tanque.

La siguiente figura muestra un esquema del dispositivo construido.

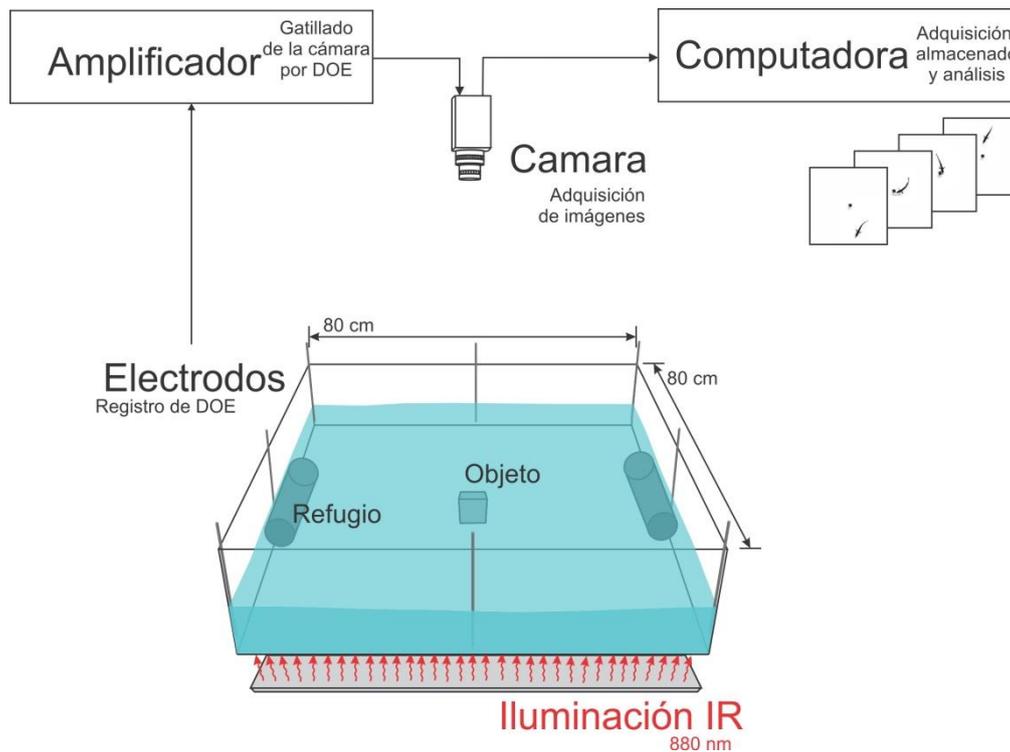


Figura 23. Esquema del dispositivo experimental utilizado para filmar y registrar peces en libre inspección de objetos. El dispositivo cuenta con una piscina de acrílico iluminada por una cama de LED's Infrarrojos. Se posicionan 8 electrodos para la detección de la DOE, la cual es amplificada y activa la cámara IR. Las imágenes son almacenadas en un computador. El agua se mantiene a un nivel menor a 10 cm para controlar los movimientos del pez en el plano horizontal.

Métodos

Filmamos peces en libre movimiento ($N = 11$, *G. petersii*) durante la exploración de cubos metálicos (1, 8 y 27 cm³) en una arena con iluminación IR (880 nm). La adquisición de video (AVT Marlin F-033B, 658 x 494 pixel y rutinas de MATLAB) fue disparada por la DOE del pez (utilizando una exposición muy breve para capturar con precisión la posición y forma del pez). La DOE fue detectada mediante un arreglo de electrodos. Las filmaciones se hicieron durante la noche. Mediante un análisis posterior realizamos el seguimiento del animal, registrando posición en el tanque y forma del cuerpo.

Una hora antes del anochecer se introdujo el cubo en el fondo del acuario en el centro del tanque. Los peces fueron expuestos a los cubos en orden aleatorio durante noches sucesivas.

Videotracking

Se escribieron una serie de rutinas en MATLAB que procesan y analizan las imágenes comportamentales obtenidas por la cámara de alta resolución identificando y segmentando la imagen del pez. A partir de esta segmentación el programa calcula la posición y la forma corporal del pez para cada descarga del órgano eléctrico (Figura 24 A).

A partir del análisis de las imágenes y la DOE se obtuvieron los siguientes parámetros comportamentales:

Posición de la Cabeza, Posición de la Cola, Forma del pez, Distancia al objeto, Angulo relativo al objeto (Figura 24 C), Tiempo de la DOE, Frecuencia de la DOE.

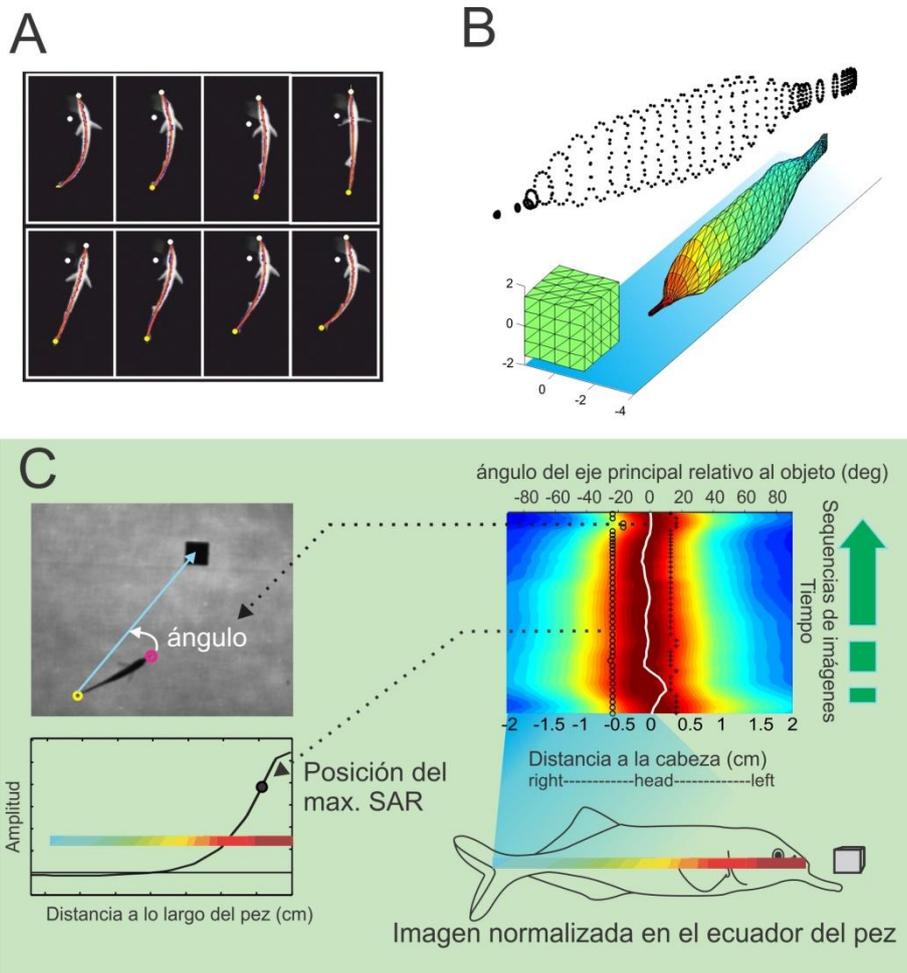


Figura 24. A) Las imágenes obtenidas fueron procesadas con software de análisis para extraer la posición de la cabeza (punto blanco) y cola (punto amarillo). A su vez se ajustó la línea media del pez a una curva polinómica (línea roja). B) Estructura de nodos de *G. petersii* (gráfico de puntos negros) que fuera conjugada a los datos de posición y forma para obtener la disposición correcta de la escena que resulta en las imágenes eléctricas 3D de los objetos (Pez en grilla con mapa de colores que representa la imagen eléctrica de un cubo).C) Construcción de imágenes de flujo eléctrico a partir de imágenes unidimensionales del ecuador del pez (a ambos lados de la cabeza) para DOEs sucesivas (flecha indica dirección del tiempo). En el eje horizontal se mapea cada imagen línea estirada en función de la distancia a la cabeza del pez, en el eje vertical se grafican dichas imágenes en el tiempo. La línea blanca representa el ángulo relativo entre el pez y el objeto según se muestra en el esquema a la izquierda. Los puntos negros de la figura de flujo eléctrico muestran la posición de los puntos de máxima pendiente con los que se calcula el SAR.

Para cada DOE de las secuencias a analizar, se determinó la posición de la cabeza y la cola. A su vez se determinó la forma del pez partir de un ajuste polinomial. Este ajuste fue utilizado para colocar en una arena virtual una serie de elipses con una forma predeterminada de *G. petersii* (Figura 24 B), dando lugar a un pez de nodos con la posición y la forma correspondiente a la imagen del pez registrada para dicha DOE.

Una vez construido el modelo de la forma del pez y su posición relativa al objeto, se sitúan en el pedúnculo dos fuentes de corriente unitarias en la forma descrita por Rother y Migliaro (Migliaro et al., 2005; Rother, 2003; Rother et al., 2003). Estas escenas son procesadas usando el BEM, resultando en el cálculo de las densidades de corrientes en la piel del pez. A dichos patrones de corriente se les restan las corrientes basales (corrientes de la misma escena en ausencia del cubo) para obtener la imagen eléctrica del objeto (Figura 24 B).

Para este trabajo se utilizó una conductividad interna homogénea, igual que en las secciones anteriores. Para facilitar el procesamiento de las imágenes se trabajó en condiciones de conductividad de piel homogénea.

Análisis de secuencias

Para un mismo pez en las condiciones con objeto de 1cm^3 y 27cm^3 se seleccionaron manualmente 7 y 8 secuencias respectivamente, que muestran un acercamiento frontal al objeto en cuestión. Las mismas fueron analizadas utilizando las rutinas computacionales previamente mencionadas, y se calcularon las imágenes eléctricas utilizando el BEM.

Para las secuencias seleccionadas se extrajo de la imagen 3D la imagen 1D correspondiente al ecuador del pez para poder visualizar imágenes del flujo sensorial a lo largo del tiempo (Figura 24 C).

Parámetros de Imagen

A partir de las imágenes obtenidas con el BEM se analizaron los siguientes parámetros:

Imagen en el ecuador del pez, Amplitud de la imagen, parámetro D, Posición del pico de la imagen, Pendiente máxima de la imagen normalizada (SAR).

El parámetro D es una medida de la intensidad de imagen en una región del pez (en este caso, la cabeza). El parámetro D es la Raíz Media Cuadrada (Root Mean Square: RMS) de la imagen en el espacio. Consiste en la raíz cuadrada de la sumatoria del cuadrado de la imagen en los diferentes nodos de la piel del pez dividido entre el total de nodos. Se construye con la siguiente fórmula,

$$\text{Parámetro } D = \sqrt{\frac{\sum_i^N (\text{ConObjeto}_i - \text{Basal}_i)^2}{N}}$$

,dónde ConObjeto_i es la densidad de corriente en un nodo en presencia del objeto, Basal_i es la densidad de corriente en ausencia del objeto. N es el número total de nodos.

Resultados

Inspección libre de objetos

Para estudiar la electrorrecepción activa en una situación natural expusimos a 11 *G. petersii* a 4 situaciones de inspección libre, una sin objeto, y 3 situaciones con objetos de diferentes tamaños. De las filmaciones de los peces en presencia o ausencia de los objetos por una noche completa obtuvimos información acerca de los movimientos del pez en el tanque. A partir de estos datos computamos la presencia relativa del pez en las diferentes zonas del tanque.

La figura 25 (fila 1) muestra en un mapa de colores (caliente/frío) los histogramas bidimensionales de la presencia relativa del pez en el tanque y sobre los ejes podemos ver los histogramas unidimensionales. Para la condición sin objeto el pez se encuentra más veces cerca de los refugios que en el espacio abierto. A su vez, la distribución de la presencia en el centro del tanque es uniforme. Contrariamente, las condiciones con objeto muestran un importante aumento de la presencia del pez en el centro del tanque, donde está posicionado el objeto. Estos resultados muestran el interés del animal por el objeto y, por lo tanto, la validez del mismo como objeto de inspección activa.

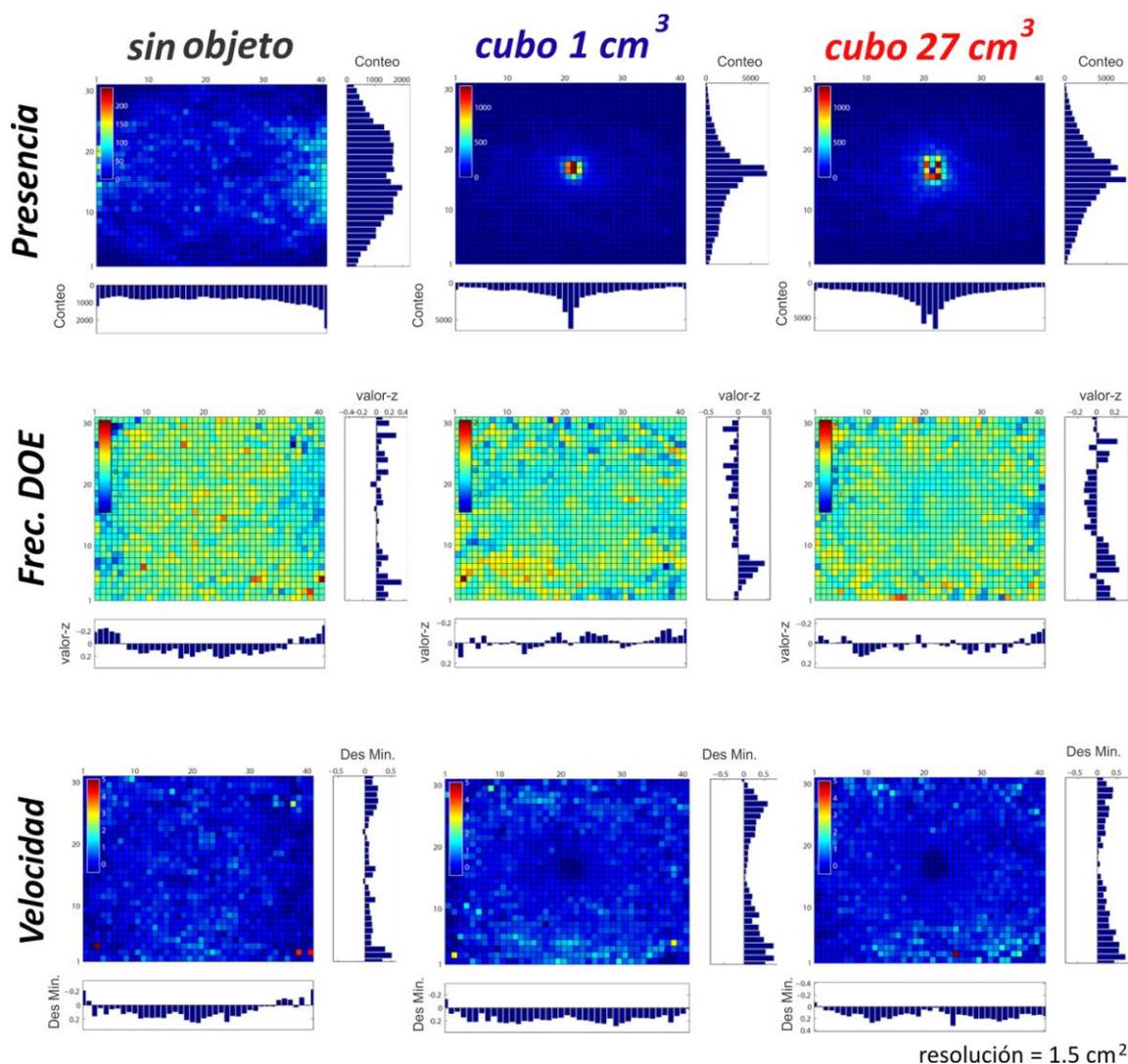


Figura 25. (Fila superior) Mapas bidimensionales del conteo de presencia de peces (N=8) en el tanque en ausencia o presencia de objetos metálicos. El color de cada sector representa el conteo absoluto de EODs que los peces realizaron estando sus cabezas presentes en dicho sector del espacio. A su vez se presentan los histogramas unidimensionales de conteo de presencia para los ejes x e y. (Fila del medio) Mapas bidimensionales de la desviación de la frecuencia promedio por región del espacio. Los colores indican la desviación del promedio de frecuencia de la DOE en función del valor-z. Los colores tendiendo al azul significan que la frecuencia promedio de la región es menor a la frecuencia promedio general. Los colores hacia el rojo significan lo opuesto. También se mapean los resultados unidimensionales del valor-z. (Fila inferior) Mapa 2D de los valores promedios de velocidad por región del espacio como desviación del mínimo. Los azules más oscuros representan menores valores de velocidad.

La segunda fila de la misma figura muestra la desviación del promedio de la frecuencia de la DOE. Para la condición sin objeto vemos que dentro del tanque la frecuencia se distribuye uniformemente (exceptuando los refugios). La distribución cambia al exponer el pez a objetos, aunque sin un patrón muy claro. La frecuencia en la zona central del tanque se encuentra por debajo de la media, pero esta tendencia no se mantiene en la cercanía al objeto. A pesar de que notamos un patrón de distribución espacial de la frecuencia de la DOE, el método es muy ruidoso como para confirmarlo. Nuestra hipótesis es que la frecuencia de muestreo aumentaría en las cercanías del objeto

debido a la presencia de un estímulo electrosensorial novedoso pero los resultados no confirman nuestra hipótesis.

Una explicación podría ser que la frecuencia de la DOE, frecuencia de muestreo sensorial, depende de más de una variable: del tipo de comportamiento, de la presencia de otros objetos (paredes, refugios, piso, suciedad) y también de la velocidad. Si el pez se mueve más rápido, el cambio sensorial es mayor, por lo cual el pez necesita una mayor resolución temporal. Si el pez está estático, todo el cambio sensorial es exaferente. Para probar si la velocidad del pez podría ser una variable determinante, realizamos un análisis en 2D del promedio de la velocidad graficado en forma acumulativa en función de la mínima velocidad. En la figura 25, fila 3 se presentan los resultados obtenidos para las mismas tres condiciones. Para la condición sin objeto se encontró una distribución uniforme. Contrariamente, en presencia del objeto la velocidad de nado del pez disminuye en la cercanía al objeto.

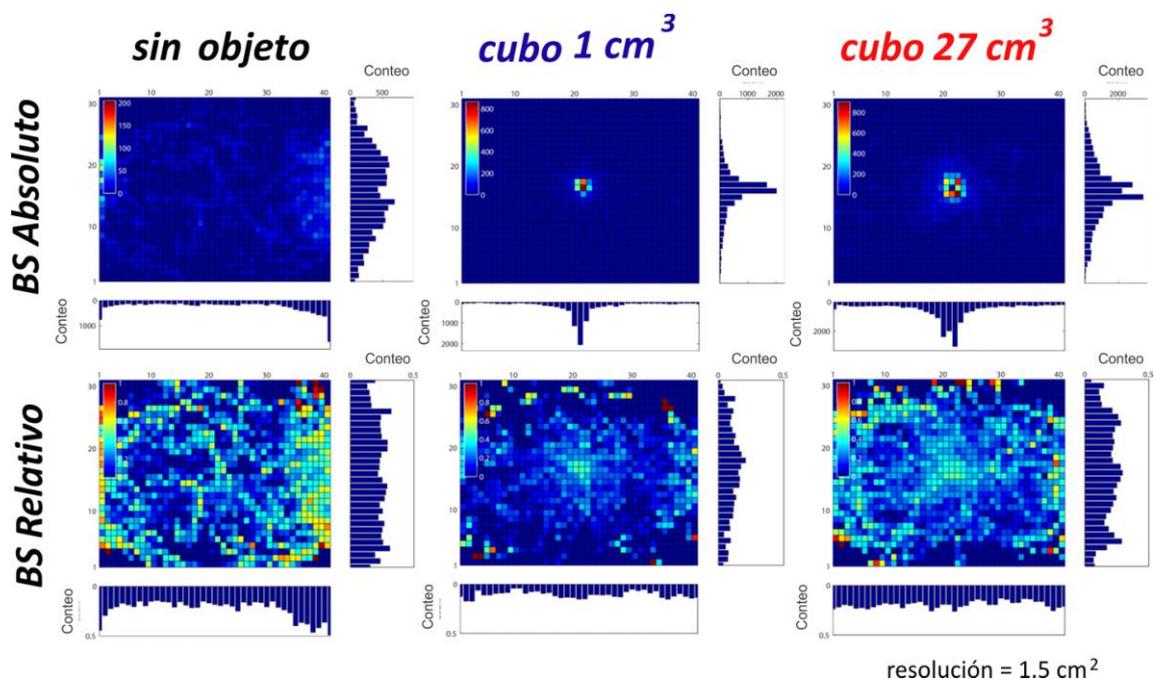


Figura 26. (Fila Superior) Conteo absoluto de situaciones de nado hacia atrás (BS: Backward swimming). Mapa en 2D de conteo absoluto y histogramas unidimensionales. Al ser un conteo absoluto el valor total de BS depende del total de la presencia del pez en cada región del espacio. (Fila inferior) Conteo de BS relativo al conteo de presencia del pez en dicha región (Figura 25 Fila Superior). Mapa de colores representa la distribución bidimensional del conteo relativo. Al costado de los ejes se grafican los histogramas unidimensionales.

La presencia del objeto a su vez induce la aparición de un comportamiento locomotor específico. Para el set de datos se identificó y cuantificó las posiciones del tanque en las cuales el pez realiza nado en marcha atrás (backward swimming). La figura 26 muestra los resultados para las tres condiciones. La fila superior muestra el conteo absoluto de BS. Notamos que en presencia del objeto el BS se da mayoritariamente cerca del objeto. Esto puede deberse a que como vimos en la figura 25, el conteo absoluto de las posiciones, el pez se encuentra mayoritariamente cerca del objeto. Analizamos entonces la

distribución del conteo de BS relativo al conteo total de veces en que el pez se encuentra en cada posición. Los resultados muestran que la presencia del objeto modifica la distribución del comportamiento de BS, el cual se centraliza cerca del objeto. Dicho comportamiento está relacionado con el *va et vient*, un conocido comportamiento de exploración. Debemos destacar también que el BS ocurre cerca de los refugios, tanto en presencia como en ausencia del objeto.

Los resultados muestran que el objeto metálico es un importante atractor de la “atención” del pez y revelaron una fuerte relación entre la presencia del objeto y la distribución espacial de la velocidad de nado del pez.

Para poder analizar el efecto del objeto y modelar las imágenes que este genera sobre el pez resulta necesario reducir los datos a un grupo manejable, tanto por el volumen de datos como para agrupar comportamientos similares.

Aproximación a objetos

Teniendo una idea general del efecto de la presencia de objetos en el comportamiento del pez, nos enfocamos a estudiar un comportamiento en particular. La aproximación al objeto. Es el comportamiento más fácilmente distinguible del repertorio de comportamientos observados de *G. petersii*, correspondiente al “chin probing” descrito por Toerring.

Este es un comportamiento simple que involucra la detección de un objeto, el direccionamiento hacia el mismo y la detención previa a la colisión.

Para dos condiciones seleccionamos 8 y 7 secuencias de aproximación a los cubos metálicos de 1 y 27 cm³. La figura 27 muestra ejemplos aproximación al objeto para ambas condiciones. Cada panel muestra un ejemplo de las imágenes en el ecuador del pez a medida que el pez se acerca al objeto. Los resultados muestran comportamientos de aproximación diferente pero con algunas características en común. A medida que el pez se acerca al objeto tiende a localizar la imagen en la cabeza. Esto se nota claramente en el segundo panel para el objeto de 27 cm³ donde la imagen se ubica en torno al 0 en el eje de la distancia a lo largo de la curvatura del pez, siendo 0 la posición del extremo anterior de la cabeza. Esto concuerda con el cálculo del ángulo relativo entre el pez y el objeto (ver Metodología). La línea blanca en los paneles representa dicho ángulo relativo. Todos las secuencias presentaron en los momentos finales un ángulo relativo bajo, significando que el pez se encontraba alineado con el objeto, con la excepción del último ejemplo que muestra una situación en la cual el pez pasa por el costado del objeto y se encuentra alineado previamente al final de la secuencia. Esto muestra que la selección manual de secuencias de aproximación quizás no restrinja los datos a la misma unidad conductual. Es decir que la selección puede contener secuencias de tipos de comportamientos diferentes

o del mismo comportamiento pero con encadenamiento de esquemas conductuales variados.

