

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



Bioelektrická komunikace rybovitých obratlovců

Bakalářská práce

Autor práce: Ondřej Kuthan

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Miloslav Petrtýl, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Bioelektrická komunikace rybovitých obratlovců" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21.4.2017

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Miloslavu Petrtýlovi, Ph.D. za podporu při zpracování této práce a také bych chtěl poděkovat autorům, jejichž práce mi byly základem při psaní této literární rešerše.

Bioelektrická komunikace rybovitých obratlovců

Souhrn

Tato práce pojednává o problematice bioelektrické komunikace rybovitých obratlovců. Bioelektrická komunikace, známá též jako elektrolokace či elektrokomunikace, je schopnost, která se vyvinula převážně u vodních organismů, a to z důvodu, že je voda vhodným vodivým prostředím pro elektřinu. Dorozumívání a orientace tedy probíhá na základě elektrorecepce, schopnosti vnímat okolní elektrické vjemy, a elektrogenese, která naopak znamená tvorbu vlastních elektrických výbojů, které se formují do elektrického pole.

Elektrické signály jsou vnímány senzory, které se nazývají elektroreceptory, a na základě jejich morfologie a fyziologie se u rybovitých obratlovců vyvinuly dvě formy elektrorecepce a to elektrorecepce pasivní a aktivní. V rámci pasivní elektrorecepce vnímají elektroreceptory okolní vjemy, které jsou vytvářeny okolními organismy nebo neživými objekty. U aktivní elektrorecepce, která se napříč vyvinula pouze u dvou řádů kostnatých ryb, Gymnotiformes a Mormyriiformes, je potřeba tvorby vlastního elektrického pole, ve kterém jsou následně pomocí elektroreceptorů registrovány změny, jež jsou vytvořené okolními předměty či organismy.

Rybovití obratlovci vytvářejí elektřinu pomocí elektrických orgánů, jejichž součástí jsou speciálně modifikované svalové buňky, takzvané elektrocyty. Na základě vytvořené akčního membránového potenciálu elektrocytu se vzruch přenesse pomocí neuronů do hlavové části organismu, která se stane kladně nabitou vůči ocasu. Díky tomu dojde k tvorbě elektrického pole.

Schopnost elektrické komunikace se vyvinula u jedné třídy mihulí, téměř u všech paryb a u dvou nadřádů kostnatých ryb. Elektrický smysl u těchto zástupců slouží k sociální komunikaci v rámci druhu, k navigaci a orientaci. U jedinců, jejichž elektrické výboje jsou silné, se využívá tento smysl i k lovu kořisti či obraně před predátory.

Klíčová slova: Lorenziho ampule, elektrocyty, parejnoci, výboj, nahohřbetí

Electroreception and communication in fishes

Summary

This text discusses the issue of bioelectric communication in fishes. Bioelectric communication, also known as electrolocation or electrocommunication, is the ability that evolved mainly in aquatic organisms, because water is suitable environment for conducting the electricity. Thus communication and orientation is mediated by electroreception, which is the ability to sense the electrical senses around the body, and also by electrogenesis, which means generation of own electric discharge which forms into electric fields.

Electric signals are detected by sensors called electroreceptors and thanks to their morphology and physiology there is two forms of electroreception among vertebrates, passive and active electroreception. Within passive electroreception electroreceptors detect surrounding electric signals which are generated by the surrounding organisms or inanimate objects. In the active electroreception, which evolved only in two groups of teleost fishes, Gymnotiformes and Mormyriiformes, organisms detect changes in self-generated electric field which are made by surrounding objects or organisms.

Fishes generates electricity by electric organs which include specially modified muscle cells called electrocytes. By creating the action potential on the membrane of the cell, the excitation is transferred via neurons into the head part of the organism which becomes positively charged toward the tail part and thus create the electric field.

The ability of electric communication evolved in one class of lampreys, among all Chondrichthyes and in two groups of teleosts. Electric sense is mainly used for social communication in conspecific organisms, for navigation or orientation. Among the fishes which electric discharge is stronger it is also used for hunting the prey or for defending from predators.

