

## MUNDOS SIGNIFICATIVOS: ESCUCHAR Y APRENDER MÁS ALLÁ DEL HUMANO COMUNICACIÓN EN UN MUNDO OSCURO: UN DESAFÍO CIENTÍFICO

Antonio Machado-Allison<sup>1,2</sup>

### RESUMEN

La búsqueda, análisis y conocimiento de las peculiaridades biológicas de los organismos es una necesidad básica para comprender sus relaciones con conspecíficos y con el ambiente que lo rodea. Los peces desarrollan órganos particulares que les permiten producir señales diferentes que les facultan su comunicación, asociación, búsqueda de recursos, alarma o escape de predadores. En los peces neotropicales este tipo de comunicación es variada y en este trabajo presentamos tres de ellas muy importantes en un mundo oscuro de ríos de aguas turbias. La comunicación por sonido, la química y la eléctrica son discutidas utilizando ejemplos de peces comunes que viven en estos ambientes. Se revisan las diferentes hipótesis ecológicas y evolutivas que les ha permitido su integración exitosa.

### ABSTRACT

The search, analysis and knowledge of the biological peculiarities of organisms is a basic necessity to understand their relationships with relatives and with the environment around them. Fish develop particular organs that allow them to produce different signals that enable them to communicate, promote association, resource search, alarm or escape from predators. In neotropical fish species this type of communication is varied, and in this work we present three of them being very important in a dark world of rivers with murky waters. Sound, chemistry and electrical communication are discussed using examples of common fish living in these environments. The different ecological and evolutionary hypotheses that have allowed them to successfully integrate are reviewed.

**Palabras clave:** peces neotropicales, comunicación sónica, comunicación química, comunicación eléctrica.

**Keywords:** neotropical fish, sonic communication, chemical communication, electrical communication.

### 1. Introducción

El hombre desde su origen ha utilizado la naturaleza y sus productos o servicios, como un recurso para su subsistencia. Los seres humanos dedicados a la ciencia han demostrado su curiosidad por entender cómo se moldean la naturaleza y sus componentes, y cómo trabajan o se relacionan entre sí. Es posible que inicialmente, o incluso hoy día, nuestro interés sea utilitario. Sin embargo, en los últimos cientos de años ha habido una preocupación por una mejor gestión de los recursos (mayor y mejor uso) y por lo tanto, se ha determinado que algunas condiciones para su protección, conservación o uso sostenible deben establecerse, para una población que está aumentando continuamente y responde a más necesidades.

Como hombres de ciencias naturales dedicados a la ecología, tenemos la curiosidad constante de tratar de

identificar y entender cada uno de los ecosistemas que conforman lo que comúnmente se llama medio natural o silvestre. Primero, cada uno de sus componentes (diversidad) y segundo el papel que cada especie tiene en la comunidad que habita. Nos preguntamos ¿Cómo viven? ¿Qué recursos utilizan y cómo se comportan? ¿Qué los amenaza? ¿Cómo se comunican? entre muchas otras preguntas. Imaginen que nos enfrentamos a un “rompecabezas” muy complicado con cientos de piezas de diferente forma y con diferentes colores. Nuestro trabajo es buscar permanentemente donde cada pieza puede ser colocada en relación con las demás (por forma y color), por lo que haciendo eso, podemos tener sus posiciones exactas y reconstruir el marco o el mundo natural frente a nosotros.

Uno de esos aspectos es entender la comunicación y su significado. Esto es lo que nos motiva a estar entre colegas bien calificados de diferentes áreas del conocimiento para

1. Individuo de Número (Sillón III). Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales

2. College of the Environment Wesleyan University

discutir aquellas acciones que han permitido en la evolución establecer métodos complicados de comunicación o “lenguaje” y convencernos de que en el mundo natural hay organismos, más allá de nosotros, que también actúan para conocerse, transmitir información, formar grupos relacionados (comunidades), generar mecanismos de “alerta” y muchas otras funciones que necesitan para el establecimiento de un cierto tipo de relación, además con la posibilidad de que esta comunicación también interfiera con nuestras vidas.

Hemos tenido interés en la vida acuática y sus componentes, particularmente en la biología de los peces. Entre los aspectos indicados tenemos que preguntarnos y comprender ciertas características que estos grupos de organismos poseen, y haciendo esto responder ¿Qué les permiten integrarse con el ambiente y establecer relaciones con sus semejantes? Aún más complicado, en un medio como el fondo de los ríos y lagos donde hay oscuridad completa. No tenemos el espacio para entrar en detalle en cómo se ha logrado esto, pero en nuestros ríos estas comunidades de peces han logrado utilizar al menos tres mecanismos de comunicación para saber: ¿Dónde están (relación con el medio)? ¿Dónde está el alimento? ¿Dónde están mis seres relacionados o mi pareja? ¿Dónde están mis enemigos? entre otras cosas.

Los tres mecanismos que discutimos en este ensayo son:

- La comunicación a través del sonido que es igual o análoga al sonido de otros vertebrados y a la voz de los seres humanos;
- La comunicación a través del sabor mediante el ensayo o prueba química permanente de sustancias disueltas en el medio natural; y
- La comunicación eléctrica por medio de la producción y recepción de ondas eléctricas.

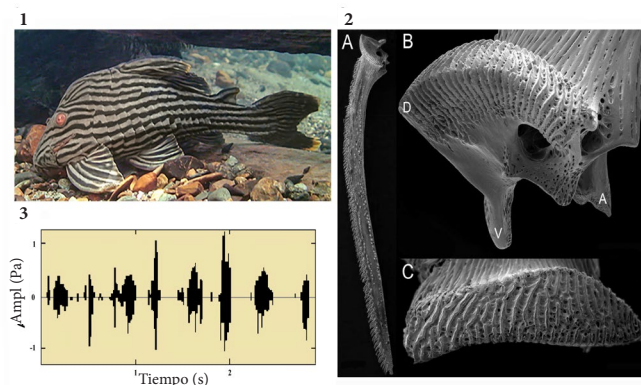
## 2. Comunicación sónica

El sonido es una parte integral tanto del medio terrestre como del medio acuático. Sin embargo, la diferencia de densidad en estos medios a través de los cuales viaja el sonido, afecta a su propagación. El sonido viaja más eficazmente en medios líquidos que en medios gaseosos [1]. En el agua, el sonido puede viajar hasta cinco veces más rápido de lo que lo haría en el aire, por lo que podríamos decir que es importante, y posiblemente más eficiente en un mundo acuático. Pero también, miles de diferentes sonidos de organismos vivos y de naturaleza física se producen en el mundo acuático a partir del efecto de corrientes, olas, vientos, entre otros. Por lo tanto, el uso potencial de sonidos específicos y la capacidad de discriminarlos, es efectivamente importante para la integración de los organismos a su medio natural [2].

Los peces, al igual que muchos otros grupos de animales, producen sonidos por una variedad de razones, incluyendo la orientación espacial [3], contextos de comportamiento como situaciones de socorro [4], interacciones agónicas, cortejo o para mantener la cohesión del grupo [5,6]. Representantes de varias docenas de familias de peces óseos de agua dulce poseen órganos generadores de sonido capaces de “vocalizar” señales acústicas [7, 8, 9].

En nuestros ríos y lagos los bagres son uno de los grupos más diversos en las aguas dulces. Sus hábitats son heterogéneos, pero en su mayoría asociados a ambientes oscuros, como raíces o escombros de árboles sumergidos, o tienen un comportamiento nocturno. Varias especies, producen sonidos en varios contextos de comportamiento; Parmentier *et al.*, [10] mencionan que los representantes de 18 de las 22 familias de bagres “sónicos” producen sonidos de estridulación como comportamiento agonista. Se denomina estridulación a la acción de producir sonido mediante la fricción de ciertas partes del cuerpo [11].

Numerosas especies emiten sonidos cuando son capturadas, empujadas o sujetas a mano fuera del agua [5, 11]. Además, los representantes de varias familias vocalizan tanto, durante el cortejo, como en los comportamientos agonísticos (para las revisiones, véase Amorim [7] y Ladich y Myrberg [6]). Sin embargo, el significado biológico de estos sonidos sigue sin estar claro. Las funciones potenciales podrían ser repeler a los depredadores, alertándoles de las espinas que podrían conducir a lesiones importantes, atraer a más depredadores con el fin de distraer al primer depredador de la presa (hipótesis de la atracción de depredadores), o para advertir a sus parientes o conspecíficos de un ataque [2, 5, 12, 13].



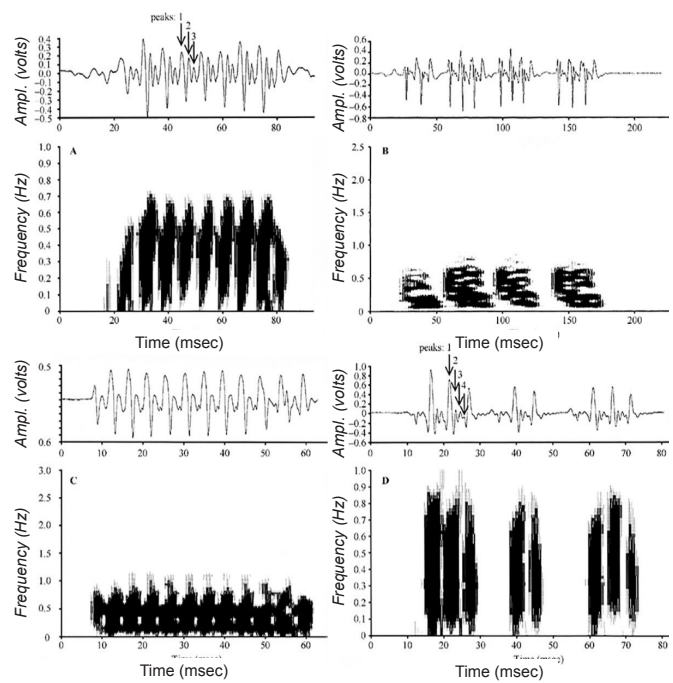
**Figura 1.** *Panaque nigrolineatus*. (Loricariidae); 2. Escaneo de micrografías electrónicas de la cintura pectoral izquierda de *Pterigoplichthys gibbiceps* (LT: 11,9 cm; peso: 12,5 g). A) Vista dorsal una espina completa. B) Base de la espina pectoral y sus procesos: ventral (V), anterior (A), y el proceso dorsal (D), mostrando crestas. C) Superficie dorsolateral del proceso dorsal de *Macrotocinclus affinis* (LT: 4,1 cm; peso: 0,68 g). 3. Oscilograma de sonidos estridulatorios en *P. gibbiceps*. Foto por Ivan Mikolji. Estructuras óseas y oscilograma tomadas de [15, 16].

Las estructuras implicadas en la producción de sonido son variables. La estridulación se produce raspando las espinas de las aletas contra el cuerpo como en los bagres “plecos” o “corronchos” de la familia Loricariidae [14, 15, 16] (Figura 1). Estos sonidos se pueden producir cuando la aleta se mueve hacia el cuerpo (aducción) y se aleja del cuerpo (abducción). Las vibraciones producidas por las estructuras descritas anteriormente se transforman en sonido. En todos los casos estos sonidos se han descrito utilizando numerosos términos, incluyendo “clicks”, “chillidos”, “piar”, “croar” y “gruñir”.

Por otro lado, los bagres espinosos o “sierras” de la familia Doradidae, producen sonidos de estridulación (SR) utilizando sus aletas pectorales, y sonidos de “tambor” (DR) a través de un mecanismo donde participa la vejiga de gas o vejiga “natoria” en situaciones de socorro cuando se mantiene el pez fuera del agua. Se ha argumentado que los SR y DR están dirigidos a diferentes animales receptores o depredadores en diferentes medios [17] (Figuras 2 y 3).

Los análisis indican que los sonidos de alteración continua de la vejiga natatoria en los dorádidos son similares a los sonidos agonísticos, mientras que los sonidos pulsados son similares a los sonidos de cortejo de los machos; ambos tipos muestreados desde contextos sociales no perturbados para los mismos individuos que habían sido grabados en el campo. Por otro lado, Ladich [12] hipotetiza que dos tipos diferentes de señales acústicas en algunos dorádidos están dirigidos a diferentes receptores; los sonidos de baja frecuencia (sonidos de “tambor”) destinados a depredadores en el medio acuático, como otros peces y babas o caimanes, contrario a los sonidos de estridulación y de alta frecuencia que van dirigidos contra los depredadores aéreos, como las aves.