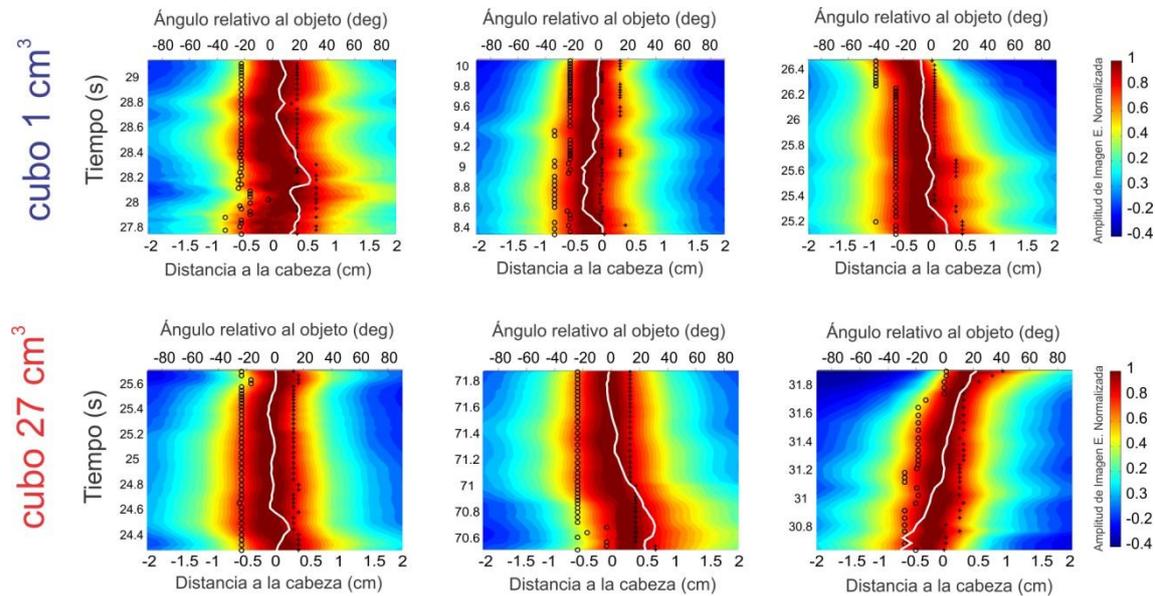


Figura 27. Ejemplos de secuencias de aproximación a objetos metálicos. El mapa de colores de cada figura es una representación del flujo eléctrico de imágenes normalizadas. Cada línea horizontal representa una imagen normalizada en el ecuador del pez para una DOE dada (Ver Metodología), las DOEs se van sucediendo en el tiempo (eje vertical). La línea blanca representa el ángulo del pez relativo al objeto en función del tiempo. Los puntos y las cruces negras muestran los puntos de máxima pendiente de la imagen. (Fila Superior) Tres ejemplos de aproximación a un cubo de 1cm^3 . (Fila Inferior) Tres ejemplos de aproximación a un cubo de 27cm^3 .

A partir de las secuencias de imágenes obtenidas por modelación pudimos analizar la relación entre los parámetros comportamentales (velocidad y frecuencia de la DOE) y parámetros de las imágenes modeladas.

Para las dos condiciones estudiamos como varían la frecuencia de la DOE y la velocidad de nado con la distancia al objeto. Encontramos que para las secuencias de aproximación la velocidad del pez disminuye cerca del objeto, esto se cumple para ambos casos (Figura 28, Azul cubo de 1cm^3 , Rojo cubo de 27cm^3). En ambos casos la velocidad disminuyó cuando el pez se acercó a menos de 7cm del centro del objeto. A su vez notamos un decremento en el error estándar de la velocidad, en las cercanías al objeto la velocidad se hace menos variable. La comparación mostró similitud entre las condiciones pero con valores superiores para el cubo pequeño.

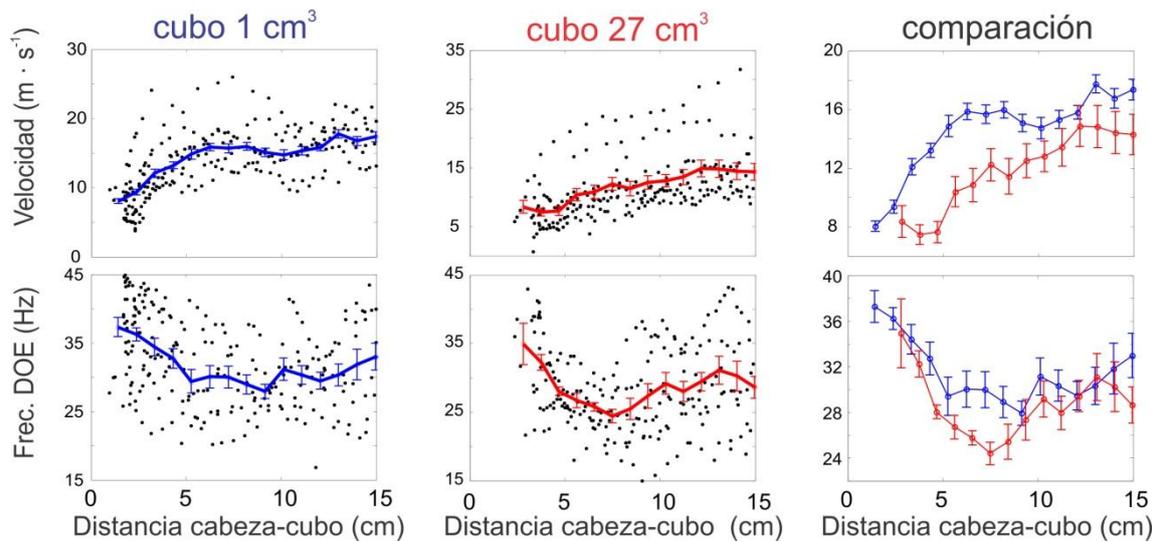


Figura 28. Parámetros comportamentales del pez para secuencias de aproximación a cubos metálicos de 1 y 27 cm³ (azul y rojo respectivamente). (Fila superior) Gráfico de la velocidad del pez para secuencias de aproximación en función de la distancia al objeto. Se presentan gráficos para dos condiciones diferentes (Izquierda y Medio) donde los puntos negros representan datos crudos de las secuencias, mientras que las barras de color representan los promedios con el error estándar para diferentes distancias al objeto. El gráfico de la derecha muestra la comparación de los promedios con sus respectivas barras de error estandar. (Fila Inferior) Gráficos de la frecuencia de DOE en función de la distancia al objeto, para dos objetos de diferente tamaño.

El análisis de la frecuencia de la DOE para las secuencias seleccionadas arrojó resultados similares. A medida que el pez se acerca al objeto la frecuencia de la DOE aumentó y disminuyó su variabilidad (Figura 28). Este resultado se obtuvo para ambas condiciones, la comparación muestra que a partir de una distancia cercana a los 6cm la frecuencia de la DOE aumentó en ambas condiciones. Esto repercute directamente en la velocidad de muestreo sensorial y en la capacidad del animal para codificar los cambios sensoriales. Si consideramos ambos resultados podemos decir que la frecuencia de la DOE por unidad de desplazamiento aumentó de forma significativa en la cercanía al objeto. Para medir este cambio calculamos la cantidad de DOEs por cm de desplazamiento a los 3 y 7,5 cm de distancia al centro del objeto dividiendo la frecuencia de la DOE por la velocidad. Entre estas distancias el pez en presencia del cubo chico pasó de 1.85 DOE/cm a 2.85 DOE/cm, mientras que en presencia del cubo grande pasó de 2.08 DOE/cm a 4.35 DOE/cm. Estos resultados muestran un importante incremento en la frecuencia de muestreo por cm de desplazamiento.

Este aumento en el muestreo dado por los parámetros comportamentales se relaciona a cambios en la imagen eléctrica. Para las secuencias estudiadas analizamos 3 parámetros de la imagen, la amplitud, la intensidad o parámetro D y la máxima pendiente normalizada o SAR.

La figura 29 muestra la relación encontrada para dichos parámetros con la distancia al centro del cubo. La fila superior de la figura 29 muestra los resultados para la amplitud de la imagen. Para ambas condiciones la amplitud disminuyó drásticamente con

la distancia. La comparación muestra que la amplitud de la imagen para el cubo grande resulta mayor a la amplitud de la imagen del cubo chico para cualquier distancia dada. Para estos resultados realizamos un ajuste a una ley de potencia de exponente -3. Ambas curvas ajustaron muy bien a dicha fórmula con R de 0.99923 para el cubo y 0.98745 los cubos de 1 y 27 cm³ respectivamente. En cierta forma esto muestra que la tasa de caída de la amplitud de la imagen es independiente del tamaño (Figura 30). Los resultados para el parámetro D siguieron una tendencia similar (Figura 29 fila 2), lo que sugiere que la intensidad de la imagen depende principalmente de la amplitud de la misma.

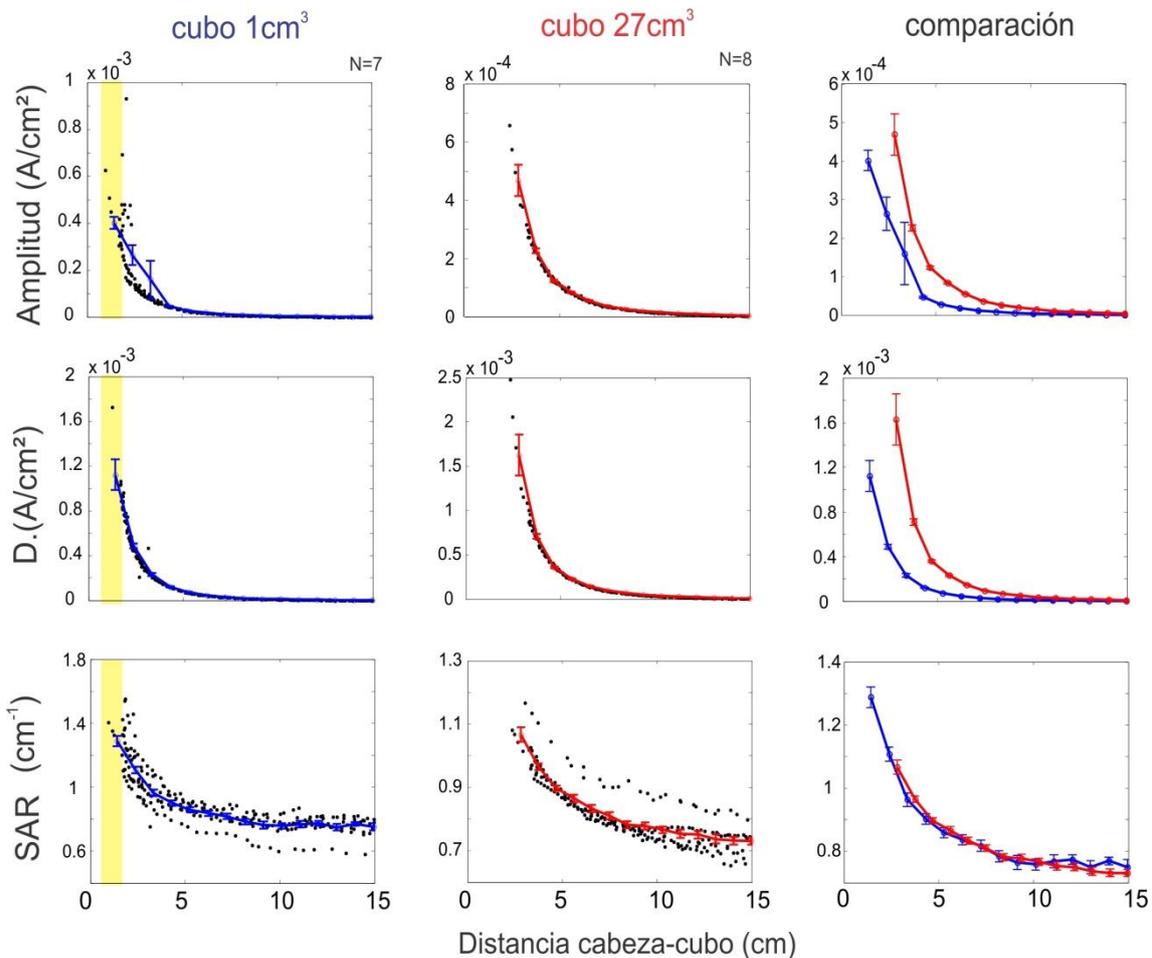


Figura 29. Parámetros de las imágenes eléctricas modeladas en función de la distancia al objeto para objetos de 1 y 27 cm³ (azul y rojo respectivamente). La presentación de los datos sigue el diseño de la figura 28, los puntos negros representan datos crudos de las secuencias mientras que las barras representan el promedio con su error estándar. Los promedios son unidos por una línea de color. (Fila Superior) Gráficos de la dependencia de la amplitud de la imagen eléctrica con la distancia al cubo. (Fila del medio) Gráficos del valor del parámetro D en función de la distancia al objeto. (Fila Inferior) Resultados de la relación entre el parámetro SAR (en este caso promedio de ambas pendientes) y la distancia al objeto. Nótese que la comparación (derecha) muestra la similitud entre los valores de SAR para diferentes tamaños. (Región Amarilla) La región amarilla muestra la región donde el algoritmo de cálculo de la distancia comete imprecisiones en la medida de la misma. El algoritmo toma la distancia entre la cabeza y el objeto, esto funciona mientras el pez no pase al objeto. Esto último sucede en algunas secuencias en las cuales distancias mayores producen imágenes de mayor

amplitud. Para la realización del ajuste (Figura 30) se redujeron las secuencias para eliminar datos donde el pez superara la posición del objeto.

La figura 29 también muestra la relación entre el parámetro SAR y la distancia. El SAR decrece con la distancia en forma similar a la documentada por von der Emde y colaboradores en 1998. En ese trabajo dicha relación fue encontrada experimentalmente para imágenes eléctricas medidas en el costado del pez. Nuestros resultados muestran una relación decreciente similar para el modelado de imágenes generadas por objetos enfrente del pez a partir de secuencias naturales de aproximación a objetos. La comparación de las relaciones encontradas para ambas condiciones resulta en una curva coincidente mostrando que dicha relación es invariante con el tamaño.

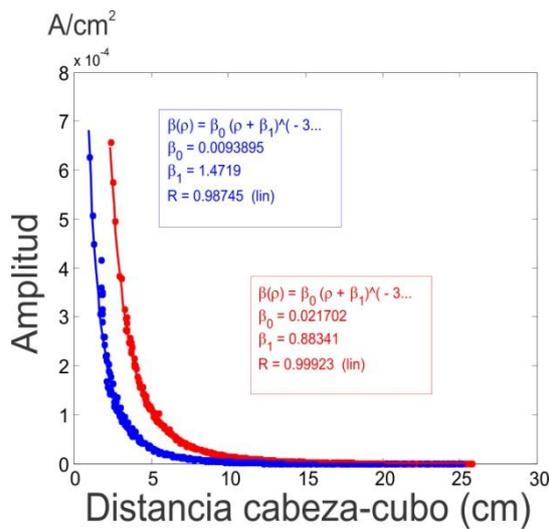


Figura 30. Ajuste por ley de potencias de la relación entre amplitud de la imagen eléctrica y distancia entre la cabeza y el centro del cubo. Para las secuencias de aproximación a cubos de 1 y 27 cm³ (azul y rojo respectivamente) se ajustó una ley de potencias de exponente fijo en -3. Ambos ajustes resultaron con R de 0.98745 y 0.99923 para los cubos de 1 y 27 cm³ respectivamente.

Discusión

En esta sección presentamos resultados recientes sobre la electrorrecepción activa en situaciones de exploración espontánea de objetos. El trabajo apunta a cerrar la brecha entre nuestros conocimientos de las capacidades perceptivas y comportamentales en *G. petersii* y el estudio de las imágenes eléctricas. Para ello presentamos un paradigma experimental de peces en libre exploración de objetos resistivos donde utilizamos video infrarrojo para documentar el comportamiento y múltiples electrodos para registrar la DOE. Este conjunto de datos fue procesado por algoritmos computacionales de análisis de imágenes para obtener información de la posición y forma de peces durante la DOE. Esto permitió el análisis de datos referidos a la posición del pez en relación a los objetos y el modelado de las imágenes eléctricas captadas por el pez para secuencias naturales.

El primer análisis de las características generales de la inspección libre de objetos mostró fuertes tendencias en relación al efecto de un cubo metálico novedoso como inductor de comportamiento de exploración. La figura 25 muestra el efecto del cubo en la distribución espacial de los principales parámetros comportamentales relacionados a la

exploración, la posición, la velocidad y la frecuencia de la DOE. El análisis de los cambios en la distribución espacial de estos tres parámetros permite afirmar que hay un cambio comportamental debido a la presencia del objeto. El objeto atrajo la presencia del pez y generó un cambio en la distribución de la velocidad de nado y la ejecución de nado hacia atrás (Figura 26). En relación a la frecuencia de la DOE, notamos un cambio en la distribución de la misma en presencia del objeto. Especialmente para el objeto de 27 cm³, donde se intuye una bimodalidad de los histogramas unidimensionales y a su vez se nota una cierta centralidad en la distribución bidimensional. Sin embargo, estos datos resultan sumamente ruidosos. Esto se debe a la crudeza del análisis en la cual tomamos videos de larga duración de peces diferentes en un conglomerado de situaciones diferentes. No podemos decir que los peces se encuentren realizando exploración del objeto para el conjunto de los datos, así como no podemos decir que los peces estén realizando siempre el mismo tipo de exploración. La cantidad de datos obtenidos requiere un análisis más fino que agrupe comportamientos similares y estudie las características de los mismos. Aislar comportamientos similares y estudiarlos por separado posiblemente arroje resultados más robustos. Recientemente hemos colaborado con el Dr. Engelmann y el Dr. Geurten de la universidad de Göttingen para identificar prototipos motores en el conjunto de datos mediante algoritmos de clustering secuencial (Braun et al., 2010). Dichos análisis muestran un cambio en el comportamiento locomotor debido a la presencia del objeto (resultados no mostrados). Un análisis de estas características permite describir la esencia de los comportamientos locomotores, obteniendo esquemas teóricos de las partes fundamentales de un comportamiento tipo. A su vez, permitiría eventualmente seleccionar comportamientos específicos de la base de datos para ser agrupados y analizados. Esta aproximación constituye una línea de trabajo muy reciente cuya dirección es la selección automática de datos comportamentales.

En un esfuerzo por estudiar el comportamiento en ausencia de clasificadores automáticos, realizamos una agrupación manual de datos para 1 pez con el objetivo de estudiar un comportamiento cuyo sentido parezca claro y se relacione con la presencia del objeto. Con este fin seleccionamos comportamientos de acercamiento por la facilidad de seleccionar secuencias en las cuales el pez mostrara una “motivación” por acercarse al objeto, es decir que el acercamiento entre el pez y el objeto no resultara de un comportamiento casual sino de la interacción entre lo sensorial y lo motor con el objeto como foco de dicho comportamiento.

Del análisis de dichas secuencias concluimos que existe un cambio en el comportamiento del pez debido a la presencia del objeto. A una distancia determinada al objeto, de aproximadamente 7cm, observamos un incremento en la frecuencia de la DOE concomitante con una disminución de la velocidad del pez. Esto resulta en un cambio importante en la resolución temporal del sistema sensorial. Por otro lado, proponemos que dicho cambio comportamental se debe al cambio en las imágenes eléctricas obtenidas por el pez. Si observamos la figura 29 notamos que a partir de 7 cm hay un cambio sustancial en los parámetros referidos a la intensidad de la imagen eléctrica. Estos resultados, aunque preliminares, sugieren la existencia de un umbral empírico de

activación del frenado cerca del objeto con clara relación con los parámetros descritos en este trabajo. Igualmente, no se descartan otras posibilidades como por ejemplo un control dinámico de la velocidad que no requiera de un umbral de activación.

De los resultados presentados surge la pregunta de cuáles de los parámetros de la imagen estudiados son buenos candidatos como desencadenadores del comportamiento de detención antes de colisionar con el objeto. Por un lado los resultados del trabajo confirman la validez del SAR como un parámetro de la imagen eléctrica relacionado con la distancia al objeto, siendo a su vez invariante con el tamaño. Los resultados de esta sección sumados a los de la sección anterior verifican la validez del parámetro SAR para diferentes situaciones. Por otro lado observamos que el cambio en el comportamiento de disminución de la velocidad y aumento de la frecuencia de la DOE se da a partir de una determinada distancia que corresponde con un aumento en la intensidad de la imagen. Esto podría indicar que un comportamiento tan básico como evitar el contacto no requiere necesariamente del cómputo de la distancia al objeto, sino de la integración del flujo de imágenes para el establecimiento de una ley de control pragmática que le permita al pez frenar previo al contacto. El control del frenado en peces eléctricos de descarga débil podría funcionar de forma similar a lo demostrado para el flujo óptico (Lee, 1976; Lee, 1980). En vez de presenciar la expansión de la imagen, el pez, al acercarse al objeto percibe un aumento vertiginoso de la amplitud de la misma. La amplitud de la imagen sigue una ley de potencias con la distancia al objeto con el mismo exponente para objetos de diferente tamaño (Figura 30). Entonces, la tasa de cambio de la imagen podría ser un parámetro dinámico (de flujo) que permitiría controlar al mismo tiempo las variables de velocidad de nado del pez y distancia al objeto. Esto posibilitaría la ejecución de un programa motor de frenado.

La existencia de programas motores, reglas heurísticas (rules of thumb en inglés) y parámetros dinámicos no quita la importancia de parámetros estáticos como SAR en la realización de tareas perceptivas de otra índole como las documentadas por von der Emde (von der Emde et al., 1998), pero abre espacio para nuestra perspectiva en relación al tipo de claves sensoriales que participan de los comportamientos naturales en estas especies. Por otro lado inspira el estudio de leyes de control como las sugeridas a partir del trabajo presentado en esta sección. Es decir cuáles son las cosas que el pez “sabe” y que puede controlar para realizar un objetivo determinado. Por ejemplo, en la figura 27 mostramos como el pez es capaz de controlar la intensidad de la imagen, pudiendo centralizar la imagen en la fovea, ya sea por controlar la posición del foco de expansión de la imagen o por la comparación entre la intensidad de imagen entre izquierda y derecha. Mantener la simetría entre la intensidad de la imagen en la derecha y la izquierda asegura que el pez se encuentra orientado hacia el objeto. De la misma manera, según mostramos en la figura 30, aumentar la amplitud de la imagen es una buena ley de control para acercarnos a un objeto.

Una manera de verificar que dichas leyes de control llevan a buen puerto es la aplicación de las mismas como reglas de comportamiento de robots virtuales. Utilizando el

modelo enlazado a algún sistema de cálculo computacional podemos probar las leyes de control propuestas. Se puede generar un programa que posicione un modelo del pez en un espacio de dimensiones determinadas donde además se encuentra un objeto en una posición elegida al azar. En base a la imagen inicial calculada por el modelo, un algoritmo computacional puede decidir que el modelo se mueva en una dirección dada por las propiedades de la imagen. A su vez, el movimiento del pez induce un cambio en la imagen que dará información que permitirá al modelo dar el paso siguiente. Cada movimiento es causa y consecuencia. En función del objetivo del “robot” que sería acercarse al objeto, podemos establecer reglas básicas como, por ejemplo, posicionarse de tal forma de obtener una imagen simétrica entre izquierda y derecha y moverse en la dirección en que la imagen aumenta. Un proyecto de estas características podría ayudar a comprender la interrelación entre acción y percepción además de que podría contribuir al desarrollo de robots biomiméticos con sentido eléctrico activo (Boyer et al., 2011; Maciver & Nelson, 2001).

Publicación

Los resultados presentados en esta sección aún no han sido publicados. Algunos datos han sido enviados a publicación como parte de una revisión al Journal of Experimental Biology. El trabajo experimental fue realizado en la Universidad de Bielefeld en el grupo Active Sensing del Jun. Prof. Jacob Engelmann. El diseño del dispositivo fue realizado en colaboración durante una pasantía del estudiante en dicho laboratorio. Los experimentos fueron realizandos mayoritariamente por Volker Hofmann. El modelado fue realizado enteramente por el maestrando.

Discusión General

El objetivo final del estudio de la electrorrecepción activa consiste en entender la fenomenología del sentido en lo que respecta a la formación, la codificación de imágenes y el procesamiento de las mismas. En esta tesis ahondamos en solamente uno de estos tres universos, el de la generación de imágenes, mostrando la complejidad de un sistema que depende de la geometría, la fisiología, la física, el control y la dinámica para la generación de claves sensoriales.