Keywords: Ampullae of Lorenzini, electrocytes, electric ray, electric discharge, Gymnotiformes

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Systematické roztrídění a fylogeneze elektrického smyslu	3
3.2	Elektrorecepce	5
3.2.1	Typy elektrorecepce	6
3.2.2	Elektroreceptory	8
3.2.2.1	Tuberózní a ampulární elektroreceptory	9
3.2.2.2	Lorenziho ampule.....	10
3.2.2.3	Elektroreceptory u mihulí	11
3.2.2.4	Adaptace ampulárních elektroreceptorů na prostředí u Elasmobranchii a Teleostei	11
3.2.3	Elektroreceptorní systém.....	13
3.3	Elektrogenéze	14
3.3.1	Rozdělení elektrogenetických rybovitých obratlovců	15
3.3.2	Elektrocyty	16
3.3.3	Elektrický výboj	17
3.3.3.1	Tvorba elektrického výboje	17
3.3.3.2	Hormonální faktory	19
3.3.4	Regulace a rozdíly elektrických polí.....	20
3.3.5	Rušení elektrických signálů	21
3.3.6	Regenerace elektrických orgánů.....	21
3.4	Bioelektrická komunikace Elasmobranchii (příčnoústí)	23
3.4.1	Řád Myliobatiformes	27
3.4.2	Řád Torpediniformes	28
3.5	Bioelektrická komunikace Teleostei (kostnaté ryby)	30
3.5.1	Řád Mormyriiformes.....	33
3.5.1.1	Rod Gnathonemus	34
3.5.2	Řád Gymnotiformes.....	36
3.5.2.1	Rod Aptereronotus	38
3.5.2.2	Rod Electrophorus.....	39
4	Závěr	41
5	Seznam literatury	42

1 Úvod

Pokud bychom se ponořili do jihoamerické řeky Amazonky, tak bychom byli obklopeni tmou. Kombinace dešťové vody, chemických látek z rostlin a minerálů činí tento podvodní svět prakticky neprůhledným, čímž se u zde žijících organismů vyskytuje problém s orientací, která je spjatá s obstaráváním potravy a také ochranou před predátory. Navzdory tomuto mixu a zároveň limitovanému průniku slunečního světla se oblast Amazonie stala místem s největší biodiverzitou na světě. Omezená průhlednost dala v těchto vodách podnět k vytvoření smyslu, který napomohl zde žijícím organismům k pohodlnějšímu životu a to smyslu, který spolupracuje s elektřinou.

Elektřina je ve vodním prostředí produkována jak živými organismy, tak i neživými objekty, a to z důvodu nerovnoměrného rozložení iontů mezi vnitřním prostředím živočicha, případně objektu a jeho okolím. Všichni živočichové reagují na silné elektrické vjemy, například člověk je schopen vnímat elektřinu i bez přímého kontaktu se zdrojem, a to díky reakci nervových vláken na elektrický proud. Většina vodních organismů má v kůži speciální senzory napomáhající detekovat i ty vjemy, které by kupříkladu člověk nemusel být schopen vnímat. Jedná se o takzvané elektroreceptory. Elektroreceptory jsou přítomné u vodních živočichů, a to hlavně proto, že voda je na rozdíl od vzduchu lépe vodivá a tím pádem je u vodních živočichů elektřina lépe zachytitelná. Většina takto obdarovaných jedinců žije v kalných proudících tmavých či znečištěných vodách, kde se nemohou spoléhat na další smysly jako zrak, čich či sluch, a spoléhají se právě na elektrické vjemy v okolí.

Jak již bylo zmíněno, tak elektřina je produkována jak živou tkání, tak neživými objekty. U některých rybovitých obratlovců se vyvinuly elektrické orgány, které jsou uzpůsobeny k tvorbě vlastní elektřiny, jež slouží k již zmíněné orientaci, dále k sociální vnitrodruhové komunikaci, k ochraně před predátory a u predátorů k omráčení či usmrcení kořisti.

Nejznámější elektrickou rybou, jejíž elektrické výboje jsou v živočišné říši nejsilnější a dokáží omráčit člověka a dokonce i koně, je paúhoř elektrický, který je znám široké společnosti. Vedle něj se nachází spousta dalších elektrických ryb, jejichž výboje jsou velice slabé. Využívají se jen k orientaci ve vodním prostředí a tím pádem nejsou tolik atraktivní jako paúhoř. Tato práce poskytuje informace o rybovitých obratlovcích, kteří jsou schopni vnímat elektrické vjemy či tvořit vlastní elektřinu, popisuje k tomu uzpůsobené orgány a u pár vybraných jedinců popisuje i využití elektrického smyslu.

2 Cíl práce

Cílem práce je vytvoření literárního přehledu se zaměřením na bioelektrickou komunikaci a vnímání elektrického pole u rybovitých obratlovců. První část se zabývá popisem orgánů, které se používají při elektrorepci a elektrogenezi, a druhá část je zaměřena na vybrané zástupce rybovitých obratlovců, u kterých jsou popsány modifikace elektrogenetických a elektroreceptivních orgánů a též využití elektrického smyslu.

3 Literární rešerše

3.1 Systematické roztrídění a fylogeneze elektrického smyslu

Napříč všemi živočichy se pouze u obratlovců vyvinuly tkáně, které jsou specializované pro vnímání slabých elektrických vjemů, a to u rybovitých obratlovců, obojživelníků a ptakořitných savců (Albert and Crampton, 2005).

