

Percepción de la Distancia en Peces

Cómo algunos peces son capaces de discriminar la distancia a la que se encuentran los objetos, usando un sistema sensorial poco común.

© Rubén Budelli, Leonel Gómez y Angel Caputi 2000
ruben@biomat.fcien.edu.uy

RESUMEN

La distancia a la que se encuentran los objetos puede ser estimada usando varios sistemas sensoriales. El más familiar para nosotros es la visión. Dos grupos de peces de África y América no tienen esta posibilidad, ya que habitan en aguas muy turbias y tienen hábitos nocturnos. Podrían usar, en cambio, un sistema sensorial peculiar que fue descubierto recién en 1958. Éste está formado por un órgano que produce corrientes eléctricas, un conjunto de receptores distribuidos sobre la piel y ciertas estructuras altamente especializadas del sistema nervioso central. La alteración de los campos y corrientes eléctricas producida por objetos cercanos es detectada por los receptores de la piel y procesada por el sistema nervioso para inferir su forma y ubicación. Se sabía que los peces, utilizando este sistema, podían detectar la presencia de objetos en su entorno y discriminar algunas de sus características. Sin embargo, se dudaba si podían estimar la distancia a la que se encontraban. En este trabajo se muestran resultados (de experimentos comportamentales, de medidas electrofisiológicas y de modelos computacionales) que prueban que este sistema es realmente capaz de discriminar distancias y se establecen las claves que el sistema nervioso utiliza para hacerlo.

ABSTRACT

The distance to an object may be estimated using several sensory systems. The most familiar for us is vision. Two unrelated orders of fish, one from Africa and the other from America, are unable to use visual cues since they are nocturnal and often live in muddy waters. They might use, instead, a unique sensory system discovered only recently, in 1958. It consists of an organ that produces electric currents, a set of electroreceptors distributed throughout the skin and some highly specialized structures of the nervous system. Objects in the vicinity of the fish modify its electric field as a function of their resistive and capacitive properties. This modification is detected by the skin receptors and used to infer the shape and position of these objects. It is known that these fish, using this system, are able to detect objects in the environment and discriminate some of their characteristics. Nevertheless, it was unclear whether they were able to estimate distances. In this paper we report results from behavioral and electrophysiological studies and computational models demonstrating that this system is able to discriminate distances. In addition, we describe the cues used by the fish to achieve this task.

Cuando los niños comienzan a aprender, mediante el uso de los órganos de los sentidos, que hay objetos que rodean su exterior, todavía carecen de una noción clara de a qué distancia se encuentran. Cada niño aprende muy temprano a reconocer su entorno cercano (comenzando por su madre) a través de la vista, el oído, el olfato y el tacto. Las primeras veces que identifica objetos lejanos, ya conocidos o nuevos (la luna es un ejemplo típico), estira el brazo para tocarlos. Estos hechos nos indican que primero aprendemos a distinguir objetos y a ubicar la dirección del espacio en que se encuentran (dirigimos la mano hacia la Luna y no hacia cualquier otro lado) y poco después aprendemos a estimar la distancia a la cual se encuentran.

Posteriormente, vamos aprendiendo a usar pistas que nos indican la distancia a la que se encuentran los objetos. Las más precisas se basan en la visión binocular. La figura 1 muestra un esquema muy simplificado que, sin embargo, permite entender este mecanismo. Al observar un objeto obtenemos dos imágenes ligeramente distintas en las retinas de ambos ojos. Estas dos imágenes se proyectan en el área visual de la corteza cerebral. Cada objeto (círculo rojo o azul, en la figura) produce una imagen en cada una de las retinas. Al prestar atención a uno de los objetos (círculo rojo), giramos los ojos, de manera que sus dos imágenes se proyecten en un mismo lugar de la corteza. Entonces, las imágenes en la corteza del círculo azul no se superponen, a menos que ambos objetos se encuentren a la misma distancia. La posición de ambas imágenes en la corteza nos indica cuánto más lejos o

cerca se encuentra el círculo rojo que el círculo azul. Es fácil comprobar la existencia de estas dos imágenes, interponiendo un dedo en nuestro campo visual (a unos 20 cm de distancia) cuando observamos un objeto lejano. Si cerramos alternativamente los ojos, veremos más nítidamente la posición de ambas imágenes. Si duda acerca del uso de esta pista que nos provee la visión binocular, intente introducir una pajilla en una botella depositada sobre la mesa, con un ojo cerrado. Pero, como siempre en biología, es difícil encontrar mecanismos generales: algunos animales (como por ejemplo los batracios), en lugar de mover los ojos, determinan la distancia relativa de los objetos por triangulación, usando la disparidad entre las imágenes que se producen en uno y otro ojo.