En la primera sección mostramos como la geometría y la fisiología del OE determinan que la formación de imágenes en diferentes regiones de la piel de *G. omarorum* siga reglas diferentes. Por un lado, la región de la cabeza sigue reglas de formación de imágenes similares a las descritas para *G. petersii*, otorgando a esta especie la capacidad de percibir la capacitancia de los objetos, el color eléctrico. La similitud entre *G. omarorum* y *G. petersii* en cuanto a la generación de imágenes en la fovea muestra como las adaptaciones en la geometría corporal hacen que dos sistemas de generación de la descarga diferentes cumplan con objetivos similares de manera similar (Budelli & Caputi, 2000; Caputi et al., 2012; Caputi et al., 2002).

En el resto del cuerpo la formación de imágenes sigue reglas que diferencian a *G. omarorum* de especies con OE localizado. Para esta región de la superficie electrosensorial el campo cambia de dirección en el transcurso de la DOE, esto actúa como un cambio en la “iluminación” de los objetos. La integración de toda la imagen durante la DOE, mediante el cálculo del RMS resulta en una imagen eléctrica que capta de mejor manera la forma y la posición del objeto. El RMS es tan solo una posibilidad del tipo de parámetro que el pez podría computar para obtener información sobre el objeto. Vale la pena destacar, que más allá de cuál sea dicho parámetro, las DOE de este pez genera más información de los objetos explorados. Por esta razón *G. omarorum* es una especie idónea para estudiar una característica peculiar dentro de los sentidos reaférentes, la de generar un flujo de imágenes sin modificar su posición. Otros peces de OE distribuido podrían presentar formación de imágenes con esquemas similares tanto en lo que refiere a la formación de imágenes en la fovea como en la perifovea.

La geometría del pez y la fisiología del OE determinan los campos generados alrededor del pez los cuales polarizan los objetos para generar OPF que se traducen en imágenes eléctricas. Las propiedades de las imágenes dependen de los campos generados alrededor del pez y de las propiedades de los objetos y del medio. Si conocemos las reglas de formación de las imágenes podemos relacionar propiedades de los objetos con parámetros de las imágenes que estos generan. Estas claves sensoriales de las imágenes, o secuencias de imágenes, pueden ser extraídas y codificadas por los sistemas neurales del animal para conocer los objetos del ambiente y sus propiedades. En la primera sección se muestran las complejas reglas de formación de las imágenes en *G. omarorum*, en la segunda y tercera sección se profundiza en el estudio de las claves sensoriales para *G.*

petersii, un pez con órgano eléctrico concentrado y mecanismo de formación de imágenes simple.

Se analiza y discute sobre la plausibilidad del uso por parte del pez de algunos parámetros de las imágenes estáticas. Resultados de las secciones 2 y 3 extienden la aplicabilidad del parámetro SAR para imágenes en 2D cerca de la cabeza del pez (primera vez que imágenes generadas allí se estudian en forma sistemática) y por otro lado en la generación de secuencias de imágenes en la aproximación a objetos. Ambos trabajos muestran que el parámetro SAR (medida de la nitidez de la imagen) disminuye con la distancia y es a su vez invariante con el tamaño. Esto es consistente con la bibliografía (Schwarz & von der Emde, 2001; Sicardi et al., 2000; von der Emde et al., 1998).

Al mismo tiempo ambas secciones proponen la aplicación de parámetros dinámicos para resolver el problema de la distancia. En ambos casos se relaciona la aplicación de parámetros dinámicos, o de flujo, a la ejecución de un comportamiento determinado. La intención del trabajo es integrar, el estudio del sentido eléctrico y las claves sensoriales, al registro, y el análisis, del movimiento natural y espontáneo del pez. Diseñamos un paradigma experimental donde peces de la especie *G. petersii*, atractiva por su variado y documentado comportamiento, fueron expuestos y resultaron atraídos a la exploración de objetos novedosos en el ambiente: cubos metálicos de distinto tamaño. Pudimos registrar el movimiento y las DOE del pez y documentar los cambios en la distribución de parámetros comportamentales en presencia y ausencia del objeto. Los comportamientos de exploración observados con dicho paradigma permitieron el modelado del flujo sensorial en dos casos diferentes.

En la sección 2 mostramos que en el comportamiento de *va et vient* la pendiente máxima normalizada (SARt) de las imágenes temporales generadas en el costado del pez se relaciona con la distancia lateral al objeto de manera invariante con el tamaño del mismo. En otras palabras, el pez podría inferir la distancia lateral a objetos mediante el procesamiento de la tasa de cambio en las imágenes eléctricas mientras realiza un movimiento de exploración estereotipado. El PMA conocido como *va et vient* podría ser un comportamiento motor generador de información sobre las propiedades de los objetos cercanos de la misma forma que pasar una mano rítmicamente sobre una superficie nos brinda información sobre las cualidades de la misma.

La tasa de cambio en las imágenes eléctricas podría tener un rol importante en varios comportamientos. De la misma forma que el flujo sensorial en visión ha sido asociado a la resolución de numerosas tareas perceptivas. Estudiando el comportamiento de acercamiento, en la sección 3, mostramos que la amplitud de la imagen eléctrica sigue una ley de potencias con la distancia que tiene el mismo exponente para cubos de diferente tamaño. La velocidad de cambio de la imagen con la distancia podría ser una indicación de la cercanía al objeto. Cuanto más cerca al objeto la imagen cambia más drásticamente (una relación comparable a la que encontramos en el paralaje, o durante *el va et vient*). Claramente en el caso de un pez acercándose a un objeto los cambios en la amplitud de la imagen dependerán no solo de la distancia al objeto, sino de la velocidad

con la que el pez se mueve. De acuerdo a lo descrito en visión en los trabajos de Lee sobre el frenado en función del flujo óptico, no es necesario tener información independiente de distancia y velocidad para realizar un frenado eficiente (Lee, 1976). En visión la tasa de expansión de la imagen es la clave sensorial a partir de la cual se computa el tiempo al contacto para efectuar el frenado. De igual forma, a partir de los cambios en la amplitud de imagen, el pez podría establecer una ley de control de la velocidad que permita evitar la colisión con el objeto.

En las secuencias de aproximación estudiadas registramos un aumento de la frecuencia de la DOE concomitante con la disminución de la velocidad. Este aumento de la frecuencia de muestreo sensorial acompasa los cambios en la amplitud de la imagen eléctrica. El cambio en la frecuencia de la DOE es fundamental en el control del flujo sensorial.

En esta tesis mostramos que la electrorrecepción activa no es un sentido activo solamente en la producción de la energía portadora, sino que se modifica activamente la percepción con cambios de perspectiva en la “iluminación” (Sección 1), comportamientos motores específicos (*va et vient*: Sección 2) y mediante la modificación de la resolución temporal del sistema (Sección 3). Existen dos bucles de acción-percepción integrados. Por un lado el movimiento del pez genera cambios en la imagen que provocan un movimiento determinado del pez. Cada movimiento del pez es consecuencia de la información obtenida en imágenes anteriores pero al mismo tiempo es causa de la extracción de información de la escena. Por otro lado existe un bucle de modificación de la frecuencia de la DOE, donde cambios de cada vez mayor magnitud en la imagen desatan un aumento de frecuencia que mejora la resolución temporal con la que se miden los cambios en las imágenes. Este segundo bucle mantiene al sistema en una situación de registro adecuado de la información del ambiente. Ambos bucles cooperan de forma sinérgica para guiar eficazmente el comportamiento de acercamiento al objeto.

Este esquema es compartido con especies como los murciélagos, los cuales alteran la percepción mediante el cambio en la posición y también mediante la modificación de la frecuencia de las emisiones vocales al acercarse a la presa (Novick, 1965; Novick & Vaisnys, 1964). Que dos especies tan poco emparentadas compartan esquemas de acción y percepción similares indica la existencia de principios subyacentes generales aplicables a los distintos sentidos activos. Revisiones comparativas han mostrado que la similitud abarca además a los algoritmos básicos llevados a cabo por las estructuras neurales encargadas del procesamiento de la información sensorial (Crapse & Sommer, 2008). Tanto los mormíridos como los murciélagos presentan descarga corolaria que controla la entrada sensorial en cada iteración del sistema.

Finalmente, la convergencia en el conocimiento que surge de comparar todos los sistemas sensoriales sugiere un marco teórico que subyace a todos los sentidos, ya sean activos o pasivos. Así como el estudio del sentido eléctrico activo ha aportado al conocimiento general sobre los sentidos, el estudio del sentido eléctrico debe nutrirse del avance en los estudios del flujo óptico, de la implementación de robots con sentido

eléctrico, de la comparación con otros sentidos activos y de la comparación y contraste entre especies electrorreceptoras.

Financiamiento

Este trabajo fue financiado por la ANII con una beca de Maestría, por la CSIC con una pasantía en el exterior, por la CSIC por proyecto de I+D, por el PEDECIBA, y por el proyecto ANGELS del programa 7mo Marco de la Unión Europea.

Referencias

- Assad, C. 1997. Electric field maps and boundary element simulations of electrolocation in weakly electric fish. Pasadena, California: California Institute of Technology.
- Assad, C., Rasnow, B. & Stoddard, P. K. 1999. Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J Exp Biol*, 202, 1185-93.
- Babineau, D., Lewis, J. E. & Longtin, A. 2007. Spatial acuity and prey detection in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol*, 3, e38.
- Babineau, D., Longtin, A. & Lewis, J. E. 2006. Modeling the electric field of weakly electric fish. *J Exp Biol*, 209, 3636-51.
- Bacher, M. 1983. A new method for the simulation of electric fields, generated by electric fish, and their distortions by objects. *Biol Cybern*, 47, 51-8.
- Belbenoit, P. 1970. Conditionnement instrumental de l'électroperception des objets chez *Gnathonemus petersii*. *Z. vergl. Physiol.*, 192-204.
- Bell, 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 which is modified by reafferent input. *Science*, 214, 450-53.
- Bell, C. C. 1982. Properties of a modifiable efference copy in an electric fish. *J Neurophysiol*, 47, 1043-56.
- Bell, C. C., Caputi, A., Grant, K. & Serrier, J. 1993. Storage of a sensory pattern by anti-Hebbian synaptic plasticity in an electric fish. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 90, 4650-4.
- Bell, C. C. & Grant, K. 1989. Corollary discharge inhibition and preservation of temporal information in a sensory nucleus of mormyrid electric fish. *J Neurosci*, 9, 1029-44.
- Bennett, M. 1971. Electroreception. In: *Fish Physiology* (Ed. by Hoar, W. & Randall, D.), pp. 493-574: Academic Press.
- Bennett, M. V. & Grundfest, H. 1959. Electrophysiology of electric organ in *Gymnotus carapo*. *J Gen Physiol*, 42, 1067-104.
- Berg, R. W. & Kleinfeld, D. 2003. Rhythmic whisking by rat: retraction as well as protraction of the vibrissae is under active muscular control. *J Neurophysiol*, 89, 104-17.
- Borst, A. & Egelhaaf, M. 1989. Principles of visual motion detection. *Trends Neurosci*, 12, 297-306.

- Boyer, F., Stefanini, C., Ruffier, F. & Viollet, S. 2011. Special issue featuring selected papers from the International Workshop on Bio-Inspired Robots (Nantes, France, 6-8 April 2011). *Bioinspir Biomim*, 7, 020201.
- Braun, E., Geurten, B. & Egelhaaf, M. 2010. Identifying prototypical components in behaviour using clustering algorithms. *PLoS One*, 5, e9361.
- Budelli, R., Caputi, A., Gomez, L., Rother, D. & Grant, K. 2002. The electric image in *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris*, 96, 421-9.
- Budelli, R. & Caputi, A. A. 2000. The electric image in weakly electric fish: perception of objects of complex impedance. *J Exp Biol*, 203 Pt 3, 481-92.
- Caputi, A. & Budelli, R. 1995. The electric image in weakly electric fish: I. A data-based model of waveform generation in *Gymnotus carapo*. *J Comput Neurosci*, 2, 131-47.
- Caputi, A., Budelli, R., Grant, K. & Bell, C. 1998. The electric image in weakly electric fish: II. Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *J. Exp. Biol.*, 201, 2115-2128.
- Caputi, A., Macadar, O. & Trujillo-Cenoz, O. 1989. Waveform generation in *Gymnotus Carapo*. III. Analysis of the fish body as an electric source. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 173, 361-370.
- Caputi, A. A. 2004. Contributions of electric fish to the understanding sensory processing by reafferent systems. *Journal of Physiology-Paris*, 98, 81-97.
- Caputi, A. A., Aguilera, P. A. & Pereira, A. C. 2012. Active electric imaging: body-object interplay and object's "electric texture". *PLoS One*, 6, e22793.
- Caputi, A. A., Castello, M. E., Aguilera, P. & Trujillo-Cenoz, O. 2002. Electrolocation and electrocommunication in pulse gymnotids: signal carriers, pre-receptor mechanisms and the electrosensory mosaic. *J Physiol Paris*, 96, 493-505.
- Comas, V. & Borde, M. 2010. Neural substrate of an increase in sensory sampling triggered by a motor command in a gymnotid fish. *J Neurophysiol*, 104, 2147-57.
- Crapse, T. B. & Sommer, M. A. 2008. Corollary discharge across the animal kingdom. *Nat Rev Neurosci*, 9, 587-600.
- Chen, L., House, J. L., Krahe, R. & Nelson, M. E. 2005. Modeling signal and background components of electrosensory scenes. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 191, 331-45.
- David, C. T. 1982. Compensation for height in the control of groundspeed by *Drosophila* in a new, Barbers Pole wind-tunnel. *J Comp Physiol* 485-493.
- Engelmann, J., Bacelo, J., van den Burg, E. & Grant, K. 2006. Sensory and motor effects of etomidate anesthesia. *J Neurophysiol*, 95, 1231-43.
- Fotowat H, H. R. a. K. R. 2012. Wireless recording and computational modeling of natural electrosensory input in freely swimming electric fish. *Front. Behav. Neurosci. Conference Abstract: Tenth International Congress of Neuroethology.* , doi: 10.3389/conf.fnbeh.2012.27.00216.
- Franceschini, N., Ruffier, F. & Serres, J. 2007. A bio-inspired flying robot sheds light on insect piloting abilities. *Curr Biol*, 17, 329-35.
- Gibson, E. J., Gibson, J. J., Smith, O. W. & Flock, H. 1959. Motion parallax as a determinant of perceived depth. *J Exp Psychol*, 58, 40-51.
- Gibson, J. J. 1950. *The Perception of the Visual World*. Boston: Houghton Mifflin.
- Gibson, J. J. 1958. Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *Br J Psychol*, 49, 182-94.
- Gomez, L. 2001. Codificación y procesamiento de la imagen eléctrica en *Gnathonemus petersii*. In: *Facultad de Ciencias, Biomatemáticas - C.N.R.S, Gif-sur-yvette*. Montevideo: PEDECIBA, Udelar.
- Gomez, L., Budelli, R., Grant, K. & Caputi, A. A. 2004. Pre-receptor profile of sensory images and primary afferent neuronal representation in the mormyrid electrosensory system. *J Exp Biol*, 207, 2443-2453.

- Grant, K., Bell, C. & Han, V. 1996. Sensory expectations and anti-Hebbian synaptic plasticity in cerebellum-like structures. *J Physiol Paris*, 90, 233-7.
- Grant, R. A., Mitchinson, B., Fox, C. W. & Prescott, T. J. 2009. Active touch sensing in the rat: anticipatory and regulatory control of whisker movements during surface exploration. *J Neurophysiol*, 101, 862-74.
- Helmholtz, H. 1925. *Physiological Optics*. J. P. Southall Ed, Optical Society of America.
- Hofmann, V., Sanguinetti-Scheck, J. I., Gomez-Sena, L. & Engelmann, J. 2012. From static electric images to electric flow: Towards dynamic perceptual cues in active electroreception. *J Physiol Paris*.
- Hunter, P. & Pullan, A. 2002. FEM/BEM NOTES. lola.unimo.it/~fonda/DISPENSA_Tb_html/Programma/Prog_TB_4/Dipolo/fembemnotes.pdf.
- Johansson, G. 1973. Monocular movement parallax and near-space perception. *Perception*, 2, 135-146.
- Kalmijn, A. J. 1971. The electric sense of sharks and rays. *J Exp Biol*, 55, 371-83.
- 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*. *Bioelectrogenesis*, (ed. C. Chagas y A. Paes de Carvalho), pp. 102-112.
- Kirschner, W. H. & Srinivasan, M. V. 1989. Freely flying honeybees use image motion to estimate object distance. *Naturwissenschaften*, 281-282.
- Kohonen, T. & Oja, E. 1976. Fast adaptive formation of orthogonalizing filters and associative memory in recurrent networks of neuron-like elements. *Biol Cybern*, 21, 85-95.
- Lavoue, S., Miya, M., Arnegard, M. E., Sullivan, J. P., Hopkins, C. D. & Nishida, M. 2012. Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in african and South american weakly electric fishes. *PLoS One*, 7, e36287.
- Lee, D. N. 1976. A theory of visual control of braking based on information about time-to-collision. *Perception*, 5, 437-59.
- Lee, D. N. 1980. The optic flow field: the foundation of vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 290, 169-79.
- Lee, D. N. & Lishman, J. R. 1975. Visual proprioceptive control of stance. *Journal of Human Movement studies*, 87-95.
- Lissmann, H. W. & Machin, K. E. 1958. The mechanisms of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish. *J. Exp. Biol*, 35, 457-486.
- 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.
- Macadar, O., Lorenzo, D. & Velluti, J. C. 1989. Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 165, 353-360.
- Maciver, M. & Nelson, M. 2001. Towards a Biorobotic Electrosensory System. *Autonomous Robots*, 11, 263-266.
- MacIver, M. A., Sharabash, N. M. & Nelson, M. E. 2001. Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: motion analysis and effects of water conductivity. *J Exp Biol*, 204, 543-57.
- Migliaro, A., Caputi, A. A. & Budelli, R. 2005. Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol*, 1, 123-31.
- Munz, H., Claas, B. & Fritsch, B. 1982. Electrophysiological evidence of electroreception in the axolotl *Siredon mexicanum*. *Neurosci Lett*, 28, 107-11.
- Nelson, M. E. & Maciver, M. A. 1999. Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *J Exp Biol*, 202, 1195-203.

- Novick, A. 1965. Echolocation of flying insects by the bat, *Chilonycteris psilotis*. *Biological Bulletin*, 297-314.
- Novick, A. & Vaisnys, J. R. 1964. Echolocation of flying insects by the bat, *Chilonycteris parnellii*. *Biological Bulletin*, 478-488.
- Pedraja, F. 2012. Modelo computacional de *Gymnothus omarorum*: un pez de pulso con órgano eléctrico distribuido. In: *Biomatemáticas, Facultad de Ciencias*. Montevideo: UdelaR.
- Poggio, T. & Reichardt, W. 1976. Visual control of orientation behaviour in the fly. Part II. Towards the underlying neural interactions. *Q Rev Biophys*, 9, 377-438.
- Poincaré, H. 1914. *La valeur de la science*. Paris,: E. Flammarion.
- Rasnow, B. 1996. The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus leptorhynchus*. *J. Comp. Physiol. A*, 178, 397-411.
- Rasnow, B. & Bower, J. M. 1997. Imaging with electricity: How weakly electric fish might perceive objects. In: *Proceedings of Computational Neuroscience: Trends in research 1997*. New York: Plenum press, London.
- Reichardt, W. & Poggio, T. 1976. Visual control of orientation behaviour in the fly. Part I. A quantitative analysis. *Q Rev Biophys*, 9, 311-75, 428-38.
- Rodriguez-Cattaneo, A. & Caputi, A. A. 2009. Waveform diversity of electric organ discharges: the role of electric organ auto-excitability in *Gymnotus* spp. *J Exp Biol*, 212, 3478-89.
- Rogers, B. J. 1993. Motion parallax and other dynamic cues for depth in humans. *Rev Oculomot Res*, 5, 119-37.
- Roth, A. & Schlegel, P. 1988. Behavioral evidence and supporting electrophysiological observations for electroreception in the blind cave salamander, *Proteus anguinus* (Urodela). *Brain Behav Evol*, 32, 277-80.
- Rother, D. 2003. Simulaciones de imágenes eléctricas en peces eléctricos de descarga débil. In: *Biomatemáticas, Facultad de Ciencias*. Montevideo: UdelaR.
- Rother, D., Migliaro, A., Canetti, R., Gomez, L., Caputi, A. & Budelli, R. 2003. Electric images of two low resistance objects in weakly electric fish. *Biosystems*, 71, 169-77.
- Sanguinetti-Scheck, J. I., Pedraja, E. F., Cilleruelo, E., Migliaro, A., Aguilera, P., Caputi, A. A. & Budelli, R. 2011. Fish geometry and electric organ discharge determine functional organization of the electrosensory epithelium. *PLoS One*, 6, e27470.
- Scheich, H., Langner, G., Tidemann, C., Coles, R. B. & Guppy, A. 1986. Electroreception and electrolocation in platypus. *Nature*, 319, 401-2.
- Schwarz, S. & von der Emde, G. 2001. Distance discrimination during active electrolocation in the weakly electric fish *Gnathonemus petersii*. *J Comp Physiol [A]*, 186, 1185-97.
- Sherrington, C. S. 1906. On the proprioceptive system specially in its reflex aspect. *Brain* 29, 467-482.
- Sicardi, E. A., Caputi, A. & Budelli, R. 2000. Physical basis of distance discrimination in weakly electric fish. *Physica A*, 283, 86-93.
- Sim, M. & Kim, D. 2010. Electrolocation based on tail-bending movements in weakly electric fish. *J Exp Biol*, 214, 2443-50.
- Sobel, E. 1990. The locust's use of motion parallax to measure distance. *J Comp Physiol A* 5, 579-588.
- Srinivasan, M. V. 2011. Honeybees as a model for the study of visually guided flight, navigation, and biologically inspired robotics. *Physiol Rev*, 91, 413-60.
- Sun, H. J., Carey, D. P. & Goodale, M. A. 1992. A mammalian model of optic-flow utilization in the control of locomotion. *Exp Brain Res*, 91, 171-5.
- Toerring, M. & Belbenoit, P. 1979. Motor programmes and electroreception in mormyrid fish. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 4, 369-379.

- Toerring, M. J. & Moller, P. 1984. Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish. *Behav Brain Res*, 12, 291-306.
- Trujillo-Cenoz, O., Lorenzo, D. & Caputi, A. 1990. Waveform generation of the electric organ discharge in *Gymnotus carapo*. I. Anatomical aspects. . In: *Fundamental Neurobiology.*: Departamento de Publicaciones. Universidad de la República. Montevideo Uruguay.
- Ulanovsky, N. & Moss, C. F. 2008. What the bat's voice tells the bat's brain. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 105, 8491-8.
- 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., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R. & Grant, K. 1998. Electric fish measure distance in the dark. *Nature*, 395, 890-4.
- von Holst, E. & Mittelstead, H. 1950. Das Reafferenzprinzip Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften*, 37, 464-476.
- Warren, W. H., Jr., Kay, B. A., Zosh, W. D., Duchon, A. P. & Sahuc, S. 2001. Optic flow is used to control human walking. *Nat Neurosci*, 4, 213-6.
- Watson D, B. J. 1979. Frequency response characteristics of electroreceptors in the weakly electric fish, *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*, 191-202.

Apéndice



Fish Geometry and Electric Organ Discharge Determine Functional Organization of the Electrosensory Epithelium

Juan Ignacio Sanguinetti-Scheck¹, Eduardo Federico Pedraja¹, Esteban Cilleruelo², Adriana Migliaro¹, Pedro Aguilera², Angel Ariel Caputi², Ruben Budelli^{1*}

1 Departamento de Biología Celular y Molecular, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay, **2** Departamento de Neurociencias Integrativa, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay

Abstract

Active electroreception in *Gymnotus omarorum* is a sensory modality that perceives the changes that nearby objects cause in a self-generated electric field. The field is emitted as repetitive stereotyped pulses that stimulate skin electroreceptors. Differently from mormyriiformes electric fish, gymnotiformes have an electric organ distributed along a large portion of the body, which fires sequentially. As a consequence shape and amplitude of both, the electric field generated and the image of objects, change during the electric pulse. To study how *G. omarorum* constructs a perceptual representation, we developed a computational model that allows the determination of the self-generated field and the electric image. We verify and use the model as a tool to explore image formation in diverse experimental circumstances. We show how the electric images of objects change in shape as a function of time and position, relative to the fish's body. We propose a theoretical framework about the organization of the different perceptive tasks made by electroreception: 1) At the head region, where the electrosensory mosaic presents an electric fovea, the field polarizing nearby objects is coherent and collimated. This favors the high resolution sampling of images of small objects and perception of electric color. Besides, the high sensitivity of the fovea allows the detection and tracking of large faraway objects in rostral regions. 2) In the trunk and tail region a multiplicity of sources illuminate different regions of the object, allowing the characterization of the shape and position of a large object. In this region, electroreceptors are of a unique type and capacitive detection should be based in the pattern of the afferents response. 3) Far from the fish, active electroreception is not possible but the collimated field is suitable to be used for electrocommunication and detection of large objects at the sides and caudally.