Rybovití obratlovci představují největší a tvarově nejrozmanitější skupinu obratlovců, která obsahuje více než 30 000 druhů. Rozdělují se na dva nadřády, a to na Agnatha (bezčelistnatce) a na Gnathostomata (čelistnatce). Bezčelistnatci se dále rozdělují na dvě třídy, Myxini (sliznatky) a Cephalaspidomorpha (mihule) a co se týče čelistnatců, tak tento nadřád se dělí na tři třídy, a to na Chondrichthyes (paryby), Sarcopterygii (nozdraté ryby) a Actinopterygii (paprskoploutvé ryby). Paprskoploutvé zahrnují dvě podtřídy, Chondrostei (chrupavčité ryby) a Teleostei (kostnaté ryby) (Nelson, 2011). Senzorické stimuly jsou ovlivněny médiem, ve kterém jsou produkovány a přenášeny, a proto vodní prostředí, které je výborným médiem pro elektřinu, usnadnilo evoluci elektrických sensorů, jež jsou schopny elektřinu vnímat (Bedore and Kajiura, 2013).

Elektroreceptory, senzory schopné vnímat elektrické vjemy, se vyvinuly v rámci bezčelistnatců u mihulí řádu Petromyzontiformes. U sliznatek se elektroreceptory nevyvinuly, jelikož jsou pokročilejší v mozkové diferenciaci než mihule, což je zřejmě důvodem potlačení evoluce. Elektroreceptory se také vyvinuly téměř u všech druhů paryb a v rámci kostnatých ryb jsou přítomny u dvou nadřádů, a to Osteoglossomorpha a Ostariophysi. U nadřádu Osteoglossomorpha jsou elektroreceptory přítomny u řádu Mormyriiformes (rypounovití) a u nadtřídy Ostariophysi se jedná o řády Siluriformes (sumci) a Gymnotiformes (nahohřbetí) (Albert and Crampton, 2005).

Řády Gymnotiformes a Mormyriiformes jsou schopny především takzvané aktivní elektrorecepce, což je schopnost vnímat změny ve vlastním elektrickém poli. Tyto řády si nejsou blízké příbuzné a mnoho jejich sesterských skupin nemá žádné elektrické smysly, tudíž se u nich předpokládá nezávislý vývin elektrického smyslu (Bullock, 2005). U moderních evolučních linií kostnatých ryb se elektrický smysl nevyvinul, a to zřejmě z důvodu přítomnosti velkých očí, které jsou dokonce schopny vnímat barvu za denního světla. Dá se říci, že na úkor dokonalého zraku byl vývoj elektrického smyslu potlačen (Stoddard, 2009).

Elektrické orgány, které dokáží vytvářet elektřinu, jsou v rámci paryb známy u podtřídy Elasmobranchii a to u řádů Rajiformes (rejnoci), Torpediniformes (parejnoci) a Myliobatiformes (trnuchy). U parejnoků je výboj silný a narozdíl od rejnoků, kteří ho využívají k navigaci a orientaci, je využíván k lovu (Bullock, 2005). U kostnatých ryb jsou elektrické orgány přítomny u dvou nadřádů a to u Osteglossiformes a Ostariophysii (Baker et al., 2013). V rámci Ostariophysii se jedná o řád Gymnotiformes, a u Osteoglossomorpha se jedná o řád Mormyriiformes (Bullock, 2005). Výboje některých jedinců jsou silné, v rozmezí 10 – 600 voltů, a jsou zjistitelné pouhým dotekem lidské ruky, ale převážná většina elektrických ryb má výboje o síle několika milivoltů. Celkově existuje přibližně 716 rybovitých obratlovců, kteří jsou schopni produkovat vlastní elektřinu. Nejvíce rozšířenou skupinou je řád Mormyriiformes s přibližně 235 druhy, což je přibližně 33 % všech elektrických rybovitých obratlovců, jehož zástupci se vyskytují v afrických sladkých vodách. 228 druhů známých elektrických rybovitých obratlovců je zastoupeno mořskými jedinci řádu Rajiformes (rejnokovití), kteří představují 32 % zastoupení, 176 druhů u řádu Gymnotiformes, které obývají tropické vody Jižní Ameriky a představují 25 % zastoupení, a okolo 50 druhů celosvětově rozšířených mořských zástupců Torpediniformes (parejnoci), kteří představují 7%. Zbylých 27 druhů spadá do různých skupin kostnatých ryb (Albert and Crampton, 2005).

