



UNIVERSIDADE DA CORUÑA
Facultade de Ciencias

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Revisión bibliográfica: Electrorrecepción en tiburóns e ornitorrincos

Revisión bibliográfica: Electrorrecepción en tiburones y ornitorrincos

Literature review: Electroreception in sharks and platypus



Claudia Lema Lago

Curso: 2021 - 2022. Convocatoria: Xuño

*Directores académicos: Montserrat Domínguez Pérez
Oscar Cabeza Gras*



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA
e CIENCIAS DA TERRA

Dña. Montserrat Domínguez Pérez e D. Oscar Cabeza Gras autorizan a presentación do traballo de fin de grao “**Revisión bibliográfica: Electrorrecepción en tiburóns e ornitorrincos**” presentado por **Claudia Lema Lago** para a súa defensa ante o tribunal cualificador.

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Dr. Oscar Cabeza Gras

En A Coruña a 16 de xuño de 2022

RESUMO

A electrorrepción pasiva é unha modalidade sensorial que fai uso da recepción de impulsos eléctricos para localizar ás presas, así como para situarse no espazo. É unha capacidade restrinxida a animais acuáticos, tales como peixes e anfibios, os cales durante a súa evolución desenvolveron receptores sensoriais denominados electrorreceptores (situados na pel) para detectar os campos eléctricos externos. No taxón dos peixes (e, máis concretamente, nos elasmobranquios) esta habilidade está moi estendida. Sen embargo, os monotremas son os únicos mamíferos coñecidos que a posúen. Dentro deste grupo, destacarase ao ornitorrinco semiacuático (*Ornithorhynchus anatinus*).

Neste traballo realízase unha revisión bibliográfica para describir os mecanismos electrorreceptivos dos tiburóns e ornitorrincos, co obxectivo de poder establecer unhas similitudes e/ou diferenzas entre ambos. Para isto, analízanse aspectos como o número de electrorreceptores e a súa distribución, a súa orixe e evolución, os procesos de detección e integración do sinal eléctrico, así como as posibles adaptacións do comportamento para a utilización desta información electrosensorial. Estas características estúdanse mediante a análise de experimentos levados a cabo por distintos autores dende que foi descrita a electrorrepción pasiva por primeira vez.

Palabras clave: *tiburón, ornitorrinco, electrorrepción pasiva, electrorreceptores, glándulas mucosas, ampolas de Lorenzini.*

RESUMEN

La electrorrepción pasiva es una modalidad sensorial que hace uso de la recepción de impulsos eléctricos para localizar a las presas, así como para situarse en el espacio. Es una capacidad restringida a animales acuáticos, tales como peces y anfibios, los cuales durante su evolución desarrollaron receptores sensoriales denominados electrorreceptores (situados en la piel) para detectar los campos eléctricos externos. En el taxón de los peces (y, más concretamente, en elasmobranquios) esta habilidad está muy extendida. Sin embargo, los monotremas son los únicos mamíferos conocidos que la poseen. Dentro de este grupo, se destaca al ornitorrinco semiacuático (*Ornithorhynchus anatinus*).

En este trabajo se realiza una revisión bibliográfica para describir los mecanismos electrorreceptivos de los tiburones y ornitorrincos, con el objetivo de poder establecer unas similitudes y/o diferencias entre ambos. Para esto, se analizan aspectos como el número de electrorreceptores y su distribución, su origen y evolución, los procesos de detección e integración

de la señal eléctrica, así como las posibles adaptaciones del comportamiento para la utilización de esta información electrosensorial. Estas características se estudian mediante el análisis de experimentos llevados a cabo por distintos autores desde que fue descrita la electrorrecepción por primera vez.

Palabras clave: *tiburón, ornitorrinco, electrorrecepción pasiva, electrorreceptores, glándulas mucosas, ampollas de Lorenzini.*

ABSTRACT

Passive electroreception is a sensory modality that makes use of the reception of electrical impulses to locate prey, as well as to position itself in space. It is a capability restricted to aquatic animals, such as fish and amphibians, which during their evolution developed sensory receptors called electroreceptors (located in the skin) to detect external electric fields. In the fish taxon (and, more specifically, in elasmobranchs) this ability is widespread. However, monotremes are the only mammals known to possess it. Within this group, the semi – aquatic platypus (*Ornithorhynchus anatinus*) stands out.

In this work, a bibliographic review is carried out to describe the electroreceptive mechanisms of sharks and platypuses, with the aim of establishing similarities and/or differences between them. For this purpose, aspects such as the number of electroreceptors and their distribution, their origin and evolution, the processes of detection and integration of the electrical signal, as well as the possible behavioral adaptations for the use of this electrosensory information are analyzed. These characteristics are studied by analyzing experiments carried out by different authors since electroreception was first described.

Key words: *shark, platypus, passive electroreception, electroreceptors, mucous glands, ampullae of Lorenzini.*

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Tipos de electrorrecepción	1
1.2. Taxonomía e orixe dos electrorreceptores no tiburón	1
1.3. Taxonomía e orixe dos electrorreceptores no ornitorrinco	4
1.4. Receptores ampulares.....	5
1.5. Campos eléctricos e correntes eléctricas	8
2. OBXECTIVOS	8
3. PROCURA DE INFORMACIÓN	9
4. RESULTADOS	9
4.1. Tiburóns.....	9
4.1.1. Historia da electrorrecepción	9
4.1.2. Número e distribución dos electrorreceptores	9
4.1.3. Resposta dos electrorreceptores (detección do sinal eléctrico)	10
4.1.4. Proxección central (integración do sinal eléctrico)	11
4.1.5. Como determinan a fonte do estímulo eléctrico?	12
4.1.6. Comportamentos mediados ou condicionados pola electrorrecepción.....	12
4.2. Ornitorrinco	14
4.2.1. Historia da electrorrecepción	14
4.2.2. Número e distribución dos electrorreceptores	14
4.2.3. Resposta dos electrorreceptores (detección do sinal eléctrico)	15
4.2.4. Proxección central (integración do sinal eléctrico)	16
4.2.5. Como determinan a fonte do estímulo eléctrico?	18
4.2.6. Como vulgan a distancia á que se atopa a fonte eléctrica?.....	18
4.2.7. Mecanorrecepción e electrorrecepción combinada	19
4.3. Discusión.....	20
5. CONCLUSIÓN/CONCLUSIONES/CONCLUSIONS.....	20
6. BIBLIOGRAFÍA	22

1. INTRODUCCIÓN

A electrorrepción (Caputi, 1999) é unha modalidade sensorial desenvolta por animais acuáticos, principalmente peixes, onde un 30% das especies son electrorreceptivas (sendo exemplos os tiburóns, as raias ou os bagres), aínda que tamén aparecen en anfibios, como as salamandras, e nos mamíferos (exclusivamente no ornitorrinco). Desenvólvense receptores sensoriais (electrorreceptores) situados na pel, encargados de detectar campos eléctricos producidos no seu ambiente (Czech – Damal et al., 2013). A capacidade de electrorrepción está restrinxida a ambientes húmidos e acuáticos, xa que a humidade proporciona unha baixa resistividade eléctrica, o que permite unha maior facilidade á hora de propagar as correntes bioeléctricas (en comparación con outros medios, tales como o aire). Ten un curto alcance, xa que, a medida que aumenta a distancia dende a fonte de orixe, a forza do campo eléctrico diminúe de forma exponencial. Ademais, o rango de detección varía en función da sensibilidade do receptor e do tamaño do obxecto.

1.1. Tipos de electrorrepción

Existen dous tipos de electrorrepción, a electrorrepción activa e a pasiva. Na electrorrepción activa, o animal, ademais de posuír receptores de campos eléctricos, conta con órganos eléctricos especializados, encargados de producir descargas eléctricas para obter información do entorno a través das perturbacións dun campo eléctrico autoxerado (Lewis, 2014). Os mencionados órganos eléctricos derivan das células nerviosas ou musculares modificadas, que perderon a súa capacidade de contracción e volvéronse especialistas na desviación de grandes volumes de ións de sodio a través das membranas (Czech – Damal et al., 2013). Son electrorreceptores tuberosos, sensibles a campos eléctricos de alta frecuencia, os cales evolucionaron de forma independente en dous grupos de peixes teleósteos, os Gymnotiformes suramericanos e centroamericanos (como as anguías eléctricas) e os Mormyriiformes africanos (peixes elefante de auga doce) (Lewis, 2014).

A electrorrepción pasiva non permite a xeración dun campo eléctrico, senón que consiste na detección de campos bioeléctricos, da orde de microvoltios, procedentes das presas mediante os denominados receptores ampulares. Este tipo de electrorrepción é característica do tiburón (e, xeralmente, de peixes cartilaxinosos) e do ornitorrinco. Segundo Crampton, (2019), estes receptores ampulares detectan os campos eléctricos a través da diferenza de potencial entre o poro cutáneo e a base do órgano. Son sensibles a baixas frecuencias (Czech – Damal et al., 2013).

Dentro do taxón dos mamíferos, só os monotremas contan con esta capacidade electrorreceptiva. En comparación coas equidnas terrestres (Tachyglossidae), o ornitorrinco semiacuático (*Ornithorhynchus anatinus*) ten un sistema electrorreceptivo moito máis desenvolto. Segundo Jorgensen, (2011), os dous clados de equidnas posúen só 300 electrorreceptores (*Zaglossus*) e 100 electrorreceptores (*Tachyglossus*), sendo sobre 40.000 en ornitorrincos.

1.2. Taxonomía e orixe dos electrorreceptores no tiburón

Os tiburóns forman parte da superorde Selachimorpha. En conxunto coas raias e as mantas, forman a subclase Elasmobranchii e, esta última, xunto coas quimeras (tamén chamadas tiburóns fantasma, orixínanse a partir do mesmo antecesor que os tiburóns), forman a clase Chondrichthyes (peixes con esqueleto cartilaxinoso). Os tiburóns aparecen nos océanos na época do Devónico, diversificándose dende entón dando lugar a 8 ordes na actualidade, os cales se observan na Táboa 1 (Del Moral Flores et al., 2013).

Táboa 1. Familias correspondentes a cada orde de tiburón. Modificado de Del Moral Flores et al. (2013).

TIBURÓNS	Hexanchiformes	Chlamydoselachidae Hexanchidae
	Squaliformes (mielgas)	Echinorhinidae Squalidae Centrophoridae Etmopteridae Somniosidae Oxynotidae Dalatiidae
	Squatiniiformes (tiburóns anxo)	Squatinae
	Heterodontiformes (tiburóns cornudos)	Heterodontidae
	Orectolobiformes (tiburóns de area)	Parascyllidae Hemiscylliidae Brachaeluridae Orectolobidae Ginglymostomatidae Stegostomatidae Rhincodontidae
	Lamniformes (marraxos e afíns)	Odontaspidae Mitsukurinidae Pseudocarchariidae Megachasmidae Alopiidae Cetorhinidae Lamnidae
	Carcharhiniformes (lamias)	Carcharhinidae Hemigaleidae Leptochariidae Proscyllidae Pseudotriakidae Scyliorhinidae Sphyrnidae Triakidae
	Pristiophoriformes (tiburóns serra)	Pristiophoridae

No caso do tiburón, Baker et al., (2008) explican a orixe das ampolas de Lorenzini (os electrorreceptores destes animais) baseándose en dous estudos. Inicialmente, referencian a investigación de Freitas et al. (2006), onde se debate a orixe dos electrorreceptores a partir das células da crista neural. Estas últimas constitúen unha poboación de células embrionarias e transitorias que emerxen do tubo neural dorsal durante o desenvolvemento temprano (Donogue et al., 2008). Esta hipótese orixínase nun experimento no que se observa a expresión dun factor de transcrición (Sox8) nos electrorreceptores, cuxa función é regular diversos aspectos do desenvolvemento da crista neural, xunto con outros transcritores pertencentes á mesma familia (SoxE). A crista neural, segundo Weston et al., (2015), é un epitelio transitorio que aparece nos vertebrados, concretamente nos embrións, constituíndo a orixe das células nai que dan lugar aos compoñentes neuronais do sistema nervioso periférico e ás células pigmentarias da pel. Pode observarse a indución da crista neural na Figura 1.