Citation: Sanguinetti-Scheck JI, Pedraja EF, Cilleruelo E, Migliaro A, Aguilera P, et al. (2011) Fish Geometry and Electric Organ Discharge Determine Functional Organization of the Electrosensory Epithelium. PLoS ONE 6(11): e27470. doi:10.1371/journal.pone.0027470

Editor: Daphne Soares, University of Maryland, United States of America

Received: July 4, 2011; **Accepted:** October 17, 2011; **Published:** November 11, 2011

Copyright: © 2011 Sanguinetti-Scheck et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: We received grants from the 7th Frame Program of the European Union (to Ruben Budelli and Angel Caputi) as a part of ANGELS project (<http://www.theangelsproject.eu>), CSIC (Universidad de la Republica Oriental del Uruguay, to Ruben Budelli) and the Dinacyt (Uruguay, to Ruben Budelli). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: rbudelli@gmail.com

Introduction

Electroreceptive fish detect nearby objects by processing the information contained in the distribution of electric currents through their skin [1]. In weakly electric fish these currents are self-generated by the Electric Organ Discharge (EOD) with a species-specific waveform. The field generated is disturbed by surrounding objects modifying the basal transepidermal voltage or current density: this distortion (the difference or quotient between the transepidermal voltage or current density, through the fish skin, in the presence and the absence of the object) was defined as the electric image and allows the fish to infer parameters of the scene, as shape and distance [2,3,4]. Either transepidermal voltage or current densities have been considered to be the specific stimuli for the electroreceptors embedded in the fish skin [5]. These receptors transduce and encode the electric image into a neural image, which is the first neural representation of the external world [6].

In electrosensory perception, each object generates a signal that results from the deformation it induces on the fish's electric field.

This deformation is a virtual field, called “object perturbing field” by Lissmann and Machin (1958) [1]. The object perturbing field is not directly measurable, but it is computable from the electric field in the presence of the object minus the electric field in its absence, called “basal field.” As any electric field, the object perturbing field can be considered as caused by a distribution of electric sources on the borders of the object: the “stamp” [7] (Caputi et al, 2008). This stamp is the consequence of the object's “imprimence” when it is in the presence of the electric field [1]. These sources generate a change in the field that interacts with other objects. Thus, the effect of a given object not only generates its own image but also modifies the images of other objects [8,9].

Evolution has adopted different strategies for the generation of the EODs: continuous sine-wave-like or pulsatile. These two strategies are represented in the two different families of fishes evolved independently in Africa and America. Electric organs have different locations and anatomic plans: concentrated or distributed along the fish body [10]. The temporal and spatial dynamics of the EOD depend on the anatomy and position of the electric organ (EO) in the body, innervations pattern, the shape of

the body, the electrical properties of the tissues surrounding the EO and the conductivity of the medium.

Concentrated organs (as those of *G. petersii*) produce fields and images with the same temporal shape everywhere. The amplitudes vary depending on the distance to the EO and to the fish's body [2]. In distributed organs as those of *G. omarorum*, (a new described species previously indentified in most studies on EO as *G. carapo*), sources located at different positions along the EO contribute with different temporal shapes and amplitudes reflecting the innervation patterns and sequence of activation of the electrogeneration units. Consequently, fish with distributed organs (as *G. omarorum*) produce fields and images with site specific temporal shapes. [11,12,13].

Theoretical analysis of image generation has yielded models that predict with acceptable accuracy the electrosensory stimuli. The first theoretical model focused on the effects that an object causes on the electric field [1]. The importance of the fish's body physical properties, geometry, resistance and the characteristics of the sources, were later taken into account [14,15,16]. These, essentially finite element models, allowed us to estimate the electric images of single resistive or capacitive objects [5]. These models are still being used and yield useful predictions and insights for electrolocation[17,18]. Assad (1997) and Rasnow (1996) [19,20] introduced the Boundary Element Methods (BEM) to predict the field and images of objects. Rother et al (2003) [5] merge realistic models based on physical measurements of the fish's body and sources with BEM to yield a precise prediction of electric image in *G. petersii*. This model allowed also evaluating the role of the fish's body and skin resistance in active electrolocation [6].

In fish with concentrated EO as *G. petersii* the field can be modeled as produced by a single dipole at the tail of the fish, with its amplitude varying as a function of time. As a consequence the field at any point has the same direction and the same temporal course.

Fish with distributed organs pose larger difficulties because of the complexity of the EO and the EOD. Since the discharge can change rapidly in time and space, modeling must contemplate these two variables. This is the focus of the present article, where we use a model of the field and electric images to understand image formation in *G. omarorum*. Our simulations indicate the existence of three electrosensory zones: a head zone in which the basal field is collimated (*i.e.*, almost in a fixed direction along the EOD) and coherent (*i.e.* it has the same time course); a trunk and tail zone in which the field is neither collimated nor coherent and a far field zone where the field is collimated but is not large enough to generate images of objects placed in such zone.

As happens in *G. petersii*, the shape of the head's local EOD (LEOD) produced in the presence of a resistive object will change in amplitude but not in shape and the image is defined by a function: the change in amplitude of the LEOD in the presence and the absence of the object mapped on the skin surface. When the object is capacitive, the LEOD changes in amplitude and in shape. Thus, the images inform, not only of intensity, but also about some qualia, we called "electric color" [6,21]. In addition the collimation improves the efficiency of the high resolution mosaic present at the perioral region.

At the trunk and tail zone the multiple sources allow for the "illumination" of large objects from different directions. The resulting image is a more faithful representation than the one achieved by illuminating the object from a localized source.

Finally, the far electric fields may carry information to conspecifics or can be modified by very large contextual elements like water surface.

These differential characteristics integrate a theoretical scheme about how electrosensibility is used by gymnotiform fish to process information from the environment.

Methods

The model

Electric images and fields were calculated using the BEM's based software that has been previously described [5,6].

We defined the scene by setting the geometry and location of the electric fish and the objects with their different impedances, shapes and sizes. Water, internal, and skin conductivities were specified according to experimental measurements [15]. Objects shapes, including the fish body, were approximated by a surface composed by triangles. Although the fish shape is kept constant throughout this article, the model allows its modification if required. For each scene, electric fields and images were calculated. Graphics were made by MATLAB (MathWorks, Natick, MA, USA) standard subroutines.

The geometry of a 15 cm long *G. omarorum* was reconstructed with the aid of two pictures: one from above and the other from the side. The EO was simulated by 8 poles placed between the pectoral girdle and the tail. This is equivalent to having 7 dipoles whose time course was determined by measuring the electromotive force (EMF) of the Thevenin equivalent for seven contiguous segments of *G. omarorum* using the air gap method[22]. The positions of the 8 sources in the model correspond to those of the electrodes in the air gap method. Since at each instant total current is zero, the potential at infinite is null.

Test of the model

In order to check the results of the model, we compare the voltage fields produced by the model with those obtained experimentally. For that, we immobilize the fish with a bridal veil in order to make the measurements. Experiments were performed following the guidelines of the CHEA (Comisión Honoraria de Experimentación Animal, ordinance 4332-99, Universidad de la República Oriental del Uruguay) and approved by the Animal Ethics Committee of the Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (protocol number 001/03/2011).

We compared the model predictions with experimental measurements of the potential in the absence of objects. Results obtained with different water conductivities were also compared. Field potentials were measured between the intersection points of a rectangular lattice on the side of the fish and a fixed far reference. The recording points were scanned using an adapted plotter driven by a computer. Electrode tips were moved step-by-step along series of points on a previously defined plane using a computer controlled X-Y plotter (HP 7015A). This device allowed us a precise (less than 50 micrometers) control and recording of the active electrode position. Previously to the experiment, electrode trajectory was defined. On the side of the body equally spaced positions along a line following the skin were explored.

Signals were digitized at least at 20 kHz per channel and amplified enough to have at least 12 bits resolution (AM systems-1800, 10–10000 Hz band pass). Data acquisition was made in epochs of 550–700 ms, starting 100 ms after the electrode movement ceased. Five to seven channels were recorded in each experiment: a) the head to tail EOD recorded between two electrodes placed on the main axis of the fish at opposite faces of the tank; b) the local field (3 channels) and c) the potential, d) the X and Y positions of the electrode on the horizontal plane and e) a computer emitted trigger signal that started the acquisition after

the electrode had reached each pre-programmed X-Y position. We used a head-tail recording to align temporally the potentials recorded at each point.

Results

We will show first how the Model of *Gymnothus omarorum* (MoGO) reproduces experimental results. Afterwards, we show how the sources along the EO generate the field and how resistive objects distort this field generating images on MoGO's skin.

Testing MoGO

For testing the model, we compare the simulations and experimental data obtained from the same scene, particularly: 1) the basal field and 2) the effect of water conductivity on the basal field.

Test 1: Figure 1 compares the electric potentials produced by the model (lower panels) with the experimentally determined (upper panels), for each component of the EOD (V1 to V4). The similitude between experimental and model results is evident. These results also show the changes in polarity which can be easily deduced by the head-tail measure (Fig. 1, insets). The result predicted by the model for the complete EOD can be found in Video S1.

Test 2: we calculate the basal electric field with both, the model and the experimental setup for different water conductances. Figure 2 shows, that a decrease in medium conductance

determines an increase of the electric field intensity. Small quantitative differences could be related to the electrocytes sensitivity to changes in the sources generated as a function of longitudinal currents [23]. In addition, for a lower conductance the field spreads further away. These results, shown only for V3 and V4, were verified for the complete discharge of *G. omarorum* (results not shown). This demonstrates that MoGO is suited for simulating complex scenes including changes in context.

From sources to fields

In asynchronously firing distributed EO, the field in different points depends on both the time course of the source's amplitude and the position of the source. Obviously, since rostral sources are excited first and caudal ones later, the EO starts generating a larger field close to the head and afterwards the caudal sources will produce larger fields around the tail. But the size and shape of the field depends also on the position of a given source along the fish's body. For making this clearer, we studied how the fish shape and internal conductivity affects the generation of the basal field. The way in which sources inside the fish generate current densities on the fish skin is important, since these currents determine the field in the whole environment.

Figure 3 shows the profile of the current density (or its equivalent: the electric fields) generated by equal and individual sources placed in different positions on the midline of the fish's body. Sources located at different positions in the body of the fish generate different patterns of transepithelial density currents

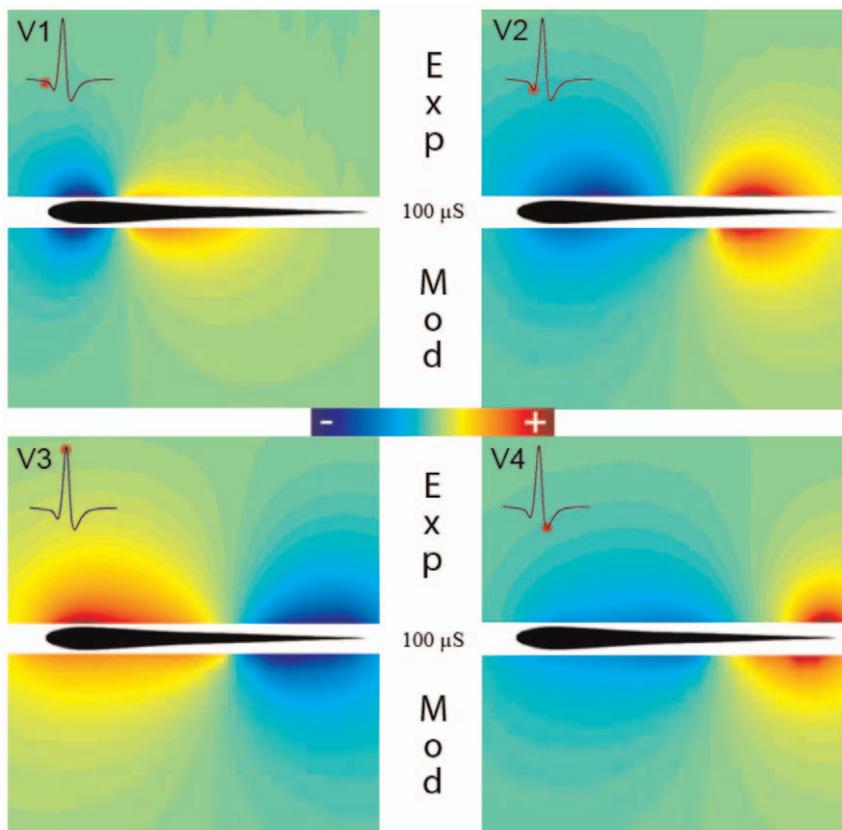


Figure 1. Comparison between experimental results and model predictions of the electric field generated by *G. omarorum*'s EOD for a 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ medium conductance. The colormaps compare the fields of potential experimentally measured in a horizontal plane (upper half) at the peak of each component (V1 to V4, marked at the insets as a red dot in the head to tail EOD) with the same fields predicted by the model (lower half).

doi:10.1371/journal.pone.0027470.g001

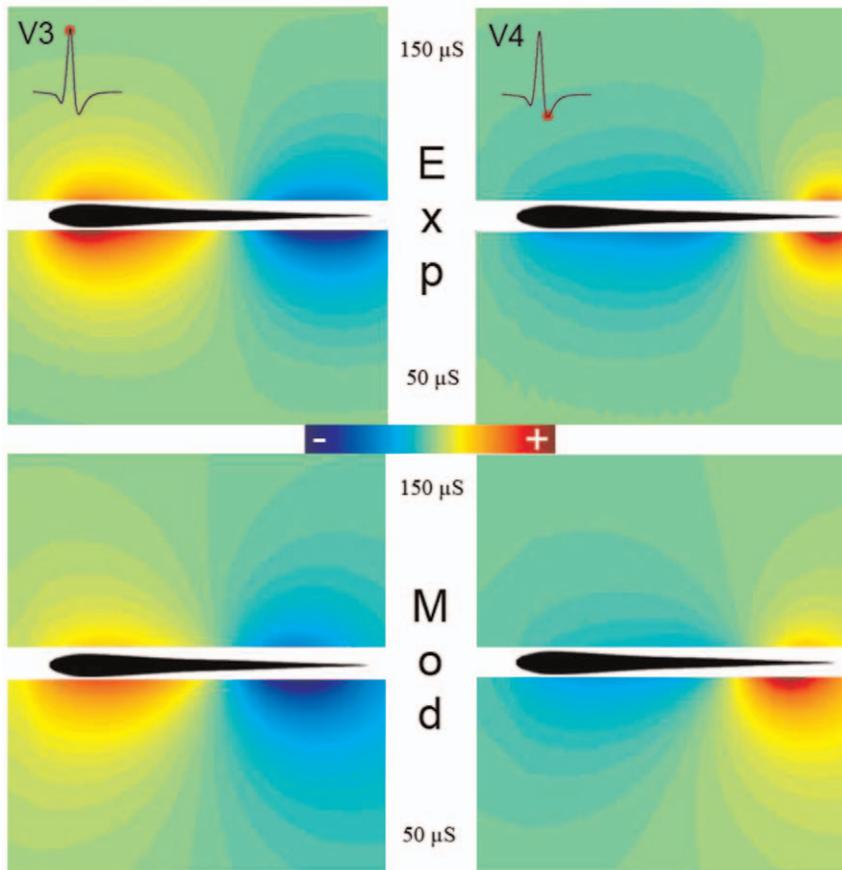


Figure 2. Comparison between the fields of the electric potential generated by *G. omarorum* and MoGO at two different conductances of 150 and 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$. The upper pictures show the experimental results for V3 (left) and V4 (right) using two medium conductances, 150 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (upper halves) and 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (lower halves). The two lower pictures were the same results determined by the MoGO. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g002

profiles along the fish skin. Note that the current densities tend to augment towards the tail and the head, following the decrease in surface area to both sides (edge effect). Our results show that sources placed near the head and in the abdominal area of the fish have an important effect on the generation of currents through the foveal region; hence, the contributions of abdominal sources to the EOD are important for electrolocation. Notice that, the contribution of the sources located between the tail and the middle of the fish, is significantly smaller than that of those near the head, yet since usually the amplitude of the sources increase caudally, rostral regions of the EOD (up, at least, to the middle of the fish) contribute similarly on the electric field at the fovea. In contrast, sources situated close to the tail contribute less to transepithelial currents through the fovea but may be important for electrocommunication. For example, a caudally located dipole doubles the weight of a rostrally located one of the same strength in the field measured between two points separated 10 cm respectively from the head and tail of a fish of 15 cm total length. This is an effect of both the shape and internal conductivity of the fish.

The inset in figure 3 shows the same currents produced by a source placed in the mid-body of fishes with high (black curve), normal (green) and low (gray) tissue conductivity. A high resistivity fish has a much localized effect on transepithelial currents. On the contrary, a highly conductive fish behaves like a metal object, with an homogeneous potential and where currents to the environment are ruled solely by the geometry of the fish with maxima at the

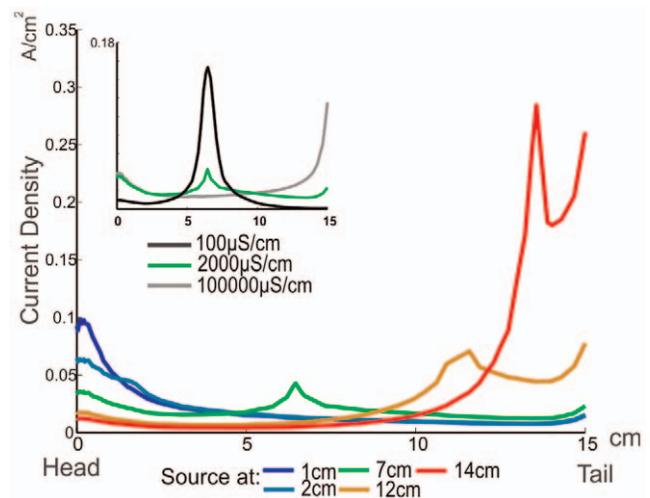


Figure 3. MoGO calculated transepithelial current density along a line on a horizontal plane. Different positions (color coded) of equivalent, unitary, sources are compared. The inset compares how spread of transcutaneous current density depends on body conductance. The source is placed at mid-body (7 cm from the head). Medium conductance was set at 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g003

head and tail (edge effect), and consequently larger than those near to the source. The similitude between transcutaneous current densities through the head, when the internal resistivity goes from normal to a low one, and the difference with high internal resistivity, shows that internal resistivity is close to an optimal for the generation of currents through the fovea by sources in the middle of the fish. This condition favors the generation of large currents through the fovea increasing its sensitivity.

From instant fields to a spatiotemporal pattern

MoGO allows calculating the surrounding electric field for the 200 instants (steps of 0.04 ms) of a single EOD. To illustrate the results we plot the field potential, as a colormap, of a sagittal plane surrounding the fish: the gradient of this map is the electric field. To exemplify the data obtained for the whole EOD (see Video S1) we selected the peak times of the four main components of the discharge in the head to tail recording (V1, V2, V3 and V4; Fig. 4, insets). The black line indicates the points where the potentials are zero. Zero points form an unbounded surface (whose intersection with the sagittal plane is represented by the black lines in each panel). At some times in Video S1, a compact (bounded and closed) zero surface appears (See Text S1, in complementary information). When all the positive poles are placed rostrally (or caudally) to the negatives ones, all the zero points are on a single surface leaving positive and negative points in different sides. In other cases, another ovoidal zero surfaces may appear. In our simulations these are not shown (for most frames), because they present themselves inside or very close to the fish. However, in some frames this ovoidal “zero” surface is large enough to be detected (see Video S1 and Text S1). In most frames, the external potential is similar to that of a dipole, where the black line shows points where the potential is zero and the field is almost parallel to the longitudinal axis of the fish. Note that this zero line moves backwards during the EOD. The result is similar for all the planes through the longitudinal axis of the fish (results not shown).

These spatial changes of the field potential along the EOD affect differently the waveform of LEOD around the fish. Figure 5 shows that the pericorporal electric field close to the head is oriented in an almost fixed direction, but the direction changes close to the

trunk and tail. Far from the fish, the field in each point is oriented also in a fixed direction as that produced by a dipole (Fig. 6). These results were expected since: 1) In rostral regions (very close to the skin), the field should be almost perpendicular to the skin due to the large conductivity of the fish body in relation to that of the surrounding water [16], and consequently the direction of the field is almost fixed. 2) Close to the regions where the zero potential surface appear and where the perpendicular direction is far from uniform, the field changes in direction. 3) Far from the fish (Fig. 6) the position of the dipoles (in relation to the recording point) is almost the same and, consequently, the potential can be calculated considering the dipoles are in the same point: this approach is widely used in the interpretation of the Electrocardiogram [24].

At the head region and far from the fish, the field is collimated and coherent as in those modeled for *G. petersii*, generating electric images of objects and communication signals in a similar way. At the trunk and tail region this similarity does not exist, green and blue traces, in figure 5, show how the direction of the field changes throughout the EOD.

From Basal fields to Images

MoGO allows us to examine the mechanism of image formation in *G. omarorum*. With that objective in mind we studied the characteristics of the image as a function of the position of an object.

Figure 7 shows the image of a metal (highly conductive) sphere on the skin, calculated with the MoGO. The electric image was calculated as the difference between the transcutaneous currents with and without the sphere. As expected by the changes in the electric field already described, the image of an object will be a function of both, the point on the skin and time.

We calculated these images for a metal sphere when placed at both, a rostral and a caudal region. Figure 7 presents, at left bottom, a scene including a sphere situated near the head of the modeled fish, with the image at the time corresponding to the peak of V3, represented as a colormap on the skin of the fish. At left top, we compare the longitudinal profiles along the dotted line of the corresponding electric image to the four principal components of the EOD (V1 through V4). It shows the proportionality between

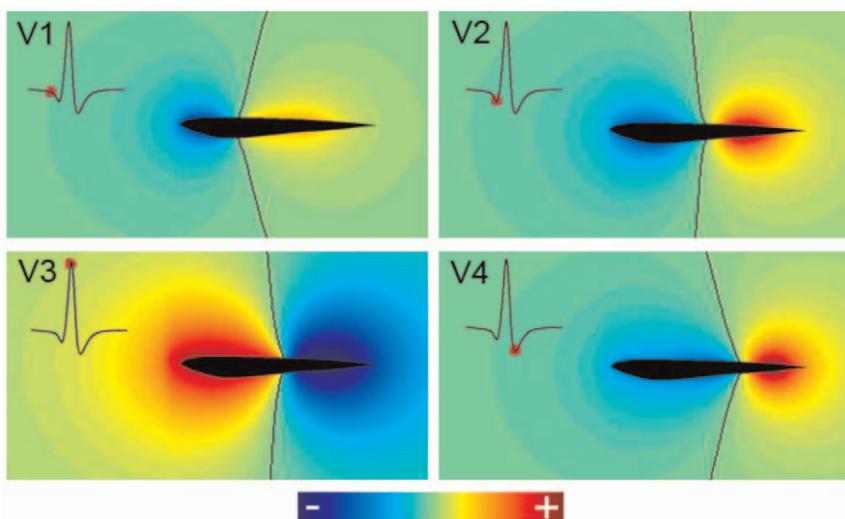


Figure 4. Normalized electric potentials, on the sagittal plane, at the peaks of the rostro-caudal potential difference. Each image corresponds to the instant when the head to tail EOD reaches the peaks of the waves V₁, V₂, V₃ and V₄. Black lines indicate the points where the potential is zero. Insets show the head to tail EOD, with red dots indicating the peaks of the 4 waves. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g004

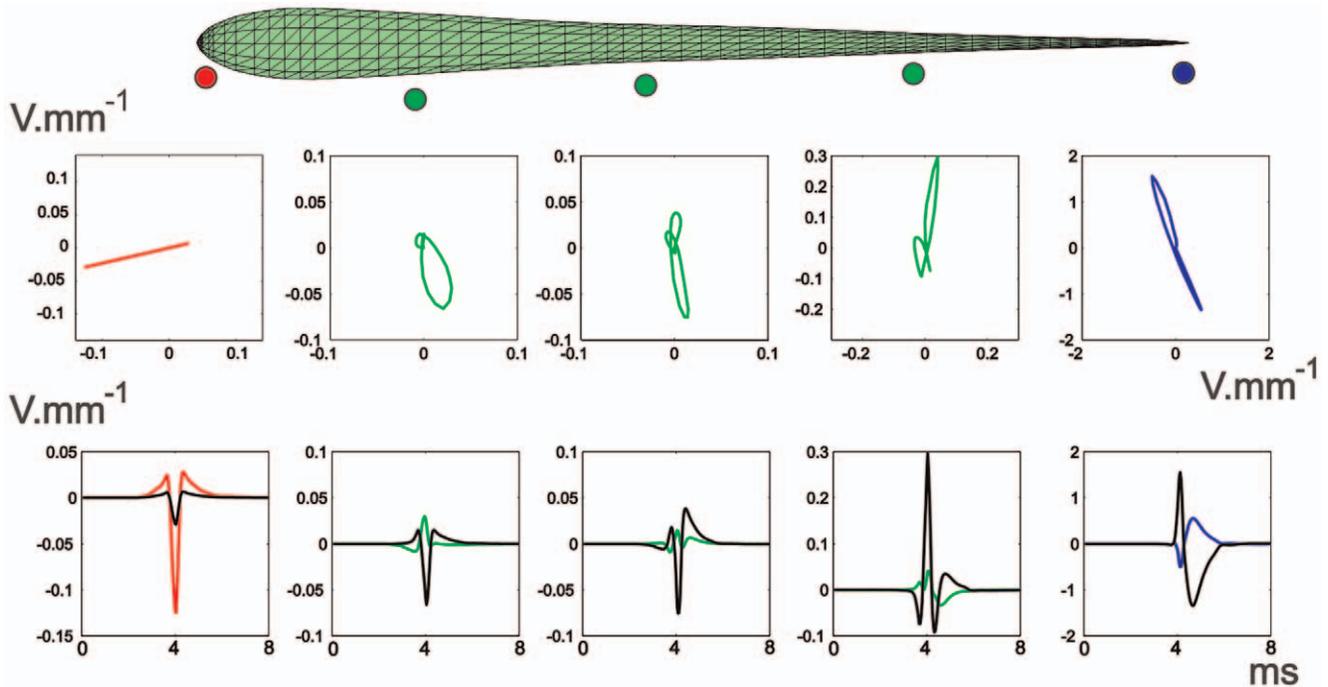


Figure 5. Pericorporal Local Electric Field. **Top:** The time course of the electric field along the EOD, at different points on a horizontal plane, near the lateral skin of the fish. The colored dots indicate schematically the position in space where the field was calculated. **Bottom:** LEOD components at the same positions of the electric field. Colored traces correspond to longitudinal values and black traces to transversal values. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g005

these Mexican hat profiles (inset); actually, this proportionality holds for all the images on the skin at different times along the EOD.