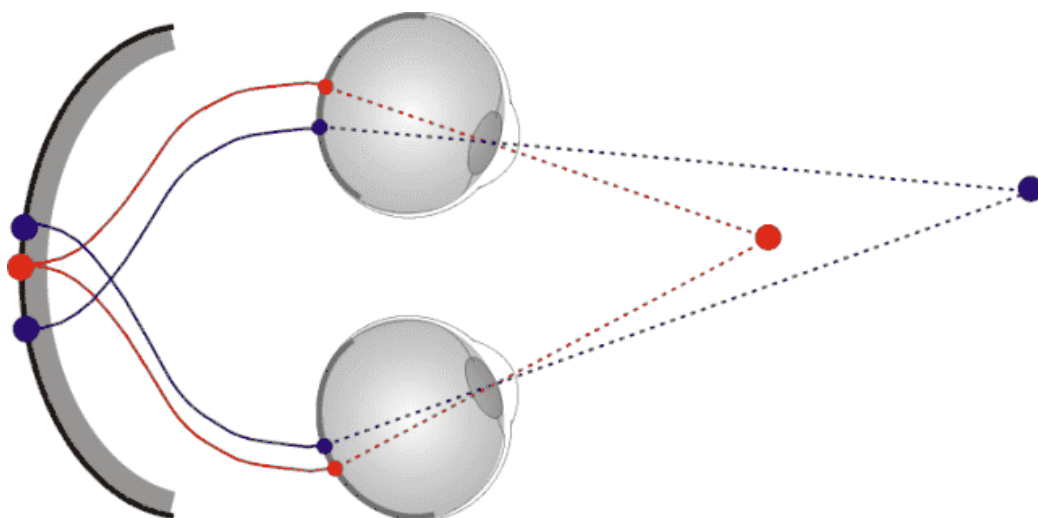


Fig. 1. Imágenes de 2 objetos en la retina de ambos ojos y su proyección en la corteza cerebral. Al observar 2 objetos en el campo visual, fijamos la atención en alguno de ellos (el punto rojo). Para hacer esto, debemos efectuar dos acciones: 1) deformar los cristalinos para enfocar la imagen en la retina y 2) mover los ojos de manera de centrar al objeto en el área más sensible de la retina (la fóvea). Al efectuar este último movimiento, la proyección en la corteza cerebral de ambas imágenes de ese objeto coinciden en la misma región y al mismo tiempo las imágenes del otro objeto (el punto azul) estarán mal enfocadas y se proyectarán en zonas distintas de la corteza.

Para que la pista esquematizada en la figura 1 exista, es necesario que los campos visuales de ambos ojos se superpongan, como sucede en los humanos. Pero hay otros animales, (como muchos peces, aves y aún

mamíferos) donde los campos visuales prácticamente no se superponen. Estos animales pueden, sin embargo, hacer estimaciones razonables de la distancia a la que se encuentran los objetos: no se golpean con ellos al moverse y en algunos casos son capaces de atrapar presas bastante ágiles.

Se sabe, no obstante, que es imposible identificar un objeto y su posición en el espacio tridimensional basándose en una proyección bidimensional (1). Por lo tanto, con una imagen instantánea en un solo ojo (que genera una única imagen bidimensional) no puede determinarse la forma y posición de un objeto (2). La figura 2 ilustra esto, mostrando que distintos cuadriláteros producen la misma imagen en la retina.