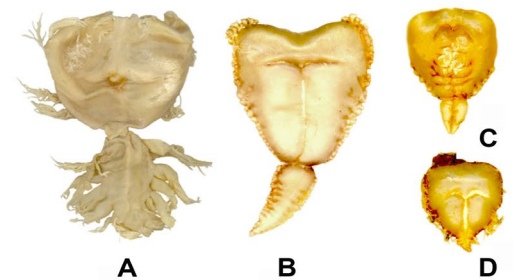
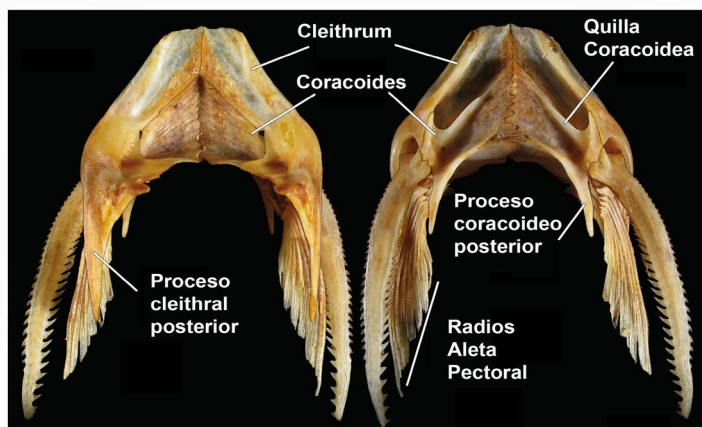
Se ha demostrado que algunas especies de peces se reconocen por sonidos pulsátiles [18]. Es probable que un examen de las especies del grupo doradoides en condiciones



**Figura 3.** Oscilograma (imagen superior) y espectrogramas (imagen inferior) de sonidos de alteración de la vejiga de gas en bagres de la familia Doradidae: A. Dorádido, *Nemadoras leporhinus* con sonido continuo tipo “gruñido”. B. Dorádido *Megalodoras uranoscopus* con grupos de pulsos de intervalo fijo; C. Aucheniptérico *Trachelyichthys exilis* con sonido continuo tipo “gruñido”; y D. Aucheniptérico *Tatia aulopygia* con grupos de pulsos de intervalo fijo. Tomado de Kaatz y Stewart [21].

de campo podría revelar repertorio más ricos, con más tipos de llamadas o llamadas de mayor amplitud. Seguramente, tanto las estructuras involucradas (cámaras, musculatura y divertículos en la vejiga), como la condición fisiológica, pueden alterar los mecanismos “vocales” de estos peces, y así modificar su capacidad y tipo de comunicación acústica [19, 20, 21].

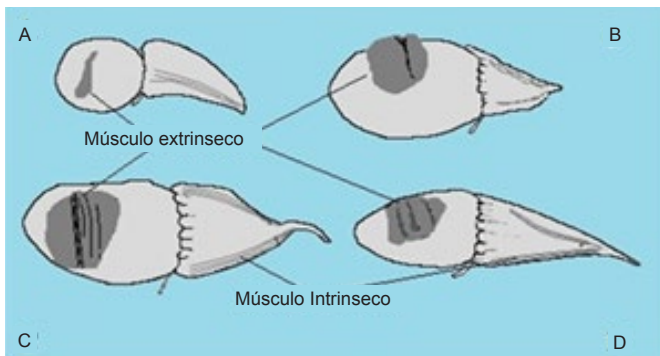
Muchos dorádidos y loricáridos también producen sonidos a través de la compresión de la vejiga de gas. Tienen músculos especiales (músculos sónicos) vinculados a la vejiga de gas



**Figura 2.** 1. Vistas dorsal y ventral de la cintura escapular de *Hassar orestis* (Doradidae). Tomadas de Birindelli *et al.*, 2011; 2. Vejigas de gas disectadas en algunos bagres de la familia Doradidae, mostrando cámaras y divertículos: A. *Megalodoras*; B. *Oxydoras*; C. *Pterodoras*; D. *Hassar*. Tomado de Kaatz y Stewart [21].

y soplan aire a través del intestino o esófago. Además, varias especies expulsan gas mediante la compresión del estómago e intestinos. En estos “sonidos” la abertura de la boca, la faringe y las branquias pueden actuar para cambiar las frecuencias y los tonos dependiendo del factor biológico o ambiental.

Los “caribes” o pirañas, “morocotos” y “cachamas” (Familia Serrasalmidae) son conocidos por ser animales productores de sonido. Sin embargo, el significado biológico de las llamadas de estos peces sigue sin estar claro porque los sonidos se han grabado sólo cuando los ejemplares fueron sostenidos a mano o atrapados en una red de enmalle. Estos sonidos son generados por contracciones rápidas de los músculos sónicos que se insertan en un tendón ancho que rodea ventralmente el saco craneal de la vejiga de gas. Se cree que la vejiga de los “caribes” o pirañas juega un papel importante en la producción de sonido como un dispositivo de coincidencia de impedancia y como resonador (**Figura 4**). Sin embargo, las capacidades vibratorias de los sacos craneales y caudales, y el papel exacto de ambos sacos en la producción sonora, siguen siendo poco comprendidas en estas especies depredadoras que atacan formando densos cardúmenes.



**Figura 4.** La vejiga de gas en peces de la familia Serrasalmidae mostrando los músculos sónicos: músculos extrínsecos sobre la cámara craneal o anterior, y los músculos intrínsecos en la cámara caudal o posterior. El conducto neumático comunica las cámaras con el esófago. A. *Pygopristis denticulatus*; B. *Pygocentrus cariba*. C. *Serrasalmus rhombeus*; D. *Pristobrycon striolatus*. Modificado de Machado-Allison, [22].

Una condición poco estudiada en las familias de bagres u otros grupos migratorios de agua dulce, como los proquilodóntidos y carácidos es el sonido producido a través de la compresión de gases por los órganos internos (vejiga de gas, estómago o intestinos). Se desconoce el porqué algunas especies emiten “llamadas” durante los viajes largos en el río o ribazones. Posiblemente, en estas especies existe el propósito de ir agrupando ejemplares en estos viajes masivos y mixtos hacia las aguas superiores como una analogía a las llamadas de las bandadas de Psitácidos o loros o de otras aves durante sus vuelos migratorios.

Tres tipos de sonidos fueron grabados en caribes en el laboratorio; la primera llamada fue un sonido armónico (tipo 1), que duró aproximadamente 140 ms, y las energías principales se encontraron en la frecuencia fundamental de aproximadamente 120 Hz. Este sonido fue producido en el 80 % de los casos durante la visualización frontal entre dos peces (reconocimiento). La segunda llamada fue un sonido (tipo 2) que duró  $36 \pm 8$  ms y tuvo una frecuencia fundamental de aproximadamente 40 Hz. Este sonido fue producido en el 70 % de los casos durante el comportamiento natatorio en círculos y luchas, principalmente asociado con la competencia alimentaria. Los peces productores de este sonido suelen estar entre los más grandes del grupo. La tercera llamada fue un sonido (tipo 3) que se caracterizó por un solo pulso que duró 3 ms, con una frecuencia fundamental de aproximadamente 1740 Hz; este sonido se asoció en el 90 % de los casos con un comportamiento de persecución hacia un conspecífico [23].

La diversidad de señales sónicas de los peces abarca diferencias en las propiedades bioacústicas, que incluyen amplitud, frecuencia, características temporales y envolvente de la forma de onda [7]. El papel de la variación de llamadas en la especiación está respaldado por evidencias como la variación geográfica de las llamadas y la elección de la hembra, con base a pruebas de preferencia, como por ejemplo, en los cíclidos [18, 24]. Diferentes factores que pueden influir en las propiedades bioacústicas de los sonidos de los peces incluyen a circuitos de neuronas motoras de marcapasos, tasa de disparo muscular, fisiología muscular subcelular, temperatura, condición hormonal del señalizador y variación estacional en la condición de los músculos vocales [25, 26].

Los bagres (Orden Siluriformes), así como varias familias del orden Characiformes, entre ellos los “caribes”, “cachamas”, “palometas”, “morocotos” y representantes de las familia Characidae, como “tetras” y “neones”, y de la familia Bryconidae como las “palabras”, son un grupo de peces muy diverso, pero monofiléticos (evolución de línea única), que ofrecen una excelente oportunidad para probar hipótesis de diversidad y correlaciones morfológicas del diseño de las señales sonoras [27]. Los bagres, como los doradoideos neotropicales, que agrupan a las familias Doradidae y Auchenipteridae, así como, los “caribes y palometas” (Serrasalmidae) en particular, exhiben morfologías muy diversas y complejas de la vejiga de gas, músculos sónicos y tendones (**Figuras 2 y 4**) asociados con las estructuras óseas que forman el Aparato de Weber, la cintura escapular y el oído interno; es así que la vejiga de gas actúa no sólo un resonador para el sonido emisor, sino también para recibir y discriminar las vibraciones que proceden del medio acuático.

### 3. Comunicación química

La comunicación química es bien conocida entre los invertebrados y los vertebrados terrestres, donde las interacciones evidentes no sólo están influenciadas por las señales visuales, sino también a través de los sentidos olfativos. Como ejemplo tenemos las interacciones entre depredadores y presas, el hallazgo de alimentos y de parejas, el marcado de territorios, entre otros. Karlson y Lüscher [28] propusieron el término feromonas para estos agentes de comunicación química. El nombre se deriva del griego *pherein*, para transferir y *hormiön*, para excitar, definiéndolas como:

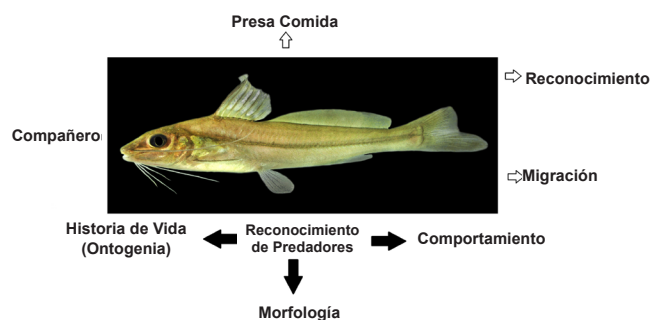
*“sustancias que son secretadas al exterior por un individuo y recibidas por un segundo individuo de la misma especie, en las que liberan una reacción específica, por ejemplo, un comportamiento definido o un proceso de desarrollo”* [28].

La mayoría de los sistemas de feromonas estudiados han sido en los insectos, pero en los sistemas acuáticos, las interacciones basadas en comunicaciones auditivas y olfativas son menos obvias. Las feromonas están relacionadas en diversos aspectos del comportamiento de los peces, incluyendo la alimentación, la formación de cardúmenes, la identificación y estructuración del territorio, y la búsqueda de pareja [29].

La mayoría de las feromonas investigadas actúan como “liberadores” y se han observado algunos efectos de “cebad”. Sin embargo, en la mayoría de las interacciones mediadas químicamente aceptadas, no está claro que la comunicación en un sentido generalmente admitido, esté involucrada, o si los peces simplemente están respondiendo de manera adaptativa a aquellos productos metabólicos que inevitablemente “se filtran” en el medio natural y sólo proporcionan fortuitamente “información” a los conspecíficos [30]. A pesar de esto, se ha sugerido que una combinación de factores, tales como la disponibilidad de una amplia gama de productos bioquímicos solubles, la naturaleza difusa de los sitios desde los que se podrían liberar dichos productos y la falta de una fuerte selección de mensajes químicos complejos, haya dado lugar a los sistemas relativamente simples “no ritualizados” de comunicación química que parecen ser característicos de los peces [30, 31].

Por ejemplo, la teoría general de la cadena alimentaria sólo considera los vínculos de alimentación directa entre el depredador y la presa, y descuida la posibilidad de que algunas presas puedan detectar y responder de forma conductual o morfológica a la presencia de un depredador. En los últimos años, sin embargo, existe un interés creciente en entender la importancia de las señales no visuales para la comunicación en los sistemas acuáticos. La mala transmisión de la luz en el agua, especialmente en aguas turbias o ríos profundos, y la

alta complejidad del hábitat, reducen el uso de la visión en los organismos acuáticos. Varios estudios han demostrado que los organismos acuáticos de muchos taxa diferentes responden a concentraciones pequeñas de sustancias químicas liberadas por otros organismos. Una de las respuestas mejor estudiadas en estas sustancias químicas es cuando un organismo-presa responde a sustancias químicas liberadas por un depredador [32] (**Figura 5**). Además, para evitar la depredación, las “sustancias de alarma” liberadas por la piel dañada promueven un comportamiento de “escape” y evitan el contacto con el depredador [33].



**Figura 5.** Actividades en las que los organismos acuáticos, por ejemplo, los bagres, pueden responder a la información contenida en sustancias químicas transmitidas por el agua.

Con respecto a los hallazgos alimentarios, se ha demostrado que varios organismos acuáticos, incluidos los peces, “saborean” el agua, para detectar metabolitos de bajo peso molecular, incluidos, por ejemplo, los aminoácidos, nucleótidos y ácidos orgánicos procedentes de presas heridas o muertas, y/o en descomposición.

En todas las relaciones de especies depredadoras y presas, existen procesos coevolutivos que requieren inversiones energéticas costosas, tales como historia de la vida o procesos ontogenéticos, estructuras morfológicas especiales o cambio de hábitat o de comportamiento para evitar sus encuentros de defensa si los hubiere. Por lo tanto, para minimizar los costos de las presas, es necesario un mecanismo para evaluar el riesgo de depredación. En muchos organismos presas en sistemas acuáticos, las señales químicas emitidas por un depredador pueden proporcionar un medio tan preciso para estimar el riesgo de depredación (véase la revisión de Kats y Dill, [34]). Sin embargo, en muchas especies de bagres, como los miembros de la familia Pimelodidae, las sustancias químicas tóxicas se combinan con estructuras complejas, como las aletas dorsal y pectorales, extremadamente afiladas o puntiagudas y lateralmente aserradas.

Los bagres en general, son especies asociadas al fondo (oscuro) en aguas tropicales claras o fangosas. Además, las

especies son habitualmente de actividad nocturna, con ojos reducidos o minúsculos. Así que, para integrarse al medio natural (viajar, comunicación, encontrar alimento, evitar la depredación) dependen casi completamente de otros sentidos diferentes a la visión. Anteriormente discutimos la producción y recepción de “sonido” como uno de esos sentidos. Acá discutiremos la capacidad de liberar y detectar sustancias químicas. Como ejemplo, tenemos que los miembros de las familias Auchenipteridae, Heptapteridae y Pimelodidae, presentan los paladares completamente tapizados por papilas gustativas (**Figura 6**). El cuerpo de la cabeza a la cola y las barbillas o “bigotes”, también están literalmente cubiertos con papilas gustativas. Estas les sirven para “saborear” el medio natural y de esta manera poder reconocer presas potenciales, como los peces eléctricos, que comparten los ambientes de fondo oscuro de nuestros ríos, y por otro lado establecer otro tipo de comunicaciones que les sirven para el reconocimiento, el apareamiento y la migración.