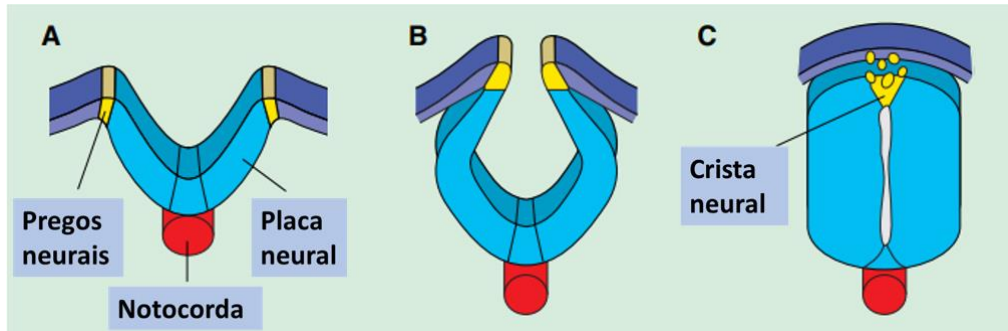


Figura 1. Indución da crista neural. En azul claro, a placa neural; en azul escuro, ectodermo epidermal; en vermello, a notocorda e, en amarelo, a formación progresiva do tubo neural. Modificado de Graham, (2003).

Tamén se fixaron nas probas moleculares do artigo de O'Neill et al. (2007), onde, en base a un estudo co tiburón gato (*Scyliorhinus canicula*), demostrouse a expresión do co – factor *Eya4* tanto no sistema da liña lateral como nos órganos ampulares. O cofactor *Eya4*, segundo Gillis et al. (2012), é un marcador establecido do desenvolvemento do sistema da liña lateral, cuxa expresión está restrinxida especificamente ás células pilosas nos neuromastos (Figura 2) e nos órganos ampulares (Modrell et al., 2014). Os neuromastos son mecanorreceptores (órganos da liña lateral), que se atopan na superficie da pel ou nas canles por debaixo da superficie (Peach et al., 2000).

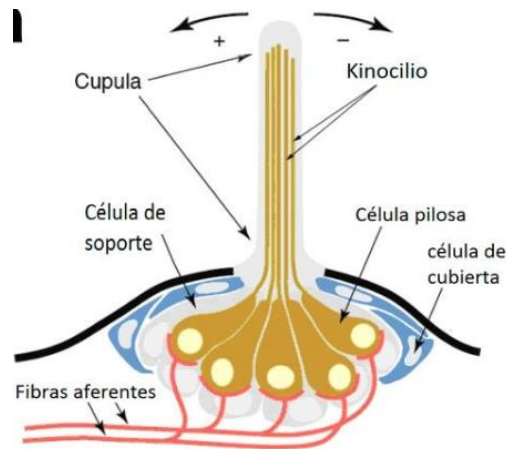


Figura 2. Estrutura dun neuromasto nun peixe cebrado (*Danio rerio*) (Fernández Arena, 2012).

No estudo de Northcutt et al., (1995) realizáronse experimentos con axolotes (tamén chamadas salamandras acuáticas), as cales poden rexenerar múltiples partes do seu corpo, entre as cales se atopan os órganos internos (Vieira et al., 2020). O resultado do mencionado estudo indica que as placodas da liña lateral formaban tanto os neuromastos como os órganos ampulares. Segundo Modrell et al., (2014), as placodas son parches bilaterais e engrosados do ectodermo cranial embrionario, que dan lugar a derivados utilizados para percibir estímulos internos e externos. Polo tanto, nos tiburóns a orixe dos ampolas de Lorenzini podería ser similar.

Máis recentemente, no ano 2012 (Gillis et al., 2012), confirmouse a orixe das ampolas de Lorenzini no tiburón a partir das placodas da liña lateral, sendo unha forma derivada das células ciliadas sensoriais similares ás de neuromastos. As placodas poden observarse na Figura 3.

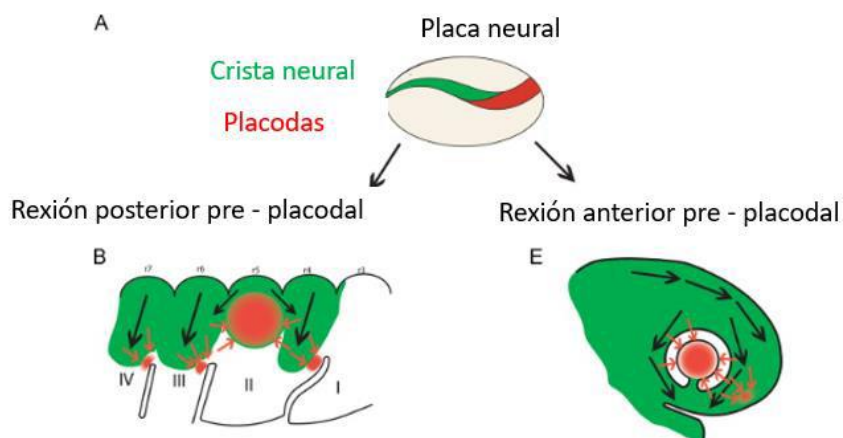


Figura 3. Formación das células da crista neural e das placodas a partir da placa neural (A) e relación entre as células placodais (vermello) e a crista neural (verde) na rexión posterior (B) e anterior (E) da cabeza. Modificado de Steventon et al., (2014).

1.3. Taxonomía e orixe dos electrorreceptores no ornitorrinco

Os monotremas constitúen unha orde de mamíferos prototerios, formada por cinco especies pertencentes a dous clados distintos (Rowe et al., 2008). O clado das equidnas está formado por dous xéneros (Jackson et al., 2015), sendo estes *Tachyglossus* e *Zaglossus*. Ao primeiro pertence a especie *Tachyglossus aculeatus*, mentres que no segundo atópanse as especies *Zaglossus brujinii*, *Zaglossus attenboroughi* e *Zaglossus bartoni*. O clado dos ornitorrincos posúe unha única especie, *Ornithorhynchus anatinus*. A taxonomía da orde Monotremata resúmese na Táboa 2.

Táboa 2. Clasificación taxonómica da orde Monotremata. Modificado de Jackson et al., (2015).

Clase Mammalia
Subclase Prototheria
Orde Monotremata
Familia Ornithorhynchidae Especie: <i>Ornithorhynchus anatinus</i>
Familia Tachyglossidae Xénero <i>Tachyglossus</i> Especie: <i>T. aculeatus</i> Xénero: <i>Zaglossus</i> Especies: <i>Z. brujini</i> , <i>Z. bartoni</i> , <i>Z. attenboroughi</i>

Realizouse unha revisión sobre a morfoloxía, función e orixe dos electrorreceptores do ornitorrinco no artigo de Czech – Damal et al., (2013). A orixe destas estruturas ten lugar en glándulas da pel, concretamente, en glándulas mucosas, as cales se desenvolven previamente ás glándulas sensoriais e aos mecanorreceptores (aparecen ao 28 días do nacemento), situados no pico do mesmo, como se

explicará posteriormente (Manger et al., 1998). Na Figura 4 obsérvase como a distribución das raias que forman os electrorreceptores se modifica a medida que o ornitorrinco se desenvolve, ata chegar aos 6 meses de idade, onde o patrón adquirido é o definitivo.

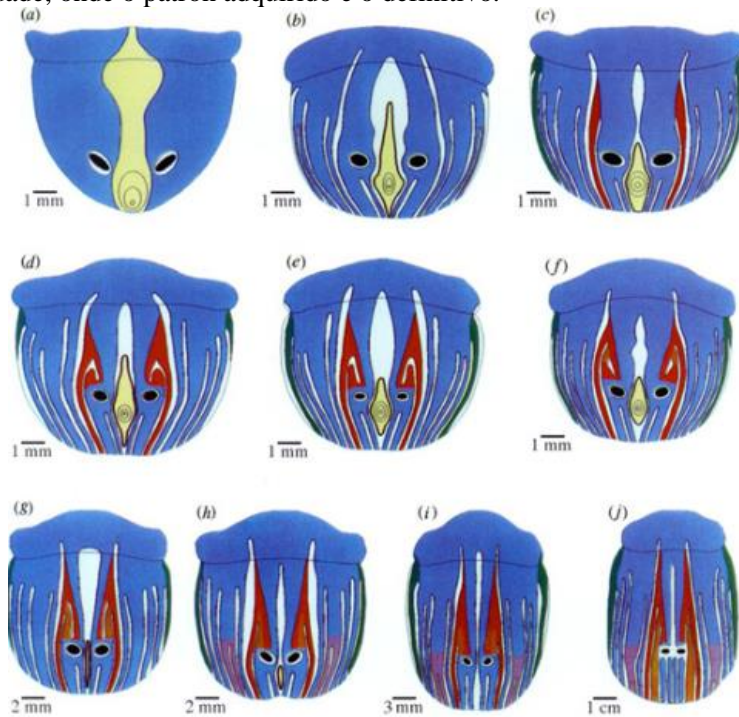


Figura 4. Cambios na distribución dos electrorreceptores no pico do ornitorrinco ao longo do desenvolvemento, sendo a) aos 10 días; b) aos 12 días; c) aos 24 días; d) aos 28 días; e) ás 5 semanas; f) ás 6 semanas; g) ás 11 semanas; h) ás 14 semanas e i) aos 6 meses (distribución definitiva) (Manger et al., 1998).

1.4. Receptores ampulares

Os receptores ampulares, dentro do contexto da electrorrecepción pasiva, están sintonizados para poder detectar campos bioeléctricos, sen a necesidade de que o animal xere o seu campo eléctrico propio. A capacidade de responder a estímulos eléctricos é unha propiedade omnipresente nas células (Crampton, 2019), sen embargo, só nos vertebrados pódese atopar a capacidade de detectar campos eléctricos externos. Isto é realizado por células receptoras especializadas, capaces de transformar correntes eléctricas en potenciais de acción (Bullock et al., 2005).

A forma máis común de electrorrecepción, así como a máis primitiva no caso dos vertebrados, é a pasiva. Esta capacidade permite a detección de campos débiles de corrente continua (DC) e de campos sinusoidais de baixa frecuencia (tipicamente de < 30 Hz) (Bullock et al., 2013). Os electrorreceptores ampulares están adaptados á detección de potenciais débiles de membrana (concretamente no rango dos μV) e de baixa frecuencia, ademais de potenciais mioxénicos de presas acuáticas carentes de órganos eléctricos (OE) (Whitehead & Collin, 2004).

En **tiburóns**, (e na totalidade dos elasmobranquios) as unidades funcionais da electrorrecepción son as ampolas de Lorenzini. A morfoloxía das mesmas (Figuras 5 e 6) consiste nunha cámara provista de centos de células electrorreceptoras, conectadas ao medio externo a través dunha canle de, aproximadamente, 1 mm de diámetro. Dita canle atópase rechea dunha mucosa polisacárida, un hidroxel glicoproteico, e desemboca nun poro atopado na pel (Almeida Freitas et al., 2017). A mencionada sustancia xelatinosa permite unha maior condutividade de protóns, sendo a clave o alto

contido en sulfato de queratina, aínda que non se ten aclarado o seu papel no contexto da detección dos campos eléctricos (Proske et al., 1998).

A cámara ampular mencionada componse de 4 – 6 bolsas bulbosas de pequeno tamaño, chamadas alvéolos ou sacos alveolares (Theiss et al., 2011). A maiores das células receptoras epiteliais, atópanse células de soporte.

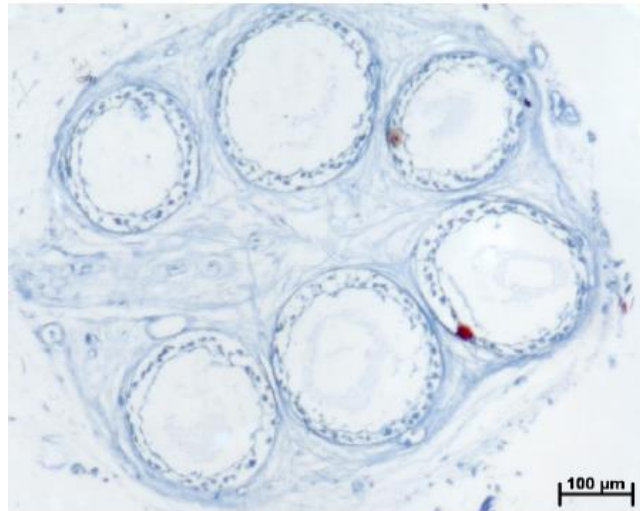


Figura 5: Corte transversal dunha ampola de Lorenzini na especie *Mustelus hemley* (Rangel – Morales et al., 2016).