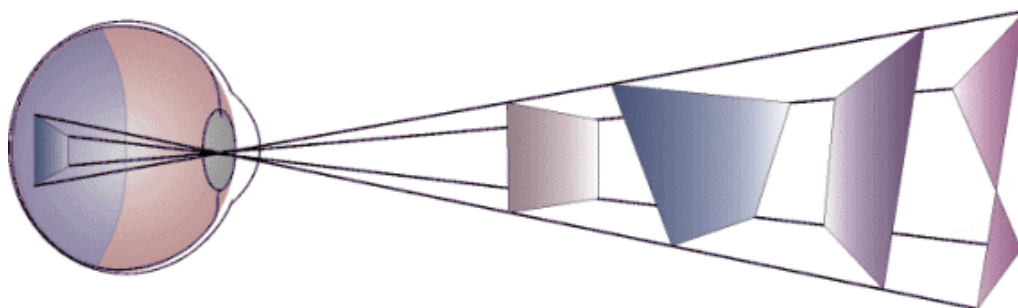


Fig. 2. Distintos objetos pueden producir la misma imagen en la retina.

A pesar de esta imposibilidad, hay diferentes pistas que nos permiten determinar, en visión monocular, la distancia a la que se encuentran diferentes objetos:

- Si un objeto no permite ver completamente a otro, se encuentra más cerca que el otro.
- Si conocemos el tamaño de un objeto podemos saber, a partir del tamaño de su imagen, la distancia a la que se encuentra.
- Las leyes de la perspectiva proveen también numerosas pistas, si suponemos que el objeto es razonablemente regular.
- El paralaje monocular genera imágenes sucesivas, mediante el movimiento de la cabeza, que pueden ser comparadas. Este mecanismo realiza en instantes sucesivos lo que la visión binocular hace en forma simultánea.

Las tres primeras pistas nos llevan a conclusiones equivocadas en situaciones extremas, ideadas con ese propósito y llamadas ilusiones ópticas. Un ejemplo de éstas es el llamado cuartos de Ames. En la primera figura de este

sitio, se muestra una escena que corresponde al interior de un cuarto, que suponemos con forma de paralelogramo, con todos los ángulos rectos. No nos cabe duda que la niña de la derecha es más grande que la de la izquierda y que ambas están aproximadamente a la misma distancia. Pero como el cuarto no es un paralelogramo y sus ángulos no son rectos, objetos del mismo tamaño serán evaluados como distintos y la distancia a la que se encuentran mal determinada. Ver la siguiente figura de esa misma página Web.

Otros órganos sensoriales también permiten determinar la distancia a la que se encuentran los objetos. Por ejemplo, el oído permite a lechuzas y murciélagos ubicar y cazar eficientemente a sus presas.

Pero tanto en el caso de la vista como del oído, los humanos contamos con un acceso privilegiado (por introspección) al tipo de información que estos órganos aportan y muchas veces extendemos a otros animales capacidades y limitaciones que son propias de nuestra especie. Por esta razón, parece interesante estudiar la percepción de la distancia en algún órgano de los sentidos ausente en los humanos. La mayoría de los órganos sensoriales son comunes y similares en los vertebrados. La estructura y el funcionamiento de algunos órganos de los sentidos es muy diferente en invertebrados, pero continúan siendo órganos visuales, auditivos u otros que comparten sus características fundamentales con los de los humanos.

Hay, sin embargo, algunos sentidos que son específicos de algunos animales. Uno de ellos, que nos ha interesado especialmente, es la **electrolocación activa** en peces eléctricos de descarga débil. Estos peces viven en ríos y lagunas de América y África, donde el agua es en general muy turbia, impidiendo prácticamente la visión. Esta característica del medio ambiente constituyó una fuerte presión evolutiva, que llevó a desarrollar un sistema sensorial nuevo, que les permitió ocupar ese nicho ecológico. Dos grupos de animales, uno en África (Mormyridos) y otra en América (Gymnotiformes) lo hicieron, siguiendo procesos evolutivos convergentes. Esta especialización fue fortalecida por el desarrollo o preexistencia de hábitos nocturnos.