We compared these results to a simulation in which the sphere is moved closer to the tail (Fig. 7 right). At top, the images along the dotted line show that in this case the images generated at V1 through V4 are not proportional. In this case, for V2, V3 and V4, the images are biphasic, although not proportional. As we have shown previously, the discharge of *G. omarorum* is similar to that produced by a unique dipole that changes position and amplitude

through time. This change in the position of the dipole during the EOD could be causing this distortion of the image. When the moving dipole passes by the spot where the sphere is located, it is placed in a variable and far from uniform field and, consequently, the image on the skin changes in a non proportional way. So, in a sense, as the dipole runs by the position of the sphere, the image changes drastically. This change in the image formation for the abdominal skin surface is not detrimental for perception. The four main components of the EOD “illuminate” differently an object, generating distinct electric images on the skin of the fish (Fig. 8

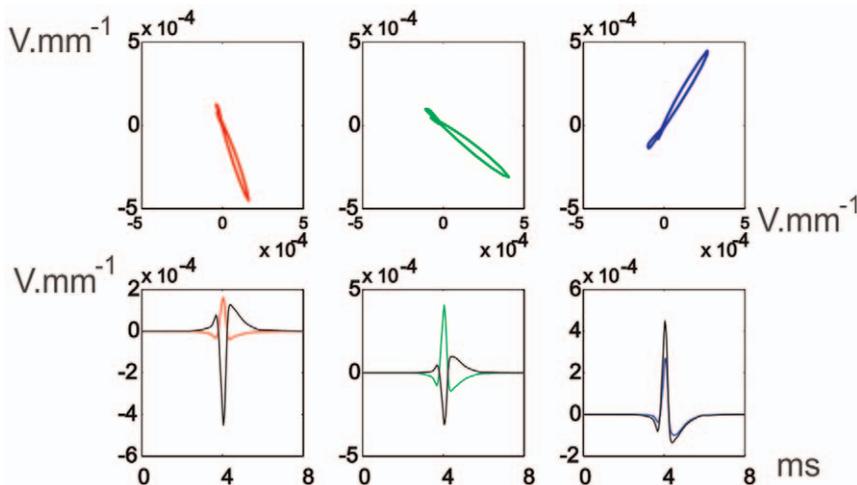


Figure 6. Far-off Electric Field. **Top** Field time course for 3 points at 1 fish distance from the lateral skin of the fish and with the same projections along the longitudinal axis of the red, rostral green and blue points of Figure 5. **Bottom** LEOD values for these three points: colored traces correspond to longitudinal values, while black traces correspond to transversal values. All calculated in a horizontal plane. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g006

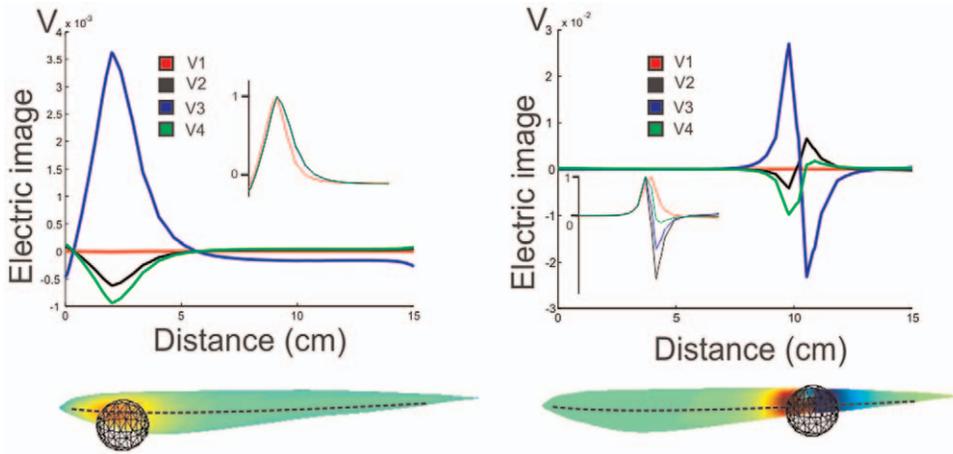


Figure 7. Images of a metal sphere. **Left:** when the sphere is in the head region; **Right:** when it is close to the place where the field at the peak of V_3 is zero. **Top:** images calculated along a line through the horizontal plane by the center of the sphere. **Insets** show the normalized images. **Bottom:** images on the skin of the fish, indicating the position of the sphere is shown by its image. The broken line on the fish indicates the line along which top images were plotted. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g007

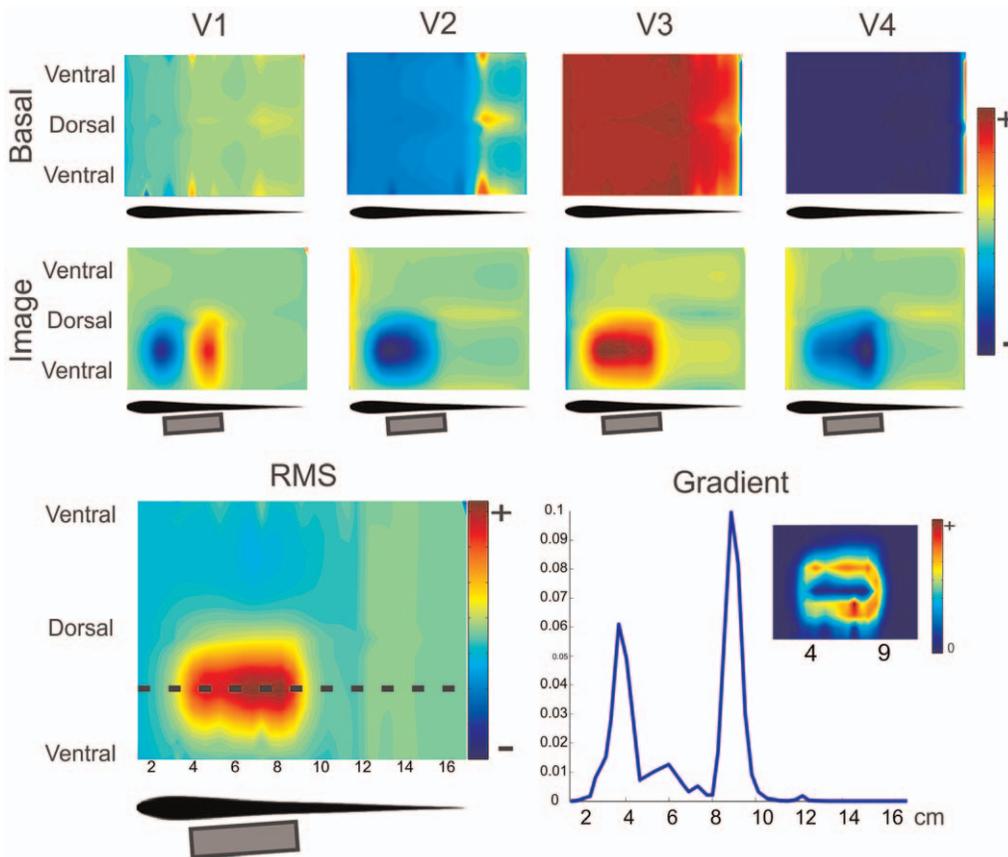


Figure 8. Image of a large metal object. Two dimensional plots correspond to the images on the skin, where it was cut through the ventral intersection with the saggital plane, stretched perpendicularly to the longitudinal axis, to cover a rectangle. The horizontal scale corresponds to the distance in cm from the frontal tip along the skin through the horizontal plane. **Top:** Images generated on the skin of MoGO by a 2 by 5 cm cylinder placed almost parallel to the lateral skin at different instances of the EOD corresponding to the peaks of the four main components. Top Row: images, at the head and trunk regions, of the basal currents for each wave. Bottom Row: the electric image (at the same region) as the difference between currents with and without the cylinder. **Bottom Left:** RMS image of MoGO's body. **Bottom Right:** Longitudinal profile of the gradient of the RMS electric image showing two peaks signaling the position of the edges of the object. **Inset:** 2D mapping of the gradient of the RMS image shows the correlation between high gradient and the edges of the object. doi:10.1371/journal.pone.0027470.g008

Top). In this sense the different components add to a general perception of the object (Fig. 8 Bottom Left).

Images of large objects

A cylinder (2 cm of diameter and 5cm long), on the side of the fish at the trunk and tail region, generates images that differ for the waves of the EOD (Fig. 8). By comparing the image with the basal colormaps one can evaluate the changes in each part of the wave (Fig. 8 top rows). V1 shows a rostral-caudal biphasic pattern meaning an increase of V1 at the rostral and a decrease at the caudal portions of the object. V2 shows an increase all along the projection of the object with a maximum in front of the rostral region and vanishing at the caudal end of the cylinder. V3 increases occur in front of the whole cylinder with a rostral maximum. V4 shows a rostro-caudal increase on the central projection of the object. The dorso-caudal profile also changes along the cylinder projection increasing in extension from rostral to caudal. Note that in all the cases, for the central zone of the image the color (red or blue) is the same that the color of the basal field in that zone, indicating an increase in the absolute value of the basal field. In V1, since the basal field generates negative currents at rostral regions (cold tones), the blue colors of the image indicates an increase of the negative basal currents; by the contrary the red colors in the image correspond to positive basal currents (warm tones), it indicates an increase of the positive basal currents: in every place the absolute value of the current increases.

The temporal variations of the spatial pattern of the image induce us to find a unique temporal image representing the variations of the LEOD at the different points on the fish skin. With this objective, we evaluate the pattern of the change in energy as the RMS of the image in time (Fig. 8, bottom-left colormap): for each point on MoGO's surface we calculate the RMS image as the squared root of the average of the squared current differences for all instants along the EOD. It clearly portrays the object's foot print facing the skin. The gradient of this image shows that limits of the cylinder as it is illustrated in the rostrocaudal gradient profile that clearly delimits the rostral and caudal edges of the cylinder (Fig. 8, bottom-right colormap and plot).

Large images of nearby objects are placed (at least partially) outside the head region and, consequently, they are illuminated from different angles, similarly to what happens in the trunk-tail region. For this reason, the examination of a large object by electric fish will be made mainly by the trunk to tail region. Nevertheless, local characteristics as edges may be examined in detail by the fovea.

Discussion

We introduce a 3D realistic model of electrolocation of *G. omarorum*, taking into account fish geometry and distributed electric sources. These aspects are important in different ways. Firstly, since longitudinal internal resistance varies inversely with the square of the diameter and skin conductance varies proportionally with the diameter, the sources placed in different regions of the fish have different effects on object "illumination" and also different weight on the basal field. As figure 3 shows, the potential produced by sources of the same intensity located at different regions of the fish spreads differently. Secondly, different sources contribute with different waveforms and amplitudes. Then, MoGO allows us to adequately portray the effect of fish geometry and the time course of the sources in field and image generation.

Testing of MoGO

The MoGO allows the calculation of the electric potential fields generated at any moment during the EOD (Fig. 4 and Video S1), showing how they change in amplitude and shape. For the peaks of the different components of the head-tail EOD, the maps of electric potential are different in magnitude and location of the reversal point. This results from the different weights of the active components at each of the head to tail peaks. This different weight results from two factors: the relative magnitudes of the local electromotive forces and the relationship between the water and tissue resistance at different regions of the body.

How does a complex EO determine image formation?

G. omarorum's EO is complex (in relation to other weakly electric fish) in several aspects. This is caused by the fish's geometry and the relative magnitude of distributed sources that contribute differently in the polarization field at different regions. The density and size of the electrocytes decrease exponentially from head to tail and the diameter decreases in the same direction. Therefore, the equivalent source of the abdominal region is characterized by low electromotive force and low internal resistance while the equivalent source of the tail region is characterized by high electromotive force and high internal resistance. The central region is intermediate. Thus, the field generated at the vicinity of the head, is dominated by the abdominal region and the far field is dominated by the central and tail regions. This is because the field generated at the abdominal region extends less than the field generated at the rest of the body. Differential attenuation and the asynchrony of the excitation of different regions of the EO leads to a time course of the field that varies along the fish (as shown in Fig. 5).

In general, an electric image of a **resistive object** is a function of both time and place on the skin. In *G. petersii* [21], it is defined by a function with a constant spatial shape on the skin and that at each point during the EOD's time course is proportional to the amplitude of the head to tail EOD. In other words, the image is given by the spatial shape of the image multiplied by the time course of the EOD amplitude (temporal shape). Since the temporal course is the same for every point on the skin, the image is two dimensional: the stimulus on each point of the skin may be defined by the LEOD at the maximum of the EOD. This is due to the fact that in *G. petersii* the EO is concentrated at the tail and, therefore, it acts as a single source generating a coherent field everywhere. By the contrary, in *G. omarorum* the image should be described as a function of three independent variables: time and two coordinates defining the position on the skin. Actually, it is a three dimensional function.

In vision a fixed image may be considered as an infinite dimensional function of the place in the retina and the wavelength spectrum (two variables for the place in the retina and infinite for the wavelength). But, in the case of an animal without color vision (with only one type of photo-receptors), the intensity of the image in each point is given by a single number as in a black and white picture: a map of light spectra on real numbers (the transformation of the incident energy in receptor potential). Then, the image may be considered a two dimensional map on the retina.

Electric images of **capacitive objects** are more complex. Since electric fish eat alive prey which present capacitive properties [25], it is important to characterize the images of capacitive objects. Hence, the field polarizing the prey around the electric fovea (placed on the head, [26]) should be suitable for impedance analysis.

Capacitive objects behave as filters, generating a perturbing potential that is not proportional to the basal potential, but

depends on its preceding time course. This is because the charges of the capacitances determine partially the perturbing potential. These charges depend on the direction of the basal field and if this direction is variable, charge distribution will change in time, producing perturbing fields changing in both, amplitude and shape. Consequently, the images will move on the fish skin, making their sensory processing a difficult task for the fish nervous system. Then a basal field, suitable for the perception of capacitive objects would be coherent and collimated.

From Fields to Images

The characteristics of the field condition those of the image. MoGO allows us to define at least 3 regions of the surrounding media of the fish with important differences in the characteristics of the basal field and, consequently, in the way images are generated.

Near to the fish at the head, the field is coherent and collimated, as happens everywhere in *G. petersii*, a fish with a concentrated EO at the tail. Consequently, the way images of objects in this region are generated follows similar rules. A small resistive object, polarized by the electric field, generates a perturbing field and an image with a fixed shape and with the same time course of the EOD.

Since the LEOD in the frontal regions have similar temporal shapes and consequently, at the fovea and adjacent regions, resistive objects mainly cause changes in amplitude, without large variations of time course. Nevertheless, the picture is different for large enough objects when the field around it is not coherent. In this case, the LEOD changes its time course, even for resistive objects.

Capacitive objects change the time course of the LEOD, stimulating different electroreceptors in the skin differentially, making possible the sensing of a qualia in *G. petersii*, named by our group as electric color [21].

In the head region of *G. omarorum*, capacitive objects produce clear changes in the time course of the transepidermal voltage that can be detected differentially by the three types of receptors, making possible the discrimination of electric color [27].

Then, since the images of objects are produced in areas of the skin with more complex types and more density of electroreceptors this region behaves similarly to that of *G. petersii*, making the task of detection of electric color relatively simple. This similitude between two types of electric fish indicates that they evolved convergently not only producing a similar sensory system, but also developing similar characteristics to produce images. It is sensible to think that this similitude is not constrained to the way images are produced but also to the processes taking place in the nervous system. Since the organization of the electroreception pathway is quite different in gymnotids and mormyrids, this processing may yield similar results using non identical mechanisms. Electric color may be coded by computing the modification of the time course of the local EOD, produced by capacitive objects [20,17]. As in vision, the electric fovea and adjacent regions of *G. omarorum* have at least three types of receptors. Since each receptor type has a different tuning curve and phase sensitivity [28], the qualia (*i.e.*: electric color) potentially perceived by this specie is richer than in *Gnathonemus petersii* [22]. But, as we have described, large objects may produce changes in the LEOD time course. This may cause confusion in the perception of electric color.

Since the head constitutes an edge of the fish body, the EOD generates there a large local field facilitating the examination of very close objects. Because of the edge, the neighboring field is highly divergent. Consequently, it decays rapidly and the sensory system loses discrimination with distance generating “myopia”.

Far away only large objects can be detected by electroreceptors on the head.

We conclude that the head region is specially suited for the examination of small close objects, particularly those eatable and alive. The possibility to process color and details of small, very close objects is thanks to the high density and variety of electroreceptors in this region. This region may also participate in the location of large objects orienting the fish navigation to approximate them and to further examine them.

Near to the fish at the trunk

In points of this region the field components do not vary proportionally, since the direction of the field changes along the EOD. This allows the “illumination” of large objects from different directions. Consequently, objects in these regions will produce spatial profiles changing in shape and amplitude along the EOD.

But in this region almost all the electroreceptors are of the same type and, consequently they respond to a unique parameter of the stimulus. In the absence of experimental results about the sensibility of these receptors we propose the total energy during the EOD (the RMS) as a candidate for this parameter. Of course other parameters, as the peak to peak amplitude, are equally likely to be the most adequate. The resulting image is a more faithful representation than the one achieved by illuminating the object from a local source, a procedure valid in *G. petersii* (Fig. 8).

Considering the whole EOD integrated in time (RMS values) the resulting image is a more faithful representation than the one achieved by illuminating the object from a local source as in *G. petersii* (Fig. 8). When fish explore objects by smooth swimming using the anal fin the gradient of such image may be computed by the central nervous system to define its limits.

This advantage takes a toll on the capability for complex impedance discrimination. Since the effect of capacitive objects is a distortion of the LEOD time course, in this region, it will be a difficult task for the nervous system to detect the presence of capacitive objects. Besides, images of objects in this region project on skin covered by a single type of sparsely distributed receptors. This implies that, at caudal regions, capacitance encoding would be either not possible or has to be encoded by different characteristics of the electroreceptors response.

We conclude that this region is specially suited to determine the shape or other properties of large objects. Probably it can't determine qualia of objects as color or texture, but general shape, edges, etc.

Far from the fish, the field is quite collimated (as produced by a single dipole with variable amplitude). Since the field is quite small, the perturbing field will also be small and since it decays with the distance to the object, in the fish skin its value will be even smaller. Consequently objects comparable in size to the fish placed in this region would produce electric images too small to be perceptible: this region is outside of the active electric sense discrimination bubble.

Thus, these far fields could be used for two purposes for finding large contextual elements as for example a wall of the tank or for electro-communication. They also can be used by fish to track a conspecific. In far field region the direction of the field is collimated and therefore following the direction of the field can lead unequivocally to the position of other fish [29]).

Conclusion

In this paper, we introduce a model for the computation of electric fields and images in a weakly electric fish with a distributed electric organ: *Gymnotus omarorum*. Model results were checked

against experimental ones, resulting in a strong qualitative similarity. In addition, we obtained general results about fields and images, producing a general picture of them in fishes with distributed organs, stressing the importance of the rostral-caudal sequence of the excitation of the electric organ and the shape of the fish body. We show that in these types of fish, the image is a spatio-temporal pattern.

Near fields define an active electrolocation bubble that moves together with the fish for exploring the environment. Far fields outside such bubble cannot be used for active electrolocation but may serve for tracking or communication purposes.

Around the head, where the fovea is situated the basal field only varies in amplitude making this region suitable for examination of small objects and color perception. This characteristic is shared by an electric fish with a concentrated electric organ as *G. petersii*, indicating that the mechanisms of the detection of distortions of the LEOD produced by capacitive objects (i.e.: the perception of electric color) may be shared for both species. These characteristics induced different researchers in the field to compare this region with the fovea of the eye [30,31]. Nevertheless, the fovea in vision receives a neat image of the object, but in electrolocation, the image is neat only for very close small objects. Probably, this sensory surface may be better compared with the fingertips in touch. In both cases there are neat images of very close small objects, they are sensitive to qualia (electric color in our case and texture in touch), and requires the motor system to provide the energy carrier (limb movement for touch, and electrogeneration in our case).

The field around the trunk is neither collimated nor coherent but objects are more uniformly illuminated considering the whole energy content of the EOD. This makes this region suitable for object representation allowing the fish to explore their limits using longitudinal movements. If we compare the head with the

fingertips we should compare the trunk with the hand palm: both can adapt its shape to be close to the object along a large portion and generate an image with weak discrimination. To determine the characteristic of the object the fish should integrate electrolocation with proprioception as in haptic systems. Within the framework of comparative cognitive sciences, we propose that active electrolocation contributes to haptic perception as active touch does in other species.

Supporting Information

Video S1 Complete electric organ discharge. Electric field potential generated by the electric organ discharge represented on a sagittal across the modeled fish. Hot tones represent positive potential values, while cold tones represent negative electric potentials. The black line indicates the points where the potentials are zero. The video shows several times the electric field generated by the MoGO during the timecourse of the EOD. (M1V)

Text S1 Why fish with distributed organs can have more than one reversal (“zero crossing”) surface. This text briefly explains the existence of several reversal surfaces for the electric field generated by MoGO. (DOCX)

Author Contributions

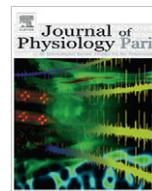
Conceived and designed the experiments: AC RB. Performed the experiments: EC PA. Analyzed the data: JIS-S EFP AAC RB AM EC PA. Contributed reagents/materials/analysis tools: AM PA. Wrote the paper: JIS-S AAC RB. Designed and performed the simulations: JIS-S EFP. Contributed to the BEM model: AM JIS-S EFP. Designed data analysis tools: JIS-S EFP.