Známé rozšíření elektrorecepce a elektrogenese je orientováno na obratlovce, respektive na ty druhy, u kterých byly potvrzeny fylogenetické zisky a ztráty těchto systémů. Výzkumy na přítomnost elektrorecepce u bezobratlých zaostávají, a to díky domněnce, že elektrorecepce se vyvinula zejména u těch živočichů, kteří mají větší mozkovou kapacitu, u jejichž předků byla elektrorecepce zaznamenána a u těch živočichů, kteří mají senzitivní mechanosenzorický aparát. Co se týče elektrogenese, tak ta se vyvinula zejména u aktivních predátorů s vysokými metabolickými nároky. Vývoj elektrogenese byl doprovázen myelinizací uvnitř centrální nervové soustavy, která vede k rychlým vedením napříč nervovými vlákny, díky čemuž je organismus schopen okamžitě behaviorálně odpovídat (Albert and Crampton, 2005).

3.2 Elektrorecepce

Elektrorecepce je smysl, díky kterému mohou rybovití obratlovci detekovat a mapovat elektrická pole vnějšího původu a zároveň se také jedná o schopnost, díky které dokáží rybovití obratlovci registrovat změny ve svém vlastním elektrickém poli (Obr. 1) (Stoddard, 2009). Tok elektrického náboje, který je díky elektroreceptci vnímán, potřebuje vodivý materiál či prostředí, a proto se všechny druhy, jež jsou schopny vnímat okolní elektrické pole, vyskytují zejména ve vodě. Výjimkou jsou ptakořitní savci a někteří obojživelníci, kteří využívají elektroreceptci v larválním stadiu (Albert and Crampton, 2005). Schopnost vnímat elektrické signály je zprostředkována elektrickými senzory, takzvanými elektroreceptory (Collin and Whitehead, 2004).

Evidence o elektroreceptci stoupala mezi lety 1957 a 1971, kdy byly prováděny behaviorální studie na rybovitých obratlovcích žijících v Africe a Jižní Americe. Ty prokázaly, že tito jedinci mohou na základě elektrických polí komunikovat s příbuznými jedinci a také v rámci elektrického pole detekovat a lokalizovat různé objekty. Tito živočichové tedy mohou cítit objekty, jež mají jinou vodivost než voda, a to i v případě, kdy jsou předměty mechanicky, chemicky a vizuálně zahaleny (Hopkins, 2010).

Pokud si vezmeme například zástupce podtřídy Elasmobranchii, tak ti jsou schopni detekovat přírodní elektrické pole obklopující kořist a na základě těchto elektrických polí se dokáží lépe orientovat a přesněji zaútočit, přestože je jejich kořist vizuálně skryta. Příkladem kořisti je například platýs velký (*Pleuronectes platessa* Linnaeus, 1758), jehož povrch těla poskytuje dokonalé maskování na mořském dně (Hopkins, 2010). Tento smysl je tedy využíván především k navigaci, detekci živých a neživých objektů či sociální interakci (Wueringer et al., 2012).

U všech obratlovců se periferní a centrální struktury elektrosenzorického a mechanosenzorického systému postranní čáry, která je s elektroreceptcí v úzkém kontaktu, vyvinuly ze série epidermálních plakod, což je ztlustění ektodermu v raném stadiu embryonálního vývoje. Plakody daly podnět k tvorbě neuromast, mechanoreceptivních buněk, které se nachází ve žlábcích či kanálcích na povrchu kůže, a také k tvorbě elektroreceptivních orgánů. Tyto dva systémy spolehlivě dokáží přenášet okolní stimuly, jako jsou napěťové gradienty a mechanické vibrace, do neuronů v mozku. V postranní čára u obratlovců se nachází elektrosenzorické a mechanosenzorické buňky. Patří sem receptory ve vláskových buňkách, které jsou vyplněné tegumentem, a receptivními orgány, do kterých pronikají kanálky z vláskových buněk vyplněných rosolem (Albert and Crampton, 2005).

Neurotransmitter, který je využíván v každé vláskové buňce u všech obratlovců pro přenos vzruchů, je tvořen l-glutamátem nebo podobnou substancí. V tmavém prostředí tedy sehrává elektroreceptorní a mechanosenzorický systém roli v behaviorálních situacích, jako například lov kořisti, navigace či sociální interakce (Albert and Crampton, 2005).

Electroreceptive Taxon	Common Name(s)	Spp.	Electroreceptive Mode	Electroreceptor Organs	Habitat
Petromyzontiformes	Lampreys	38	Passive	End buds	Marine Fresh water
Elasmobranchii	Sharks, skates, rays	1,000	Passive	Ampullary	Marine
Chimaeriformes	Chimeras	43	Passive	Ampullary	Marine
Coelacanthiformes	Coelacanth	2	Passive	Ampullary	Marine
Dipnoi	Lungfishes	9	Passive	Ampullary	Fresh water
Lisamphibia	Amphibians	3,850	Passive	Ampullary	Fresh water
Monotremata	Platypus, echidnas	3	Passive	Mucous glands	Fresh water
Polypteriformes	Bichirs	15	Passive	Ampullary	Fresh water
Chondrosteans	Sturgeons, paddlefishes	28	Passive	Ampullary	Fresh water
Xenomystinae	African knifefishes	2	Passive	Ampullary	Fresh water
Mormyriiformes	African electric fishes	235	Passive, Active	Ampullary, tuberous	Fresh water
Siluriformes	Catfishes	3,571	Passive	Ampullary	Fresh water
Gymnotiformes	Neotropical electric fishes	173	Passive, Active	Ampullary, tuberous	Fresh water