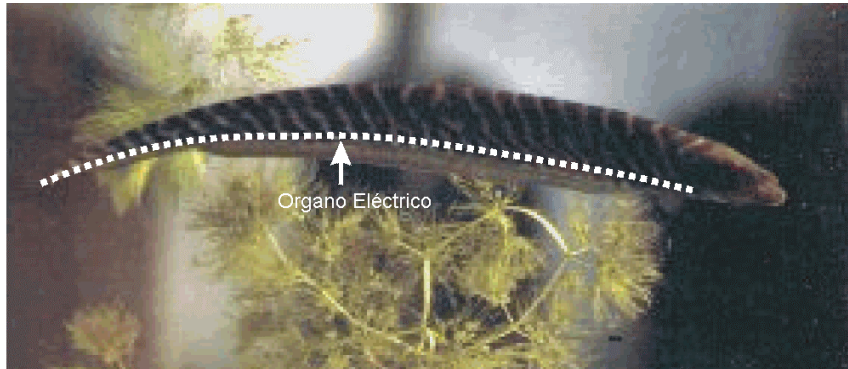


Fig. 3. Peces eléctricos. Arriba *Gymnotus carapo* (americano) y abajo *Gnatonemus petersii* (africano). Las flechas indican la ubicación del órgano eléctrico. (La foto del *G. carapo* fue cortésmente cedida por el Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay, y la del *G. petersii*, de la Dra. K. Grant, Instituto A. Fessard, CNRS, Francia)

Estos peces desarrollaron un órgano capaz de generar un campo eléctrico (el órgano eléctrico), que en algunas especies va desde el tórax hasta la cola y en otros se ubica en la cercanía de la cola (Fig. 3). Desarrollaron además receptores sensoriales distribuidos sobre la piel y más concentrados en la cabeza (especialmente en la mandíbula inferior en el *Gymnotus carapo* americano y en una prolongación submandibular en forma de trompa en el *Gnatonemus petersii* africano). Muchas especies tienen receptores similares a estos, que les sirven para detectar campos eléctricos generados en el entorno, por ejemplo, por los músculos de otros animales. Sin embargo, estos animales

no cuentan con un sistema de electrolocalización activa, ya que carecen de órgano eléctrico.

La descarga del órgano eléctrico produce corrientes que al atravesar la piel estimulan a los electroreceptores. En la presencia de un objeto conductor en la cercanía del pez, estas corrientes tienden a concentrarse en la región de la piel cercana al objeto (Fig. 4A). Por lo tanto, el campo eléctrico basal (Fig. 4B) será distorsionado por la presencia de un objeto. Esta distorsión (la diferencia entre los campos producidos en presencia y en ausencia de objetos) se presenta en la Fig. 4C.

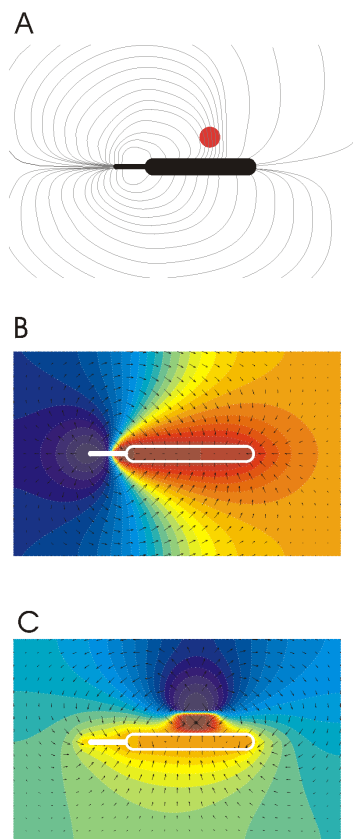


Fig. 4. Campo eléctrico generado por la descarga del Órgano Eléctrico y su deformación producida por la presencia de un objeto. A. Dibujo esquemático del pez *G. petersii* (en negro con la cola a la izquierda) y de las líneas de corriente producidas por el Órgano Eléctrico. La presencia de un objeto más conductor que el agua (círculo rojo) deforma estas líneas concentrándolas en su cercanía y aumentando la corriente que circula en su proximidad y que atraviesa la piel en los lugares más cercanos. B. Campo eléctrico basal (en ausencia de objetos). El potencial eléctrico se representa en una escala de color arbitraria (los azules corresponden a potenciales negativos y los rojos a positivos). Las flechas indican la dirección y magnitud del campo y de la corriente. C. La deformación del campo producida por la presencia de un objeto. (Figura modificada de Budelli & Caputi, 1999)

Lo dicho hasta ahora es general para todos los peces eléctricos, aunque la figura 4 presenta resultados correspondientes al pez africano *G. petersii*. Para continuar con el trabajo orientado a entender la percepción (y en especial la percepción de la distancia) decidimos trabajar con el pez africano *G. petersii*. Aprovechamos aquí que su órgano eléctrico, por estar concentrado en la cola y descargar sincrónicamente, puede ser simulado mediante una pila simple. Si trabajáramos con *G. carapo*, deberíamos incluir una serie de pilas distribuidas a lo largo del pez, que actúan en forma secuencial. Entonces, la distorsión del campo provocada por el objeto también depende de la ubicación de la pila (o sea del sector del órgano eléctrico que está descargando) en cada momento.