References

- Lissmann HW, Machin KE (1958) The mechanisms of object location in *Gymnarchus Niloticus* and similar fish. *J Exp Biol* 35: 457–486.
- von der Emde G, Schwarz S, Gomez L, Budelli R, Grant K (1998) Electric fish measure distance in the dark. *Nature* 395: 890–894.
- von der Emde G, Fetz S (2007) Distance, shape and more: recognition of object features during active electrolocation in a weakly electric fish. *J Exp Biol* 210: 3082–3095.
- von der Emde G (2004) Distance and shape: perception of the 3-dimensional world by weakly electric fish. *J Physiol Paris* 98: 67–80.
- Budelli R, Caputi A, Gomez L, Rother D, Grant K (2002) The electric image in *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris* 96: 421–429.
- Caputi AA, Budelli R (2006) Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 192: 587–600.
- Caputi AA, Castello ME, Aguilera PA, Pereira C, Nogueira J, et al. (2008) Active electroreception in *Gymnotus omari*: imaging, object discrimination, and early processing of actively generated signals. *J Physiol Paris* 102: 256–271.
- Rother D, Migliaro A, Canetti R, Gomez L, Caputi A, et al. (2003) Electric images of two low resistance objects in weakly electric fish. *Biosystems* 71: 169–177.
- Migliaro A, Caputi AA, Budelli R (2005) Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol* 1: 123–131.
- Pereira AC, Caputi AA. Imaging in electrosensory systems. *Interdiscip Sci* 2: 291–307.
- Caputi A, Trujillo-Cenoz O (1994) The spinal cord of *Gymnotus carapo*: the electromotoneurons and their projection patterns. *Brain Behav Evol* 44: 166–174.
- Rasnow B, Assad C, Bower JM (1993) Phase and amplitude maps of the electric organ discharge of the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *J Comp Physiol [A]* 172: 481–491.
- Rasnow B, Bower JM (1996) The electric organ discharges of the Gymnotiform fishes: I. *Apteronotus leptorhynchus*. *J Comp Physiol A* 178: 383–396.
- Heiligenberg W (1973) Electrolocation of objects in the electric fish *Eigenmannia rhamphichthyidae* Gymnotoidei. *J Comp Physiol* 87: 164137–.
- Caputi A, Budelli R (1995) The electric image in weakly electric fish: I. A data-based model of waveform generation in *Gymnotus carapo*. *J Comput Neurosci* 2: 131–147.
- Caputi A, Budelli R, Grant K, Bell C (1998) The electric image in weakly electric fish: II. Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *J Exp Biol* 201: 2115–2128.
- Babineau D, Longtin A, Lewis JE (2006) Modeling the electric field of weakly electric fish. *J Exp Biol* 209: 3636–3651.
- Babineau D, Lewis JE, Longtin A (2007) Spatial acuity and prey detection in weakly electric fish. *PLoS Comput Biol* 3: e38.
- Assad C (1997) Electric field maps and boundary element simulations of electrolocation in weakly electric fish. Pasadena, California: California Institute of Technology.
- Rasnow B (1996) The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus leptorhynchus*. *J Comp Physiol A* 178: 397–411.
- Budelli R, Caputi AA (2000) The electric image in weakly electric fish: perception of objects of complex impedance. *J Exp Biol* 203 Pt 3: 481–492.
- Caputi AA, Silva AC, Macadar O (1993) Electric organ discharge in *Gymnotus carapo*: spinal origin and peripheral mechanisms. *J Comp Physiol* 173: 227–232.
- Rodriguez-Cattaneo A, Caputi AA (2009) Waveform diversity of electric organ discharges: the role of electric organ auto-excitability in *Gymnotus* spp. *J Exp Biol* 212: 3478–3489.
- Einthoven W (1912) “The different forms of the human electrocardiogram and their signification”. *Lancet* 1: 853–861.
- von der Emde G (1990) Discrimination of objects through electrolocation in the weakly electric fish, *Gnathonemus petersii*. *J Comp Physiol A* 167: 413–421.
- Castello ME, Aguilera PA, Trujillo-Cenoz O, Caputi AA (2000) Electroreception in *Gymnotus carapo*: pre-receptor processing and the distribution of electroreceptor types. *J Exp Biol* 203(Pt 21): 3279–3287.
- Aguilera PA, Caputi AA (2003) Electroreception in *G. carapo*: detection of changes in waveform of the electrosensory signals. *J Exp Biol* 206: 989–998.
- Watson D, Bastian J (1979) Frequency response characteristics of electroreceptors in the weakly electric fish, *Gymnotus carapo*. *J Comp Physiol* 134: 191–202.
- Hopkins CD (1995) Convergent designs for electrogenesis and electroreception. *Curr Opin Neurobiol* 5: 769–777.
- von der Emde G, Schwarz S (2002) Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *J Physiol Paris* 96: 431–444.
- Castello ME, Aguilera PA, Trujillo-Cenoz O, Caputi AA (2000) Electroreception in *Gymnotus carapo*: pre-receptor processing and the distribution of electroreceptor types. *J Exp Biol* 203: 3279–3287.

Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](#)

Journal of Physiology - Paris

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jphysparis

From static electric images to electric flow: Towards dynamic perceptual cues in active electroreception

Volker Hofmann^{a,*}, Juan I. Sanguinetti-Scheck^b, Leonel Gómez-Sena^b, Jacob Engelmann^a

^a Bielefeld University, Faculty of Biology, AG Active Sensing, Universitätsstraße 25, 33615 Bielefeld, Germany

^b Universidad de la Republica, Facultad de Ciencias, Laboratorio de Neurociencias, Igua 4225, Montevideo, Uruguay

ARTICLE INFO

Article history:

Available online xxx

Keywords:

Electrolocation
Electric fish
Orientation
Model
Distance estimation
Electric image
Spatiotemporal analysis

ABSTRACT

Active electroreception is an ancestral trait found in many aquatic vertebrates and has evolved independently in two teleost lineages, the *Cymnotiformes* and the *Mormyriiformes*. Unique to these so-called weakly electric fish is their ability to actively generate electrical currents in the water and sense the electrical properties of the environment. How natural behavior contributes to this sensory system has been of interest to neuroethologists since the pioneering works of Lissmann.

Here we report on a mutual modeling and experimental study of the stimuli available during active electrolocation of *Gnathonemus petersii* (*Mormyridae*). We show the validity of the model (I) by demonstrating that localized spatial patterns of object induced modulations in the electric field (*electric images*) are comparable to experimentally mapped 2-dimensional electric images and (II) by replicating earlier key findings showing that a normalized metric of electric image width provides an unambiguous cue for distance estimation. We then show that electric images and the distance metric vary systematically when an object is moved along the trunk. These potential ambiguities with regard to localization lead us to a spatiotemporal analysis of electric images. We introduce a new temporal metric for distance estimation that is based on the normalized spatial properties of electrical images. Finally, based on a survey of exploratory behavior, we show how objects situated at the tail, a region previously neglected, cast global electric images that extend over the whole sensory epithelium of the animals.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

In recent years significant advances have been made with respect to our understanding of the formation of electric images in weakly electric fish. Active electrolocation is found in two orders of teleosts, the *Gymnotiformes* of South America and the *Mormyridae* of Africa, living in turbid waters (Lissmann, 1951; for a recent review see Engelmann and von der Emde, 2011). These waters are typically characterized by a low conductivity, enabling these fish to efficiently build up an electric field that can be used to orient and navigate through the environment. Numerous electroreceptors are distributed over the body and head of the animals in varying density (Castelló et al., 2000; Bacelo et al., 2008). Nearby objects that differ in their electrical impedance from water alter the electric field, and thus the current flowing through the electroreceptor

organs in the fish's skin. The behaviorally relevant stimulus consists of a 2D distribution of transcutaneous electrical currents on the sensory array. This is referred to as the electric image (EI).

While the concept underlying active electrolocation, that is the extraction of environmental information from the modulation of a self-generated carrier signal, is easy to grasp, understanding exactly how fish perceive objects from electric images is more complex. Electric images depend on the actual geometry of the fish, the location of the electric organ (EO), the waveform generated by it and on the spatial relationship between the fish and the object (Rasnow, 1996; Assad et al., 1999; Migliaro et al., 2005; Babineau et al., 2006, 2007; Caputi and Budelli, 2006; Sim and Kim, 2010; Caputi et al., 2011). Furthermore the action-perception cycle in these animals is heavily influenced by ego-motions of the animal. Movements of the fish change the EO location and the orientation of the electroreceptor array relative to external objects. In addition, the electric organ discharges (EODs) are emitted in a context-dependent variable rate. Both temporal and spatial parameters therefore greatly affect the sequence of electric images. This is to a striking amount evident in our model animal, *Gnathonemus petersii* (*Mormyridae*), which possesses a moveable chin appendage constituting an electric fovea (Castelló et al., 2000; von der Emde and Schwarz, 2002; Bacelo et al., 2008; Pusch et al., 2008). Even

Abbreviations: EI, electric image; EO, electric organ; EOD, electric organ discharge; HMW, half-maximum-width; PP, peak-to-peak; SAR, slope–amplitude ratio; SL, standard length; tEI, temporal electric image; tSAR, temporal slope–amplitude ratio.

* Corresponding author. Address: Bielefeld University, Faculty of Biology, AG Active Sensing, Universitätsstraße 25, UHG N7-119, 33615 Bielefeld, Germany. Tel.: +49 521 106 67293.

E-mail address: volker.hofmann@uni-bielefeld.de (V. Hofmann).

0928-4257/\$ - see front matter © 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.06.003>

Please cite this article in press as: Hofmann, V., et al. From static electric images to electric flow: Towards dynamic perceptual cues in active electroreception. *J. Physiol.* (2012), <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.06.003>

without this structure, modeling as well as measuring, electric images at the head region is extremely complex. With a few exceptions (Babineau et al., 2007; Engelmann et al., 2008b; Pusch et al., 2008), measurements of electrical images as well as theoretical models have focused on the trunk and static conditions (von der Emde et al., 1998; Budelli et al., 2002; Lewis and Maler, 2002; von der Emde and Schwarz, 2002; Rother et al., 2003).

A common hypothesis is that fish employ behavioral strategies to actively sculpture and enhance the information available in the electrosensory images (Toerring and Belbenoit, 1979; Toerring and Moller, 1984). A rigorous proof of this hypothesis has not been attempted thus far, mainly due to a lack of a reasonable description of the dynamic properties of the electrosensory input during exploratory behavior in freely moving fish. While currently unproven, there is a growing body of behavioral and theoretical/computational studies showing that the spatiotemporal dynamics occurring during active electrosensory object exploration are exploited by the animals to extract environmental features not accessible under static conditions (see Behr and von der Emde, this issue; Babineau et al., 2007). Previous experimental studies have revealed several key features of electric images in *Gnathonemus*: (I) The x and y location of an object can be obtained from the peak in an electric image (e.g.: von der Emde and Schwarz, 2002). (II) Based on a slope-amplitude ratio (or a similar measure related to the normalized width of an electric image), the distance (z coordinate) of an object can be determined (von der Emde et al., 1998). (III) Movements of the chin appendage do not cause modulations in the local field amplitude, thereby reducing reafferent noise that was shown to be present at the trunk of the animal for any motion of the electric organ situated in the tail (Pusch et al., 2008).

The above findings appear to indicate a division of labor between information from different body regions in the analysis of different features of the environment (see also Sanguinetti-Scheck et al., 2011).

With our current work, we quantify this notion by exploring electric images caused by static objects of varying sizes placed along different positions of the fish body including head, tail and trunk. To gain a broader understanding of electric image properties, we present measures obtained with high spatial resolution in 2D. EI cues suitable to be employed in object localization (slope-amplitude ratio and half-maximum-width of electric images) were compared between body regions as well as between measured and modeled images. We specifically focused on the trunk region and the condition with objects located close to the electric organ, since an influential analysis of the exploratory behavior in *Gnathonemus* shows that these fish, beside frontal approaching, frequently explore unknown objects in a tail-first manner (termed va-et-vient sampling, based on the back-and-forth swimming frequently shown during object exploration with the tail) (Toerring and Belbenoit, 1979; Toerring and Moller, 1984). Thus, although this kind of behavior is frequent, no analysis of its influence on EIs exists. We further show a first approach towards an experimentally based quantification of electric flow, i.e. EI temporal dynamics, and its impact on distance estimation. To do so, we measured consecutive electrical images of stationary objects along the animals' trunk, which allowed us to gain EI information similar to what a fish might encounter during the active scanning of an object.

2. Materials and methods

2.1. Experimental animals

African elephant-nose fish (*G. petersii*, *Mormyridae*, Günther 1862; 12–14 cm SL) were obtained from a commercial supplier. They were housed solitary prior and after experiments in at least

401 sub-compartments of 250 l aquaria at a temperature of 23 ± 2 °C and a water conductivity of 100 ± 20 $\mu\text{S cm}^{-1}$ in a 11–13 light to darkness cycle. Four fish were used for measuring electric image data and additional 12 fish were used in a related behavioral study. From the latter, only a single aspect of data is being presented to underline the motivation of the current study.

2.2. Behavioral experiments

Single fish ($N = 12$) were videotaped (AVT MARLIN F-033B, Stemmer Imaging, 658×494 pixel, 10 bit) during animal's subjective night in an IR-illuminated (880 nm) perspex aquarium ($80 \times 80 \times 15$ cm, water level 6 cm) from above. Data acquisition was triggered by the animals own electric organ discharge (EOD; up to 80 fps). EODs were recorded by a custom made arrangement of four differential electrode pairs inside the tank. One hour prior to nightfall a metal cube ($3 \times 3 \times 3$ cm) was placed on the bottom of the aquarium in the middle of the tank. Video capturing and off-line analysis were conducted using custom written MATLAB routines (Matlab R2010a, MathWorks Inc., Natick, MA USA) to extract EOD frequency, 2D-spatial parameters of the animal as well as kinematic data. In the context of the current paper, we analyzed the swim speed that fish showed during backwards swimming alongside the object (10 example sequences, $N = 4$). This behavior is identified as a probing motor act called lateral va-et-vient (Toerring and Moller, 1984). Together with radial va-et-vient motor acts, these behaviors are shown to be abolished if fish are no longer able to use their electric organ and hence are regarded as specific for electrolocation.

2.3. EOD recordings

In order to record the electric images, i.e. the spatial change in the electric field close to the skin caused by an object, individual fish ($N = 4$) were anesthetized with Etomidate (2 mg l^{-1} , Janssen-Cilag, Neuss, Germany). While the fish's EOD emission rhythm gets very regular (approx. 1.5 Hz), the influence of Etomidate does neither affect EOD amplitude nor EOD-waveform (Engelmann et al., 2006). Fish still ventilated autonomously under these conditions so that disturbing tubing for artificial respiration could be avoided. Following anesthesia the fish was transferred to an experimental acrylic glass tank ($30 \times 30 \times 15$ cm; 10 l; 100 ± 20 $\mu\text{S cm}^{-1}$, variation within an experiment < 5 $\mu\text{S cm}^{-1}$). A concentration of 0.3 mg l^{-1} Etomidate in the tank water was sufficient to keep fish actively breathing and sedated, allowing to record over prolonged times. The fish was fixed with cotton threads to a sponge fitted to the animal's body contralateral to the upcoming recording.

EODs ($n \geq 8$ per position) were sampled with a custom build tungsten dipole recording electrode (distance between the tips 1 mm). The two poles of the recording electrode were oriented perpendicular with respect to the rostro-caudal midline of the fish. The signal was amplified ($100\times$, custom build differential amplifier), filtered (band pass 100 Hz–10 kHz) and digitized with an AD-converter (50 kHz, CED Power 1401 mkII, CED Limited, Cambridge, UK) using Spike2 software (v7.02a, CED Limited).

The recording electrode was moved by aid of a computer controlled positioning system (spatial resolution < 0.1 mm). The electrode's position was either altered in the horizontal plane (x = rostro-caudal, y = dorso-ventral; 1 or 2 mm steps) or in a horizontal line (x = rostro-caudal; 2 mm steps) along the surface of the fish, with fixed step sized within one experiment. Depending on the particular experiment measurements at one to seven y levels were obtained. The medio-lateral position (z -axis) of the electrode was not changed. Due to the fish's curvature individual electrode positions differed in terms of their distance to the fish surface (range of 1–5 mm). Since our recordings were mainly restricted

to the comparatively flat trunk of the animal, the impact of curvature was negligible (see also von der Emde et al., 1998), thus enabling high spatial resolution of our experimental measures, that could be acquired in a relatively short amount of time. Note that, although we restricted our measurements to a plane parallel to the rostro-caudal and dorso-ventral axis of the animal, individual image acquisition still requires several hours.

Metal cubes of different volume (1 cm^3 , 4 cm^3 or 8 cm^3) were placed at defined positions within the electric field of the fish by aid of a micromanipulator. Marked positions of the objects and the fish were referenced using the 3D coordinate system of the electrode positioning system.

2.4. Calculation of electric images

Recorded EODs were used to calculate the mean peak-to-peak (PP) amplitude of the EODs at each sampled position using custom written MATLAB routines. Based on these PP amplitudes the 2-dimensional distributions of field intensities without object (basal) and with object (modulated) were obtained (Fig. 1A and B). Fig. 1 shows two examples of field intensity distributions based on the absolute PP voltage of the locally recorded EODs in absence (A) and presence (B) of a metal cube (1 cm^3). Subsequent the modulation between data with and without the object was calculated (Fig. 1C), in the following referred as 'electric image' (EI). Color-coded displays of the data sampled at discrete locations were displayed using standard MATLAB functions.

2.5. Modeling electric images

Electric images were calculated using the boundary-element based approach (Hunter and Pullan, 1997) as introduced by Bacher and Assad (Bacher, 1983; Assad, 1997; Assad et al., 1999). For *G. petersii* this approach was extended by Rother and colleagues (2003). The boundary-element method (BEM) is a numerical method where integrals are solved locally, between defined boundaries. Thus it requires constructing a mesh over a modeled surface. Both, the underlying assumptions with the physical model of the animal's body and those for objects introduced to a scene have been described previously by Rother et al. (2003) and were utilized in electric image modeling (Rother et al., 2003; Migliaro et al.,

2005; Sanguinetti-Scheck et al., 2011). Consequently we limit its description to a few central aspects.

Modeled objects and media are characterized by their shape, impedance, size and superficial resistance. Point current sources with assigned amplitude and position can be placed inside objects. Within this framework, four assumptions are made: (I) Ohm's law applies to all objects and media. The current density at every point is proportional to the electric field with the proportionality constant being the object conductivity. (II) The model approximates the EOD as electrostatic, assuming that the system reaches equilibrium quickly. (III) Space is divided in volumes of uniform conductivity. (IV) Capacitive effects inside the volumes are not included, thus charge is only accumulated at the interfaces between media of unequal conductivity.

Based on these hypotheses, using Maxwell's equations, we obtain a partial derivative (Poisson) equation describing the electric potential for the whole space:

$$\sigma \nabla^2 \phi(x) = f(x)$$

Here x is a position in the three dimensional space, $\phi(x)$ is the electric potential at point x , σ is the volumetric conductivity, ∇^2 is the Laplace operator and $f(x)$ the density of current sources at point x . Solving the Poisson equation allows to calculate the electric potential inside and outside of boundary volumes. In case of electric images on the skin of the animal, we calculated the normal current density at the interface between the fish and the surrounding water. Numerical solutions of this equation were obtained using the BEM approach.

The fish's body was modeled with 1906 nodes organized in 57 ellipses (2 of 17 nodes at the front and back of the fish, 55 of 34 nodes in the middle) positioned between two single nodes at the rostral and the caudal end of the body. From these ellipses a mesh of 3808 triangular elements was defined to enclose the body of the fish (see Suppl. Fig. 1A and B). To account for individual geometry, the height and width of each ellipse could be altered. To further match physical properties between model and real parameters, both the internal impedance and the skin's impedance (non-uniform, see Suppl. Fig. 1C) were set according to experimental data (von der Emde and Schwarz, 2002; Migliaro et al., 2005). The electric organ was modeled as a dipole placed inside the tail of the modeled animal. Objects, in our case metal cubes, were modeled

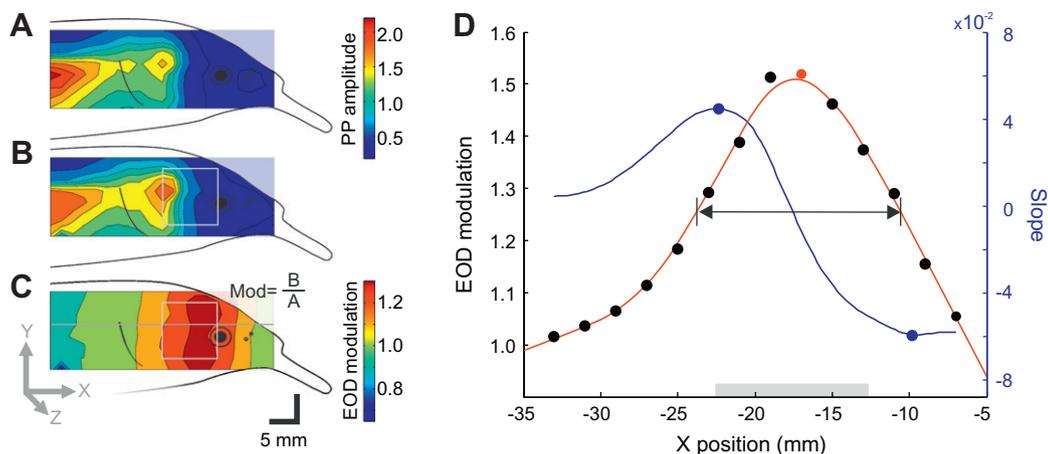


Fig. 1. Methodology used to characterize electric images. (A and B) Based on the measured peak-to-peak amplitudes of EODs at different positions the spatial distribution of the field intensities was determined without (A) and with a metal cube present (B). Position of the cube is indicated by the gray rectangle (size in this example 1 cm^3). (C) The electric image (EI) was calculated as the ratio (modulation) of the data shown in A and B. (D) The modulation values along one height of the EI (see gray line in C indicating a linear transect) is shown by the black dots plotted versus position along the fish body (x position is denoted in mm, with zero being at the oral cavity). The maximal slopes of these profiles were determined from the maxima and the minima of the first derivative (blue line, see blue dots) of the fit applied to the raw data (red line). From this the slope–amplitude ratio (SAR) was calculated for both rostral and caudal slopes. The half-maximum-width (HMW, horizontal black arrow) was determined as the width of the fitted function exceeding 50% of the normalized fit. This was obtained after normalizing the data using only modulation values >1 . The gray horizontal bar indicates position of the metal cube in relation to the fish.

with surfaces composed of triangles. To match their impedance to that of the metal cubes used during the experiments, their resistance was set to $10^{-4} \Omega$. Water conductivity was matched to experimental measurements.

2.6. Analysis

To quantify the EI change for different scenes, we calculated the slope–amplitude ratio (SAR) and the half-maximum-width (HMW) from the spatial EOD modulation (Fig. 1D). Both parameters were analyzed with respect to different object parameters, such as object positioning along the animal, object lateral distance or object size. The calculation was based on linear transects through the electric images (e.g. horizontal gray line in Fig. 1C), so that the modulation amplitude was evaluated in relation to the x distance of the measurement layer for experimental or model-based data (Fig. 1D, black dots, example with experimental data).

The SAR was calculated as the maximum slope of the values along the linear transect of the electric image (EI) divided by the maximum modulation amplitude. The slope was analyzed for the rostral part of the EI as well as for the caudal part. To calculate the slope of the electric image the data was fitted using a smoothing spline algorithm (Fig. 1D, red line, smoothing sensitivity: 0.2 for experimental data; 0.999 for model-based data). Maximum and minimum of the first derivative of the fit result was used to quantify the maximum caudal and rostral slopes, respectively (Fig. 1D, blue line and dots).

To calculate the half-maximum-width (HMW) the data of each transect with modulations >1 was normalized. The spatial extent where these normalized transects exceeded 50% of the maximum amplitude was taken as the HMW (Fig. 1D, horizontal gray double arrowed line).

3. Results

3.1. Description of body–object interaction with focus on backwards motion

As introduced above, distinctive probing motor acts are described for electric fish inspecting novel objects: chin probing,

lateral and radial va-et-vient probing, lateral probing, tangential probing, and stationary probing (Toerring and Belbenoit, 1979; Toerring and Moller, 1984). At present it is unclear if these classifications represent prototypical behaviors. During lateral va-et-vient behavior the electric organ discharge (EOD) pattern is shown to be regularized (Toerring and Moller, 1984).

In the following we show a basic kinematic analysis obtained in four animals for one type of probing motor act, the lateral va-et-vient behavior (see Fig. 2A). The data obtained in this analysis was used in a subsequent characterization of spatiotemporal cues in electrolocation. Typically va-et-vient behavior consists of a sequence in which the animal swims back and forth alongside an object, keeping the lateral distance to the object fairly constant. One example of this behavior is depicted in Fig. 2B. Here the animal initially approached the object probing with its chin, which then was followed by lateral probing and a lateral va-et-vient sequence. As can be seen, scanning of an object frequently comprises several different probing motor acts. In the example depicted, chin probing was associated with a transient increase in EOD discharge frequency while during the lateral probing the EOD frequency was fairly regular (see color-coded segments in Fig. 2C). With the exception of chin probing, the closest distance between the object and the animal's sensory surface was either on its trunk or even at the tail, which is void of electroreceptors in *Gnathonemus*. In addition to the regularized EOD pattern (around 20 Hz; Fig. 2D) during the va-et-vient sequences, swimming speed was also quite constant during these sequences. On average ($N = 4$, 10 scenes), fish swam at 9 cm s^{-1} (Fig. 2D).