Por otro lado, se ha demostrado que las señales químicas están implicadas en la formación de cardúmenes, el marcado territorial, el reconocimiento de las especies, el sexo y el reconocimiento individual, el cortejo, la inducción de la preparación fisiológica para el apareamiento y en las interacciones entre padres y juveniles. Solomon [29] realizó observaciones sobre tales mecanismos en el comportamiento de los cardúmenes y el acondicionamiento beneficioso del agua, la búsqueda de peces migratorios, la comunicación de alarma, el “factor de hacinamiento”, que afecta negativamente al crecimiento, la supervivencia y la fecundidad en las poblaciones, la formación de parejas y el desove, y una serie de otras interacciones sociales. También, las feromonas pueden estar involucradas en el reconocimiento de los ríos “caseros” o “natales” en algunas especies anádromas y/o en

especies migratorias como los “salmones” y las “truchas” [29], las “anguilas” [35] y en los géneros de bagres gigantes neotropicales *Brachyplatystoma* y *Pseudoplatystoma* en las cuencas del Amazonas y el Orinoco [36,37].

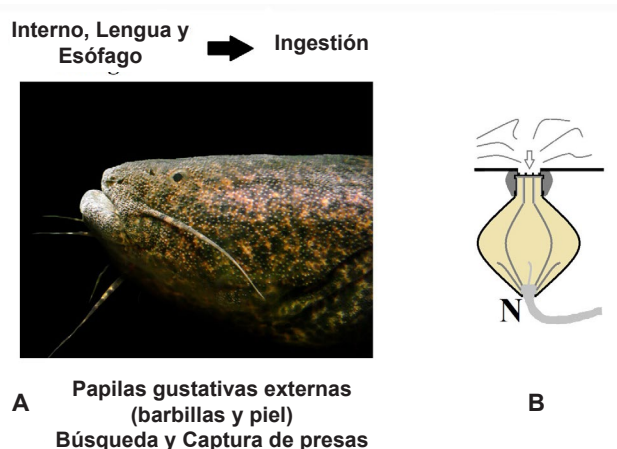
Pasemos a discutir algunas propiedades particulares aplicadas a estas sustancias y el papel en la integración de los peces con el ambiente.

### 3.1 La sustancia de alarma o “Schreckstoff”

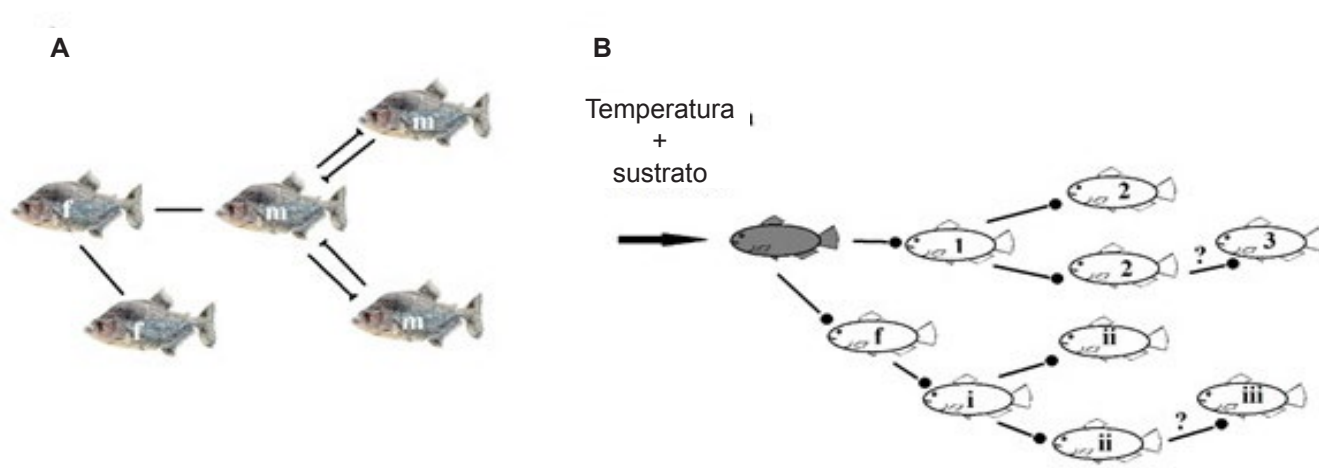
Todos los peces ostariofisinos, como tetras, bagres, peces eléctricos, caribes, entre otros, poseen una sustancia de alarma o “schreckstoff” [38], que se filtra al medio natural cuando la piel se rompe, alertando de la presencia de depredadores [39]. Esta sustancia es probablemente una de las señales de alarma química mejor estudiadas. Alrededor del 64 % de todas las especies de peces de agua dulce y el 27 % de todas las especies de peces en todo el mundo se encuentran en el superorden Ostariophysii, lo que destaca el uso generalizado y la importancia de este sistema de alarma química en los peces [40]. Varias hipótesis surgen sobre la evolución de esta sustancia entre todos los peces ostariofisinos. Entre estas se encuentran:

- a. **Hipótesis de selección parental o de relación** [41], que afirma que el remitente (productor) de la alarma química estaría dispuesto a incurrir en el costo de enviar esta señal, si los beneficios para individuos relacionados fueran lo suficientemente altos. En el marco de la selección de parientes, se seleccionan comportamientos que aparentemente son perjudiciales para el remitente porque beneficiarían a individuos que compartan su carga genética por tener éstos una relación filogenética cercana. De esta manera, la frecuencia de los alelos del remitente en la próxima generación se incrementaría por su presencia en parientes exitosos.
- b. **Hipótesis del atrayente de depredadores** [42] propone que el propósito principal del “schreckstoff” es atraer depredadores adicionales a la zona. Según esta hipótesis, los depredadores adicionales interactuarán con el depredador inicial, y estas interacciones proporcionarán al remitente una oportunidad de escapar.

No tenemos espacio en este ensayo para discutir profundamente ambas hipótesis. Pero tenemos que señalar que hay varias condiciones que deben cumplirse. En la primera hipótesis, para la liberación del “schreckstoff” por el remitente debe existir evidencia que les confiere a los receptores un beneficio. Además, hay que demostrar que los individuos en este orden Ostariophysii, se asocian principalmente con



**Figura 6.** A. Algunas muestras de estructuras y órganos involucrados en la “comunicación química” o de “sabor” en bagres. Cabeza y barbillas cubiertas por papilas gustativas en el “toruno” (*Cephalosilurus apurensis*); y B. esquema de papila gustativa.



**Figura 7.** Modelo esquemático de la red feromonal (comunicación) sincronizando la preparación para el desove en los peces. (A) En presencia de hembras no ovulatorias (f), los machos maduros permanecen en estado endocrino basal (m) y liberan señales desconocidas que suprimen el almacenamiento de espermatozoides. (B) Si los estímulos exógenos inducen una oleada de LH ovulatoria en una hembra (sombreada), la liberación de feromonas preovulatorias puede aumentar los espermatozoides liberables tanto directamente (macho 1), aumentando la LH del macho, e indirectamente (macho 2), a través de señales desconocidas liberadas por los machos con aumento de LH. La feromona preovulatoria también puede inducir la ovulación en hembras adicionales (F), cuya liberación de feromona preovulatoria activará redes adicionales de machos directamente (i) e indirectamente (ii). Se desconoce si los machos (2 ii) que reciben información indirecta de que la ovulación es inminente, a su vez influyen en machos adicionales (3 y iii). Tomado de Stacey [46].

los miembros de su grupo solamente. Si se viola cualquiera de estas dos suposiciones, entonces la hipótesis de selección parental no sería compatible. Para la segunda hipótesis, el “*schreckstoff*” debe atraer depredadores. Los depredadores subsiguientes deben interrumpir el evento de depredación, aumentando así la probabilidad de que la presa escape; y, por último, el remitente debe ser capaz de recuperarse de los daños mecánicos incurridos durante el evento de depredación.

### 3.2. Feromonas sexuales, señales y reproducción

El modo ancestral de reproducción de los vertebrados, la fertilización externa, ha dado lugar a la fertilización interna en varias órdenes de peces óseos, como Characiformes, Siluriformes, Ophidiiformes, Beloniformes, Cyprinodontiformes, Scorpaeniformes y Perciformes [43]. A pesar del gran interés en las consecuencias de la historia de la vida [44] y las especializaciones fisiológicas asociadas con la viviparidad [43], la pregunta importante es ¿Cómo el cambio a la fertilización interna podría alterar la regulación hormonal y de producción de feromonas durante el comportamiento sexual? Esto aún carece de estudios. Sin embargo, se sabe que los peces comúnmente utilizan hormonas reproductivas (esteroides y prostaglandinas), tanto como señales endógenas entre el aparato reproductivo y el cerebro, y como señales exógenas (feromonas hormonales) que sincronizan la maduración del gameto y/o interacciones de desove dentro y entre conspecíficos. Esta doble función para los productos hormonales no sólo extiende los conceptos tradicionales de que las acciones de la hormona sexual y limitan a la sincronía reproductiva dentro del individuo, sino que también implica, que es poco probable que logremos una comprensión integral

de la función reproductiva en cualquier pez, sin el conocimiento de las acciones relacionadas (endógenas y exógenas) de sus hormonas y compuestos liberados [45, 46]. La Figura 7, muestra esquemáticamente el proceso de comunicación química a través de feromonas y las diferentes respuestas.

Aunque varios autores citados anteriormente indican diferentes tipos de interacción evolutiva entre los productores y receptores de feromonas, también plantean interrogantes importantes sobre cómo los sistemas feromonales-hormonales podrían coevolucionar con los sistemas endocrinos a partir de los cuales se derivan [39, 46].

Estas situaciones se refieren únicamente a las feromonas involucradas en la comunicación, donde la selección por parte de los receptores para modificar la función de las feromonas, tiene el potencial de afectar la función endocrina de los productores de feromonas. Temáticas como:

- evolución de la feromona hormonal: restricciones y consecuencias endocrinas;*
- feromonas hormonales y modos reproductivos;*
- hormonas, feromonas y la evolución de la fertilización interna;*
- feromonas hormonales y hermafroditismo; y*
- feromonas hormonales y las estrategias masculinas alternativas,*

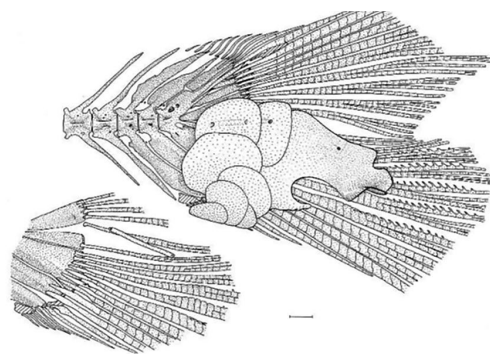
necesitan respuestas rigurosas y científicas para apoyar las hipótesis sobre el mantenimiento de la función endocrina preexistente, los donantes de feromonas hormonales que

responden a la selección, modificación de las liberaciones, cambios en los metabolitos hormonales, las regulaciones de cambios sexuales y el control hormonal, las tácticas reproductivas masculinas y las estrategias de fertilización externa o interna. Sin embargo, aunque el descubrimiento de feromonas hormonales en peces [47] evidentemente fue el logro de un enfoque hipotético-deductivo, mucho trabajo posterior ha sido el resultado del fenómeno de encontrar cosas valiosas no buscadas para su explicación (serendipidad), caso de los peces dorados, o por la búsqueda de feromonas en especies ya estudiadas por otras razones, como en el caso de bagres africanos y suramericanos migratorios, y salmón del Atlántico [46].

### 3.3 Especializaciones morfológicas

En varios casos, las especializaciones en las secreciones químicas o estructuras secretoras indican que han evolucionado para la comunicación, en grupos neotropicales de peces, como en las subfamilias Stevardininae y Glandulocaudinae dentro de los carácidos, y algunas familias de bagres de las familias Auchenipteridae y Pimelodidae con glándulas especiales que producen estas sustancias para el apareamiento y el gregarismo [29]. Estas glándulas se encuentran principalmente en la aleta caudal de los machos de los carácidos (Figura 8) [48], o cerca de las aletas pectorales y anales en los bagres [49,50 y observación personal].

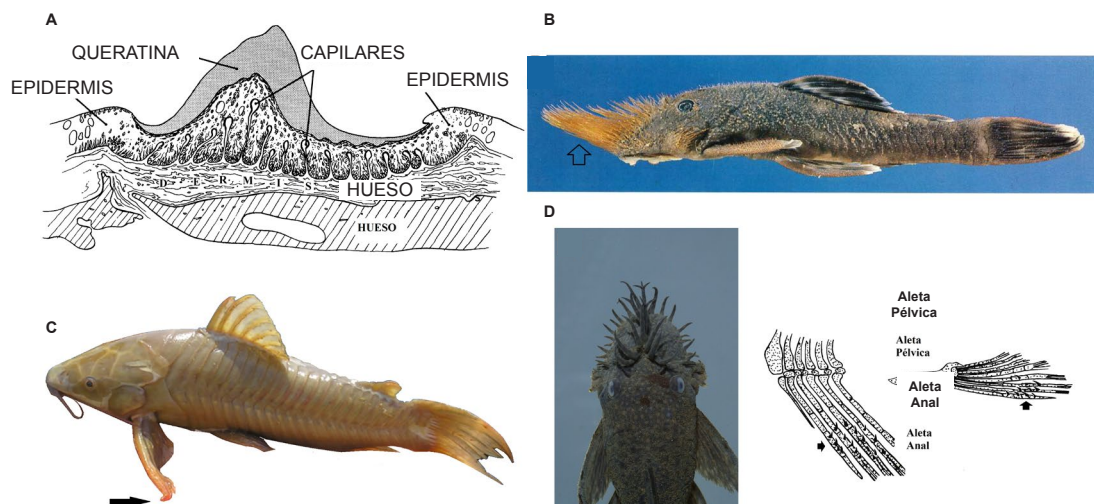
Las glándulas especiales en las aletas, la piel y las secreciones de los testículos pueden actuar como estímulo o señales para propósitos particulares. La secreción encontrada en algunos auqueniptéridos puede tener funciones similares a las que presentan las sustancias producidas en las vesículas seminales



**Figura 8.** Estructura caudal y modificación de escamas para albergar la glándula productora de feromonas en machos de *Ptychocharax rhyacophila* (Glandulocaudinae). Tomado de Weitzman *et al.* [51].

de otros peces óseos, que contienen glicoproteínas, hormonas esteroideas y feromonas que pueden aumentar el volumen del fluido seminal y pueden participar en la atracción de la hembra y en el proceso de fertilización [50, 52, 53].