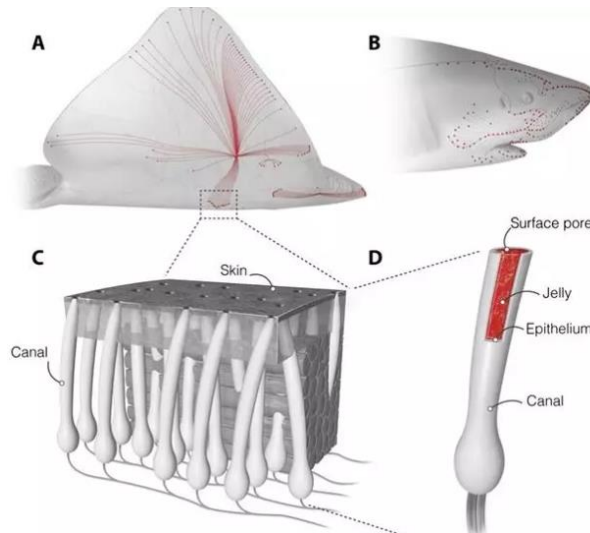


Figura 6. Localización das ampolas de Lorenzini na pel dos tiburóns (A = aleta e B = cabeza); ampliación dunha ampola de Lorenzini (C) e morfoloxía da canle ampular (D) (Josberger et al., 2016).

En **ornitorrincos** foron identificados tres tipos de receptores diferentes na pel do pico (Pettigrew, 1999) tal e como se aprecia na Figura 7. Un deles é un mecanorreceptor denominado “vara de empuxe”, que está constituído por un pilar de epitelio en forma de vara, atravesando todo o espesor do epitelio. Os outros dous tipos correspóndense a electrorreceptores. Ambos aparecen como fosas formadas polos condutos secretores das glándulas serosas e mucosas, respectivamente. Cada unha das fosas atópase rodeada por un epitelio en forma de pétalo, que se abre cando o pico é somerxido na auga.

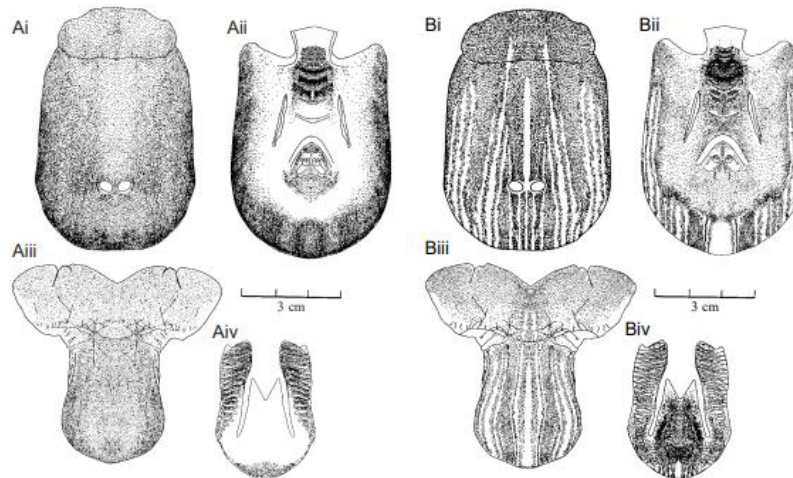


Figura 7. Distribución das “varas de empuxe” (A), na imaxe como puntos negros e dos electroreceptores mucosos (B) no pico dun ornitorrinco. Ai e Aii fan referencia aos bordes exterior e interior do pico superior, mentres que Aiii e Aiv refírense aos bordes exterior e interior do pico inferior, sendo equivalente para os electroreceptores (Pettigrew, 1999).

Os electroreceptores serosos teñen unha fosa de menor tamaño, sendo máis habituais nos bordes anterolaterais do pico, mentres que os electroreceptores mucosos, de maior tamaño, atópanse nos arranxos parasaxitais, en forma de raias anchas de entre 1 – 2 mm, alternándose con raias correspondentes a glándulas non innervadas (Pettigrew, 1999).

A glándula mucosa posúe, na rexión epidermal do conduto (Manger et al., 1995) unha intrincada maraña de terminacións nerviosas especializadas. Contáronse unha media de 16 axóns mielinizados, que desembocan no bulbo epidérmico da glándula. Están cargadas de mitocondrias e unidas circunferencialmente, formando unha estrutura coñecida como “cadea de margaridas” arredor do poro. No estudo de Ashwell, (2017), descríbese con maior detalle a morfoloxía da glándula mucosa. Esta consiste nun túbulo secretor enrolado na dermis, innervado nunha extensión papilar de 150 mm e rodeada por ata 30 fibras nerviosas mielinizadas (no estudo anterior só se contaran 16) que forman unha especie de mango arredor da base da papila e cun conduto que se abre á superficie (Figura 8).

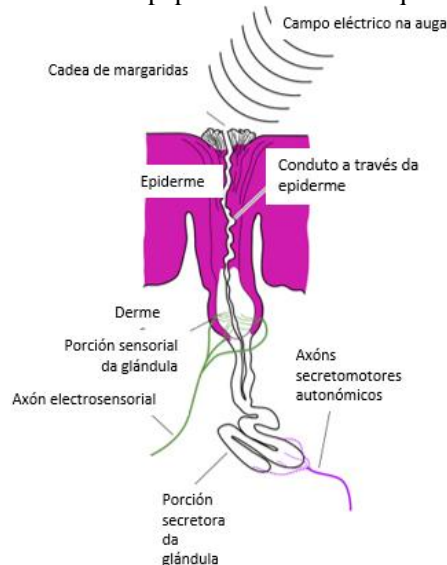


Figura 8. Diagrama da anatomía da glándula mucosa sensorial da pel do pico do ornitorrinco. Modificado de Ashwell, (2017).

Ao longo do apartado de resultados, profundizarase máis nos mecanismos electrorreceptivos de ambos taxóns.

1.5. Campos eléctricos e correntes eléctricas

Un campo eléctrico, segundo Kip, (1974) é a forza por unidade de carga que actúa nun punto dado do espazo sobre unha carga determinada. É unha magnitude vectorial, que xeralmente se designa co símbolo **E**.

As cargas que poden orixinar un campo eléctrico son diversas. Poden ser cargas puntuais situadas nun punto específico, formando un dipolo (un par de cargas puntuais iguais pero de signo contrario separadas por un vector de distancia) ou poden estar distribuídas nunha lonxitude, superficie ou volume.

O concepto de liñas de forza é de moita utilidade no estudo dos campos. Estas defínense como as liñas orixinadas exclusivamente dende as cargas positivas e que terminan sobre as cargas negativas, sendo continuas. Por outra banda, a densidade das liñas de forza permite medir a intensidade do campo. Ademais, a forza das cargas puntuais varía de modo inversamente proporcional ó cadrado da distancia que as separa (Lei de Coulomb).

A condutividade eléctrica defínese como a habilidade de conducir ou transmitir electricidade. As súas unidades son Siemens por metro (S/m). Concretamente, en auga que conteña sales pode xerarse o movemento dunha rede de ións cargados, o cal produce corrente eléctrica, denominándose condución iónica (<https://www.lennotech.es/aplicaciones/ultrapura/conductividad/conductividad-agua.htm>). Mentres que a auga pura non é unha boa condutora da electricidade, xa que carece de ións en solución (condutividade de $5,5 \times 10^{-6}$ S/m), a auga de mar posúe unha condutividade de 5 S/m. Por outra banda, a condutividade da auga doce é de 0.005–0.05 S/m.

A lei de Ohm ($\varepsilon = I \cdot R$) é utilizada como a base para medir a condutividade na auga (Kip, 1974). A dita lei define a resistencia ao fluxo de electricidade entre dous puntos dun circuito, sendo ε unha forza electromotriz de un voltio, que fai que unha corrente (I) de un amperio flúa contra unha resistencia (R) de un ohmio.

2. OBXECTIVOS

Os estudos do fenómeno da electrorrepción enfócanse, na súa gran maioría, na electrorrepción activa, polo que nesta revisión bibliográfica preténdese profundizar no coñecemento da electrorrepción pasiva, moito menos estudada. Para poder levalo a cabo, tómanse como animais modelo na análise desta capacidade o ornotorrinco e os tiburóns. Os obxectivos propostos do presente traballo son:

- Analizar os estudos máis relevantes relacionados coa electrorrepción pasiva en ambos animais, tiburóns e ornotorrincos.
- Expoñer os fundamentos físicos dos procesos de detección e integración dos sinais eléctricos.
- Caracterizar as aplicacións biolóxicas da electrorrepción, as súas funcións biolóxicas e as adaptacións no comportamento.
- Determinar a existencia de similitudes e/ou diferenzas entre ambos taxóns en base a esta propiedade.

3. PROCURA DE INFORMACIÓN

Inicialmente, realizouse un busca de información de maneira xeral, empregando palabras clave tales como "platypus", "shark" e "passive electroreception". Posteriormente, procedeuse a acoutar dita busca de forma específica, para caracterizar o proceso de electrorrepción en cada un dos taxóns da investigación. Para isto, foron empregadas como bases de datos Google Scholar e Web of Science. Tras unha primeira toma de contacto, coñecendo os procesos de maneira xeral, comezáronse a recompilar os artigos científicos de interese, é dicir, aqueles nos que se trataban aspectos como a descrición morfolóxica dos electrorreceptores en ambos taxóns, os procesos de detección e integración dos sinais eléctricos, o emprego de dita habilidade para a busca de alimento, detección de presas ou obxectos e as implicacións a nivel do comportamento dos animais, para tentar determinar a funcionalidade da electrorrepción.

A pesar de que, inicialmente, tentouse restrinxir a información utilizada aos anos máis recentes, para coñecer o avance actual da investigación, isto non foi posible no caso dos ornitorrincos, onde a maioría de estudos de interese foron realizados con anterioridade ao ano 2000, sendo os artigos actuais revisións dos resultados obtidos nesas datas anteriores. Polo tanto, ditos artigos foron empregados na presente revisión, ante a ausencia de investigacións actuais.

A revisión bibliográfica de artigos nas bases de datos mencionadas rematou o 16 de maio de 2022.

4. RESULTADOS

4.1. Tiburóns

4.1.1. Historia da electrorrepción

Kalmijn, (1971) foi o primeiro investigador que logrou demostrar a función das ampolas de Lorenzini en tiburóns e raias. As mencionadas estruturas foron definidas con anterioridade, nos estudos de Lissman e Machin, (1958), os cales descubriron a existencia dun sentido eléctrico nos chamados "peixes eléctricos débiles". Este investigador demostrou a utilidade das ampolas de Lorenzini nos elasmobranquios para localizar ás presas enterradas. Ademais, en 1978, este mesmo autor propón que os elasmobranquios son capaces de percibir correntes eléctricas débiles (inducidas pola natación dos animais e cun gradiente de voltaxe tan baixo como $0,01 \mu\text{V}/\text{cm}$) grazas ao campo magnético do planeta. Este proceso defínese como "indución xeomagnética", sendo utilizado para a orientación e a navegación (Kalmijn, 1978).

4.1.2. Número e distribución dos electrorreceptores

Segundo Whitehead & Collin, (2004), a distribución dos electrorreceptores, así como a súa variación en número, reflicten as diferenzas existentes entre os tiburóns no contexto das estratexias de alimentación e do hábitat. Estes autores realizaron unha análise do número de electrorreceptores, tanto na parte ventral como na dorsal, de varias especies de tiburón, o que se recolle na Táboa 3.

Táboa 3. Media total e ratio dos poros ampulares observados na rexión dorsal e ventral das especies de tiburón indicadas (Whitehead & Collin, 2004).

Species (Number examined)	Dorsal	%	Ventral	%	Total
<i>Sphyrna lewini</i> (9)	1261	41.12	1806	58.88	3067
<i>Sphyrna tiburo</i> (19)	1425	50.46	1399	49.54	2824
<i>Sphyrna tiburo</i> (19)	921	45.41	1107	54.59	2028
<i>Carcharhinus plumbeus</i> (9)	1168	50.41	1149	49.59	2317
<i>Carcharhinus plumbeus</i> (9)	1184	53.19	1042	46.81	2226
<i>Carcharhinus leucas</i> (4)	844	41.13	1208	58.87	2052
<i>Carcharhinus obscurus</i> (7)	868	48.46	923	51.54	1791
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i> (1)	722	50.14	718	49.86	1440
<i>Triakis semifasciata</i> (2)	766	52.18	702	47.82	1468
<i>Odontaspis taurus</i> (2)	478	46.41	552	53.59	1030
<i>Galeoordo cuvier</i> (5)	371	42.40	504	57.60	875

A conclusión deste estudo foi que, aquelas especies cuxa alimentación se basea en invertebrados bentónicos posúen unha elevada densidade de poros ampulares na superficie ventral (principalmente arredor da boca). Por outra parte, as especies de tiburón cuxa dieta se compón de especies móbiles, posúen unha menor densidade de poros ampulares de maneira xeral, xa que non precisan dunha elevada resolución electrorreceptiva (utilizan maioritariamente o sistema visual). Os tiburóns da familia Sphynidae presentan un maior número de poros na superficie ventral da cabeza, mentres que, os tiburóns da familia Carcharhinidae (destaca a especie *Carcharhinus plumbeus*), mostran unha distribución uniforme dos poros en ambas superficies.