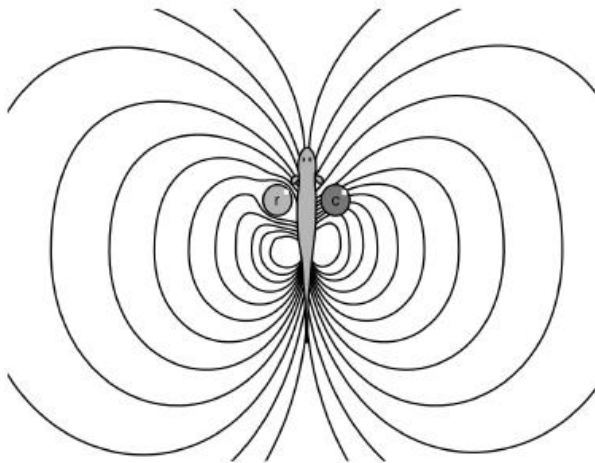
Obrázek 1 Rozšíření elektroreceptce u obratlovců a základní charakteristiky elektroreceptivních systémů (zdroj: Albert and Crampton, 2005)

3.2.1 Typy elektroreceptce

Jsou známy dva typy elektroreceptce. Prvním typem je pasivní elektroreceptce. Zvířata s pasivní elektroreceptcí se orientují ve vodním prostředí díky detekci externího elektrického pole, které je produkováno živými či neživými objekty. Pasivní elektroreceptce se od druhého typu elektroreceptce, aktivní elektroreceptce, liší tím, že zvíře nemusí produkovat vlastní elektrické pole. V rámci elektroreceptivních rybovitých obratlovců se tedy jedná o detekci nízkofrekvenčních elektrických polí, které jsou produkovány elektrogenními rybovitými obratlovci, a to pomocí ampulárních elektroreceptorů. Příkladem je elektroreceptivní sumec, který se živí elektrogenními zástupci řádu Gymnotiformes (Albert and Crampton, 2005).

Pasivní elektroreceptce je u obratlovců spojena s běžnou sestavou periferní a centrální nervové soustavy, ve které jsou zahrnuty receptory vláskových buněk. Ty jsou inervovány aferentními nervy postranní čáry, které vedou do primárních cílů v mozku. Cílem těchto vláken jsou především konkrétní jádra v zadním mozku, mezimozek a thalamus (Albert and Crampton, 2005).

Druhým typem je elektrorecepce aktivní (Obr. 2). Slabě elektrické ryby, to znamená jedince, jejichž elektrický výboj nepřesahuje několik milivoltů, se orientují a komunikují pomocí vlastně vytvořeného elektrického pole a elektroreceptorů, které zpracovávají elektrické stimuly z okolního prostředí. Tento kombinovaný systém elektrorecepce a elektrogenese je využíván k detekci okolních objektů tím, že registruje změny ve vlastně vytvořeném elektrickém poli, nebo se používá k elektrokomunikaci či predaci. V kontrastu s elektrorecepce pasivní se aktivní elektrorecepce vyvinula pouze u dvou řádů rybovitých obratlovců. Jedná se o dva řady v rámci Teleostei (kostnatých ryb) a to Mormyriiformes (rypounovití) a Gymnotiformes (nahohřbetí) (Albert and Crampton, 2005).



Obrázek 2 Schéma aktivní elektrorecepce. Objekty s větším odporem než voda (r, objekt nalevo) produkují „stín“ a elektroreceptory tuto změnu vnímají jako redukci intenzity elektrického pole. Objekty s menším odporem než voda (c, objekt napravo) zabraňují proudění elektrické pole dále a vytváří „hot spot“. Elektroreceptory pak vnímají tyto změny jako zesílení intenzity elektrického pole (zdroj: Stoddard, 2009)

Aktivní elektrorecepce funguje tak, že elektrické pole vytvořené rybovitým obratlovcem je narušeno okolními objekty, které mají buď větší nebo menší odpor než voda. Na tyto změny v poli jsou rybovití obratlovci velice citliví. Objekty s větším odporem než voda vytvářejí v elektrickém poli jakýsi „stín“, což je elektroreceptory na kůži vnímáno redukcí intenzity elektrického pole (Stoddard, 2009).