En algunas especies de bagres (*Acanthicus*, *Ageneiosus*, *Auchenipterichthys*, *Hoplosternum*, *Hypostomus* y *Trachelyopterus*) y en los carácidos en los ríos suramericanos, las secreciones de feromonas podrían combinarse con el desarrollo de estímulos táctiles a través de modificaciones en la piel o en las aletas de los machos [54, 55, 56, 57]. Los tubérculos nupciales pueden agruparse en tres categorías generales sobre la base de su estructura: (1) Los tubérculos que consisten en agregaciones de células epidérmicas no queratinizadas; en caso de queratinización, se limita a las capas más superficiales de las células y puede formar una cutícula ligera. (2) Los tubos que contienen un número sustancial de células totalmente queratinizadas que están organizadas para formar una capa



**Figure 9.** Tubérculos reproductivos. A. Dibujo diagramático de una sección de un tubérculo queratinizado en la piel; B-E. Estructuras reproductiva dérmicas (blandas o óseas) (odontodes hipertrofiados, tentáculos, ganchos y espinas) en Siluriformes y peces Characiformes neotropicales. Modificado de Wiley y Collette [58], Machado-Allison y Zaret [60], Chernoff *et al.* [61], Rodríguez *et al.* [62], Román-Valencia *et al.* [63] y Chamon [64] (2016).

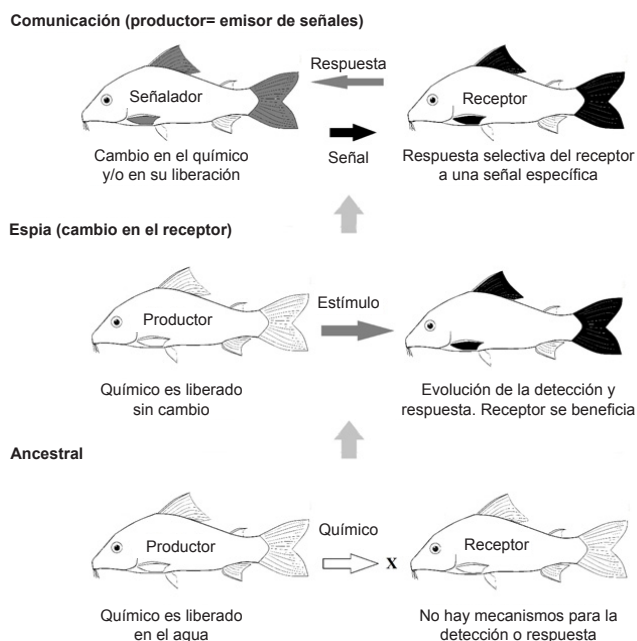


discreta, generalmente cónica, un componente importante del tubérculo. 3) Los órganos de contacto compuestos de crecimientos dérmicos u óseos blandos, como los odontodes hipertrofiados, o las espículas que se proyectan desde el margen de radio de aleta o escama, y están rodeados por la epidermis, a través de la cual pueden sobresalir los brotes óseos [58] (**Figura 9**). Muchos de ellos desaparecen después de la temporada de cría [59].

### 3.4 ¿Cómo podría evolucionar la especificidad en las especies? Una discusión necesaria

La especificidad en las especies probablemente surge a través de dos escenarios diferentes. En primer lugar, la especificidad es pasiva, ya sea a través de la divergencia de especies hermanas alopatricas o por feromonas hormonales distintas independientes. Por ejemplo, en algunos estudios en especies simpátricas del lago Victoria: a) en el caso de bagre de la familia Mochokidae, Narayanan y Stacey, [65] determinaron que había evidencia para detectar sólo esteroides no conjugados, mientras que b), en el estudio de un ciclido [66], demostraron que sólo detectan esteroides conjugados, por lo que las respuestas olfativas específicas de la especie a los esteroides podrían considerarse pasivas porque sin duda, surgieron de forma independiente. En segundo y más interesante, la especificidad podría surgir a través de procesos activos que se producen en especies simpátricas utilizando los mismos olores o similares, experimentando respuestas equivocadas que crean presión de selección para una mayor discriminación conspecífica.

Por otro lado, Stacey [67] indica que la mayoría de las feromonas hormonales no se ajustan al concepto tradicional de que las feromonas son señales químicas especializadas, porque su síntesis y liberación parecen ser simplemente consecuencia inevitable de la reproducción, actividad endocrina, en lugar de una actividad especializada para mejorar la comunicación con los conspecíficos. Tal uso de feromonas no especializadas, que ha sido llamado “espionaje químico” para distinguirlo de la “comunicación química”, se ha propuesto que sea una condición primitiva en la evolución de la feromona hormonal, la cual se originó cuando los receptores evolucionaron hacia la capacidad de detectar y responder de manera adaptativa para beneficiarse de hormonas conspecíficas y metabolitos hormonales que en esta etapa evolutiva se denominarían excitantes feromonales (**Figura 10**) [68, 69, 70]. La etapa primitiva de espionaje podría progresar hacia la comunicación química, si la respuesta de los receptores puede ejercer una presión selectiva para la especialización en la producción y/o liberación del olor hormonal, que ahora sería llamada señal feromónica, liberada por un individuo señalizador. Sin embargo, si bien esta definición de feromona es coherente



**Figura 10.** Etapas propuestas en la evolución de la comunicación feromonal. Modificado de Stacey [67].

con la sugerida por Sorensen [71], pero no es coherente con todas las definiciones. Por lo tanto, la semántica puede ser importante (**Cuadro 1**).

## 4. Comunicación eléctrica

La señal eléctrica o electrocomunicación es un método de comunicación utilizado por diferentes vertebrados, como los peces eléctricos del orden Gymnotiformes. Los peces débilmente eléctricos son un grupo de animales que utilizan un canal de comunicación que no es detectable para la mayoría de los otros animales.

Se identifican dos órganos diferentes en peces (**Cuadro 2**): la **ámpula** (**Figura 11**) y el **tuberoso** (**Figura 12**). El primero se sugiere principalmente para la electrolocalización, y el segundo para la electrocomunicación [72].

**Cuadro 1.** Algunas definiciones y funciones aplicadas a las sustancias químicas liberadas por los organismos. Tomado de Stacey [67].

<i>Excitación</i>	Refiere a cualquier estímulo que suscita una respuesta en el sistema sensorial de un animal.
<i>Señal</i>	Conjunto prescrito de excitaciones cuya identidad química ha sido influenciada por los procesos evolutivos y, por lo tanto, puede considerarse especializada.
<i>Comunicación</i>	Intercambio de información adaptativa (es decir, señales) entre dos individuos de la misma especie.

**Cuadro 2.** Órganos involucrados en la electrorecepción y la electrolocalización en peces. Modificado de Zakon [72].

<i>Ampular</i>	Ampolla abierta lleno de mucosas	<i>Electrolocalización</i> (Navegación y localización de especie)	0,01 $\mu\text{V}/\text{cm}$ en especies marinas, 0,01 $\text{mV}/\text{cm}$ en especies de agua dulce. Sensitivo a campos DC/ bajas frecuencias menores de 50 Hz	Peces cartilagosos (tiburones y rayas); algunos teleósteos (Mormyridos, <i>Notopterus</i> , Gymnotiformes, bagres); Anfibios (excepto los anuros)
<i>Tuberoso</i>	Ampolla cubierta por piel, débilmente empacado con células epiteliales	<i>Electrocomunicación</i>	(0,1 - 10) $\text{mV}/\text{cm}$ Decenas de Hz a más de 1 kHz.	Mormyridos y “peces eléctricos” (Gymnotiformes)

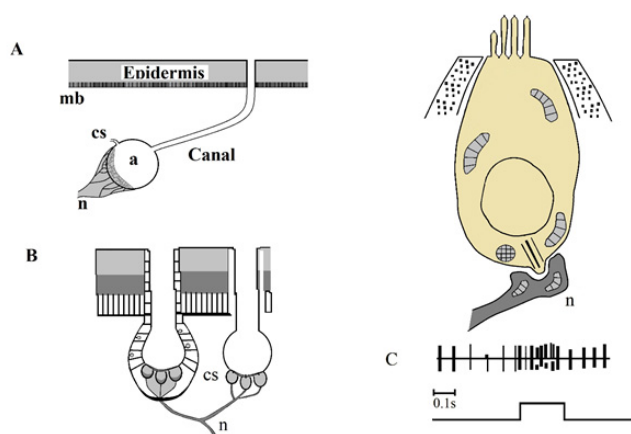
Se sabe que los tejidos especializados para la electrorecepción sólo están presentes en cerca de 5.400 especies de vertebrados (Cuadro 3). Aproximadamente 2/3 de las especies electroreceptivas son “bagres” (orden Siluriformes) y “peces eléctricos” o “cuchillos” (orden Gymnotiformes). Las células sensoriales electroreceptivas son células pilosas en los vertebrados, pero con microvilli en los peces teleósteos formando parte del sistema sensorial lateral. En los peces, esto conforman sistemas sensoriales mecanoreceptores (línea lateral) para la audición, el mantenimiento del equilibrio, la detección de gravedad y rotación, y de las corrientes de agua a lo largo del cuerpo. Las células sensoriales electroreceptivas son similares a las células sensoriales mecano receptoras de los vertebrados [73].

Los animales con **electrorecepción pasiva** orientan y localizan a sus presas mediante la detección de campos eléctricos externos que emanan de fuentes inanimadas o de tejidos vivos, incluidos los animales con o sin órganos electrogénicos especializados. La electrorecepción pasiva difiere de la electrorecepción activa en que un animal no tiene que generar su propio campo eléctrico para detectar estos objetos. El término electrorecepción pasiva se limita a: 1) la detección de señales eléctricas de baja frecuencia, generalmente débiles, que emanan de fuentes inanimadas o de tejidos vivos que utilizan órganos electroreceptores ampulares; y (2) la detección de campos de baja frecuencia que emanan de peces electrogénicos por peces no electrogénicos utilizando electroreceptores ampulares. El Cuadro 3 muestra los grupos de organismos que tienen este tipo de sistema de electrorecepción. Por otro lado, la **electrorecepción activa** es la detección de distorsiones de un campo eléctrico autogenerado en animales electrogénicos (véase la Figura 10) por una serie de órganos eléctricos especializados sensibles a la alta frecuencia y de forma tuberosa. También incluimos dentro de esta definición casos de peces electrogénicos que detectan otros

peces electrogénicos, ya sea de la misma especie (conspecifico) u otras especies, utilizando electroreceptores tuberosos, aunque la detección puede no implicar la distorsión de su propio campo en el sentido clásico de la electrolocalización activa. En Gymnotiformes, la gama de electrolocalizaciones es menor que la diversidad de electrocomunicaciones [73, 74].

#### 4.1 Sistema electrogénico

Las descargas de algunos peces eléctricos son fuertes (10 a 600 voltios, como en el temblador o “anguila eléctrica” *Electrophorus electricus*) y fácilmente detectables por los seres humanos por el tacto. Sin embargo, las descargas de la mayoría de los peces eléctricos son débiles (milivoltios). El grupo más diverso está incluido en el orden Mormyridos con alrededor de 235 especies. Este grupo está distribuido en las aguas



**Figura 11.** El órgano del electroreceptor ampular (a) consiste en una capa de células sensorial (receptoras (cs) que recubren una ampolla que está conectada al exterior por un canal, que es largo en peces marinos (A) y corto en peces de agua dulce (B). El órgano está forrado por la membrana basal (mb); por lo tanto, representa una estructura totalmente epidérmica que se inserta en el corion subyacente. Las células sensoriales son contactadas por un solo tipo de fibra nerviosa aferente (n) tanto en los peces óseos, como en los cartilagosos. C. Detalle de una célula electroreceptora ampular en peces que presentan sólo microvilli. Las fibras aumentan su tasa de disparo cuando reciben un estímulo eléctrico. Modificado de Kramer [73].