No caso dos tiburóns martelo, o número de poros ampulares atopados é moito maior cando son crías, o cal se debe a que no seu hábitat a visión é moi limitada (augas turbias), requirindo a electrorreceptión para poder determinar a localización espacial dun estímulo. A medida que se desenvolven e acadan o estado de adultos vai diminuíndo a densidade de poros (pasan a cazar en augas máis claras, polo que aquí a localización das presas realízase co sistema visual, principalmente). No caso dos tiburóns brancos, moitos poros ampulares encádranse dentro do campo visual, sendo posible que nalgúns especies exista unha relación moi estreita entre ambos sistemas (visual e electrorreceptivo).

En conclusión, pénsase que nas especies que se alimentan do bentos domina o sistema electrorreceptivo. Pola contra, en especies cuxa dieta consta fundamentalmente de animais peláxicos, a dominancia recae sobre o sistema visual (Kempster et al., 2012).

4.1.3. Resposta dos electrorreceptores (detección do sinal eléctrico)

As células ciliadas sensoriais das ampolas de Lorenzini son estimuladas por correntes catódicas débiles. Estas correntes inducen no lumen da ampola (Figura 9) unha carga negativa. Por outra banda, a resposta destes electrorreceptores inhíbese ante correntes anódicas (Newton et al., 2019). Unha corrente anódica é aquela que provoca un cambio de potencial nun electrodo na dirección positiva, mentres que a corrente catódica induce un cambio na dirección negativa (Strephonsays, 2022).

Verase posteriormente, que isto sucede da mesma maneira en ornitorrincos. Ante a imposibilidade de atopar unha imaxe que represente concretamente o lumen da ampola dun tiburón, utilízase unha representación dunha raia, xa que a estrutura é similar nos elasmobranquios en xeral.

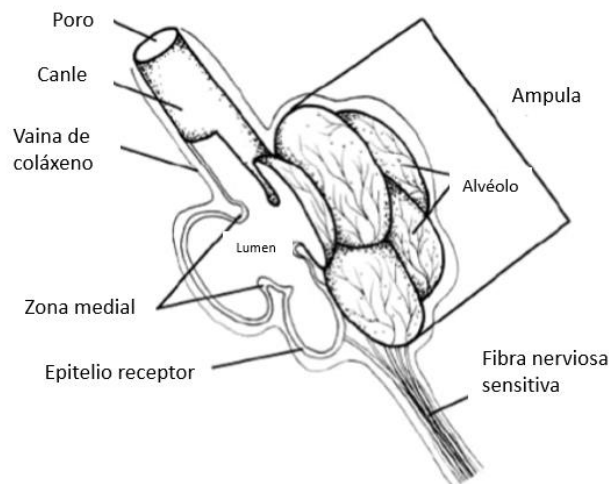


Figura 9. Esquema dunha ampola de Lorenzini na especie de raia *Aphyichotrema rostrata*. Pódese apreciar o lumen (onde se produce a carga negativa) e a localización do epitelio ciliado. Modificado de Newton et al., (2019).

O hidroxel glicoproteico, mencionado con anterioridade, atópase no interior das canles ampulares e permite a condución dos protóns. Estes, á súa vez, permiten a detección das cargas eléctricas recibidas por parte dos receptores sensoriais do epitelio ciliado que contén as células receptoras. Desta forma, a liberación de neurotransmisores por parte dos electrorreceptores prodúcese constantemente.

Segundo Newton et al., (2019), o proceso de resposta iníciase coa recepción dunha carga eléctrica na célula sensorial. Se a carga recibida é positiva, redúcese a taxa de descarga das fibras nerviosas aferentes, mentres que, se é negativa, aumenta a taxa de descarga. Destaca o feito de que, a maiores, a resposta alcanza o seu máximo ao recibir estímulos cuxo vector é perpendicular á canle ampular.

Cabe mencionar, por último, que nos elasmobranquios en xeral os electrorreceptores están mellor sintonizados aos estímulos de corrente alterna (sinusoidais), de baixas frecuencias (0,1 – 15 Hz) e baixos campos eléctricos (20 – 25 nVcm⁻¹), aínda que tamén son capaces de detectar estímulos de corrente continua.

4.1.4. Proxección central (integración do sinal eléctrico)

Segundo Kajiura et al., (2010), na medula dos elasmobranquios pódense atopar lóbulos moi similares aos do cerebelo. Estes lóbulos encárganse de procesar a información electrosensorial. Máis concretamente, as ampolas de Lorenzini están inervadas por cinco fibras nerviosas aferentes, as cales se proxectan nos lóbulos do cerebelo mencionados (denominados núcleos dorsais octovolaterais ou DON).

Os núcleos dorsais octovolaterais son o lugar de destino final ou de terminación central destes aferentes primarios, os cales en conxunto forman un mapa espacial dos electrorreceptores a nivel do cerebro. Segundo Hueter et al., (2004), o DON está formado por neuronas eferentes ascendentes ou AENs (Figura 10), as cales conectan co mesencéfalo contralateral, concretamente co núcleo mesencefálico lateral (LMN). Este último constitúe un dos tres núcleos mesencefálicos dos elasmobranquios, sendo o lugar onde se procesa o estímulo sensorial recibido. Posteriormente, a información procesada envíase ao tálamo, e de aí ao cerebro anterior e, nalgúns casos, ao cerebelo. Ademais, segundo Bodznick et al., (2003), no DON tamén se atopa unha capa de células granulares (situada por encima das AENs) que forma fibras paralelas a través das cales se transmite o sinal eléctrico desde o DON ata os AENs.

No caso dos tiburóns, o sistema electrosensorial atópase intimamente relacionado co visual, é dicir, a información visual está aliñada coa entrada da información electrosensorial. De novo obsérvase como ambos sistemas traballan de maneira estreita, complementándose un ao outro.

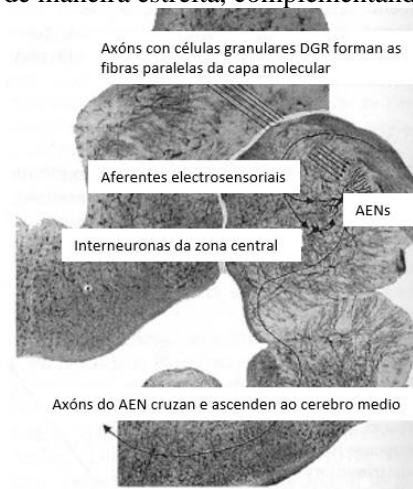


Figura 10. Circuito cerebral responsable da transmisión do sinal eléctrico ao cerebro (Bodznick et al., 2003).

4.1.5. Como determinan a fonte do estímulo eléctrico?

Os campos eléctricos, por termo xeral, posúen unha serie de características estables, as cales aproveitan os predadores para localizar ás presas. Segundo Kalmijn, (2000), o método matemático adecuado para expoñer as mencionadas características físicas é a expansión multipolar. Correspóndese cunha serie matemática, utilizada con frecuencia nos sistemas de coordenadas esféricas, aplicada de maneira xeral no estudo dos campos gravitacionais e electromagnéticos. Os campos bioeléctricos dos animais réxense pola ecuación de Laplace (Ecuación 1), xa que carecen de diverxencia (os seres vivos son neutros, aínda que as cargas están distribuídas modelizando un dipolo ou un cuadrípulo e xerando un campo eléctrico, non hai cargas libres) e de vorticidade (magnitude física que cuantifica a rotación dun campo eléctrico, os campos eléctricos son conservativos en canto á enerxía, esta non se disipa). Ademais, segundo a Lei de Coulomb, a diverxencia dun campo eléctrico por unha carga puntual é igual a 0. Tamén se exclúe a existencia dun termo monopolar, xa que é necesario que a corrente eléctrica saia dunha fonte e logo volva a entrar na mesma.

$$\nabla \cdot \sigma \nabla \phi = 0 \text{ in } \Omega \quad (1)$$

Na anterior ecuación, σ representa a condutividade, Φ representa o potencial electrostático e Ω as unidades (ohmios).

A teoría de detección da fonte do estímulo eléctrico, por tanto, basease no chamado "algoritmo de aproximación cuadrípulo" (Kalmijn, 1997). Este mesmo autor explica en detalle a aplicación de dito algoritmo no seu traballo do 2000 (Kalmijn, 2000). O tiburón é capaz de corrixir a dirección de natación cando detecta cambios inesperados nas intensidades dun campo eléctrico ambiental. Desta maneira, anulase calquera rotación da presa con respecto aos eixos corporais do predador. Polo tanto, un tiburón non necesita determinar con exactitude a posición da presa desde a distancia, xa que este mecanismo de corrección é o que o guía cara o seu obxectivo. Este proceso pode observarse na Figura 11.

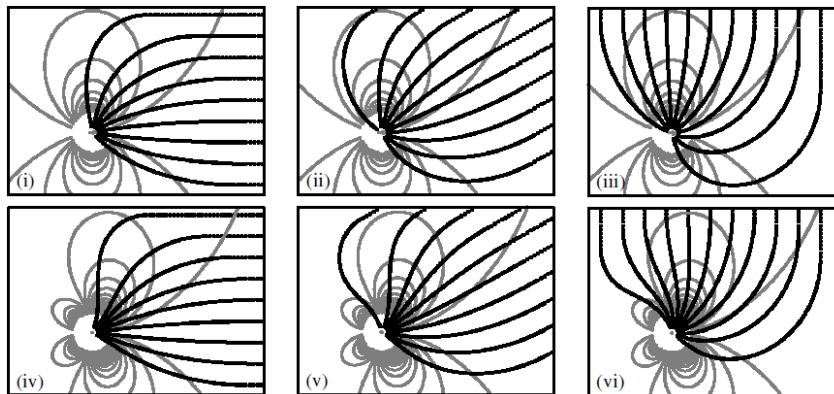


Figura 11. Algoritmo de aproximación no tiburón. (i ao iii) representa un campo dipolar; (iv ao vi) representa un campo cuadrípulo (dúas cargas positivas enfrontadas a dúas cargas negativas). As liñas grises indican os campos bioeléctricos das presas, mentres que as liñas negras indican as traxectorias de aproximación guiada. O predador, por tanto, mantén un ángulo constante entre o campo eléctrico da presa e os seus propios eixos corporais (Kalmijn, 2000).

O algoritmo de aproximación tamén foi proposto para o sentido acústico. Como curiosidade, antes de que os cetáceos tivesen acceso ao campo acústico remoto, o proceso de audición era moi parecido ao sentido eléctrico actual exhibido polos elasmobranquios.

4.1.6. Comportamentos mediados ou condicionados pola electrorrecepción

Detección conspécífica

Segundo Kalmijn, (1971), todos os tiburóns producen campos bioeléctricos de corrente continua permanentemente, o cal se relaciona cun intercambio de sales nas branquias. Este utilízase para a

detección intra - específica, determinando a posición dos seus conxéneres, fundamentalmente durante a época do apareamento. Esta capacidade de detectar a membros da mesma especie permítelles ás femias discriminar entre os machos que se acercan para copular e os machos doutras especies depredadoras. Ata o de agora, descoñécense os efectos que teñen a morfoloxía ampular ou o diámetro dos poros na sensibilidade para diferenciar entre individuos de distintas especies ou, incluso, para diferenciar entre sexos (Newton et al., 2019).

Detección de predadores e cripsis bioeléctrica

Os elasmobranquios, de maneira xeral, poden facerse invisibles para os seus depredadores eliminando o sinal bioeléctrico emitido por eles mesmos (Newton et al., 2019). Esta capacidade foi, de igual forma, observada nas presas dos elasmobranquios, deixando de ventilar e de ocluir as cavidades branquiais cando entran no campo visual dos seus predadores. Este comportamento foi definido como “comportamento de conxelación”, e demostrouse mediante un experimento no que, aplicando un campo eléctrico que simula o comportamento de conxelación dunha presa, observouse que os tiburóns morderon un 50% menos os eléctrodos, en comparación a cando se aplicaron estímulos que simulaban o estado de repouso da mesma presa.