Así como un objeto en nuestro campo visual genera una imagen (es decir, una distribución de luz incidente) en la retina, la presencia de un objeto con conductividad distinta de la del agua genera una **imagen eléctrica** (es decir, una perturbación de la distribución de corrientes) en la piel del pez. En la figura 5, se representan la imagen eléctrica producida por un objeto pequeño ubicado al costado del pez (arriba a 1 cm y abajo a 2 cm de la piel). Las líneas representan la modificación de las corrientes a lo largo de distintas alturas de la piel del pez.

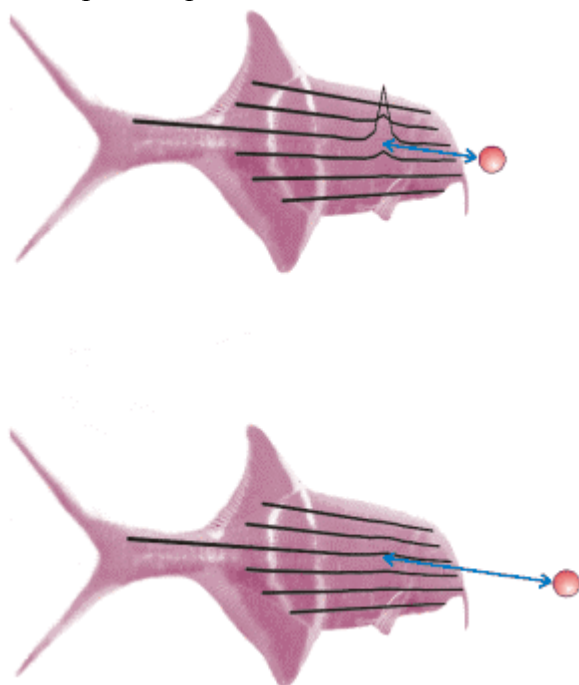


Fig. 5. La imagen eléctrica de un objeto. Los potenciales a través de la piel producidos por un objeto pequeño ubicado al costado del pez (sobre una foto del pez). Arriba: el objeto (esfera naranja) se encuentra a 1 cm de la piel. Abajo: a 2 cm. Las flechas en azul indican el punto de la piel donde el objeto ejerce un efecto máximo y la distancia a la que se encuentra. (Resultados calculados usando un modelo matemático).

El estudio de estas imágenes nos permite encarar el problema de cómo estos peces son capaces de detectar la distancia a la que se encuentran distintos objetos. Como en el caso de animales donde los campos visuales de ambos ojos no se superponen, los peces eléctricos no son capaces de determinar inequívocamente la distancia a la que están los objetos, ya que no se puede determinar la posición de un objeto en el espacio tridimensional a partir de una imagen bidimensional. La forma de la imagen eléctrica depende (como en la visión) de la forma y posición del objeto, aunque esta dependencia sigue leyes muy distintas. En la visión, el tamaño de la imagen de un objeto disminuye con la distancia y la intensidad (brillo o color) permanece constante. Por el contrario, la intensidad (amplitud) de la imagen eléctrica disminuye con la distancia (Fig. 5). Estos resultados nos podrían inducir a pensar que la intensidad de la imagen puede ser usada para discriminar distancia: los objetos con una imagen menos intensa estarían más alejados. Sin embargo, como veremos a continuación, la intensidad de la imagen no es una candidata razonable. Si bien la intensidad disminuye con la distancia, también depende de la resistencia eléctrica del objeto. En la figura 6 se grafican las imágenes de dos objetos (uno negro y otro azul) de igual forma, pero con distinta resistencia eléctrica, ubicados a distinta distancia: el objeto más cercano (negro) tiene una resistencia más parecida a la del agua. Vemos que la intensidad de la imagen es la misma y por lo tanto no sirve para discriminar distancias.