Regardless of the hitherto open question of prototypical behaviors and correlations between the probing motor acts and EOD discharge patterns, a characteristic to all object inspection sequences is the permanent change of the spatial relationship between the inspected object and the sensory surface (e.g. distance) of the animal. Va-et-vient sequences are characterized by distinct spatiotemporal patterns in which the minimal distance between objects and the sensory surface changes in a tail-to-head or head-to-tail direction. Thus, in order to better understand how sensory information is structured, we investigated how the relative placement of an object with respect to the rostro-caudal extent of the animal influences electric images. This was done by extending the spatial

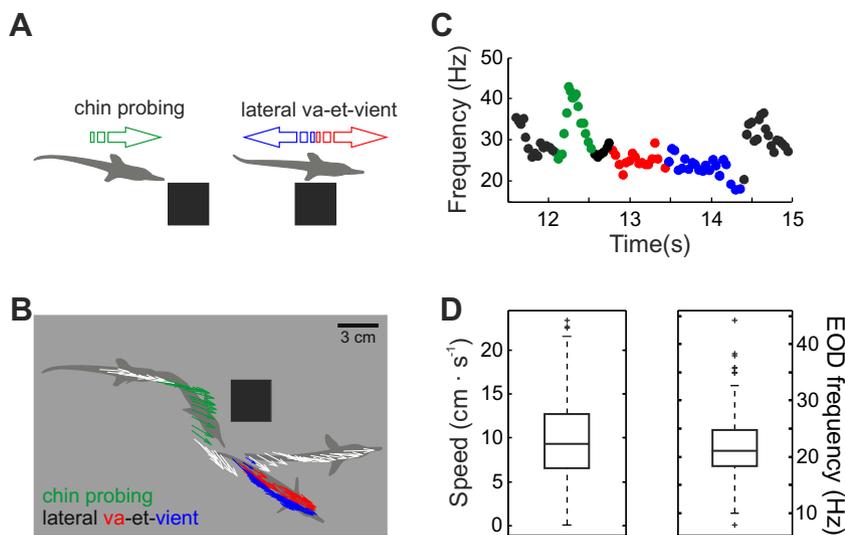


Fig. 2. Object exploration behavior. (A) Schematic showing two frequently observed behaviors of electric fish during novel object exploration. (B) Exemplary sequence showing the orientation (arrows) of a fish during object inspection. The sequence marked in red and blue is a typical section of for- and backwards swimming after the fish has passed the object laterally (termed lateral va-et-vient after Toerring and Moller, 1984). Additional chin probing sequences are shown in green. Note that during normal object scanning behavior fish switch between different probing motor acts. (C) EOD frequency during the exploration sequence shown in B. (D) Box-and-whisker plots of individual fish ($N = 4$) during novel exploration (see Section 2.2).

analysis of static electric image parameters to more realistic spatiotemporal conditions, reflecting the sensory input with regard to the scanning movements described above (see Section 3.3).

3.2. 2D electric images compared to classic results in 1D

The novelty of our approach of measuring electric images in *Gnathonemus* is that we, for the first time, obtained data in 2D, while previous data was confined to 1D. Cues derived from the spatial pattern of electric images, most prominently, the slope–amplitude ratio (SAR) in *Mormyrids* (von der Emde et al., 1998) and the half-maximal width (HMW) in *Gymnotiformes* (Rasnow, 1996; Babineau et al., 2007), are shown to be suitable for distance estimation in earlier studies. Of these, the SAR seems especially attractive, since it enables size-invariant distance estimation. We first showed that our 2D-approach is valid by reproducing the above results of the relation between the SAR and HMW metrics to object distance. We then extended our approach to show a biophysical model for electric image generation that adequately captures these parameters and enabled us to predict electric image properties on the animals' skin without the need of extensive physiological measurements.

Fig. 3 compares measured (Fig. 3A) and computed (Fig. 3B and C) electric images for identical conditions with a 1 cm³ metal cube placed at a distance of 10 mm, 13 mm and 16 mm from the animal. Object to fish distances are expressed as the distance between the fish midline to the objects surface. Note that the overall shape of the 2D electric images are comparable, while the absolute values differ, hence allowing at least for qualitative comparisons between data-sets. Please note Section 4.1 for possible explanations of the differences between modeled and measured data. The behaviorally relevant electric image is the one measured at the level of the electroreceptors, i.e., the animals' skin. Since it is almost impossible to record these skin images with adequate accuracy, we modeled data at the level of the skin (Fig. 3C).

We further analyzed how the slope–amplitude ratio (SAR) and the half-maximum-width (HMW) of the electric image changes in relation to object distance (Fig. 4) for a validation of the model. Using horizontal transects of the measured modulation along the length of the electric image (e.g. see Fig. 1C, gray line), we found that both parameters scale with object distance (Fig. 4A₁–A₃). Although there is some variance in the data obtained at different heights, an estimation of object distance is available regardless of the transect level chosen. Extending this comparison to the data modeled for the EIs on the animals skin further showed that experimental data and model are in good agreement (compare Fig. 4A–C). As expected, absolute values and variances differ, but the overall characteristics of distance-estimators (SAR, HMW) are similar.

Using three cubes of different volume, we next tested how object size influences the distance cues (Fig. 5A and B) in our modeled EIs. Similar to data from von der Emde et al. (1998), we found that the SAR relation with distance is not altered by the cube size. In contrast to the SAR, the HMW scales with the size of the object and the distance of an object (Fig. 5B), and thus is not size invariant. Note that contrary to earlier publications distance estimation is possible for the SAR obtained from either flank of the electric image (rostral and caudal slopes, see Suppl. Fig. 2).

In summary, this is the first time that the validity of the model for electric images in *G. petersii* has been confirmed using HMW and SAR by directly contrasting modeling results to measured data. This allows us to extend this model to conditions where actual measurements are either hard to obtain (on the skin), or currently impossible to gather (for actively moving animals).

3.3. Temporal analysis of electric-image flow

We then extended our analysis towards a systematic analysis of electric images for objects placed along the trunk of the animal. For this, we restricted data from the model to the electric images obtained at the skin of the animal. 'Moving' a 1 cm³ metal cube along the lateral side of the fish showed that the EIs vary systematically,

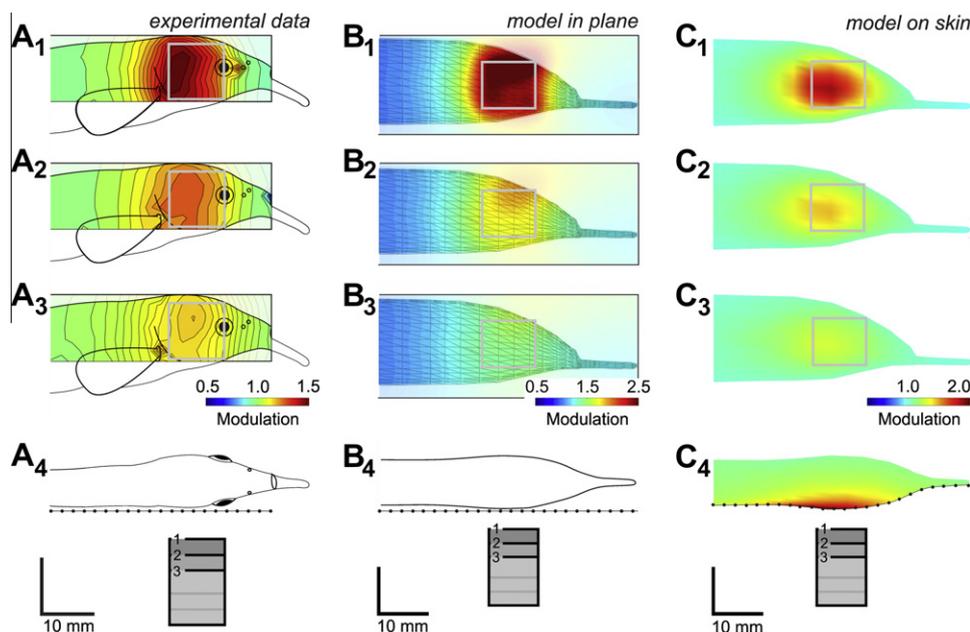


Fig. 3. 2D electric images obtained in the head region with the cube positioned at increasing distance to the animal. (A–C) Comparison of measured (A; $N = 3$) and modeled (B and C) two-dimensional electric images for a metal cube (1 cm³). Distance increases from top to lower displays from 10 mm (A₁–C₁) to 13 mm (A₂–C₂) and 16 mm (A₃–C₃). The images at the bottom (A₄–C₄) indicate the recording configuration. Step size in A was 2 mm. Data in B and C are based on the model adjusted to match the recording conditions, including fish dimensions. The figures in B show the modeled electric images for a plane similar to that in the physiological experiments. Panel C shows the data calculated at the skin of the animal. Data is presented as modulation with respect to the basal local field amplitude in absence of the object.

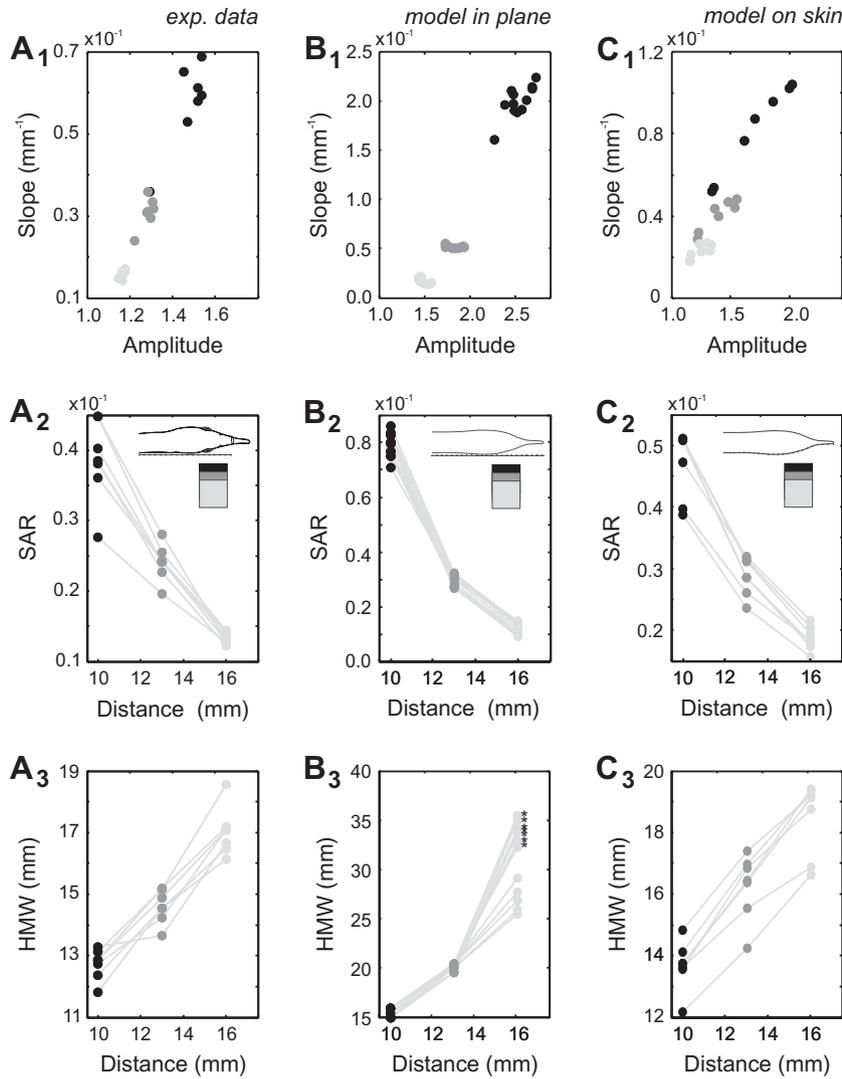


Fig. 4. Comparison of electric image based parameters for experimental and modeled data shown in Fig 3 based on the rostral part of the electric images. (A) Results for experimental measured EIs. (B) Results based on EIs modeled in a plane parallel to the fish. (C) Results for EIs modeled at the skin of the fish. The first row shows the relation between the maximum rostral slopes in the images plotted versus the peak modulation. Data in the second row shows the relationship of the slope–amplitude ratio (SAR) to the object distance, while the third row shows the relation between the half-maximum-width (HMW) and object distance. Note that values marked with an asterisk in B₃ are methodological overestimated: Due to the absent fish body at the dorso-rostral edge of the measuring plane background effects (skewed increase in modulation) at the rostral end of the EI dominate the object evoked modulation for high object distances and result in increased HMW measures (see Section 4.1). For all plots the gray level of the dots indicates object distance using the same gray-levels as shown in the insets in the second row. Data obtained from individual transects at the same height from the EI are connected by lines. Similar results to those shown here for the rostral slopes were obtained for the caudal slopes as well (see Suppl. Fig. 2).

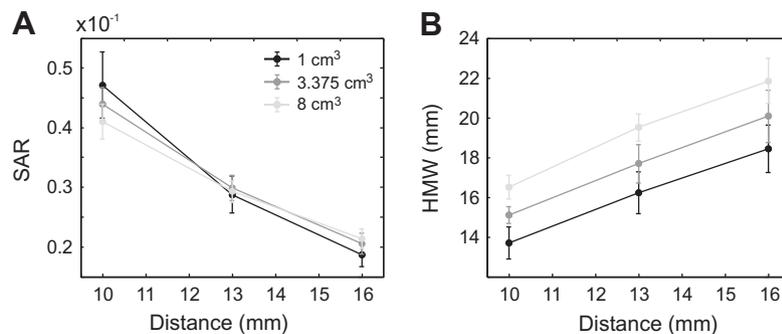


Fig. 5. Relation of SAR and HMW to object size and object distance based on data modeled at the skin. (A) SAR for three differently sized objects placed at different distance (10 mm, 13 mm and 16 mm) from the fish. The dots are calculated as the mean SAR value of EI transects at different heights ($N = 7$). The SAR decreases systematically with distance, while object size has no influence (compare curves with different shadings). (B) HMW calculated from the same images used in A. HMW increases with object size (compare different samples at a fixed distance) and object distance. Note that color coding in B corresponds as well to the legend shown in A.

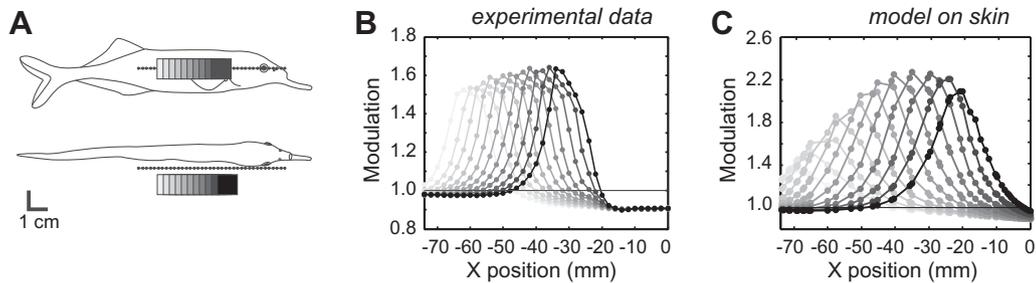


Fig. 6. Influence of the position of an object along the rostr-caudal axis of the animal. (A) Spatial alignment between the fish, the electrode (black dots) and the cube (gray shaded squares; 1 cm³) for the experiment. The position of the cube was changed in 3 mm steps (positions –60 to –31) along the rostr-caudal axis, and had a distance to the fish midline of approx. 13.5 mm. (B) 1D electric images measured for the conditions shown in A ($N = 1$). Cube position is indicated by the grayscale intensity with respect to figure panel A. (C) Series of electric images on the skin modeled for conditions comparable to the data of A and B (distance of object 15 mm, step size = 5 mm).

increasing in amplitude from the trunk towards the head (Fig. 6A and B). Consequently, both SAR and HMW depend on object position. While the SAR increases from caudal to rostral, the HMW decreases (Fig. 7A). Similar data was found for the electric images modeled on the level of the skin (Fig. 6C and 7B). The modeled data expanded over a wider range of object positions than our physiological measurements, including positions close to the tail and snout. For data extending rostral to our actually measured data, there was a slight decrease of the peak EI amplitude. This is linked to the object having passed the narrowest point between skin and cube, again showing the distance-related effect on the EI. Fig. 7B shows, using the data of Fig. 6C, that the HMW declines both towards the head and the trunk. Modeling the same motion along the trunk, but for alternating object-fish distances (15–22 mm, black lines to light gray lines) shows, that the spatial dependence of both SAR and HMW does not depend on the lateral distance of the cube.

Considering the scanning behavior fish possess during object exploration (Fig. 2), it seems reasonable to consider the impact of the relative motion between object and the sensory surface on

the electrolocation cues. Using the data shown in Fig. 6 we calculated what would have been experienced by a single receptor while the fish swam alongside the cube (Fig. 8A and B) in an idealized trajectory, by including the temporal parameters obtained for the va-et-vient behavior (swim speed ~ 9 cm s⁻¹, EOD frequency ~ 18 Hz). The resulting temporal electric images (tEI) are characterized by a transformation of the modulation to the time domain with the spatial EIs moving over the receptor (see: Gomez et al., 2004). Here the approximated location of the electroreceptor is indicated by the white arrow in Fig. 8A. This was shown for different cube distances (15, 17.5, 20, 22.5 mm with a 1 cm³ cube; Fig. 8B₁) and different cube sizes (1, 3.375, 8 cm³ at 15 mm distance; Fig. 8B₂). With increasing the cube distance from the electroreceptor, both amplitude and slope of the tEI decreased (Fig. 8B₁), while increasing the cubes size mainly affected the amplitude of the tEI (Fig. 8B₂). To quantitatively capture this, we introduced the temporal slope–amplitude ratio (tSAR). This was defined as the ratio of the maximum temporal slope to the maximum amplitude. Similar to the static electric images, two tEI slopes can be measured to either side of the image. These tEI sides relate

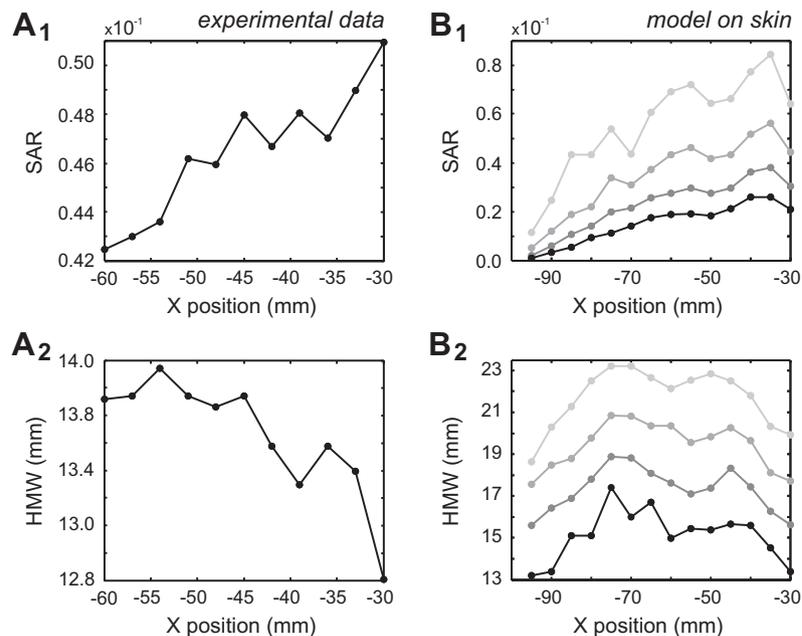


Fig. 7. Electric image parameters related to object position along the trunk. (A) Slope–amplitude ratio (SAR, A₁) and half-maximum-width (HMW, A₂) of the experimental data with respect to the position of a cube (size 1 cm³). For the placement of the cube with respect to the fish, refer to Fig. 6A. (B) Modeled data using electric images at the skin of the animal for conditions similar to data shown in A, but covering a wider range. Here, we include modeled data for different distances between cube surface and the fish midline (15, 17.5, 20 and 22.5 mm, black to light gray respectively). Note that in both cases the SAR increase from rostral to caudal positions while the HMW has an inverted U-shape. Over the range of experimentally measured data (positions –60 to –30), modeled SAR and HMW show a similar relation compared to the measured values.

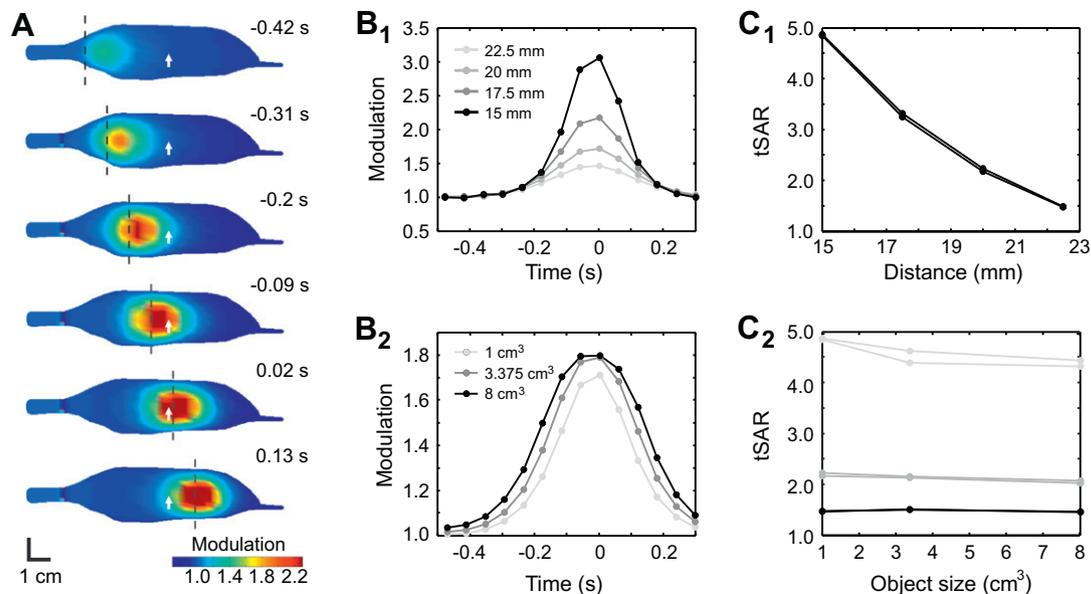


Fig. 8. Electric images during va-et-vient object inspection and temporal electrical images (tEI) based on modeled values. (A) Spatial electric images on the electroreceptive epithelium during an object exploration during a tail-first sequence, assuming a swim speed of 9 cm s^{-1} and a constant EOD frequency of 18 Hz (see Fig. 2D). The center of mass of a 1 cm^3 cube is indicated by the black vertical line. The timing within the sequence is indicated by the black numbers at the rostral end of the schemes, at $t = 0$ the receptor was opposed to the objects center of mass. (B) Temporal electrical images (tEI) based on the measures of one receptor (position is indicated by vertical white arrow in A), for different object distances (B_1) and different object sizes (B_2) respectively. For the shown measures with different object sizes the distance between fish midline and object surface was constant (20 mm). (C) Temporal slope–amplitude ratio (tSAR), based on the tEIs shown in B relative to cube distance (C_1) and size (C_2). The shown relationships of tSARs could be calculated using the slope during approaching the receptor with the object (neg. time values in B) and during moving the object away from the receptor (pos. time values in B), resulting in two characteristics each (two black lines in C_1). Additionally the tSAR on the different cube sizes was calculated for increased distances (20 and 22.5 mm gray lines in C_2 , the shading corresponds to the legend shown in B_1). Note that tSAR is size invariant while object distance is coded (C_1 versus C_2).

to the cube approaching the receptor and the movement of it away from the receptor. As is shown in Fig. 8C₁, the tSAR decreases with objects distance. For the range of cube sizes modeled, the tSAR was size-invariant (Fig. 8C₂) and thus allowed for distance estimation similar to the static SAR approach.