Respostas de comportamentos de aversión mediadas pola electrorrecepción

Un estímulo de aversión é aquel que é percibido como desagradable para o receptor. Varios autores seguiron a liña de investigación orientada á capacidade dos metais lantánidos electropositivos de liberar electróns ao mar, xa que estes crean campos eléctricos aversivos para os tiburóns. O obxectivo destes experimentos era reducir as capturas accidentais dos mesmos (Newton et al., 2019). A resposta de aversión dos elasmobranquios a estes estímulos magnéticos está medida polo sistema electrosensorial, o cal se demostra polo feito de que, algúns pescadores de arrastre, utilizan pulsos eléctricos para facer que os peixes bentónicos sexan máis vulnerables á captura.

Tamén se demostrou que unha exposición a este tipo de estímulos desagradables de maneira continua ten un efecto acumulativo, é dicir, cada vez diminúe máis a capacidade de resposta dos electrorreceptores aos diferentes estímulos bioeléctricos producidos polas súas presas.

Orientación, navegación e detección xeomagnética dos estímulos

A sensibilidade eléctrica dos elasmobranquios aos campos eléctricos inducidos polo movemento físico da auga, a través do campo xeomagnético da Terra, foi demostrada por Pals et al., (1982), entre outros.

Newton et al., (2019), propoñen que a detección dos campos magnéticos se realiza de forma indirecta, a través dun mecanismo de “indución electromagnética”, sen ser necesarias células magnetorreceptoras verdadeiras. A indución electromagnética defínese como a capacidade dos elasmobranquios de captar caídas de tensión, producidas ao nadar pola auga, a través dos electrorreceptores (eléctricamente conductora). Deste modo, son capaces de coñecer a súa posición e dirección mediante a estimulación diferencial dos electrorreceptores distribuídos polo seu corpo. De todas formas, esta capacidade só funciona cando están en movemento, debido a que, para determinar a posición, necesitan dos movementos ondulatorios que realizan mentres nadan.

Na actualidade, non se atopou ningún magnetorreceptor capaz de detectar de maneira directa os campos magnéticos en ningunha raia, tiburón ou quimera. Será necesario levar a cabo futuras investigacións para determinar como os electrorreceptores son capaces de distinguir entre os sinais magnéticos e os eléctricos.

4.2. Ornitorrincos

4.2.1. Historia da electrorrepción

A primeira publicación na que se evidencia a presenza dun sistema sensorial, implicado na detección de campos eléctricos, no ornitorrinco data de 1986 (Scheich et al., 1986). O experimento levado a cabo polos mencionados autores consistiu no rexistro de potenciais a nivel do cerebro, nun ornitorrinco anestesiado, en resposta á estimulación da pel do pico con breves impulsos. Observaron como estes animais eran capaces de localizar baterías de peixes somerxidas e que, de outra forma, serían invisibles. A conclusión á que chegaron foi que os receptores responsables desta capacidade localizábanse na superficie do pico.

De maneira previa a este estudo, Andres e Von Düring, (1984), definiron a estrutura asociada con estas respostas neurais tras a excitación da superficie do pico como “glándula mucosa sensorial innervada”. Sen embargo, existen dúbidas sobre a relación das glándulas mucosas (mencionadas con anterioridade) e o proceso de electrorrepción. Isto débese a que, ata 1988, só existía un experimento que poñía de manifesto tal asociación. Concretamente, este estudo é o de Gregory et al., (1988). Estes investigadores marcaron a localización de dous puntos na superficie do pico con alfinetes, sendo estes puntos zonas onde, ao aplicar pulsos catódicos, se obtiveron respostas de baixo limiar. As mostras obtidas a partir dos alfinetes foron procesadas histolóxicamente, atopando que, en ambos casos, o alfinete atravesara unha glándula sensorial mucosa.

A partir deste momento, as investigacións enfocáronse en determinar o limiar de sensibilidade do ornitorrinco, o sentido da dirección e a forma na que se integra a información electrosensorial no cerebro, tendo en conta que hai certo “solapamento” desta última coa información mecanosensorial. Anteriormente, a electrorrepción era considerada só como unha extensión do rango da mecanorrepción, o que permitía detectar ás presas incluso antes de que estas establecesen contacto directo cos mecanorreceptores. Sen embargo, tras numerosas investigacións, a día de hoxe coñécese a capacidade do ornitorrinco de obter un coñecemento tridimensional do que ocorre ao seu redor utilizando en conxunto a información mecánica e a sensorial.

4.2.2. Número e distribución dos electrorreceptores

Manger et al., (1996) foron uns investigadores que contabilizaron arredor de 40.000 glándulas mucosas no pico do ornitorrinco. Ademais, describiron arredor de 46.500 mecanorreceptores e 13.500 glándulas serosas. Polo tanto, dentro da orde Monotremata, os ornitorrincos son os animais que presentan un maior número de electrorreceptores, como se pode observar na Figura 12.

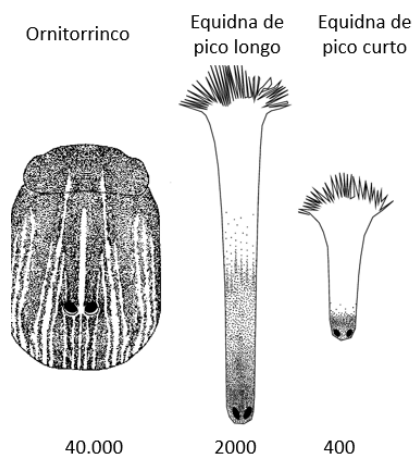


Figura 12. Número de electrorreceptores atopados no pico de dúas especies de equidnas (imaxe central e dereita) e na especie de ornitorrinco semiacuático, *Ornithorhynchus anatinus* (imaxe esquerda) (<https://marisabenjaminblog.wordpress.com/2016/10/29/electrorreception-in-platyus/>).

No contexto das glándulas serosas existe un debate, aínda na actualidade. Pénsase que son un tipo especial de electrorreceptores, que participan na detección dos sinais eléctricos, pero soamente cando está implicada a mecanorrecepción. Aínda non existe confirmación de que a hipótese destes autores sexa correcta, a cal provén do feito de que, morfolóxicamente, sexan tan similares ás glándulas mucosas. Segundo Johnson e Reed (2008), as glándulas serosas só serían sensibles a estímulos eléctricos moi próximos á pel do pico.

No estudo mencionado, foron contabilizadas un total de 38.754 glándulas mucosas. Estas atopábanse repartidas ao longo do pico en catro zonas principais. A maioría de glándulas mucosas descubríronse na parte superior do pico (13.234). Na zona lingual da parte inferior, atopáronse 6.164 (sendo a zona cun menor número de electrorreceptores). Nas superficies palatais inferior e superior contabilizáronse 11.480. Como xa foi comentado (Figura 7), os electrorreceptores distribúense no pico en forma de raias parasaxitais e de maneira relativamente uniforme.

4.2.3. Resposta dos electrorreceptores (detección do sinal eléctrico)

No estudo de Gregory et al., (1987), rexistrouse a actividade das fibras nerviosas asociadas aos electrorreceptores do ornitorrinco. Da mesma forma que en tiburóns, os pulsos catódicos (pulsos de tensión nun eléctrodo negativo) aumentan a descarga do electrorreceptor. Pola contra, pulsos de tipo anódico reducen a descarga e, de maneira xeral, silencian por completo ao receptor (Figura 13).

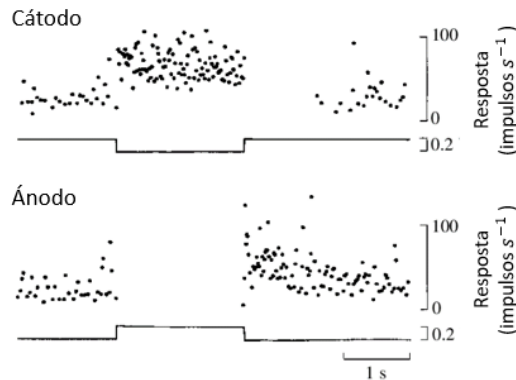


Figura 13. Resposta dun electrorreceptor do pico dun ornitorrinco a unha estimulación bipolar. Modificado de Proske et al., (1998).

No ornitorrinco, os limiares de detección dos sinais eléctricos son maiores que en calquera outro animal no que se teña coñecemento desta capacidade. As condicións de estimulación son un factor a ter en conta (tales como se o pico está somerxido ou non en auga no momento da medición). No estudo anterior, determinouse que o rango de detección atopábase na orde dos milivoltios (Figura 14). Da mesma forma que en tiburóns, os receptores do ornitorrinco responden tanto a sinais de corrente alterna como continua, segundo Proske et al., (1998).

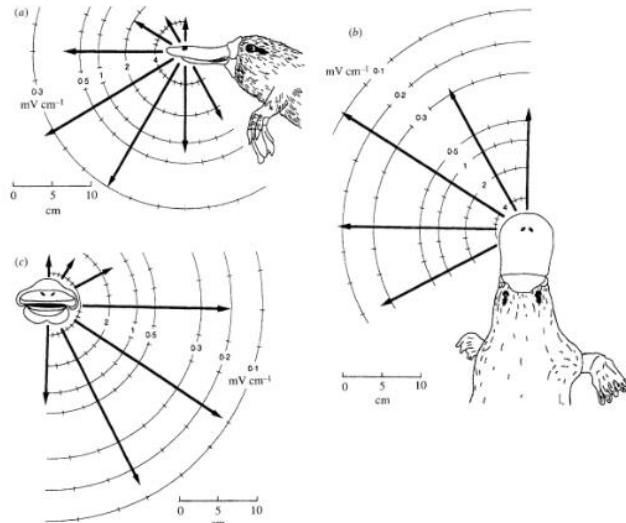


Figura 14. Distancia limiar necesaria para detectar un estímulo eléctrico cunha corrente eléctrica de onda cadrada en diferentes zonas do pico. A lonxitude da frecha indica a distancia á cal o estímulo é detectado, mentres que os círculos indican a intensidade do campo eléctrico no pico se o estímulo se presenta a esa distancia. (<https://marisabenjaminblog.wordpress.com/2016/10/29/electroreception-in-platypus/>).

Se o ornitorrinco recibe o estímulo desde unha dirección determinada, este pode provocar sacadas de cabeza incluso a maiores distancias, como se pode observar na imaxe anterior. Este feito está relacionado cunha maior cantidade de electrorreceptores nas zonas do pico estimuladas por estas correntes eléctricas cunha dirección “preferida”. A sacada de cabeza, como se verá máis adiante, é un movemento característico do ornitorrinco, sendo un acto reflexo, en reacción á recepción dun estímulo eléctrico.

Ademais, nalgún momento foi suxerido que os receptores das glándulas mucosas só respondían a estímulos de corrente alterna, mentres que as glándulas serosas farían o propio cos estímulos de corrente continua. Isto baséase na resposta de comportamento coñecida como “galvanotáctica” (Manger e Pettigrew, 1995), sendo esta descrita tras observar como o animal mostraba tres tipos de resposta cando se introducía unha vara metálica na auga. A primeira reacción foi un comportamento de repouso. Seguidamente, aproximouse dita vara ao ornitorrinco, polo que o animal reaccionou acercándose á mesma. Tras este movemento inicial, a última reacción foi a realización de varios movementos exploratorios co pico, en varias direccións, seguido dunha investigación táctil da vara.

Sen embargo, no estudo de Proske et al., (1998) non houbo evidencia de dous tipos de resposta diferentes, polo que concluíron que as glándulas mucosas poden responder a ambos tipos de estímulos, sen coñecer a que respostas se asociaban as glándulas serosas. Como xa foi mencionado, a idea da relación entre as glándulas serosas e a detección de sinais eléctricos provén da súa similar morfoloxía coas glándulas mucosas. Concretamente, a porción papilar do conduto das glándulas serosas aloxa terminais nerviosas moi similares ás atopadas en glándulas mucosas. Esta similitude anatómica é a que senta a base para supoñer unha función electrorreceptora (Manger et al., 1994).

Outra característica de interese foi descuberta por Gregory et al., (1989). Estes autores describiron a anchura do estímulo necesaria para alcanzar o límite inferior do limiar co cal se desencadea unha resposta. Este termo é a reobase, sendo de 20 ms nos electrorreceptores e de 1 – 2 ms nun nervio periférico normal. A maior reobase en electrorreceptores suxire que non existe unha célula receptora asociada ao mesmo, é a propia terminación nerviosa a que funciona como electrorreceptor.