La figura 6 muestra también que el tamaño de la imagen (es decir, la medida de la región de la piel sobre la que se extiende) aumenta con la distancia. Pero, tampoco el tamaño de la imagen da información unívoca sobre la distancia, ya que también depende del tamaño del objeto. La figura muestra que la imagen de un objeto (rojo) cercano puede ser tan extensa como la de uno más pequeño alejado (azul). Esto nos podría inducir a pensar que la electrolocalización no permite discriminar la distancia a la que se encuentran los objetos.

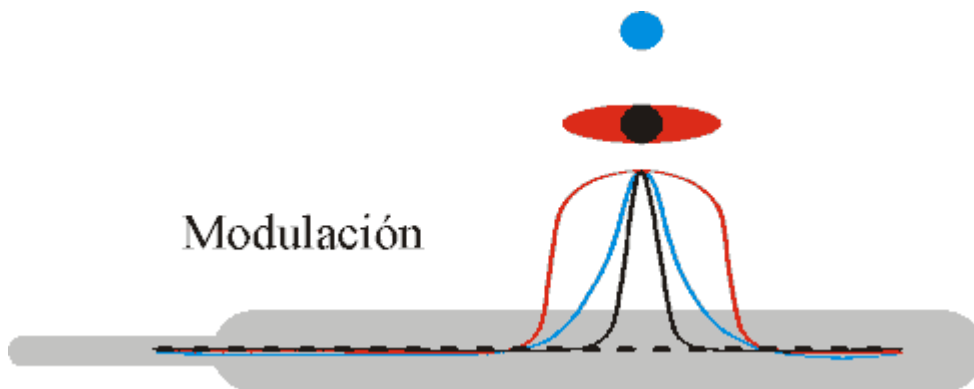


Fig. 6. Imágenes de tres objetos. Aumento relativo de los potenciales a través de la piel del pez (Modulación), sobre una línea horizontal ubicada a la altura del objeto. Perfil del pez en gris y objetos (con sus imágenes correspondientes) en azul, rojo y negro.

Sin embargo, trabajando en su tesis en el laboratorio de Gerhard von der Emde (en Bonn, Alemania), Stephan Schwarz probó que los *G. petersii* eran capaces de evaluar con bastante precisión la distancia a la que se encontraban distintos objetos. Entonces, **¿Cuáles son las claves que usa el sistema de electrolocación activa para estimar la distancia?** Esta clave debería ser un valor que pudiera ser obtenido a partir de la imagen y que sólo dependiera de la distancia del objeto y no de su forma y resistencia. En primer lugar, concluimos que la clave debería ser no una magnitud sencilla de la imagen eléctrica, sino alguna combinación de valores de las variables que la definen.

Los resultados teóricos (con simulación computacional) mostraban que el cociente entre la pendiente máxima y la amplitud máxima de la imagen (ver recuadro en Fig. 7) de distintos objetos, disminuía con la distancia. Los mismos resultados mostraban que este cociente en los casos estudiados era independiente de la resistencia del objeto. Quedaba abierta la pregunta de si dependía o no de la forma. Pensamos entonces que este cociente podría ser la clave buscada.

Cuando se normalizan las imágenes, este cociente queda definido por la pendiente. En colaboración con la Dra. Kirsty Grant (en Gif sur Yvette, Francia) determinamos las imágenes, producidas por algunos objetos, que se muestran en la figura 7 (arriba las medidas y abajo las normalizadas) (3). De acuerdo a nuestra hipótesis, la pendiente relativa debería ser independiente de la resistencia eléctrica y del tamaño del objeto. Los resultados experimentales comprobaron que esta pendiente (que disminuye con la distancia) no sólo no

dependía de la resistencia y tamaño de los objetos, sino que además también era la misma para todos los cubos usados (Fig. 7B).