3.4. Electric images of objects in the caudal part of the dipole field

In the final part of this paper we present data based on measurements with objects placed near the animals' tail. This has not been investigated so far, probably due to the lack of electroreceptors in this region. However, objects close to the tail influenced the rostral parts of the electrosensory epidermis considerably, albeit not in the form of the electric images reported thus far. In general, the EI observed on the trunk included a gradual increase in modulation towards the rostral end of the animal (Fig. 9). At very caudal positions, i.e., close to the electric organ, the modulation also depended on the height where measures are taken.

Altering the distance of a 1 cm^3 metal cube in relation to the fish showed that slope in the electric image, and thus the absolute level of modulation, differed depending on the object distance. Interestingly, when altering object size (1, 4 and 8 cm^3) the modulation along the trunk was not influenced (Fig. 9B).

Compared to the maximal modulations observed for rostral placements of objects, objects placed at the animals' tail had comparatively weaker, wide-ranging effects on the electrical field. The low amplitude and global effects measured here were also reproduced by the model (data not shown).

4. Discussion

To our knowledge, this is the first study in *G. petersii* (*Mormyridae*) combining extensive experimental and modeling data on electric image analysis. We showed that electric images and

derived metrics depend on the body region with systematic variation from rostral to caudal regions. We extended on these results analyzing the EIs on a temporal basis, based on an idealized egomotion related to natural va-et-vient object-scanning behavior. For this, we established a novel cue, the temporal SAR (tSAR), and showed that it is size invariant and thus a cue suitable for distance estimation in presence of electric flow. Finally we showed examples of global static electric images caused by objects positioned near the tail, a region previously not considered, and showed that resulting global electric images might be suitable for a size invariant measure of object distance as well.

4.1. BEM model validity

The model sufficiently reproduced real 2D electric images (Fig. 3). Differences between the experimental measures and the modeled data were apparent in terms of shape, size and modulation strength. These differences most probably had two causes: On the one hand not all experimental parameters were accounted for our approach, i.e. while we accounted for fish length and height when transferring the experimental conditions to the model, the variable shape of the body was not matched perfectly and fish angle with respect to measurements differed slightly as well. This can be seen in Fig. 3, where the measured electric image is skewed with respect to the fish, while this is not the case for the modeled data, leading to a slightly different 'projection' of the cubes electric image on the sensory epithelium. On the other hand a further source of variation was that inter-individual differences of skin impedances and strengths of electric dipoles were not included during modeling.

Nonetheless, the good match between our measured and modeled electric images, and the similarity of the relationships documented for derived parameters like SAR and HMW (Figs. 4 and 5) clearly showed that the current model was capable of reproducing

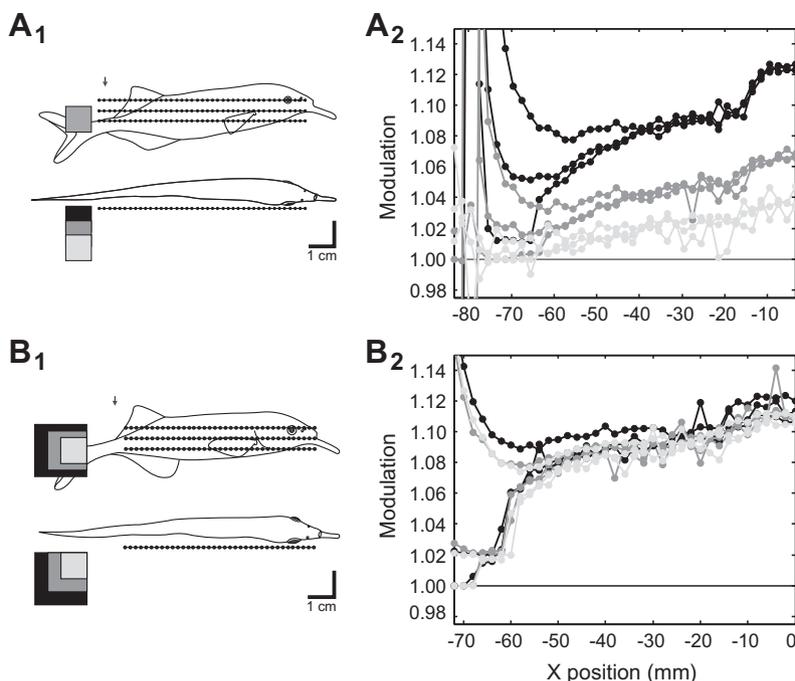


Fig. 9. Experimental data on electric images for objects placed at defined locations close to the electric organ in the caudal part of the dipole field. (A) Electric images measured in three heights of one measuring plane along the trunk. A metal cube (1 cm^3) was placed at increasing distances (fish midline to object surface; 5 mm, 9 mm, 13 mm; $N = 1$) at a fixed location of the caudal part of the dipole (see fish schematic). (B) Electric images at the trunk for three metal cubes of increasing volume and constant distance between the fish and the surface of the cube (1 cm^3 , 4 cm^3 , 8 cm^3 ; distance = 6 mm; $N = 2$). Both in A and B, the gray-scaled schematic on the left side indicates which data were obtained at which distance/for which cube size. The dotted lines in the left panel indicate the locations where measures were taken with respect to the fish body and the object position. The small vertical arrows indicate approximate EO source positions.

key properties for the analysis of electric images in a qualitative manner. Differences in the variance of these parameters (Fig. 4), in addition to the reasons given above, were partially due to the noise present in our physiological measures and the slight differences in object and electrode positioning. The notable influence of object distance on the HMW variance modeled in the plane perpendicular to the body (Fig. 4B₃) was mainly caused by dorsal widening of the EI that got predominant for low EI peak modulations (e.g. high object distances). This was caused by the geometry of the fish, which changes in the electric scene immediately rostral to the cube. Curvature of the fish had two negative effects on image calculation on a plane. Firstly, as curvature changed the distance from measuring point to surface of the fish changed. Secondly, the curvature implied a change in current direction, which was not taken into account while measuring or calculating electric images on a plane. Thus the approximation of measuring electric images in a plane is useful, but should be interpreted with care if curvature of the skin is considerably large. Given these limitations, it is encouraging to see that our data faithfully reproduced earlier key results obtained from electric image measurements in *Gnathonemus* (von der Emde et al., 1998), further corroborating our results.

One particular difference to these earlier works was, that in our data SAR was found to be a suitable size-invariant (Fig. 5) distance related cue irrespective of the EI slope (rostral or caudal; see Fig. 4 and Suppl. Fig. 2) chosen for the SAR calculation. This is in contrast to the works of von der Emde and colleagues, who documented that the SAR is robust when the rostral slope is used to calculate it exclusively. An explanation might be that in our experimental study we only used relatively small cubes ($1\text{--}8\text{ cm}^3$), while considerably bigger cubes ($8\text{--}125\text{ cm}^3$) were used in the earlier studies (von der Emde et al., 1998; Schwarz, 2000). When comparing the images for increasing object to skin distances, it is apparent that

for cubes of 8 cm^3 the rostral and caudal slopes are symmetric (see Fig. 3C in von der Emde et al., 1998). The difference only occurs for even larger objects, which were not considered in our study.

In summary, while some aspects of the model still need additional confirmation, we are confident that it is suitable to obtain qualitatively correct data. Therefore these values give a first estimate of the electric image that is available at the level of the skin, which of course is the behaviorally relevant input, and can be used for further analysis.

4.2. Static versus spatiotemporal electrosensory cues

A hallmark for electrolocation is the ability to analyze the environment based on a spatially distributed signal ranging over short distances only (i.e.: low quality), as it is well documented in behavioral test (see for example: Behr et al., this issue). This signal consists of blurred electric images that need to be analyzed based on a relatively coarse array of electroreceptors. SAR and HMW of static EIs are known to be powerful tools to estimate object distance based on electric image analysis (von der Emde et al., 1998; Assad et al., 1999; von der Emde and Schwarz, 2002; Chen et al., 2005). This is particularly true for the SAR, which is size invariant.

Despite the problem of changes in the sensory resolution given varying receptor densities, our results showed the systematic dependency of both metrics on body position used to measure them (Fig. 7). In addition to the slight changes in fish to object distance along the body, this possibly might be caused by locally differing skin conductivity and comparable inherent electrical properties of the fish body. That would require some form of body-coordinate based calibration for SAR and HMW in order to resolve their dependence on the position of an object along the rostral-caudal body axis.

A frequent assumption how animals are able to make use of their apparently imprecise sensory system with high accuracy and to stunning degrees of abstraction (von der Emde et al., 2011) is that motion-related cues might be used to enhance the reliability of this sensory modality, and this has gained strong backup based on theoretical considerations (Babineau et al., 2007).

One particular type of motion-related cues is found during the analysis of tail bending motions (Chen et al., 2005; Sim and Kim, 2010). This probing behavior is frequently seen in *Gymnotiform* weakly electric fish, where it is proposed to be related to an active motor strategy to enhance sensory information flow. The relative temporal change experienced by a single electroreceptor during a tail-bending cycle can be used to determine distance to an object (Sim and Kim, 2010). Still this temporal analysis of electric images faces the same problem described above: The specific relation between distance and relative temporal slope changes along the length of the animal. Hence the use of such an electrolocation mechanism requires an internal map to calibrate against position along the body as well. Moreover the active use of the tail bending can be questioned, at least in *Gymnotiform* fish, in light of behavioral data indicating that tail bending is reduced during prey capture and foraging in these fish (Nelson and MacIver, 1999).

In addition to the special case of tail bending (see above), the role that an animals' body takes in actively shaping electric images, thereby sculpting electric flow, has been addressed (Sanguinetti-Scheck et al., 2011) and theoretical studies on *Gymnotiformes* have started to include spatiotemporal patterns in the analysis of electric images as well (MacIver et al., 2001; Chen et al., 2005; Babineau et al., 2007). Of these studies the work by Chen and colleagues on *Apteronotus albifrons* is of particular interest in relation to our results, since they combined modeling of spatiotemporal effects during active electrolocation with actual transcutaneous measurements of potential changes of an object passing a fish. Their temporal electric images show results comparable to those computed and modeled in our study (compare Fig. 7 by Chen et al., to Fig. 8 of the current paper). Interestingly these authors find that the 'full-width at half-maximum' (i.e. HMW) of temporal electric images scales size invariant with object distance. Hence, provided an animal knows its swim speed, it can determine the distance to a target based on the HMW of tEIs (tHMW). This was not the case in our tEIs (data not shown). Indeed the tEI relates to the spatial EI and it would be surprising to find tHMW to be size invariant while spatial HMW is not (Fig. 5). A possible explanation is the definition of object distance. While we measured from the animal's midline to the surface of an object, Chen et al. (2005) used the distance to the objects center of mass. This leads to a stronger influence of larger objects, since the effect of distance to the skin is non-linear.

For the analysis of electric images with respect to spatiotemporal parameters one needs to consider both, the movement of the fish and the receptive surface and the dependence of any temporal cue on the EOD frequency. In *Mormyrids* the va-et-vient behavior is linked to in-detail object examination (Toerring and Belbenoit, 1979; Toerring and Moller, 1984). We here assumed that both swim-speed and EOD frequency are inherently known to the fish, and thus can be used in the analysis of temporal electric images. We proposed a novel parameter that might serve as a cue for perceiving objects in the environment making use of the spatiotemporal domain of sensory flow (tSAR, Fig. 8C). This temporal measure had the benefit that a single electroreceptor reading was sufficient for detailed distance estimation. This is contrary to a spatial analysis (SAR and HMW data), which relies on the inclusion of an extensive sensory array (Lewis and Maler, 2002). Temporal analysis might thus be especially useful, since the analysis of electrical images by use of this sensor array depends on its size, thereby limiting the working range over which the system could be exploited.

This is inherently different for temporal electric images that might enable fish to sample objects exceeding the dimensions of their sensory surface. The ability of fishes to navigate by aid of their passive ampullary electroreceptors using the earth's magnetic field is a good example for this extension of the sensory space by integrating over time (Kalmijn, 1982; Kalmijn et al., 2002). While temporal cues certainly are attractive for electrolocation, the neuronal circuitry that is needed to perform the required computation over time might not be trivial. However, from what is known in terms of sensory processing in the electrosensory lateral line lobe, the anatomical hardware for such computations is present (Bell et al., 2008; Sawtell and Bell, 2008; Requarth and Sawtell, 2011). Still the exact computations underlying distance estimation remain to be investigated.

Up to now it is unclear to which extent electric fish actively rely on size invariant distance cues during natural behavior. In favor of the use of such cues are the series of experiments by the lab of von der Emde and coworkers who showed that fish can be trained to distinguish distance of two objects irrespective of their size. Crucially, fish being trained to measure the distance of two equally sized objects do not require additional training to discriminate the distance of two novel objects of different sizes (von der Emde et al., 1998). Thus, size invariance of distance estimates occurred spontaneously, demonstrating the importance of this perceptual ability. On the other hand, where documented (Nelson and MacIver, 1999; MacIver et al., 2001), prey capture in electric fish (*Gymnotiformes*) does not allow to conclude that exact distance estimation is necessary. Rather animals seem to follow a sequential approach from detection to scanning and intercept (Nelson and MacIver, 1999). The final intake involves suction feeding, which does not require high precision of distance estimation and the alignment with the prey follows a 'close the gap' strategy. If distance to a target would be measured precisely during this behavior, one could speculate to see a highly directed approach and attack strategy.

The electrolocation cue used in this behavior does not necessarily require size invariance, although it would be highly desirable on theoretical grounds. Similarly, electric fish may rely on different coexisting electrolocation rules suitable to be applied in a context dependent manner. Future works should hence focus on a detailed analysis of the relation between behavior, swim speed and EOD frequency to determine the usability of the temporal slope and probe if prototypical behaviors may be associated with specific electrosensory flow. A first approach along these lines was made by Chen and colleagues (2005), who simulated the stimulus for a single electroreceptor during a fictive electrolocation trajectory in *Gymnotiformes*. This has direct implications for electrosensory processing, since these data show that electric flow is highly context-dependent and contains a rich variety of both external and intrinsic (re-afferent) noise.

4.3. Objects located in the caudal part of the electric field

In a detailed study MacIver and colleagues (Snyder et al., 2007) established that the sensory space of *A. albifrons* is omnidirectional. In contrast to other foveated sensory systems, both motor and sensory capabilities and ranges are matched in *Apteronotus*. A similar study is currently not available for *Mormyrids*, but since both species face equivalent sensory and partially also motor constraints, it seems reasonable that it relates to the *Mormyrid* family as well. Still this might be true to a lower degree since *Mormyrids* depend on different swimming gaits and have large areas devoid of electroreceptors on their caudal body. Hence there might be less symmetry in the motor and sensory space surrounding the animal compared to *Apteronotus*.

In line with this (an omnidirectional sensory space), we found that objects situated at the caudal pole of the electric organ, where in our species no electroreceptors are present, stimulate the rostral part of the sensory surface. The modulation amplitudes found for these global EIs were small (15%) compared to conventional EIs amplitudes (compare Fig. 9 to Figs. 3 and 6). Still the modulation was within an amplitude range that is sufficient to evoke responses from primary afferents of electroreceptors (Engelmann et al., 2008a).

While not fully explored yet, our data indicates that EIs of objects encountered with the tail do scale with the lateral object distance, showing a dependency of the slope of the global electric image on object distance (Fig. 9A). Interestingly our data shows that global electric images are size invariant (Fig. 9B). Thus the distance of an object relative to the fish can be determined by calculating the modulation slope along the electroreceptor array. However the use of these global EIs might be difficult in the context of prey capture, since typical prey items will be smaller and have a lower electric contrast compared to a 1 cm³ metal cube. Therefore it is unlikely that prey will evoke similarly strong global modulations of the electric field. Still a use of these global EIs during navigational tasks is conceivable.

The findings of these global EIs are in line with the fact that novel objects are frequently explored by a scanning behavior involving tail-first encounters which may indicate that *G. petersii* makes full use of its sensory space, including detection of objects located caudal to the electrosensory skin and even caudal to the rostral part of the dipole field. While object exploratory behavior corroborates this interpretation, future studies should focus on mapping the sensory space available to *Mormyrid* fish.

In summary the current work has established the validity of the BEM-model, thereby adding significance to a series of earlier theoretical works based on the same model. With respect to future lines of research, a common theme of increasing importance in various fields of actively sensing animals is the shaping of the sensory flow by the direct interaction between an animal and the environment. In the past, considerable progress has been made towards a better understanding of how and partially why this is done by weakly electric *Gymnotiformes*. With our present work we expect to open up the technical and theoretical possibility to advance research along similar lines in the *Mormyrid* line of electric fishes. A particular challenge for future work in *Mormyrids* will be to integrate the context-dependent sampling strategy employed, i.e. the variable EOD rhythm, to the analysis and analyze its impact on how electrosensory flow is sculpted. In addition, benchmarks need to be established to investigate if animals adapt their ongoing behavior in a manner that enables them to optimally gain the relevant sensory inputs.

Acknowledgements

VH was funded by a scholarship of the DFG, Excellence Cluster 277 “Cognitive Interaction Technology (CITEC)” and JE received *in-kind contribution* by CITEC. JIS was funded by a scholarship of ANII (National Agency for Research and Innovation, Uruguay). The authors want to express their gratitude to Ruben Budelli for discussions and support and Silke Künzel for comments on the manuscript. We additionally like to acknowledge the helpful comments of three reviewers on an earlier version of this manuscript.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.06.003>.

References

- Assad, C., 1997. Electric Field Maps and Boundary Element Simulations of Electrolocation in Weakly Electric Fish. Electrical Engineering, Pasadena, California Institute of Technology. PhD.
- Assad, C., Rasnow, B., Stoddard, P.K., 1999. Electric organ discharges and electric images during electrolocation. *J. Exp. Biol.* 202 (Pt 10), 1185–1193.
- Babineau, D., Longtin, A., Lewis, J.E., 2006. Modelling the field of weakly electric fish. *J. Exp. Biol.* 209, 3636–3651.
- Babineau, D., Lewis, J.E., Longtin, A., 2007. Spatial acuity and prey detection in weakly electric fish. *PLoS Comput. Biol.* 3 (3), e38.
- Bacelo, J., Engelmann, J., Hollmann, M., von der Emde, G., Grant, K., 2008. Functional foveae in an electrosensory system. *J. Comp. Neurol.* 51 (3), 342–359.
- Bacher, M., 1983. A new method for the simulation of electric fields, generated by electric fish, and their distortions by objects. *Biol. Cybern.* 47 (1), 51–58.
- Bell, C.C., Han, V., Sawtell, N.B., 2008. Cerebellum-like structures and their implications for cerebellar function. *Annu. Rev. Neurosci.* 31, 1–24.
- Budelli, R., Caputi, A., Gomez, L., Rother, D., Grant, K., 2002. The electric image in *Gnathonemus petersii*. *J. Physiol. Paris* 96 (5–6), 421–429.
- Caputi, A.A., Budelli, R., 2006. Peripheral electrosensory imaging by weakly electric fish. *J. Comp. Physiol. A* 192 (6), 587–600.
- Caputi, A.A., Aguilera, P.A., Pereira, A.C., 2011. Active electric imaging: body-object interplay and object's “electric texture”. *PLoS One* 6 (8), e22793.
- Castelló, M.E., Aguilera, P.A., Trujillo-Cenoz, O., Caputi, A.A., 2000. Electroreception in *Gymnotus carapo*: pre-receptoral mechanisms and distribution of electroreceptor types. *J. Exp. Biol.* 203, 3279–3287.
- Chen, L., House, J.L., Krahe, R., Nelson, M.E., 2005. Modeling signal and background components of electrosensory scenes. *J. Comp. Physiol. A* 191 (4), 331–345.
- Engelmann, J., von der Emde, G., 2011. Active Electrolocation. In: *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, vol. 1, pp. 375–386.
- Engelmann, J., Bacelo, J., van den Burg, E., Grant, K., 2006. Sensory and motor effects of etomidate anesthesia. *J. Neurophysiol.* 95 (2), 1231–1243.
- Engelmann, J., Bacelo, J., Metzzen, M., Pusch, R., Bouton, B., Migliaro, A., Caputi, A., Budelli, R., Grant, K., von der Emde, G., 2008a. Electric imaging through active electrolocation: implication for the analysis of complex scenes. *Biol. Cybern.* 98 (6), 519–539.
- Engelmann, J., Pusch, R., von der Emde, G., 2008b. Active sensing: pre-receptor mechanisms and behavior in electric fish. *Commun. Integ. Biol.* 1 (1), 29–31.
- Gomez, L., Budelli, R., Grant, K., Caputi, A.A., 2004. Pre-receptor profile of sensory images and primary afferent neuronal representation in the mormyrid electrosensory system. *J. Exp. Biol.* 207 (Pt 14), 2443–2453.
- Hunter, P., Pullan, A., 1997. FEM/BEM Notes. <<http://www.cs.rutgers.edu/~suejung/fembemnotes.pdf>> (01.03.12).
- Kalmijn, A.J., 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science* 218 (4575), 916–918.
- Kalmijn, A.J., Gonzalez, I.F., McClune, M.C., 2002. The physical nature of life. *J. Physiol. Paris* 96 (5–6), 355–362.
- Lewis, J.E., Maler, L., 2002. Blurring of the senses: common cues for distance perception in diverse sensory systems. *Neuroscience* 114 (1), 19–22.
- Lissmann, H.W., 1951. Continuous electrical signals from the tail of a fish *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Nature* 167 (4240), 201–202.
- MacIver, M.A., Sharabash, N.M., Nelson, M.E., 2001. Prey-capture behavior in gymnotid electric fish: motion analysis and effects of water conductivity. *J. Exp. Biol.* 204 (Pt 3), 543–557.
- Migliaro, A., Caputi, A.A., Budelli, R., 2005. Theoretical analysis of pre-receptor image conditioning in weakly electric fish. *PLoS Comp. Biol.* 1 (2), 123–131.
- Nelson, M.E., MacIver, M.A., 1999. Prey capture in the weakly electric fish *Apteronotus albifrons*: sensory acquisition strategies and electrosensory consequences. *J. Exp. Biol.* 202 (Pt 10), 1195–1203.
- Pusch, R., von der Emde, G., Hollmann, M., Bacelo, J., Nobel, S., Grant, K., Engelmann, J., 2008. Active sensing in a mormyrid fish: electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation. *J. Exp. Biol.* 211 (Pt 6), 921–934.
- Rasnow, B., 1996. The effects of simple objects on the electric field of *Apteronotus*. *J. Comp. Physiol. A* 178, 397–411.
- Requarth, T., Sawtell, N.B., 2011. Neural mechanisms for filtering self-generated sensory signals in cerebellum-like circuits. *Curr. Opin. Neurobiol.* 21 (4), 602–608.
- Rother, D., Migliaro, A., Canetti, R., Gomez, L., Caputi, A., Budelli, R., 2003. Electric images of two low resistance objects in weakly electric fish. *Biosystems* 71 (1–2), 169–177.
- Sanguinetti-Scheck, J.L., Pedraja, E.F., Cilleruelo, E., Migliaro, A., Aguilera, P., Caputi, A.A., Budelli, R., 2011. Fish geometry and electric organ discharge determine functional organization of the electrosensory epithelium. *PLoS ONE* 6 (11), e27470.
- Sawtell, N.B., Bell, C.C., 2008. Adaptive processing in electrosensory systems: links to cerebellar plasticity and learning. *J. Physiol. Paris* 102 (4–6), 223–232.
- Schwarz, S., 2000. *Gnathonemus petersii*: Three-dimensional Object Shape Detection and the Geometry of the Self-produced Electric Field. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Bonn, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. PhD: 203.

- Sim, M., Kim, D., 2010. Electrolocation based on tail-bending movements in weakly electric fish. *J. Exp. Biol.* 214 (Pt 14), 2443–2450.
- Snyder, J.B., Nelson, M.E., Burdick, J.W., Maciver, M.A., 2007. Omnidirectional sensory and motor volumes in electric fish. *PLoS Biol.* 5 (11), e301.
- Toerring, M.J., Belbenoit, P., 1979. Motor programmes and electroreception in mormyrid fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 4, 369–379.
- Toerring, M.J., Moller, P., 1984. Locomotor and electric displays associated with electrolocation during exploratory behavior in mormyrid fish. *Behav. Brain Res.* 12 (3), 291–306.
- von der Emde, G., Schwarz, S., 2002. Imaging of objects through active electrolocation in *Gnathonemus petersii*. *J. Physiol. Paris* 96 (5–6), 431–444.
- von der Emde, G., Schwarz, S., Gomez, L., Budelli, R., Grant, K., 1998. Electric fish measure distance in the dark. *Nature* 395, 890–894.
- von der Emde, G., Behr, K., Bouton, B., Engelmann, J., Fetz, S., Folde, C., 2011. 3-dimensional scene perception during active electrolocation in a weakly electric pulse fish. *Front. Behav. Neurosci.* 4, 26.