4.2.4. Proxección central (integración do sinal eléctrico)

O nervio que contacta cos electrorreceptores no ornitorrinco forma parte do sistema trixeminal (Proske et al., 1998). Concretamente, o nervio trixeminal forma parte do quinto par de nervios craniales, moi voluminoso e con fibras nerviosas sensitivas e motoras, sendo un nervio mixto. Denomínase “trixeminal” debido a que presenta tres divisións, unha oftálmica, unha maxilar e unha mandibular. Concretamente, segundo Ashwell, (2017), o pico dos ornitorrincos está suplido por ramificacións das divisións maxilar e mandibular. Ademais, os núcleos trixéminos no ornitorrinco están hipertrofiados e superpostos rostrocaudalmente.

A información chega ao cerebro a través desta vía de proxección, onde pode atoparse un enlace de 3 neuronas, sendo as zonas de sinapse entre as mesmas os lugares de integración de dita información. Ditos lugares de integración atópanse nas capas piramidais e ganglionares do cerebro, concretamente a unha profundidade de 1 – 3 mm con respecto á corteza cerebral (Iggo et al., 1992). No caso dos ornitorrincos, a proxección da información é cruzada, é dicir, a estimulación da metade dereita do pico provoca un potencial de acción no hemisferio esquerdo e viceversa. Segundo Ashwell, (2017) os terminais nerviosos nús do propio nervio trixeminal, que penetran na parede do conduto papilar e detectan os estímulos eléctricos que se producen na superficie constitúen o órgano sensorial real. Polo tanto, esta é outra evidencia da non existencia dunha célula receptora asociada, como se mencionou antes.

A información sensorial logo chega ao núcleo talámico ventral posterior (VP), sendo de gran tamaño no ornitorrinco, xa que recibe tanto a información electrorreceptiva como mecanorreceptiva (Ashwell, 2017).

No contexto dos limiares de resposta, existe unha gran disparidade de resultados entre os diferentes estudos. Iggo et al., (1992) rexistraron respostas con limiares de $300 \mu\text{V} \cdot \text{cm}^{-1}$, mentres que nun estudo posterior dos mesmos autores, o valor do limiar foi de $50 - 200 \mu\text{V} \cdot \text{cm}^{-1}$. Esta disparidade nos resultados débese ás características da estimulación (se o pico se atopa dentro ou fora da auga durante a exposición ao campo eléctrico, principalmente) e á forza do campo eléctrico que foi aplicado no pico.

Bohringer e Rowe, (1977), demostraron que non existe unha rexión do córtex cerebral específica que estea implicada no procesamento da información electrosensorial. No estudo levado a cabo por Scheich et al., (1986) determinouse como se reflexa na cortiza cerebral a distribución dos electrorreceptores no pico (Figura 15). Dita área foi denominada área S1. No estudo de Manger et al., (1996) utilizaron o marcador citocromo oxidasa (CO) para rexistrar as bandas da cortiza cerebral que eran pobres en CO (neuronas bimodais atopadas entre as bandas escuras) e ricas en CO (bandas escuras con neuronas que só responden a estímulos mecánicos). Obtiveron mediante esta técnica una alternancia de series ricas e pobres en CO, que representaban a superficie do pico na área S1.

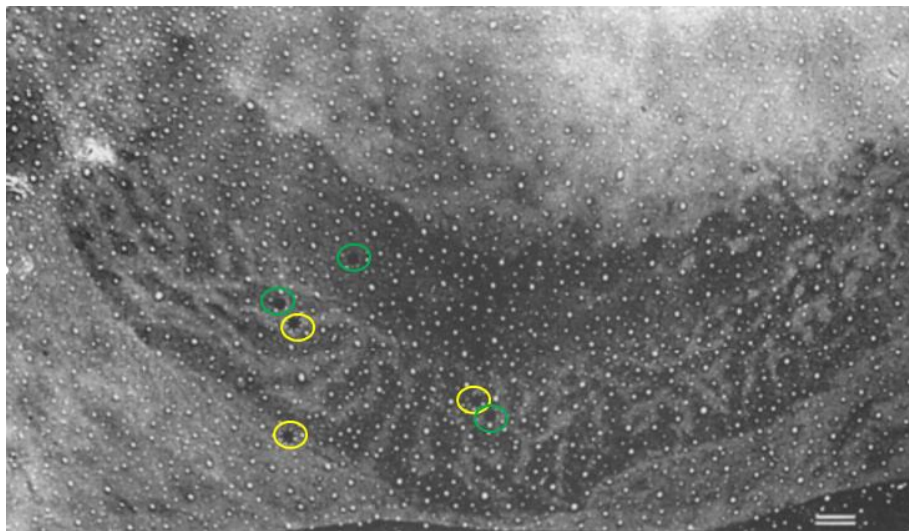


Figura 15. Corte tanxencial da cortiza cerebral dun ornitorrinco, onde se poden apreciar a alternancia entre as liñas ricas en citocromo oxidasa (puntos rodeados en verde) e pobres en citocromo oxidasa (asteriscos rodeados en amarelo). Barra de escala = 1 mm (Manger et al., 1996).

Manger et al., (1996) tamén suxeriron que este patrón de bandas dentro da área S1 permitía procesar as disparidades temporais que se producen entre os estímulos mecánicos e electrosensoriais. Tamén detectaron diferenzas na estrutura das neuronas piramidais entre as rexións CO – escuras e CO – claras. Nas últimas os campos dendríticos basais son máis amplos que nas primeiras.

No experimento de Scheich et al., (1986), determínase que o borde do pico era o que tiña unha maior representación na área cortical S1. Por outra banda, a parte frontal e lateral do pico ocupan unha maior superficie cortical que a base.

A creación do mapa cerebral levado a cabo por Krubitzer et al., (1995), ten un resultado diferente. Rexistraron un total de catro campos somatosensoriais na cortiza cerebral. A súa observación, case con total seguridade, referíase á proxección cerebral da información táctil, xa que estes autores non

tiñan coñecemento sobre a existencia da recepción electrosensorial no ornitorrinco. Estes catro campos somatosensoriais, segundo recolle Ashwell, (2017) eran a corteza somatosensorial primaria (S1), a corteza somatosensorial parietoventral (PV), o campo de manipulación da corteza somatosensorial (M) e a corteza somatosensorial rostral (R).

4.2.5. Como determinan a fonte do estímulo eléctrico?

No apartado de tiburóns xa foron explicadas as características dun campo eléctrico, que se aplican de igual forma no ornitorrinco. Nunha gran variedade de estudos foi demostrado que os ornitorrincos aproxímanse a eléctrodos que emiten estímulos eléctricos que semellan as contraccións mioxénicas dunha presa. Manger et al., (1994) observaron que, cun estímulo de onda cadrada breve, o ornitorrinco producía un movemento característico coa súa cabeza, a denominada “sacada de cabeza”, a cal se orientaba na dirección da fonte do estímulo. Unha onda cadrada é aquel tipo de onda que pasa de un estado de tensión a outro en un tempo moi reducido e a intervalos regulares (<https://bibdigital.epn.edu.ec/handle/15000/2538>). Estes autores chegaron á conclusión de que é un acto reflexo, debido á súa curta latencia (43 ms neste estudo) e por producirse unha media de 12 veces por segundo.

A característica máis vistosa deste acto reflexo é que é direccional, é dicir, se o estímulo eléctrico provén da parte superior do ornitorrinco, a sacada de cabeza oriéntase cara arriba; se o estímulo se orixina á dereita, a sacada de cabeza ten lugar cara a dereita e así, sucesivamente (Pettigrew et al., 1998). Desta forma, queda demostrada a capacidade do ornitorrinco de determinar de onde procede o estímulo eléctrico. Os movementos da cabeza do ornitorrinco, utilizados para atopar unha presa no solo, poden observarse na Figura 16.

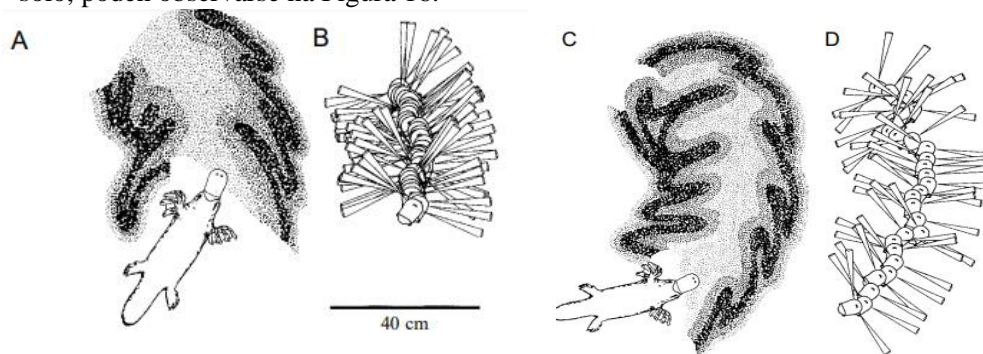


Figura 16. Barrido realizado co pico polo fondo antes (A,B) e despois (C, D) da fase de busca da presa. A rexión máis escura representa os 10° que rodean ao eixo de sensibilidade preferido, mentres que a zona clara representa o resto do limiar do campo eléctrico percibido. Os diagramas B e C mostran os movementos de balanceo da cabeza ante o eixo sensorial de preferencia (Manger et al., 1995).

Volvendo ao estudo de Manger et al., (1994), determinouse que o eixo de preferencia de sensibilidade da sacada de cabeza establécese nunha dirección de 80° dende o polo rostral do pico e 20° cara abaixo. Polo tanto, contabilízanse dous lóbulos simétricos de electrosensibilidade (Kalmijn, 1997).

4.2.6. Como xulgan a distancia á que se atopa a fonte eléctrica?

Os ornitorrincos, ademais de poder xulgar a dirección na que se atopa a fonte eléctrica, tamén poden determinar a que distancia deles se atopa (Proske et al., 1998). A EMG (electromiografía) é unha proba que mide a actividade eléctrica de músculos e nervios. Estes investigadores mediron dita actividade eléctrica producida pola cola dun camarón de auga doce (presa común dos ornitorrincos) a través desta proba.

Tras obter os resultados da EMG, chegaron á conclusión de que ditos estímulos eran capaces de activar as varas de empuxe dos mecanorreceptores, movéndooas incluso dende 50 cm. Normalmente,

os mecanorreceptores empréganse para o encontro táctil coa presa. Sen embargo, posteriormente fálase da relación tan íntima que manteñen estes cos electrorreceptores. Neste estudo propónse que a distancia á que se atopa a fonte é descodificada polas neuronas bimodais do córtex sensorial. Concretamente, demostrouse que os electrorreceptores actúan a cortas distancias, o que permite que o ornotorrico sexa capaz de perseguir á presa seguindo o gradiente de potencial. Na fase final de ataque, cando a proximidade coa presa é maior, a información sobre a distancia é complementada coa información mecanorreceptiva, xa que a punta do pico, polo xeral, entra en contacto directo coa presa nesta fase. Polo tanto, o sentido eléctrico dos ornotorricos pode considerarse un “sentido táctil a distancia”.

4.2.7. Mecanorrecepción e electrorrecepción combinada

Iggo et al., (1992), demostraron que as neuronas que formaban parte da área S1 eran multimodais. É dicir, son capaces de recibir ambos tipos de estímulos (mecánicos e eléctricos). Se o intervalo entre un estímulo eléctrico e un mecánico é de 25 ms ou menos, a actividade da corteza oclúese por completo, o que suxire que ambos estímulos acceden ás mesmas células.

As observacións de Krubitzer et al., (1995) proporcionan máis apoio a esta idea de converxencia entre as entradas mecano e electrosensoriais (Figura 17). As neuronas multimodais posúen un campo receptivo de maior tamaño que aquelas neuronas que só responden a estímulos mecánicos (o cal foi evidenciado por unha menor tinctura destas últimas cun marcador de actividade metabólica, concretamente a CO). Pola contra, non se observaron neuronas que só respondan a estímulos eléctricos.