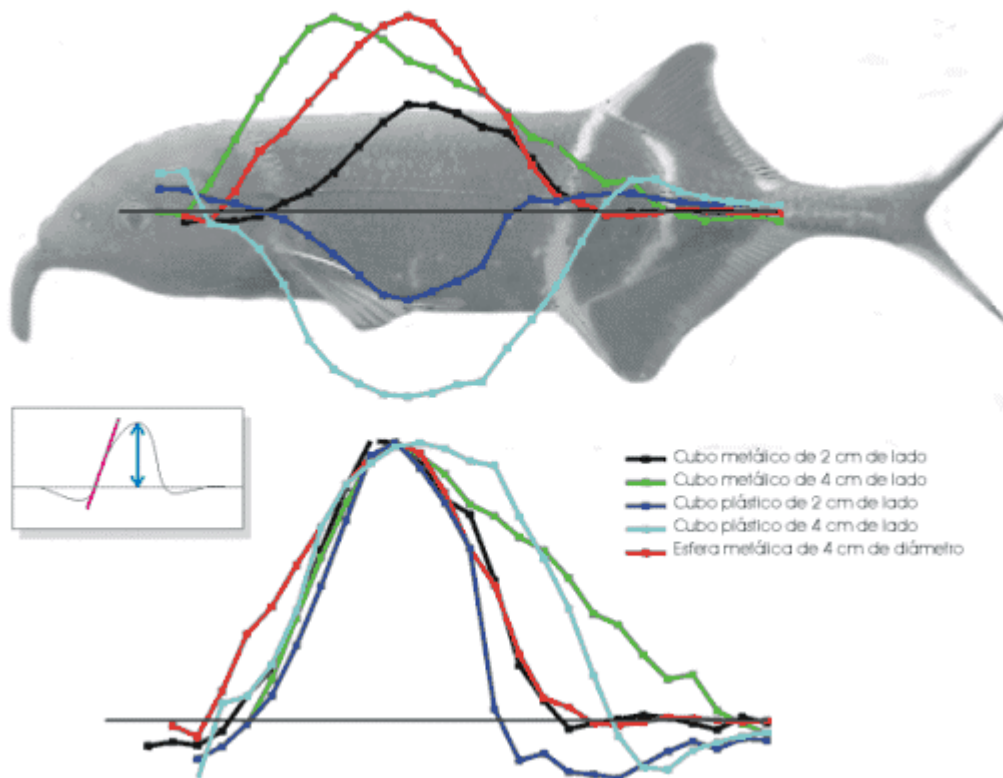


Fig. 7. Imágenes de varios objetos de distinta resistencia, ubicados a 1.2 cm de la piel del pez. Arriba: Modulación a lo largo del pez, a la altura del objeto. Abajo: Modulación normalizada: las imágenes están alineadas, de manera de facilitar la comparación de las pendientes máximas. En el recuadro se esquematiza una imagen eléctrica en negro; en azul la amplitud y en rojo la recta tangente cuya inclinación es la pendiente máxima de la imagen. (Figura modificada de von der Emde et al., 1998).

La figura 7B muestra además un resultado no esperado: la pendiente de la imagen de objetos ubicados a una distancia fija era menor para la esfera que para los cubos. Estos resultados nos permitían hacer dos series de experimentos para comprobar o desechar nuestra hipótesis. En primer lugar el pez entrenado debería distinguir la distancia a la que se encuentran cubos de distintos tamaños y resistencias. En segundo lugar, y más importante, al obligarlo a evaluar distancias relativas de cubos y esferas, debería tener la "ilusión" que la esfera se encontraba más lejos que un cubo situado a la misma

distancia. Y si la esfera estaba alrededor de 1.5 cm más cerca que el cubo, no sabría decidir cual se encontraba más lejos. Para probar estas predicciones se usaron peces entrenados a elegir el objeto más lejano. Para ello, se coloca el pez en un tanque dividido en dos por una malla de plástico. Esta malla presenta dos compuertas, que enfrentan a dos objetos colocados a distintas distancia de las compuertas: si el pez entra por la compuerta que enfrenta al objeto más alejado, se le premia alimentándolo. Los resultados experimentales corroboraron nuestra hipótesis: 1) cuando los objetos eran cubos ubicados a distinta distancia, el pez eligió en más del 80 % de los casos la compuerta del cubo que se encontraba más alejado; 2) al comparar esferas y cubos que se encontraban a la misma distancia, el pez eligió la compuerta enfrentada a la esfera en más del 90 % de las pruebas; 3) cuando la esfera se encontraba aproximadamente 1.5 cm más cerca que el cubo, el pez elegía, con aproximadamente la misma frecuencia, ambas compuertas. Estos resultados corroboraron que **los peces eléctricos de descarga débil estiman la distancia a la que se encuentran los objetos por electrolocación activa, usando como clave la pendiente de la imagen normalizada**. Queda por estudiar como hace el sistema nervioso para usar esta clave.