Naopak objekty, které mají menší odpor než voda, vytvářejí na kůži elektrický „hot spot“. Vlna vlastního elektrického pole tak nemůže postupovat dále, a tudíž tuto změnu v elektrickém poli elektroreceptory vnímají jako zesílení. Mozek živočicha poté zpracuje signály, které sem byly přivedeny z elektroreceptorů, a díky tomu samotný živočich určí umístění, vzdálenost, velikost, materiál a tvar okolních objektů (Stoddard, 2009). Aktivní elektroreceptce je vnímavá vůči blízkým objektům. Díky tuberózním elektroreceptorům s vysokou vnímavostí je tak rozsah elektrokomunikace mnohem větší než rozsah elektrolokace (Albert and Crampton, 2005).

3.2.2 Elektroreceptory

Elektroreceptory jsou orgány, které jsou schopny detekovat elektrické pole. Tyto orgány se skládají z malé prohlubně na kůži, na jejímž dně se nachází soubor senzoricých buněk, které se chovají jako miniaturní voltmetry (Nelson, 2011). Elektroreceptory reagují na typické elektrické stimuly, jakožto na stimuly sociální, pasivní či cizí, nebo reagují na aktivní narušení vlastního elektrického pole objektem, který má vyšší nebo nižší elektrickou vodivost než okolní prostředí, což je v našem případě voda (Bullock, 2005). Strukturou se elektroreceptory podobají vláskovým buňkám postranní čáry (Stoddard, 2009). Jsou různé teorie, které naznačují, že vznikly modifikací právě těchto vláskových buněk, nicméně jejich embryonální vývoj není dostatečně prozkoumán, aby tato teorie byla potvrzena (Baker et al, 2013).

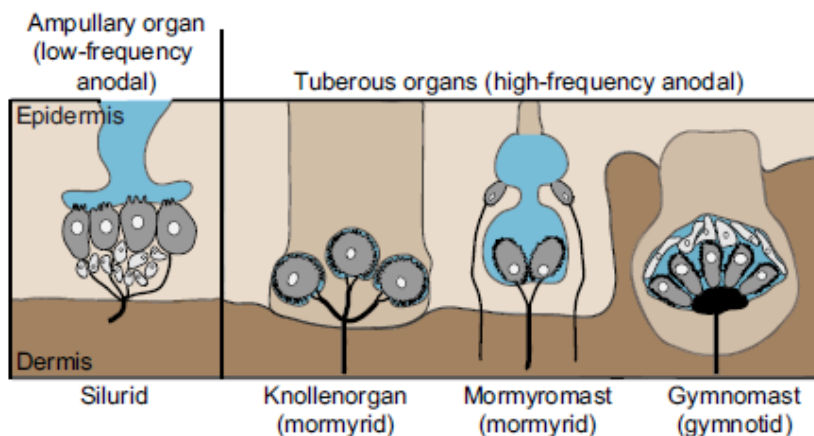
Elektroreceptory jsou stejně jako elektrocyty, buňky schopné produkovat elektřinu, pod vlivem hormonálních faktorů a mnoho těchto elektrosenzorických buněk jsou vnímavé vůči částem frekvenčního spektra. Elektroreceptory jsou ovlivněny zejména hormony steroidní povahy a díky tomu jsou v souladu s elektrickým výbojem, díky čemuž se udržuje smyslová ostrost. Zajímavé také je, že zvýšená hladina steroidních hormonů v těle během období páření způsobuje změnu ladění ampulárních elektroreceptorů. Toto platí zejména pro samce rejnoků, u kterých steroidní hormony způsobují snížení senzitivity elektroreceptorů vůči kořisti a větší vnímavost vůči elektrickým signálům vydávaných samicí stejného druhu (Stoddard, 2009).

Napříč všemi rybovitými obratlovci se vyvinulo několik typů elektroreceptorů, jež byly na základě prostředí, ve kterém jedinci žijí, různě modifikovány.

3.2.2.1 Tuberózní a ampulární elektroreceptory

Tuberózní elektroreceptory jsou uzpůsobeny k detekci vysokofrekvenčních signálů vlastního elektrického pole nad 30 Hz (Bullock 2005). Toto je charakteristické pro aktivní elektrické snímání, jež je využíváno při aktivní elektrolokaci (Sawtell et al., 2005). Tento typ elektroreceptorů má mnoho morfologických variací, například Knollenovy orgány a mormyromasty u řádu Mormyriiformes (Obr. 3). Všechny variace ale mají společné to, že jejich elektroreceptivní buňky se nachází v intraepidermální dutině, kterou obklopují buňky epidermální (Baker et al., 2013).