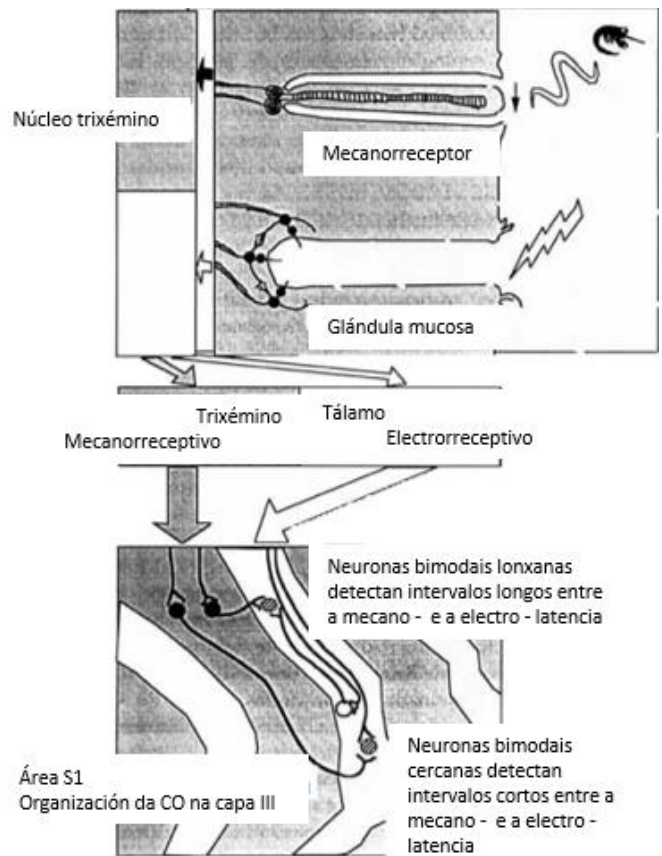


Figura 17. Procesamento e integración da información mecanorreceptiva e electrorreceptiva no ornotorrico. Con diferenzas temporais entre ambas, as neuronas bimodais responden a ambos estímulos, o que, en conxunto, permite determinar a que distancia se atopa unha presa. CO = citocromo oxidasa (Pettigrew, 1999).

Á hora de explicar porque existe unha relación tan íntima entre ambos sistemas, Pettigrew, (1999) obtén unha das evidencias que o demostra. Cando o pico se somerxe na auga, prodúcese a apertura activa dos poros receptores. É razoable que, no caso das glándulas mucosas, estas se cerren cando o pico está fora da auga e que abran de novo o poro cando está somerxido para segregar a mucosa. Este mecanismo, principalmente, evita a sequidade dos electrorreceptores cando o ornitorrinco sae da auga. Sen embargo, esta característica foi observada tamén nas varas de empuxe dos mecanorreceptores, que se abren cando o pico se somerxe, da mesma forma.

Esta observación suscitou a posibilidade de que os mecanorreceptores, de maneira primaria, estén deseñados para a detección de perturbacións na auga, máis que para establecer un contacto directo ou táctil.

Esta característica non foi atopada en tiburóns.

4.3. Discusión

Tras a revisión dos artigos referentes á capacidade de electrorrepción pasiva, podemos establecer unha serie de similitudes e diferenzas entre ambos taxóns. A primeira das diferenzas atópase na orixe dos electrorreceptores, no caso dos tiburóns derivan das placodas da liña lateral (confirmado no estudo de Gillis et al., 2012), mentres que nos ornitorrinco orixínanse a partir das glándulas mucosas da pel. En canto ao número e distribución dos electrorreceptores, resulta imposible dar unha cifra exacta para os tiburóns, xa que existen diferenzas en canto ao hábitat e estratexias de alimentación das distintas especies (Táboa 3), mentres que no ornitorrinco, ao ser unha única especie, pódese dar unha cifra concreta, sendo esta de, aproximadamente, 40.000 electrorreceptores. Ademais, os ornitorrinco son os animais cun maior número de electrorreceptores. O sistema electrorreceptivo de tiburóns está íntimamente asociado co visual, mentres que, no caso do ornitorrinco, este traballa de maneira conxunta co sistema mecanorreceptor. No ornitorrinco a proxección da información eléctrica é cruzada (a información recibida no lado dereito é procesada polo hemisferio esquerdo do cerebro, e viceversa) pero, no tiburón, non se ten evidencia desta mesma característica. Tamén se observa como, mentres o tiburón non necesita determinar con exactitude a posición da presa, xa que é capaz de ir corrixiendo a súa traxectoria a medida que se aproxima á mesma, o ornitorrinco posúe un acto reflexo direccional, a denominada "sacada de cabeza", que lle permite determinar a localización da presa. Por outra banda, a capacidade de determinar a que distancia se atopa o estímulo eléctrico só foi atopada no ornitorrinco, non sendo evidenciada no tiburón.

En canto ás similitudes, obsérvase como, en ambos animais, os electrorreceptores son estimulados por pulsos catódicos e inhibidos por pulsos de tipo anódico. Ademais, en ambos casos estes responden tanto a estímulos eléctricos de corrente alterna como de corrente continua.

5. CONCLUSIÓNS/CONCLUSIONES/CONCLUSIONS

Tras a revisión dos artigos bibliográficos referentes á electrorrepción pasiva, logrouse determinar cales son as diferenzas e as similitudes entre ornitorrinco e tiburóns en varios aspectos derivados desta habilidade. Ao longo do traballo expóñense os mecanismos de detección do sinal eléctrico, os cales son similares en ambos taxóns, coa diferenza de que o limiar da resposta é maior en ornitorrinco. Tamén se analizaron os mecanismos de proxección central (a nivel cerebral) de dita información, chegando á conclusión de que ambos taxóns amosan claras diferenzas, xa que as estruturas encargadas da integración do sinal eléctrico non son as mesmas.

En outros aspectos, tales como o número e distribución dos receptores sensoriais, obsérvanse claras diferenzas, sendo o ornitorrinco o animal coñecido con maior número de electrorreceptores no seu

corpo, en comparación con outros animais coa mesma capacidade. Tamén se comenta como afecta a electrorrecepción no comportamento destes dous animais, sendo a detección das presas unha das súas aplicacións máis destacadas. No tiburón obsérvanse múltiples adaptacións biolóxicas relacionadas con esta habilidade, as cales permiten mellorar a súa capacidade depredadora, mentres que, nos ornitorrincos, a reacción a un estímulo eléctrico é un simple acto reflexo.

Por último, é necesario destacar a insuficiencia de investigacións actuais no campo dos ornitorrincos en canto á electrorrecepción. A maioría de estudos realizados correspóndense a datas anteriores ao ano 2000, sendo os artigos posteriores simples revisións ou compilacións da experimentación anterior. Proponse, para continuar avanzando neste campo, resolver certas cuestións aínda non aclaradas, tales como a verdadeira funcionalidade das glándulas serosas do pico de ornitorrincos, xa que hai unha clara discrepancia entre os autores consultados, ou comprobar a presenza de células magnetorreceptoras no tiburón, que poidan detectar de maneira directa o campo magnético da Terra, xa que, ata o de agora, non existen evidencias suficientes para confirmar ou desmentir claramente a súa existencia.

CONCLUSIONES

Tras la revisión de los artículos bibliográficos referentes a la electrorrecepción pasiva, se logró determinar cuales son las diferencias y las similitudes entre ornitorrincos y tiburones en varios aspectos derivados de esta habilidad. A lo largo del trabajo se exponen los mecanismos de detección de la señal eléctrica, los cuales son similares en ambos taxones, con la diferencia de que el umbral de respuesta es mayor en ornitorrincos. También se analizaron los mecanismos de proyección central (a nivel cerebral) de dicha información, llegando a la conclusión de que ambos taxones muestran claras diferencias, ya que las estructuras encargadas de la integración de la señal eléctrico no son las mismas.

En otros aspectos, tales como el número y distribución de los receptores sensoriales, se observan claras diferencias, siendo el ornitorrinco el animal conocido con mayor número de electrorreceptores en su cuerpo, en comparación con otros animales con la misma capacidad. También se comenta como afecta la electrorrecepción en el comportamiento de estos dos animales, siendo la detección de presas una de sus aplicaciones más destacadas. En el tiburón se observan múltiples adaptaciones biológicas relacionadas con esta habilidad, las cuales permiten mejorar su capacidad depredadora, mientras que, en ornitorrincos, la reacción a un estímulo eléctrico es un simple acto reflejo.

Por último, es necesario destacar la insuficiencia de investigaciones actuales en el campo de los ornitorrincos en cuanto a la electrorrecepción. La mayoría de estudios realizados se corresponden a fechas anteriores al año 2000, siendo los artículos posteriores simples revisiones o compilaciones de la experimentación anterior. Se propone, para continuar avanzando en este campo, resolver ciertas cuestiones todavía no aclaradas, tales como la verdadera funcionalidad de las glándulas serosas del pico de ornitorrincos, ya que hay una clara discrepancia entre los autores consultados, o comprobar la presencia de células magnetorreceptoras en el tiburón, que puedan detectar de manera directa el campo magnético de la Tierra, ya que, por ahora, no existen evidencias suficientes para confirmar o desmentir claramente su existencia.

CONCLUSIONS

After reviewing the bibliographic articles on passive electroreception, it was possible to determine the differences and similarities between platypuses and sharks in several aspects derived from this ability. Throughout the work, the mechanisms of detection of the electrical signal are presented, which are similar in both taxa, with the difference that the response threshold is higher in platypuses. The mechanisms of central projection (at brain level) of this information were also analyzed, reaching

the conclusion that both taxa show clear differences, since the structures in charge of the integration of the electrical signal are not the same.

In other aspects, such as the number and distribution of the sensory receptors, clear differences are observed, being the platypus the known animal with the greatest number of electroreceptors in its body, in comparison with other animals with the same capacity. It is also discussed how electroreception affects the behavior of these two animals, being the detection of prey one of its most outstanding applications. In sharks, multiple biological adaptations related to this ability are observed, which improve their predatory capacity, while in platypuses, the reaction to an electrical stimulus is a simple reflex action.

Finally, it is necessary to highlight the insufficiency of current research in the field of platypuses in terms of electroreception. Most of the studies carried out correspond to dates prior to the year 2000, with later articles being simple revisions or compilations of previous experimentation. In order to continue advancing in this field, it is proposed to resolve certain questions still not clarified, such as the true functionality of the serous glands of the platypus beak, since there is a clear discrepancy between the authors consulted, or to verify the presence of magnetoreceptive cells in the shark, which can directly detect the Earth's magnetic field, since, for now, there is insufficient evidence to clearly confirm or deny their existence.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Almeida Freitas, C., Veiga Conrado, A. L., Sevgebian, E., & Malavasi Bruno, C. E. (2017). Vision and electroreception of Chondrichthyes: Review. REDVET, *Revista Electrónica de Veterinaria*, 18(9), 1-13. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63653009001>
- Andres, K. H., & von Düring, M. (1984). The platypus Bill. A structural and functional model of a pattern-like arrangement of cutaneous sensory receptors. In A. Iggo (Ed.), *Sensory receptor mechanisms* (pp. 81-89). World Scientific. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00319597>
- Ashwell, K. W. S. (2017). The monotreme Nervous System. *Evolution of Nervous Systems*, 2, 349 – 362. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804042-3.00051-8>
- Baker, C. V. H., O'Neill, P., & McCole, R. B. (2008). Lateral line, otic and epibranchial placodes: developmental and evolutionary Links? *Journal of experimental zoology*, 310(4), 370-383. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21188>
- Benjamin, M. (2016, October 29). *Electroreception In Platypus*. Marisa Benjamin. <https://marisabenjaminblog.wordpress.com/2016/10/29/electroreception-in-platypus/>
- Bohringer, R. C., & Rowe, M. J. (1977). The organization of the sensory and motor areas of cerebral cortex in the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*). *Journal of Comparative Neurology*, 174(1), 1-14. <https://doi.org/10.1002/cne.901740102>
- Bodznick, D., Montgomery, J., & Tricas, T. C. (2003). Electroreception: Extracting Behaviorally Important Signals from Noise. *Sensory processing in aquatic environments*, 389 – 403. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22628-6_20
- Bullock, T. H., Hopkins, C. D., Popper, A. N., & Fay, R. R. (2005). Explaining Electroreception. *Electroreception*, 21, 1-4. https://doi.org/10.1007/0-387-28275-0_1
- Bullock, T. H., Bodznick, A., & Northcutt, R. G. (2013). The Phylogenetic Distribution of Electroreception Evidence for Convergent Evolution of a Primitive Sense Modality. *Brain Research Reviews*, 287(6), 25-46. [https://doi.org/10.1016/0165-0173\(83\)90003-6](https://doi.org/10.1016/0165-0173(83)90003-6)
- Caputi, A. A. (1999). Aprendiendo neurobiología con los peces eléctricos. *Actas de Fisiología*, 5, 109 – 157. <https://web.njit.edu/~efortune/n2014/data/CaputiAprendiendo1999.pdf>
- Crampton, W. G. R. (2019). Electroreception, electrogenesis and Electric Signal Evolution. *Journal of Fish Biology*, 95(12), 1-44. <https://doi.org/10.1111/jfb.13922>