**Cuadro 3.** Distribución de vertebrados electroreceptivos. Tomado de Albert y Crampton [74].

Grupo	Nombres comunes	N.º de Especies	Electrorecepción	Órgano electroreceptor
Petromyzontiformes	lampreas	38	pasiva	protuberancia terminal
Elasmobranchii	tiburones y rayas	1.000	pasiva	ampular
Chimaeriformes	quimeras	43	pasiva	ampular
Coelacanthiformes	coelacanto	2	pasiva	ampular
Dipnoi	peces pulmonados	9	pasiva	ampular
Lisamphibia	anfibios	290	pasiva	ampular
Monotremata	monotremas	3	pasiva	glándula mucosa
Polypteriformes	bichires	15	pasiva	ampular
Chondrostea	esturiones	28	pasiva	ampular
Xenomystinae	cuchillos (Afr)	2	pasiva	ampular
Mormyriiformes	mormyridos (Afr)	235	pasiva, activa	ampular + tuberoso
Siluriformes	bagres	3.570	pasiva	ampular
Gymnotiformes	cuchillos (Am)	173	pasiva, activa	ampular + tuberoso

Am: América

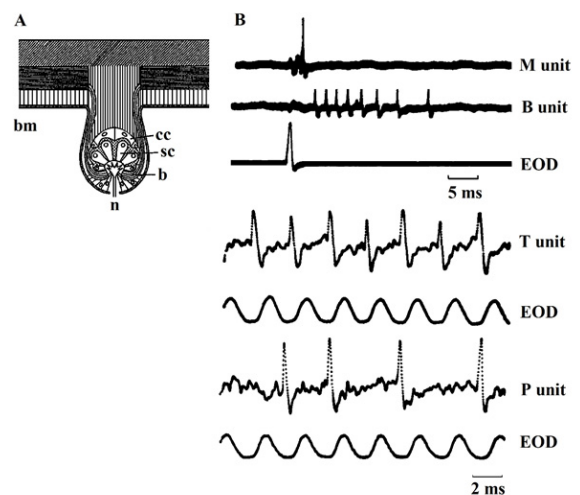
Afr: África

continentales africanas e incluye las numerosas especies de la familia Mormyridae y también al monotípico *Gymnarchus niloticus* (Gymnarchidae) de las regiones septentrionales del África Tropical (Senegal a Etiopía). En aguas continentales neotropicales existen 173 especies de Gymnotiformes y alrededor de 50 especies de los cosmopolitas rayas eléctricas marinas o torpedos (Torpediniformes) que incluye a las familias Hypnidae, Narcinidae, Narkidae y Torpedinidae.

En la comunicación eléctrica un pez genera un campo eléctrico y un segundo individuo recibe ese campo eléctrico a través de sus electroreceptores. El lado receptor interpretará las frecuencias de señal, las formas de onda y el retardo, entre otras. Las especies mejor estudiadas son dos linajes de agua dulce: los Mormyridae africanos y los Gymnotiformes suramericanos, donde está incluida la anguila eléctrica o temblador.

Los peces eléctricos son el único grupo que ha sido identificado para llevar a cabo tanto la generación como la recepción de campos eléctricos; otras especies, como rayas, torpedos, tiburones y bagres, pueden generar señales o recibirlas, pero no ambas simultáneamente. Los animales que generan o reciben campos eléctricos se encuentran sólo en ambientes acuáticos, o al menos húmedos, debido a la gran resistencia de todos los demás medios, como el aire. Hasta ahora, la comunicación entre peces eléctricos se

ha identificado principalmente para servir al propósito de transmitir información sobre el reconocimiento de especies, el cortejo y el reconocimiento sexual, la captura de presas, el estado motivacional (advertencia o sumisión de ataques) y la electrolocalización [75].



**Figura 12.** A. Electroreceptor tuberoso en peces Gymnotiformes; B. Respuestas de electroreceptores tuberosos a descargas de órganos eléctricos (EOD) en Gymnotiformes. a) Respuestas nerviosas aferentes en una especie con un pulso EOD; b) en una especie con una onda EOD. Tener en cuenta que hay dos tipos de receptores en ambos fenotipos electrogénicos (especies con onda o pulso EOD), uno que marca el momento de aparición de una unidad EOD (unidad M y T), mientras que el otro es sensible a los cambios de intensidad. Tomados de Kramer (1996).

Tomemos como ejemplo los peces eléctricos o cuchillos del orden Gymnotiformes. Estos peces generan descarga desde órganos eléctricos situados cerca de la región de la cola. Los órganos eléctricos se derivan principalmente de células musculares (miogénicas), a excepción de las especies de la familia Apterodontidae que tiene un órgano eléctrico derivado de neuronas (neurogénicas) [76]. En los Gymnotiformes se identifican dos descargas diferentes: el tipo “pulso” y el tipo “onda” (Figuras 13 y 14). Para detectar las señales eléctricas, los peces eléctricos tienen dos tipos de células electroreceptoras, las **ampulares** y las **tuberosas** como ya se mencionó anteriormente.

#### 4.2 Origen y diversificación de la capacidad electrogénica

La distribución filogenética de la electrorecepción entre los vertebrados vivos indica una compleja historia evolutiva con al menos diez acontecimientos importantes (Figura 15): (1) Un origen a partir del sistema de la línea lateral en el ancestro común de los vertebrados (lampreas + vertebrados mandibulados o Gnathostomos), y (2) origen a partir de las Ampollas de Lorenzini; pérdidas evolutivas en los ancestros (3) extintos de los vertebrados amniotas como (4) algunos urodelos (salamandras), (5) anuros (ranas) y (6) peces neopterigios (incluidos los teleosteos); la adquisición independiente en un

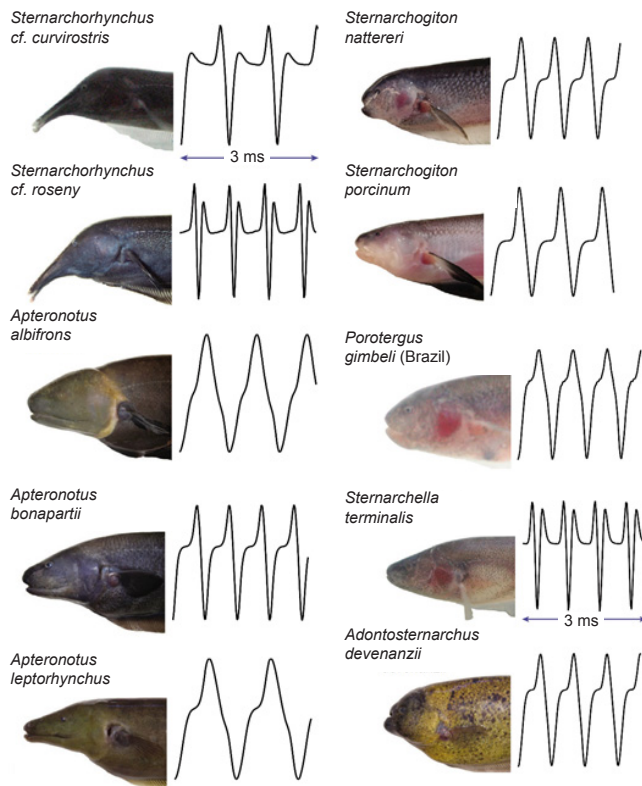


Figura 13. Variación de las señales eléctricas de tipo onda en especies de la familia Apterodontidae. Tomado y modificado de Turner *et al.* [77].

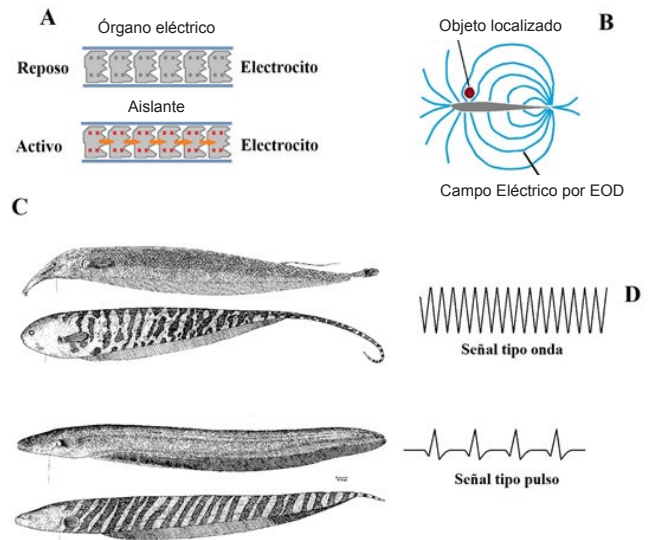


Figura 14. Peces eléctricos. Estructuras y tipos de señales eléctricas. A. Diagrama de un órgano eléctrico; B. Campo eléctrico y detección de objetos o presas; C. Especies; y D. Tipo de señal eléctrica (onda y pulso). Modificado en parte de [http://people.virginia.edu/~mk3u/mk\\_lab/electric\\_fish\\_E.htm](http://people.virginia.edu/~mk3u/mk_lab/electric_fish_E.htm)

grupo rayas (7), en mamíferos monotremas (8) y al menos tres grupos de teleosteos de agua dulce como: (9) Xenomystinae, y Mormyriiformes, y (10) los Siluriphysi (Siluriformes + Gymnotiformes). Debido a que el 42 % de las especies de vertebrados vivos son amniotas y el 46 % de estos son teleosteos, una gran mayoría de los vertebrados no posee un sistema electroreceptivo [74].

Además de la discusión anterior sobre la capacidad de la electrorecepción dentro de los vertebrados, la capacidad de producir descargas eléctricas coordinadas regulares, ha evolucionado de forma independiente en al menos 6 linajes de vertebrados, todos ellos peces (Figura 16). Tres de los grupos son peces de agua dulce de África y cuatro son grupos Neotropicales (América del Sur). En todos los grupos hay generadores de señales de tipo pulso u onda, que oscilan entre los 10 a 600 voltios.

La distribución conocida de electrorecepción y electrogénesis se limita a vertebrados y gnatostomos (vertebrados con mandíbula) respectivamente, dentro de los cuales ha habido múltiples orígenes evolutivos y pérdidas de estos sistemas. Aunque faltan estudios sistemáticos para la electrorecepción entre taxa no vertebrados, esta modalidad sensorial no se ha encontrado en estudios específicos de varias especies de artrópodos y cefalópodos [74].

Sobre la base de la evidencia con respecto a la formación, la apariencia citológica, la ubicación anatómica, así como las primeras grabaciones eléctricas, se ha sugerido que durante la evolución, las especies tipo pulso de Gymnotiformes evolucionaron primero que las especies de tipo onda [74]. Este

punto de vista, sin embargo, sólo es corroborado por algunas hipótesis filogenéticas [76].

### 5. Discusión general y conclusiones

“Pocos han supuesto que las especies vivas distintas del *Homo sapiens* poseen métodos de comunicación que arrojan mucha luz sobre las interrogantes que surgen del estudio del lenguaje humano y la lingüística. No obstante, los métodos de comunicación utilizados por los animales han recibido atención de los interesados en describir y contabilizar el propio comportamiento de los animales. El que a menudo quedan analogías implícitas con el intercambio humano de información se indica por las dificultades para definir qué tipos de comportamiento animal deben considerarse comunicativos y cuáles no” [78].

Hay un amplio entendimiento de lo que realmente significa la comunicación y no es difícil seleccionar ejemplos de comportamientos que obviamente califican como algún tipo de comunicación, como los gritos de advertencia, o la liberación de atractores o seductores químicos. Sin embargo, hay escaso acuerdo sobre una definición formal que abarque muchos casos diferentes y menos obvios. El más amplio incluye cualquier método por el cual un animal (o célula) influya demostrablemente en el comportamiento de otro [79].

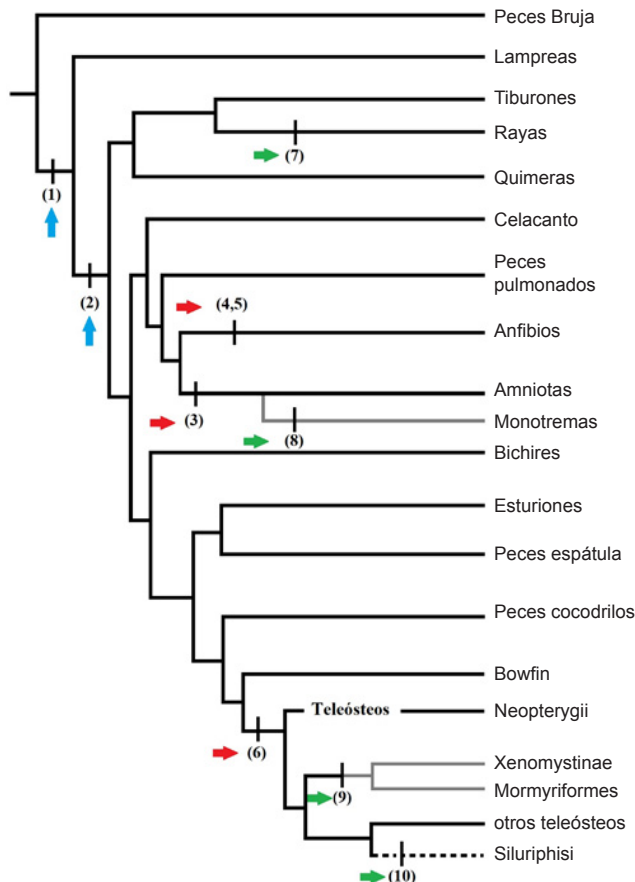


Figura 15. Esquema de filogenia de los vertebrados mostrando los 10 eventos evolutivos (ver texto). Modificado de Albert y Crampton [74].