Ampulární elektroreceptory jsou na rozdíl od tuberózních elektroreceptorů přizpůsobeny k vnímání elektrických signálů o nízkých frekvencích a to do 20 Hz, jež jsou za prvé produkovány jinými zdroji (Bullock, 2005) a za druhé jsou základem pasivního elektrického snímání, které je využíváno při pasivní elektrolokaci (Lewis, 2014). Tyto elektroreceptory vnímají pole, která jsou vytvářena svalovou a ventilační činností okolních organismů a díky tomu pro pasivní elektroreceptci není potřeba vlastně generovaných elektrických signálů pro orientaci (Stoddard, 2009). Elektrický proud, který proudí okolo těla rybovitého obratlovce, způsobí depolarizaci buněk v elektroreceptorech, což způsobí tok vápníkových iontů přes kanálky, které jsou řízeny elektrickým napětím. Následně se uvolní neurotransmitery, které přenesou vjem do mozku, kde dojde ke zpracování (Sawtell et al., 2005). Ampulární receptory obsahují elektroreceptorní buňky s apikálním kinociliem a mnoha variacemi apikálních mikroklků. Ty se nachází na dně kanálku vyplněným vodivým rosolem, který ústí na povrch kůže (Baker et al., 2013).

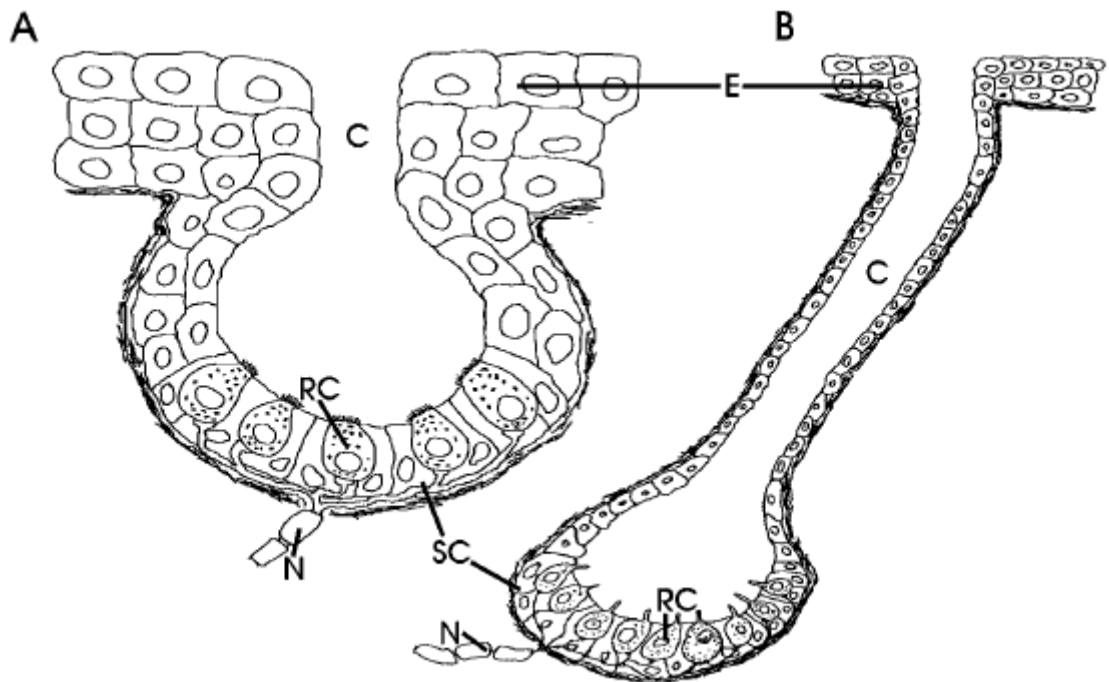


Obrázek 3 Morfologické variace ampulárních a tuberózních elektroreceptorů. Modrá barva označuje rosol, bílá podpůrné buňky, šedá receptivní buňky a černá aferentní vlákna (zdroj: Baker et al., 2013)

3.2.2.2 Lorenziho ampule

Tyto specifické elektroreceptory, jež se dají zařadit mezi elektroreceptory ampulární kvůli jejich morfologické podobnosti, jsou charakteristické pro podtřídu Elasmobranchii (Obr. 4). Vyznačují se prodlouženými epitelovými kanálky, které jsou zakončené velkým množstvím alveol rozdělených do několika shluků. Tyto alveoly obsahují stovky receptorních buněk (Albert and Crampton, 2005).

Kanálky, kterými receptor komunikuje s vnějším prostředím, jsou vystlány dlaždicovým epitelem. Ten je charakterizován těsným spojením buněk, což zaručuje vysokou odolnost (Collin and Whitehead, 2004). Kanálky jsou vyplněny sacharidovým rosolem, který se rozpíná do všech směrů a poskytuje tak efektivní způsob analýzy elektrického pole okolo jedince. U některých mořských zástupců se nachází až 400 kanálků v jednom shluku alveol. U žraloků se vyskytují nejčastěji na hlavě, kdežto u rejnoků je jejich výskyt rozšířen i na prsní ploutve (Collin and Whitehead, 2004). U některých žraloků mají Lorenziho ampule také funkci termorecepce (Albert and Crampton, 2005).