Si bien, como ya dijimos, no se puede determinar la distancia en un espacio tridimensional a partir de una imagen bidimensional, ya sea en visión como en electrolocación pueden usarse claves auxiliares que ayudan a hacer una estimación razonable de las distancias relativas.

El estudio comparado de distintos sistemas sensoriales que cumplen tareas similares (en este caso la percepción de la distancia), nos permite establecer pautas generales sobre el procesamiento de la información sensorial. En todos los casos el órgano receptor organiza espacialmente la energía que recibe del medio, generando imágenes que el sistema nervioso es capaz de procesar. Particularmente en la visión y en la electrolocación activa, las reglas que determinan la formación de imágenes son muy diferentes. En todos los casos el sistema nervioso debe determinar las características del medio a partir de la imagen recibida. La solución de este tipo de problema en general no es única, es decir una misma imagen puede corresponder a entornos diferentes. La elección entre las distintas posibilidades la hace el sistema nervioso estimando la solución más probable. Esto quiere decir que usa distintas claves, determinadas por la forma en que esta organizado, por la experiencia previa (su historia) y la correlación con la información que proveen otros sistemas sensoriales. Los órganos receptivos y las estructuras cerebrales de procesamiento correspondientes evolucionan conjuntamente, aprovechando de la forma más eficiente las condiciones del medio. En particular, la visión es favorecida en ambientes transparentes e iluminados y la

electrolocación en medios conductores de la electricidad; pero la organización del sistema sensorial está determinado también por regularidades más circunstanciales o locales del medio. Nuestro trabajo sobre la discriminación de la distancia muestra cómo en este proceso adaptativo emergen estrategias neuro-computacionales diferentes que permiten a los organismos biológicos resolver problemas relevantes para su supervivencia.

Referencias

- Budelli, R., Caputi, A. (1999): The electric image in weakly electric fish: perception of complex impedance objects. *J. Experimental Biology* (aceptado).
- Bullock T., Heiligenberg W. (1986) The electrorreceptive periphery. *Electroreception*. Wiley, New York.
- Caputi A., Budelli R. (1998) The electric image in weakly electric fish. Physical images of resistive objects in *Gnathonemus petersii*. *J. Experimental Biology*: 201:2115-2128.
- von der Emde, G., Schwarz, S., Gómez, L., Budelli, R., Grant, K. (1998) Electric fish measure distance in the dark. *Nature*, 395:890-894.

Notas

Nota 1: Para dar la posición de un punto en el espacio es necesario dar tres coordenadas (que cuando usamos coordenadas cartesianas acostumbramos a denominar x , y , z). No es posible determinar esas tres coordenadas a partir de la proyección sobre una superficie bidimensional. Por ejemplo, a partir de la proyección sobre el plano $z=0$, podemos saber los valores de x e y , pero el de z queda indeterminado.

Nota 2: Sin embargo, algunos animales con ojos independientes, como el camaleón, utilizan claves monoculares de acomodación para determinar la posición de un objeto en el espacio.

Nota 3: La determinación experimental de la imagen se realizó midiendo el campo eléctrico en la dirección perpendicular a la piel. Para ello medimos la diferencia de potencial entre dos electrodos separados por 1 mm, que ubicamos a lo largo del pez y en la proximidad de la piel.

Ruben Budelli es Licenciado en Física de la Universidad de la República del Uruguay y Doctor en Ciencias Fisiológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Actualmente es Profesor de Biomatemática del Instituto de Biología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Área de Interés: Modelos teóricos y computacionales en Biología, especialmente de neuronas, de redes neuronales y de sistemas sensoriales (electrolocación y vestibular).

Leonel Gómez es Doctor en Medicina de la Universidad de la República del Uruguay y Magister en Biología del Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) y de la Universidad de la República del Uruguay. Actualmente es Asistente de Biomatemática del Instituto de Biología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Área de Interés: Modelos teóricos y computacionales en Biología, especialmente de neuronas, de redes neuronales y de sistemas sensoriales (electrolocación).

Angel Caputi es Doctor en Medicina y Neurólogo de la Universidad de la República del Uruguay y Doctor en Biología del Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) y de la Universidad de la República del Uruguay. Actualmente es Investigador Asociado de la División de Neuroanatomía Comparada del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay. Área de Interés: Procesamiento de señales en sistemas biológicos, en particular sistemas sensoriales reaférentes. Actualmente trabaja en electrolocalización en peces.