- Criollo Iza, S. E., & Delgado Sifáz, N. M. (2006). *Generador de función senoidal para el laboratorio de electrónica de la ESFOT* [guía en Internet do laboratorio de Electrónica, Escuela Politécnica Nacional]. Bibdigital. <https://bibdigital.epn.edu.ec/handle/15000/2538>
- Czech-Damal, N. U., & Dehnhardt, G. (2013). Passive electroreception in aquatic mammals. *Journal of Comparative Physiology A*, 199, 555-563. <https://doi.org/10.1007/s00359-012-0780-8>
- Del Moral Flores, L. F., & Pérez-Ponce de León, G. (2013). Tiburones, rayas y quimeras de México. *Biodiversitas*, 111, 1-6. https://www.researchgate.net/publication/301545971_Lista_patron_de_los_tiburones_rayas_y_quimeras_Chondrichthyes_Elasmobranchii_Holocephali_de_Mexico
- Donoghue, P. C., Graham, A., & Kelsh, R. N. (2008). The origin and evolution of the neural crest. *Bioessays*, 30(6), 530 – 541. <https://doi.org/10.1002/bies.20767>
- Fernández Arena, D. (2012, December 18). *El desarrollo de la línea lateral en zebrafish, Danio rerio*. El desarrollo del Pez Cebra. <https://desarrollo-peze-cebra.blogspot.com/2012/12/el-desarrollo-de-la-linea-lateral-en-18.htm>
- Freitas, R., Zhang, G., Albert, J. S., Evans, D. H., & Cohn, M. J. (2006). Developmental Origin of Shark Electrosensory Organs. *Evolution & Development*, 8(1), 74-80. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.05076.x>
- Graham, A. (2003). The neural crest. *Current Biology*, 13(10), 381 – 384. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(03\)003154](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(03)003154)
- Gregory, J. E., Iggo, A., McIntyre, A. K., & Proske, U. (1987). Electroreceptors in the platypus. *Nature*, 326(6111), 386-387. <https://doi.org/10.1038/326386a0>
- Gregory, J. E., Iggo, A., McIntyre, A. K., & Proske, U. (1988). Receptors in the Bill of the platypus. *The Journal of Physiology*, 400(1), 349-366. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1998.sp017124>
- Gregory, J. E., Iggo, A., McIntyre, A. K., & Proske, U. (1989). Responses of electroreceptors in the snout of the echidna. *The Journal of Physiology*, 414(1), 521-538. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1989.sp017701>
- Gillis, A. J., Modrell, M., Northcutt, R., Catania, K., Luer, C., & Baker, C. (2012). Electrosensory Ampullary Organs Are Derived from Lateral Line Placodes in Cartilaginous Fishes. *Development*, 139(17), 3142-3146. <https://doi.org/10.1242/dev.084046>
- Hueter, R. E., Mann, D. A., Maruska, K. P., Sisneros, J. A., & Demski, L. S. (2004). Sensory biology of elasmobranchs. In Carrier J. C., Musick, J. A., & Heithaus, M. R. (Eds.), *Biology of sharks and their relatives*, (2nd ed., pp 325 – 368). CRC Press.
- Iggo, A., Gregory, J. E., & Proske, U. (1992). The central projection of electrosensory information in the platypus. *The Journal of Physiology*, 447(1), 449-465. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1992.sp019011>
- Jackson, S., & Groves, C. (2015). Taxonomy of Australian Mammals. *Systematic Biology*, 65(2), 346-348. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv085>
- Johnson, C. R., MacLeod, R. S., & Matheson, M. A. (1993). Computational medicine: Bioelectric field problems. *Computer*, 26(10), 59 – 67. <https://doi.org/10.1109/2.237454>
- Johnson, J. I. & Reed, R. L. (2008). Specialized Somatosensory Systems. In R. H. Masland, T.D. Albright, P. Dallos, D. Oertel, S. Firestein, G. K. Beauchamp, M. C. Bushnell, I. Allan, A. I. Basbaum, J. H. Kaas & E. P. Gardner (Eds), *The senses: A comprehensive reference: Vol 6. Somatosensation* (pp. 331 – 353). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012370880-9.00361-3>
- Jorgensen, J. M. (2011). Detection and generation of the Electric Signals. Morphology of Electroreceptive Sensory Organs. In A. P. Farrel (Ed.), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment: Vol 1. The senses, Supporting Tissues, Reproduction and Behavior* (pp. 350 – 358). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00131-3>
- Josberger, E. E., Hassanzadeh, P., & Rolandi, M. (2016). Proton conductivity in ampullae of Lorenzini jelly. *Science Advances*, 2(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600112>

- Kajiura, S. M., Cornett, A. D., & Yopak, K. E. (2010). Sensory adaptations to the environment: electroreceptors as a case study. In Carrier, J. C., Musick, J. A., & Heithaus, M. R. (Eds.), *Sharks and Their Relatives: Vol II. Biodiversity, Adaptive Physiology and Conservation*, (2nd ed., pp 393-434). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420080483-c9>
- Kalmijn, A. J. (1971). The electric sense of sharks and rays. *Journal of Experimental Biology*, 55(2), 371-383. <https://doi.org/10.1242/jeb.55.2.371>
- Kalmijn, A. J. (1978). Electric and Magnetic sensory world of sharks, skates, and rays. In Hodgson, E. S.; & Mathewson, R. F. (Eds.), *Sensory biology of sharks, skates and rays*, (pp. 507 – 528). Office of Naval Research Department of the Navy. https://nmbi.org/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=84052&shelfbrowse_itemnumber=84476
- Kalmijn, A. J. (1997). Electric and near-field acoustic detection, a comparative study. *Acta Physiologica Scandinavica*, 161. Supplementum, 638, 25-38.
- Kalmijn, A. J. (2000). Detection and processing of electromagnetic and near-field acoustic signals in elasmobranch fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 355(1401), 1135-1141. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0654>
- Kempster, R. M., McCarthy, L. D., & Collin, S. P. (2012). Phylogenetic and Ecological Factors Influencing the Number and Distribution of Electroreceptors in Elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 2055-2088. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03214.x>
- Kip, A. F. (1974). *Fundamentos de Electricidad y Magnetismo*. Ediciones del Castillo, S. A.
- Krubitzer, L., Manger, P. R., Pettigrew, J. D., & Calford, M. (1995). Organization of Somatosensory Cortex in Monotremes: In Search of the Prototypical Plan. *The Journal of Comparative Neurology*, 351(2), 261-306. <https://doi.org/10.1002/cne.903510206>
- Lenntech Water Treatment. (1993). *Conductividad del agua*. Tratamiento y purificación del agua. <https://www.lenntech.es/aplicaciones/ultrapura/conductividad/conductividad-agua.htm>
- Lewis, J. E. (2014). Active Electroreception: Signals, Sensing and Behavior. In Evans, D. H., Claiborne, J. B., & Currie, S. (Eds.), *The Physiology of Fishes* (4th ed., pp 373 – 388). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b16110>
- Lissman, H. W., & Machin, K. E. (1958). The Mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fishes. *Journal of Experimental Biology*, 35(2), 451-486. <https://doi.org/10.1242/jeb.35.2.451>
- Manger, P. R., & Paul, R. (1994). *Platypus electroreception: neuroethology of a novel mammalian sensory system* [Tese de doutoramento, The University of Queensland]. UQ eSpace. <https://espace.library.uq.edu.au/view/UQ:366339>
- Manger, P. R., & Pettigrew, J. D. (1995). Electroreception and the Feeding Behaviour of Platypus (*Ornithorhynchus anatinus*: Monotremata: Mammalia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 347(1322), 359-381. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0030>
- Manger, P. R., & Pettigrew, J. D. (1995). Nerve terminals of mucous gland electroreceptors in the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*). *Proceedings of the Royal Society of London*, 260(1357), 13-19. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0053>
- Manger, P. R., Calford, M. B., & Pettigrew, J. D. (1996). Properties of Electrosensory Neurons in the Cortex of the Platypus (*Ornithorhynchus anatinus*): Implications for Processing of Electrosensory Stimuli. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1370), 611 – 617. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0092>
- Manger, P. R., & Pettigrew, J. D. (1996). Ultrastructure, Number, Distribution and Innervation of Electroreceptors and Mechanoreceptors in the Bill Skin of the Platypus, *Ornithorhynchus anatinus*. *Brain, Behavior and Evolution*, 48, 27-40. <https://doi.org/10.1159/000113185>
- Manger, P. R., Collins, R., & Pettigrew, J. D. (1998). The development of the electroreceptors of the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1372), 1171 – 1186. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0274>

- Modrell, M. S., & Baker, C. V. H. (2014). Evolution of electrosensory ampullary organs: conservation of *Eya4* expression during lateral line development in jawed vertebrates. *Evolution & Development*, 14(3), 277-285. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2012.00544.x>
- Newton, K. C., Gill, A. B., & Kajiura, S. M. (2019). Electroreception in marine fishes: chondrichthyans. *Journal of Fish Biology*, 95(1), 135-154. <https://doi.org/10.1111/jfb.14068>
- Northcutt, R. G., Brändle, K., & Fritsch, B. (1995). Electroreceptors and Mechanosensory Lateral Line Organs Arise From Single Placodes in Axolots. *Developmental Biology*, 168(2), 358-373. <https://doi.org/10.1006/dbio.1995.1086>.
- O'Neill, P., McCole, R. B., & Baker, C. V. H. (2007). A Molecular Analysis of Neurogenic Placode and Cranial Sensory Ganglion Development in the Shark, *Scyliorhinus canicula*. *Developmental Biology*, 304(1), 156-181. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2006.12.029>
- Pals, N., Valentin, P., & Verwey, D. (1982). Orientation reactions of the dogfish, *Scyliorhinus canicula*, to local electric fields. *Netherlands Journal of Zoology*, 32(4), 495 – 512. <https://doi.org/10.1163/002829682X00193>
- Peach, M. B., & Rouse, G. W. (2000). The morphology of the pit organs and lateral line canal neuromasts of *Mustelus antarcticus* (Chondrichthyes: Triakidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(1), 155 – 162. <https://doi.org/10.1017/S0025315499001678>
- Pettigrew, J. D., Manger, P. R., & Fine, S. L. (1998). The sensory world of the platypus. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1372), 1199-1210. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0276>
- Pettigrew, J. D. (1999). Electroreception in monotremes. *Journal of Experimental Biology*, 202(10), 1447-1454. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.10.1447>
- Proske, U., Gregory, J. E., & Iggo, A. (1998). Sensory receptors in monotremes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1372), 1187-1198. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0275>
- Rangel – Morales, J. M., Galván – Magaña, F., & Ochoa – Báez, R. I. (2016). Morfología del sistema electrosensorial en tiburones costeros y pelágicos del Pacífico mexicano. En Mejía – Falla, P. A. y Navia, A. F. (Eds.), *Libro de resúmenes V encuentro colombiano sobre conductivos* (pp. 53). Fundación Squalus.
- Rowe, T., Rich, T. H., Vickers-Rich, P., Springer, M., & Woodbur, O. M. (2008). The Oldest Platypus and its Bearing on Divergence Timing of the Platypus and Echidna Clades. *PNAS*, 105(4), 1238-1242. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706385105>
- Scheich, H., Langner, G., Tidemann, C., Coles, R. B., & Guppy, A. (1986). Electroreception and Electrolocation in Platypus. *Nature*, 319 (6052), 401-402. <https://doi.org/10.1038/319401a0>
- Steventon, B., Mayor, R., & Streit, A. (2014). Neural crest and placode interaction during the development of the cranial sensory system. *Developmental biology*, 389(1), 28 – 38. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2014.01.021>
- Strephonsays. (2022). *Diferencia entre polarización anódica y catódica*. <https://es.strephonsays.com/anodic-and-cathodic-polarization-2463>
- Theiss, S. M., Collin, S. P., & Hart, N. S. (2011). Morphology and Distribution of the Ampullary Electroreceptors in Wobbegong Sharks: implications for feeding behaviour. *Marine Biology*, 158, 723-725. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1595-1>
- Vieira, W. A., Wells, K. M., & McCusker, C. D. (2020). Advancements to the axolotl model for regeneration and aging. *Gerontology*, 66(3), 212 – 222. <https://doi.org/10.1159/000504294>
- Weston, J. A., & Thiery, J. P. (2015). Pentimento: neural crest and the origin of mesectoderm. *Developmental biology*, 401(1), 37 – 61. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2014.12.035>
- Whitehead, D., & Collin, S. (2004). The functional roles of passive electroreception in non – electric fishes. *Animal Biology*, 54(1), 1 – 25. <https://doi.org/10.1163/157075604323010024>