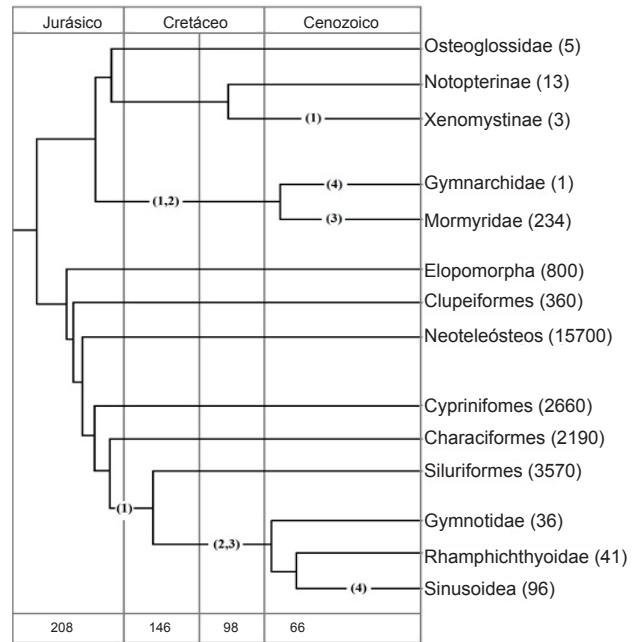


Figura 16. Filogenia de los peces teleósteos mostrando la evolución repetida de los sistemas de electrorecepción y electrogeneración. (1) Electrorecepción pasiva de baja frecuencia (50 Hz) sensitiva a órganos ampulares, con presencia de pelos y microvellosidades apicales y estimulación anodal. (2) Electrorecepción activa de alta frecuencia (50 Hz a 2 kHz) sensitiva a órganos tuberosos. (3) EOD tipo pulso. (4) EOD tipo onda. Albert y Crampton [74].

Tomando un ejemplo de las redes tróficas, podríamos asegurar que el mundo natural es sostenido por un animal comiendo otro; un acto de este tipo sin duda altera el comportamiento de ambos, pero ciertamente no es principalmente comunicativo. Por lo tanto, podemos concluir que la depredación puede excluirse fácilmente. Sin embargo, como presentamos en nuestros resultados, podríamos sugerir que la sustancia de alarma o “*schreckstoff*” posiblemente juega un papel importante en la hipótesis de atracción de depredadores, en la que esta se utiliza para atraer depredadores adicionales a la zona. Según esta hipótesis, depredadores adicionales interactuarán con el depredador inicial, y estas interacciones proporcionarán al remitente o presa, la oportunidad de escapar, así como evitar que más presas vengan a la zona. Otro enfoque puede ser conveniente sólo para considerar las interacciones entre los miembros de la misma especie y como esta definición estrecha centraría la atención en los comportamientos que es razonable suponer que han sido seleccionados debido a los beneficios el productor y el receptor de los mensajes transitorios transmitidos, así como señalamos en nuestro ejemplo de la evolución de la comunicación feromonal en los peces [67].

### 5.1 Funciones de la comunicación animal

“El principio explicativo exagerado para el comportamiento animal es el de la teoría de la evolución, más a menudo expresado no sólo en términos de la ventaja del individuo, sino en referencia a los genes del individuo. Los comportamientos bajo control genético persisten sólo si optimizan la transmisión

de los genes del individuo a la siguiente generación” [78].

Como ha sido propuesto por las teorías evolutivas generales del comportamiento social, se sugieren dos tipos de calificación; el primero es la **selección de parientes**. En términos genéticos, el egoísmo puede abarcar el cuidado de los padres, y de hecho formas más extremas de auto sacrificio a cambio de la supervivencia de un número suficiente de parientes cercanos. Las observaciones de las interacciones entre padres y juveniles (prole), forman parte sustancial de la disciplina de la etología, que es el enfoque del estudio del comportamiento animal que ha proporcionado parte del marco conceptual para el análisis de la comunicación. La segunda calificación es el **altruismo recíproco** en el que el individuo más egoísta debe cooperar con los demás si se incrementan sus propios beneficios como resultado, lo que puede suceder si se devuelven favores, o si las actividades colectivas benefician más a todos los cooperantes que a los tramposos o individualistas [78, 79].

La relevancia directa de estos corolarios de la teoría evolutiva para el análisis de la comunicación animal, es que ambos requieren algún tipo de reconocimiento individual y grupal. Para que el cuidado de los padres se justifique por la selección de parientes, debe dirigirse a la descendencia correcta; en especies relativamente solitarias es una restricción menor, pero una importante en las que se reproducen en colonias o cardúmenes.

Cuando el comportamiento grupal es cooperativo, el reconocimiento de determinados conspecíficos individuales está implícito en las normas del altruismo recíproco, mientras que cuando los grupos se forman como agregaciones menos complejas, presuntamente por motivos de seguridad en números, debe haber al menos una sensibilidad hacia con quién uno se agrega. En los peces y especialmente en aquellas zonas de amplios canales fluviales y entornos cambiantes, es muy difícil decidir cuáles de esas teorías se aplican debido a: 1) la mayoría del desarrollo de los peces incluye cambios ontogenéticos en los comportamientos o ser altamente territoriales en todos los tiempos, y/o; 2) cambios por restricciones ambientales (temporada seca o húmeda), y provisión o restricción de alimentos. Por lo tanto, la señalización, las pistas o la comunicación son muy difíciles de discriminar adecuadamente entre esas teorías [40, 80].

## 5.2 Reconocimiento

Una primera función para la comunicación es el reconocimiento de especies; las interacciones sociales más detalladas para una variedad de propósitos deben ser con los conspecíficos. El reconocimiento de especies puede estar en muchos casos incorporado en sistemas sensoriales, como el sonido, el sabor o la comunicación eléctrica. El reconocimiento

adquirido es más evidente cuando la pertenencia a grupos locales es un factor en los detalles de la comunicación, como mostramos en las divergencias de señales eléctricas en los peces cuchillos apteronótidos [77] (**Figura 13**) que tienen hábitos nocturnos y habitan en lugares con poca luz en el fondo de los ríos o lagos. Estos podrían ser análogos a los dialectos locales de la vocalización o cantos de las aves y anfibios. También, podrían ser restricciones ecológicas tales como: a) la evolución filogenética de las sustancias de alarma químicas en los ostariofisinós; b) la alarma o sonido estridulante que producen los peces doradiodeos y calíctidos cuando son capturados por aves y reptiles, o son sacados del agua, donde ambos grupos se consideran principalmente presas; y/o, c) reconocimiento feromonal por comportamiento nupcial en especies migratorias y territoriales, esparcidas en el agua durante el comienzo de la temporada de lluvias, como los proquilodóntidos, algunos serrasálmidos y los grandes bagres pimelódidos [59, 67, 81, 82]. Generalmente, se supone que los comportamientos comunicativos de los animales están genéticamente determinados y son comunes a todos los miembros de la misma especie. El caso en los vertebrados más evolucionados, donde hay aprendizaje (impresión adquirida), es más difícil de demostrar experimentalmente en los peces.

## 5.3 Cortejo y selección de pareja

Incluso, las especies más solitarias deben participar en las interacciones sociales necesarias para la reproducción sexual, ya que la partenogénesis es extremadamente rara, pero ocurre en algunos grupos de peces. Los teóricos evolutivos han deducido que la elección de pareja es probable que se produzca a través de efectos de selección sexual no predecibles (cantos, olores, sonidos, órganos de contacto, cortejo, etc) de las necesidades más rutinarias de la supervivencia diaria [78, 79]. Por lo tanto, en acuerdo con los sentidos y dispositivos de comunicación discutidos anteriormente, el desarrollo de órganos de contacto se integra con la propagación físico-química de las feromonas a través de glándulas u orina, y las señales electrogénicas deben propagarse a distancia y en áreas más oscuras, para acercarse a la pareja. Esto tiene mucho sentido cuando varias especies relacionadas coexisten en la misma zona, como observamos en el desarrollo del tipo específico de señales “tipo onda” mostrada en las especies de la familia Apterontidae [77]. Además, el desarrollo de estructuras sexuales secundarias que muestran algunos bagres con la aparición de los odontodes sobre las placas del cuerpo y las aletas pectorales, los flecos o tentáculos sobre el hocico, o el gancho terminal como proyección al final de las aletas pectorales (**Figura 9**) y dorsales (Auchenipteridae), son algunos de los dispositivos mostrados para la comunicación potencial durante el cortejo y la atracción de parejas en estos grupos de peces.

## 5.4 Agresión y amenaza

En los bagres de las familias Callichthyidae, Loricariidae, Doradidae y Auchenipteridae hay competencia entre los machos por el acceso a las hembras, junto con el “llamado” de los machos, como el sonido que producen a partir de la estridulación de aletas contra el cuerpo y/o el desarrollo de órganos de contacto. Estas señales tienen muchos efectos visuales, pero también como órganos de contacto pueden ser utilizados para la agresión, la defensa del territorio y la atracción de las hembras. En algunos miembros de la familia Auchenipteridae también sirve para asir a la hembra y así lograr la fertilización interna. En peces como *Hoplosternum littorale* (Callichthyidae) los ruidos y el fuerte gancho que se forma en el extremo terminal de la aleta pectoral se pueden utilizar agresivamente para defender el nido flotante y posiblemente como un dispositivo engañoso para atraer a más hembras hacia éste, y así lograr un mayor número de huevos en su interior [59, 60, 83]. Algunos loricáridos como *Acanthicus*, *Ancistrus*, *Hypostomus*, *Liposarcus* y *Pterigoplichthys*, que hacen agujeros en las orillas del río, o bajo rocas y raíces de árboles sumergidas para anidar, también defienden el sitio por el ruido y las fuertes aletas pectorales y dorsales cubiertos por odontodes. Los machos persiguen a las hembras lejos del sitio de anidación hasta que en ellos se logre el desarrollo completo de estos caracteres sexuales secundarios [54, 55, 56, 57, 84].

Como señalamos, la “agrupación” o construcción del cardumen requiere que los animales se influyan unos a otros, pero este tipo de coordinación puede ocurrir sin la emisión de señales especializadas, siempre y cuando los individuos sean sensibles a los movimientos de los demás. Por lo tanto, la facilitación social a veces se distingue de la coordinación a través de mecanismos comunicativos conocidos. Sin embargo, en la mayoría de las especies sociales, especialmente de aves y mamíferos, se observan muchos más comportamientos comunicativos de los que se pueden contabilizar en términos de las funciones específicas de selección de parejas, llamadas de alarma, entre otros [78]. En especies altamente sociales de peces, incluyendo los proquilodóntidos (*Prochilodus* y *Semaprochilodus*), y algunos serrasálmidos (*Colossoma*, *Piaractus* y *Mylossoma*), que se mezclan para producir densos cardúmenes o “ribazones” migratorias, que se mueven a kilómetros de distancia, donde se producen ruidos fuertes [59, 85], o llamamientos que podrían sugerir preparación para la reproducción, atrayendo a más miembros del entorno como en las sabanas inundadas y lagos marginales, pero también como amenazas a los depredadores potenciales y para así evitar alguna agresión.

## 5.5 Vías de comunicación

Los canales de comunicación en los peces, y para el propósito de este ensayo, sólo cubren el sabor y el olor, el sonido y la audición, y la generación y recepción eléctrica, hay problemas relacionados con las ventajas y desventajas de cada modalidad. Los siguientes factores varían: 1) el costo en tiempo y energía de las señales de codificación y decodificación, especialmente en relación con el efecto en otras actividades simultáneas; 2) cuán lejanas deben garantizar que las señales tengan efecto; 3) la capacidad de identificar la ubicación de la transmisión; y 4) la garantía de emitir y obtener rápidamente una señal informativa [78].

### 5.5.1 La vía química

Las sustancias utilizadas como señales químicas se conocen como feromonas. Estas se secretan como líquidos y se transmiten a través de los ambientes acuáticos. La distinción entre sabor y olor en nuestro caso es ambigua, ya que el olor significa transmisión de gases a través del aire y en el agua no siempre está claro, especialmente cuando algunos gases son expulsados a través de las branquias. El sabor es fundamental para los bagres debido a su estilo de vida asociado al oscuro fondo de ríos y lagos. Así que el cuerpo de estos peces está cubierto casi en su totalidad con papilas gustativas capaces de identificar alimentos o reconocer sitios apropiados para procesos biológicos fundamentales.

El otro aspecto del gusto es la función de las feromonas en los peces. Es importante saber que los individuos no necesariamente tienen que estar cerca unos a otros, pero la transmisión (dirección) en los ríos está restringida o limitada por la dirección del flujo (frontal o lateral), mientras que en lagos o lagunas puede ser centrífuga o esférica. Como señalamos, las feromonas posiblemente en los ancestros era un tipo de comunicación hormonal entre órganos o a nivel celular, que luego evolucionó a señales externas para el apareamiento. Sin embargo, la complejidad de la comunicación química en los peces es bastante similar a la de otros organismos que viven fuera del agua o posiblemente mayor. Vemos que varias familias de peces en el neotrópico utilizan este canal de comunicación y desarrollaron estructuras y glándulas especiales para producir feromonas, como las subfamilias Glandulocaudinae y Stevardinae, y las familias Auchenipteridae y Pimelodidae, o en la epidermis como la sustancia de alarma o “*schreckstoff*” de los peces ostariofísidos discutidos anteriormente como relaciones depredador-presa.

Sin embargo, como hemos señalado anteriormente, Stacey [67] indica que la mayoría de las feromonas hormonales

no se ajustan al concepto tradicional de que las feromonas son señales químicas especializadas, porque su síntesis y liberación parecen ser simplemente consecuencia inevitable de la actividad endocrina reproductiva. Tales feromonas no especializadas, se denominan *espionaje químico* para distinguirlo de la *comunicación química*, y que se ha propuesto es una condición primitiva en la evolución de la feromona hormonal, que se originó cuando los receptores evolucionaron hacia la capacidad para detectar y responder de manera adaptativa, es decir, a beneficiarse de hormonas conspécificas y/o metabolitos hormonales que en esta etapa evolutiva se denominarían estímulos feromonales (**Figura 7, Cuadro 1**) [68, 69, 70].

### 5.5.2 La vía táctil

La limitación de la comunicación por el tacto es claramente la de la distancia, pero es necesaria y complementaria a otras vías de comunicación en los peces. El contacto cercano en un mundo oscuro, con escasa luz, es común, ya que vemos la variedad de estructuras desarrolladas como órganos de contacto en la temporada reproductiva en los peces. Aunque hay un costo energético en el desarrollo de esas estructuras, se ha sugerido que seleccionados para aumentar la probabilidad de apareamiento, se garantiza así, la descendencia. El contacto estrecho puede adoptar formas especializadas en contextos sexuales en especies de fertilización interna, como los bagres auquenípteros, y provocar reacciones especializadas; de hecho, en muchas especies de peces la ovulación y/o los cambios hormonales asociados con la maduración de los testículos y ovarios son inducidos por las consecuencias táctiles de estas estructuras sexuales secundarias.

### 5.5.3 La vía acústica

Claramente, las formas acústicas o sonidos de comunicación animal tienen una mayor similitud superficial con el habla humana, que las señales químicas o visuales. Aparte de ello, este canal acústico comparte con la olfacción las virtudes de la transmisión de difusión a distancias considerables a través del agua, y su uso en la oscuridad o cuando se interrumpen las líneas de visión. Es discutible que en los animales que escuchan, deben especializarse con el propósito de la comunicación social, en lugar de la búsqueda de alimentos y la evitación de depredadores. En otros, en cambio, el sentido acústico se utiliza como la principal vía para la detección de presas por ecoubicación (peces ostariofisinos). Los peces desarrollaron el sistema de la línea lateral que es probablemente el dispositivo de audición más primitivo en los vertebrados. La línea lateral se desarrolló en los primeros ancestros de las lampreas y peces mandibulados (**Figura 15**), sistema que es capaz de detectar una variedad de vibraciones transmitidas en el agua,

así como detectar diferentes presiones del agua o cambios en las profundidades. Otra función como hemos discutido anteriormente, es producir una vibración estridulante como una señal de alarma o de estrés producida por los bagres doradoideos y loricáridos para evitar ser capturados por aves y reptiles.

Muchos bagres dorados y loricáridos producen sonidos a través de la compresión de la vejiga de gas. Tienen una musculatura especial (músculos sónicos) vinculados a la vejiga de gas que soplan gases a través del intestino o el esófago. Estos sonidos que se expelen a través de la boca, las branquias o la apertura anal, pueden tener una regulación importante para cambiar las frecuencias y los tonos dependiendo del factor biológico o ambiental, y podrían ser importantes para el reconocimiento de especies. Los caribes o pirañas (familia Serrasalminidae) por otro lado, son conocidos por ser animales productores de sonido. Sin embargo, el significado biológico de las llamadas de los caribes sigue sin estar claro, porque los sonidos se han grabado sólo cuando los ejemplares fueron sostenidos a mano o atrapados en una red de enmalle. Sin embargo, los cardúmenes de caribes se sienten atraídos por la vibración agónica de los animales que caen al agua y el ataque a los mismos muestran un frenesí sonoro impactante. Esto también es cierto como el comportamiento de varias especies de carácidos (tetras y muchas otras especies de pequeño porte) que dependen de organismos alóctonos, es decir, insectos terrestres, semillas y flores como alimento [86]. Una condición pobremente estudiada en familias de bagres y otros grupos migratorios de agua dulce, como los proquilodóntidos y los carácidos es el sonido que emiten. Varias hipótesis han surgido para algunas especies que emiten sonidos fuertes durante los desplazamientos a grandes distancias a lo largo del río o ribazones. Posiblemente en estas especies el sonido emitido tiene el propósito de acumular ejemplares en estos viajes masivos y mixtos hacia las aguas superiores, análogos como anotamos anteriormente a las llamadas de loros o los patos, entre otros, durante sus largos vuelos.

Tenemos que concluir que las vocalizaciones, o muchos ruidos de cortejo producidos por los peces, son formas obviamente especializadas de enviar señales sociales. Esto es común en la mayoría de los animales (exceptuando primates), la producción sonora comunicativa es con frecuencia escasa (es decir, la variedad de diferentes sonidos especializados). Esto puede ser contrastado con el uso de señales químicas, donde, dado que el receptor puede ser sensible a sólo la transmisión de una molécula libre, cantidades minúsculas de feromonas son suficientes para producir una respuesta dramática. Esto plantea la cuestión de, por qué el canal auditivo, debe preferirse alguna vez sobre el producto químico para la transmisión del



mensaje. Las presuntas ventajas del canal acústico están en su alta capacidad de transporte para una transmisión en serie rápida, y en las posibilidades de localización rápida y precisa de la fuente, que aunque no es tal vez tan directa como las de las señales visuales (nulas en un mundo oscuro), son en general mucho más favorables que la de los productos químicos dispersos [78].

#### 5.5.4 La vía eléctrica

La adaptación a la electrogeneración y a la electrorecepción es común en los peces. La generación eléctrica actualmente se conoce para cerca de cientos de especies, mientras que los tejidos especializados para la electrorecepción se conocen en aproximadamente 5.400 especies de vertebrados (**Cuadro 3**). Aproximadamente 2/3 de las especies electroreceptivas son bagres (orden Siluriformes) y peces eléctricos (orden Gymnotiformes). Los bagres y los peces eléctricos o cuchillos son peces que habitan y comparten áreas en el fondo de ríos y lagos suramericanos. Sin embargo, hay una relación depredador-presa entre ellos. En general, el bague se alimenta sobre los peces eléctricos. Así, mientras que la electrogénesis y la función de electrorecepción funciona particularmente para la electrolocalización y la electrocomunicación en los cuchillos, la electrorecepción es fundamental para que el bague localice y obtenga alimentos.

#### 5.6 Cuestiones teóricas en la comunicación de los peces

La descripción general que se da en este ensayo inevitablemente trata algunos supuestos teóricos sobre sus funciones de comportamiento, y las ventajas relativas de los diversos canales sensoriales. Sin embargo, hay algunos puntos adicionales para poner fin a este debate y observaciones concluyentes.

Desarrollo evolutivo. Varios teóricos sobre la evolución de los mecanismos comunicativos están influenciados desde las primeras obras de Darwin. algunos se iniciaron con principios generales que hoy se reflejan en cierta medida en los análisis más recientes del tema:

1. Hábitos asociados útiles, que pueden interpretarse como la noción de que las acciones que inicialmente evolucionaron pueden llegar a ser seleccionadas por otras razones con fines comunicativos más especializados, como los movimientos auditivos en gatos, la expresión facial del miedo, entre otros.
2. La acción directa del sistema nervioso. Su ejemplo acá es el temblor, que ocurre tanto en personas como en animales en condiciones de miedo o excitación. El argumento es que los movimientos temblorosos son un efecto secundario de la tensión muscular y excitadora, en lugar de la transmisión de una señal especializada. En general, entonces es necesario separar los intereses de los remitentes y receptores de posibles mensajes.
3. El último de los tres principios de Darwin es el de la antítesis. La cola de un perro indica felicidad cuando se sube, pero indica tristeza cuando se baja entre sus piernas; en general, las emociones opuestas se expresan mediante movimientos opuestos. Esto simplifica sin duda tanto la producción como la interpretación de los mensajes.

#### 5.7 Comunicación y ecología

El análisis de la comunicación animal está dirigido a descubrir sus funciones, ampliamente caracterizadas anteriormente en este ensayo. Las variaciones en las modalidades utilizadas, y en las relaciones esbozadas entre las señales producidas y las respuestas suscitadas por ellas, deberían ser explicables en términos de los detalles de las circunstancias ambientales a las que una especie determinada se adapta, aunque caso por caso. El entorno físico limita claramente las opciones de modalidad en el ejemplo de la ausencia de comunicación visual en especies nocturnas o que viven en ambientes de total oscuridad, y una inspección más detallada revela correspondencias entre, por ejemplo, las características precisas de los sonidos producidos y aquellos más adecuados para una dispersión óptima en determinadas condiciones geográficas. El entorno social de una especie y los individuos dentro de ella no es menos importante. Hemos discutido anteriormente las hipótesis de relación depredador-presa (acústica, morfológica y eléctrica) y la posibilidad de atracción de parejas mediante comunicación química, que son algunos ejemplos de adaptación a este tipo de medios donde la visión es limitada.

#### 5.8 Restricciones heredadas o universales (aprendizaje)

Finalmente, la suposición de que los sistemas de comunicación animal han evolucionado para adaptarse a determinadas circunstancias de las especies lleva, siendo otras cosas iguales, a la expectativa de que tanto la estructura de los órganos motores y sensoriales empleados para estos fines, como las funciones de control del comportamiento de los sistemas nerviosos que los controlan, se determinarán innatamente como Walker [78] discute ampliamente. Sin embargo, hay excepciones a esta expectativa, al menos en peces gymnotiformes y loricáridos. La condición principal, es que los individuos en grupos sociales aprenden a reconocerse entre sí por la frecuencia de la señal eléctrica (pulso u onda), la producción de sonido estridulado o la llamada en especies

migratorias, y el sabor en las especies de pimelódidos, loricáridos y glandulocaúininos y stevárninos. Por otro lado, esto puede ser la explicación de la gran variabilidad mostrada en los peces eléctricos de la familia Apternotidae, donde cada especie tiene aparentemente un dialecto particular que les permite comunicarse con los conspecíficos. Sería interesante demostrar experimentalmente, si también esta comunicación puede ir más allá del simple reconocimiento para lograr transmisión en otros aspectos del comportamiento biológico.

Estos últimos párrafos serían la consolidación del “rompecabezas” o las piezas finales de la explicación de las historias de vida de animales silvestres. Es, sin lugar a dudas, lo que mayormente atrae al biólogo que pretende utilizar esta información para la conservación y/o el uso de un recurso en forma sustentable.

## Referencias

- [1] Bass, A. H. and Clark, C. W. The physical acoustics of underwater sound communication, en: *Acoustic Communication*, A. M. Simmons, A. N. Popper, and R. R. Fay (Eds.), (Springer, New York, 2003). <https://doi.org/10.1007/b98903>.
- [2] Ladich, F. Ecology of sound communication in fishes, *Fish and fisheries* **20**, 552-563 (2019)
- [3] Tavolga, W. N. Mechanisms for directional hearing in the sea catfish (*Arius felis*), *Journal of Experimental Biology* **67**, 97- 115 (1977).
- [4] Brick, O. Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish, *Nannacara anomala*- *Animal Behaviour* **56**, 309-317 (1998). <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0782>.
- [5] Ladich, F. and Fine, M. L. Sound production, spine locking, and related adaptations, In: *Catfishes*, Ladich F, Collin SP, Moller P, Kapoor BG, (Eds.), (Science Publishers, Enfield, 2003), pp. 249-290.
- [6] Ladich, F. and Myrberg, A. A. Agonistic behaviour and acoustic communication In: *Communication in Fishes*. F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller, and B. G. Kapoor (Eds.), (Science Publishers, Enfield, 2006), pp. 122-148.
- [7] Amorim, M.C. P. Diversity in sound production in fish. In: *Communication in Fishes*. F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller and B. G. Kapoor (Eds.), (Science Publishers, Enfield, 2006), pp. 71-105.
- [8] Fine, M. L. and Parmentier, E. Mechanisms of fish sound production. In: *Sound Communication in Fishes*, F. Ladich (Ed.), (Springer-Verlag, Wien, 2015), pp. 77-126.
- [9] Van Oosterom, L., Montgomery, J. C., Jeffs A. G. and Radford, C. A. Evidence for contact calls in fish: Conspecific vocalizations and ambient soundscape influence group cohesion in a nocturnal species. *Scientific Reports* **6**, 19098 (2016). <https://doi.org/10.1038/srep19098>
- [10] Parmentier, F., Elsley, J. V. and Ljungberg, J. K. Behavioral distraction by auditory novelty is not only about novelty: The role of the distracter’s informational value, *Cognition* **115** (3), 504-511 (2010). <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2010.03.002>
- [11] Tavolga, W. Mechanisms of Sound Production in the Ariid Catfishes *Galeichthys* and *Bagre*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. **121**, 1-30 (1962).
- [12] Ladich, F. Comparative analysis of swimbladder (drumming) and pectoral stridulation sounds in three families of catfishes. *Bioacoustics* **8**, 185-208 (1997).
- [13] Ladich, F. and M. L. Fine. Sound-generating mechanisms in fishes: A unique diversity in vertebrates, In *Communication in Fishes*. F. Ladich, S. P. Collin, P. Moller, and B. G. Kapoor (Eds.), (Science Publishers, Enfield, 2006), pp. 3-43.
- [14] Weitzman S. H. Hearing in catfishes, especially that of the family Loricariidae, In: *Catfish Atlas Vol 1: South American catfishes of the family Loricariidae, Cetopsidae, Nematogenyidae and Trichomycteridae*, Hans-Georg, E. and Seidel, I. (Eds.), (Hans A. Bänsch, Melle, 2005), pp. 31-39.
- [15] Webb, A. and . Smith, M. E. Sound production in two loricariid catfishes. *The Journal of the Acoustical Society of America* **120**(5), 3103 DOI:10.1121/1.4787556 (2006).
- [16] Webb, A. L. Sound Production in Two Loricariid Catfishes. Master Theses and Specialist Projects. Paper 1089. <http://digitalcommons.wku.edu/theses/1089> (2011).
- [17] Knight, L. and Ladich, F. Distress sounds of thorny catfishes emitted underwater and in air: characteristics and potential significance. *The Journal of Experimental Biology* **217**, 4068-4078 (2014).
- [18] Verzijden M. N., van Heusden, J., Bouton N., Witte, F. ten Cate, C. and Slabbekoorn, H. Sounds of male Lake Victoria cichlids vary within and between species and affect female mate preferences. *Behavioral Ecology* **21**, 548-555 (2010).
- [19] Fine M. L. Seasonal and geographic variation of the mating call of the oyster toadfish *Opsanus tau*. *Oecologia* **36**, 45-57 (1978).
- [20] Connaughton, M. A., Fine M. L. and Taylor, M. H. Weakfish sonic muscle: Influence of size, temperature and season. *Journal of Experimental Biology* **205**, 2183-2188. (2002).
- [21] Kaatz, I. and Stewart, D. J. Bioacoustic variation of swimbladder disturbance sounds in Neotropical doradoid catfishes (Siluriformes: Doradidae, Auchenipteridae): Potential

- morphological correlates. *Current Zoology* **58** (1), 171-188 (2012).
- [22] Machado-Allison, A. Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la Subfamilia. *Acta Biológica Venezolana* **11**(4), 145-195 (1983).
- [23] Millot, S. Vandewalle, P. and Parmentier, E. Sound production in red-bellied piranhas (*Pygocentrus nattereri*, Kner): an acoustical, behavioural and morphofunctional study. *Journal of Experimental Biology* **214**, 3613-3618 (2011).
- [24] Slabbekoorn H., Verzijden M., and May C. Cichlid Courtship Acoustics: Signals and Noise Influence Reproductive Behavior. In: *The Effects of Noise on Aquatic Life. Advances in Experimental Medicine and Biology*, Popper A.N. and Hawkins A. (eds)(Springer, New York, 2012), vol. 730, pp. 407-409. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7311-5\\_93](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7311-5_93)
- [25] Fine M. L. Seasonal and geographic variation of the mating call of the oyster toadfish *Opsanus tau*. *Oecologia* **36**, 45-57 (1978).
- [26] Ladich, F. Collin, P. Moller, P. and Kapoor, G. (Eds.). *Communication in Fishes*, Vol.1. (Science Publisher, Enfield, 2006).
- [27] Kaatz, I. M. The behavioural and morphological diversity of acoustic communication systems in a clade of tropical catfishes (Pisces, Siluriformes). Ph.D. Dissertation, State University New York, Syracuse (1999).
- [28] Karlson, P. and Luscher, M. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. *Nature* **183**, 55-56 (1959).
- [29] Solomon, D. J. A review of chemical communication in freshwater fish. *Journal of Fish Biology* **11**, 363-376 (1977).
- [30] Liley, N. R. Chemical communication in fish. *Canadian Journal of fish and Aquatic Sciences* **39**, 22-35 (1982).
- [31] Sorensen, P. and Stacey, N. Brief review of fish pheromones and discussion of their possible uses in the control of non-indigenous teleost fishes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **38**, 399-417 (2004).
- [32] Bronmark, C. and Lars-Anders, H. Chemical communication in aquatic systems: an introduction. *Oikos* **88**, 103-109 (2000).
- [33] Chivers, D. P. and Smith, R. J. F. Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* **5**, 338-352 (1998).
- [34] Kats, L. B. and Dill, L. M. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* **5**, 361-394 (1998).
- [35] Miles, S. G. Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*), in the laboratory to water from different streams in Nova Scotia. *J. Fish. Res. Board. Can.* **25**, 1591-1602 (1968).
- [36] Batista, J. S. and Gomes, J. A. Phylogeography of *Brachyplatystoma rousseauxii* (Siluriformes - Pimelodidae) in the Amazon Basin offers preliminary evidence for the first case of "homing" for an Amazonian migratory catfish. *Genetics Molecular Research* **5**, 723-740 (2006).
- [37] Duponchelle, F., Pouilly, M., Donard, A., et al. *Natal homing del dorado, Brachyplatystoma rousseauxii, en el río Madeira*. IVth. International conference. Research Network on Amazonian Ichthyofauna. Cochabamba, Bolivia (2014).
- [38] Von Frisch, K. Zur psychologie des Fische-Schwarmes. *Naturwissenschaften* **26**, 601-606 (1938).
- [39] Sorensen, P. W. Hormones, Pheromones and Chemoreception. In: *Fish chemoreception*. Hara, T. J. (Ed.), (Chapman and Hall, London, 1992), pp. 199-228.
- [40] Chivers, D. P., Brown, G. E. and Smith, R. J. F. The evolution of chemical alarm signals: Attracting predators benefits alarm signal senders. *The American Naturalist* **148**, 649-659 (1996).
- [41] Hamilton, W. G. The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist* **97**, 354-356 (1963).
- [42] Smith, R. J. F. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **2**, 33-63 (1992).
- [43] Wourms, J. P. and Lombardi, J. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *American Zoologists* **32**, 276-293 (1992).
- [44] Goodwin, N. B, Dulvy N. K. and Reynolds, J. D. Life history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **357**, 259-267 (2002).
- [45] Stacey, N. E. and Sorensen, P. W. Hormonal pheromones in fish. In: *Hormones, Brain and Behavior*. D. W. Pfaff, A. P. Arnold, A. M. Etgen, S. E. Fahrbach and R. T. Rubin (Eds.). (Academic Press, New York, 2002), Vol. 2, pp. 375-434.
- [43] Stacey, N. Hormones, pheromones and reproductive behavior. *Fish Physiology and Biochemistry* **28**, 229-235 (2003).
- [47] Colombo, L., Marconato, A. Belvedere, P. C. and Frisco, C. Endocrinology of teleost reproduction: a testicular steroid pheromone in the black goby, *Gobius jazo* L. *Boll. Zool.* **47**, 355-364 (1980).
- [48] Menezes, N. A. and Weitzman, S. H. Systematics of the neotropical fish subfamily Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* **7**(3), 295-370 (2009).

- [49] Schaefer, S. A., Weitzman, S. H. and Britski, H. A. Review of the Neotropical Catfish Genus *Scoloplax* (Pisces: Loricarioidea: Scoloplacidae) with Comments on Reductive Characters in Phylogenetic Analysis. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **141**, 181-211 (1998).
- [50] Mazzoldi, C., Lorenzi, V. and Rasotto, M. B. Variation of male reproductive apparatus in relation to fertilization modalities in the catfish families Auchenipteridae and Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Fish Biology* **70**(1), 243-256 (2007).
- [51] Weitzman, S. H., Fink, S. V., Machado-Allison, A. and Royero, R. A new genus and species of Glandulocaudinae (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. *Ichthyol. Explor. Freshwat.* **5**(1), 45-64 (1994).
- [52] Lahnsteiner, F., Seiwal, M., Patzner, R. A. and Ferrero, E. A. The seminal vesicles of the male grass goby, *Zosterisessor ophiocephalus* (Teleostei, Gobiidae). *Zoomorphology* **111**, 239-248 (1992).
- [53] Mazzoldi, C., Petersen, C. W. and Rasotto, M. B. The influence of mating system on seminal vesicle variability among gobies (Teleostei, Gobiidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **43**(4), 307-314 (2005).
- [54] Taylor, J. N. Field observations on the reproductive ecology of three species of armored catfishes (Loricariidae: Loricariinae) in Paraguay. *Copeia* **1983**(1), 257-259 (1983).
- [55] García-Pinto, L., Quiñones-González, G. y Friso, G. Biología reproductiva de *Hypostomus watwata* (Osteichthyes: Loricariidae), armadillo pintado del Lago de Maracaibo. *Boletín Técnico* **3**, 1-21 (1984).
- [56] Breder, C. M. Jr. and Rosen, D. E. *Modes of reproduction in fishes*. (Natural History Press, New York, 1966).
- [57] Cruz, A. L. and Langeani, F. Comportamento reprodutivo do cascudo *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann and Kennedy, 1903) (Ostariophysi, Loricariidae, Hypostominae) em cativeiro. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia* **3**, 109-115 (2000).
- [58] Wiley, M. L. and Collette, B. Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence, structure and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **143**(3), 143-216 (1970).
- [59] Machado-Allison A. *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. (3ra. ed.) (CDCH-UCV, Caracas, 2005).
- [60] Machado-Allison, A. and Zaret, T. Datos sobre la Biología Reproductiva de *Hoplosternum littorale* (Siluriformes-Callichthyidae) de Venezuela. *Acta Científica Venezolana* **35**(2), 142-146 (1984).
- [61] Chernoff, B., Machado-Allison, A., Riseng, K. and Montambault, J. R. (Eds.). A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. *RAP Bulletin of Biological Assessment*. Conservation International Washington, D.C., USA (2003).
- [62] Rodríguez, M. S., Cramer, C. A. Bonatto, S. L. and Reis, R. E. Taxonomy of *Ixinandria* Isbrücker and Nijssen (Loricariidae: Loricariinae) based on morphological and molecular data. *Neotropical Ichthyology* **6**(3), 367-378 (2008).
- [63] Román-Valencia, C., García-Alzate C. A. Ruiz-C., R. I. and Taphorn, D. C. A new species of *Tytttocharax* (Characiformes: Characidae: Stevardiinae). from the Güejar River, Orinoco River Basin, Colombia. *Neotropical Ichthyology* **10**(3), 519-525 (2012).
- [64] Chamon, C. Redescription of *Acanthicus hystrix* Agassiz, 1829 (Siluriformes: Loricariidae), with comments on the systematics and distribution of the genus. *Zootaxa* **4088**(3), 395-408 (2016).
- [65] Narayanan, A. and Stacey, N. E. Olfactory responses to putative steroidal pheromones in allopatric and sympatric species of Mochokid catfish. *Fish Physiology and Biochemistry* **28**, 275-276 (2003).
- [66] Cole, T. B. and Stacey, N. E. Olfactory responses to steroids in an African mouth brooding cichlid, *Hoplochromis burtoni* (Gunther). *J. Fish. Biol.* **68**, 661-680 (2006).
- [67] Stacey, N. Hormonally derived pheromones in teleost fishes. In: *Fish pheromones and related cues*. P. Sorensen and B. Wisenden (Eds.). (Wiley, New York, 2014).
- [68] Sorensen, P. W. and Stacey, N. E. Evolution and specialization in fish hormonal pheromones. In: *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. R. E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P.W. Sorensen (Eds.), (Plenum Press, New York, 1999), pp. 15-48.
- [69] Stacey, N. E., Wisenden, B. D. and Sorensen, P. W. Chemical communication in fish. In: *Chemical Ecology*. Jorg D. Hardege (ed). (EOLSS-UNESCO, Oxford, 2009), pp. 314-343.
- [70] Stacey, N. Hormonally derived sex pheromones in fishes. In: *Hormones and reproduction in vertebrates*. Vol. 1-Fishes. Norris, D. and López, K. (Eds.) (Academic Press, London, 2011), pp. 169-192.
- [71] Sorensen, P. Introduction to pheromones and related chemical cues in fishes. In: *Fish pheromones and related cues*. P. Sorensen and B. Wisenden (Eds.). (Wiley, New York, 2015), pp. 1-9.

- [72] Zakon, H. The electroreceptive periphery. In: *Electroreception*. T. H. Bullock and F. Heiligenberg (Eds.). (Wiley, New York, 2015), pp. 103-156.
- [73] Kramer, B. Electroreception and Communication in Fishes. *Progress in Zoology* **42**, 1-119 (1996).
- [74]. Albert, J. and Crampton, W. Electroreception and Electrogenesis. In: *The Physiology of Fishes*, 3<sup>rd</sup>. Edition, D. Evans and J. Claiborne (Eds.). (Taylor and Francis, Boca Raton, 2006), pp. 430-470.
- [75] Moller, P. *Electric fishes: History and Behavior*. (Chapman and Hall, New York, 1995).
- [76] Kirschbaum, F. and Schwassmann, H. O. Ontogeny and evolution of electric organs in gymnotiform fish. *Journal of Physiology* **102**(4-6), 347-356 (2008).
- [77] Turner, C. R., Derylo, C. M., de Santana, J. A., Alves-Gomes, J. and Troy Smith, G. Phylogenetic comparative analysis of electric communication signals in ghost knifefishes (Gymnotiformes: Apterontidae). *The Journal of Experimental Biology* **210**, 4104-4122 (2007).
- [78] Walker, S.F. Animal Communication. In: *Concise Encyclopedia of Pragmatics*, May, J. L. (ed.), (Elsevier, Amsterdam, 1998), pp. 26-35.
- [79] Wilson, E. O. *Sociobiology*. (Harvard University Press, Cambridge, 1975).
- [80] Widensen, B. Chemical cues that indicate risk of predation. In: *Fish pheromones and related cues*. P. Sorensen and B. Wisenden (Eds.). (Wiley, New York, 2015), pp. 131-148.
- [81] Goulding, M. *The fishes and the forest, explorations in Amazonian natural history*. (University of California Press, Los Angeles, 1980).
- [82] Burns, J. R., Meisner, A. D. Weitzman, S. H. and Malabarba, L. R. Sperm and spermatozeugma ultrastructure in the inseminating catfish *Trachelyopterus lucenai* (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae). *Copeia* **2002**(1), 173-179 (2002).
- [83] Machado-Allison, A. Aspectos sobre la historia natural del "curito" *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Siluriformes Callichthyidae) en los bajos llanos de Venezuela: desarrollo, alimentación y distribución espacial. *Acta Científica Venezolana*. **37**(1), 72-78 (1986).
- [84] Secutti, S. and Trajano, E. Reproductive behavior, development and eye regression in the cave armored catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae), breed in laboratory. *Neotropical Ichthyology* **7**(3), 479-490 (2009).
- [85] Mago-Leccia, F. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* **7**(1), 71-102 (1970).
- [86] Marrero, C., Machado-Allison, A., González-B., V. y Velásquez, J. Ecología y distribución de los peces de los morichales de los llanos orientales de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* **17**(4), 65-79 (1997).