Obrázek 4 Porovnání anatomické stavby ampulárního elektroreceptoru (A) a Lorenziho ampule (B). C – kanál, E – epidermis (kůže), N – nerv, RC – receptivní buňka, SC – podpůrné buňky (zdroj: Collin and Whitehead, 2004)

3.2.2.3 Elektroreceptory u mihulí

U mihulí se elektrosenzorický systém vyvinul pouze u řádu *Petromyzontiformes*, jehož elektrosenzorický systém má primitivnější vlastnosti než systém u čelistnatců. Neobsahují žádné struktury spojené s elektrorepcí, a to jak v centrální či periferní soustavě, ale s čelistnatci mají podobnou centrální elektrosenzorickou cestu, a to včetně elektrosenzorického jádra. To se nachází v mozku a stejně jako u čelistnatců mají elektrosenzory u mihulí aferentní a eferentní vlákna, která jsou s tímto jádrem spojena (Albert and Crampton, 2005).

Elektroreceptory, které se vyskytují na periférii u dospělých mihulí, vypadají jako malé zduřeniny a nazývají se koncové svazky (z anglického „end buds“). Tyto svazky jsou rozmístěné po celém těle, ale nejvíce jsou zastoupeny na hlavové části. Každý ze svazků se skládá z 3 – 25 tenkých vláskových buněk, které jsou obklopeny souborem podpůrných buněk, a jsou inervovány nervy laterálního senzorického systému. U rodů *Lampetra* a *Petromyzon* jsou receptory vnímavé vůči nízkým frekvencím elektrického pole (okolo 1 Hertz), které mají spojitost se zvýšením či snížením behaviorálních aktivit. Larvy těchto rodů sice nemají dobře vyvinuté koncové svazky, ale mají receptivní buňky v kůži, které reagují na elektrické stimuly, a narozdíl od dospělých jedinců nemají postranní čáru (Albert and Crampton, 2005).

3.2.2.4 Adaptace ampulárních elektroreceptorů na prostředí u Elasmobranchii a Teleostei

U obou skupin je stavba celkově rozdílná na základě prostředí. Teleostei, kteří se vyskytují zejména ve sladké vodě, mají kratší kanálky s menším počtem receptorových buněk na bazálním povrchu elektroreceptoru, kdežto mořští Elasmobranchii mají kanálky delší a také mají více receptorových buněk. Každý orgán či shluk receptorů u Teleostei inervuje pouze jedno aferentní vlákno, kdežto u Elasmobranchii až 15 aferentních vláken (Collin and Whitehead, 2004).

Mnoho elektroreceptivních druhů také ukazuje vysokou škálu variací v počtu elektroreceptorů a jejich rozmístění. Tuto skutečnost spíše ovlivňuje přirozené prostředí a lovné strategie než fylogenetické vztahy. Rejnoci a parejnoci jsou dorzoventrálně zploštělí, tudíž jejich elektroreceptory vnímají spíše horizontální komponenty, respektive komponenty z dorzální a ventrální strany těla. Oproti tomu žraloci mají kuželovité tělo, což elektroreceptorům umožňuje detekovat elektrické pole ze tří dimenzí (Collin and Whitehead, 2004).

Rejnoci, kteří se živí zejména bentickými bezobratlými, jsou vybaveni vysoce citlivými elektroreceptory na ventrální straně. Jejich umístění je zejména okolo úst, což umožňuje rejnokům se lépe orientovat, manipulovat a pozřít kořist, která je zahrabaná v substrátu. Existují i rejnoci, kteří se živí více pohyblivou kořistí. Ti mají elektroreceptory méně citlivé, protože smysl elektrorecepce je z velké části nahrazen zrakem (Collin and Whitehead, 2004).

Žraloci kladivouni z čeledi Sphynidae, kteří jsou specifictí svou anatomickou stavbou hlavy, představují jakýsi přechodný článek mezi zploštělými bentickými rejnoky a parejnoky a kuželovitými pelagickými žraloky modrouny z čeledi Carcharinidae. Kladivouni mají více elektroreceptorů na ventrální straně hlavové části podobně jako rejnoci a parejnoci, kdežto modrouni mají elektroreceptory jak na ventrální, tak i na dorzální části. Tyto rozdíly v rozmístění elektroreceptorů jsou pravděpodobně spojené s lovnými strategiemi těchto žraloků (Collin and Whitehead, 2004).

Druhy, které obývají větší hloubky, mají více elektroreceptorů. Je to dáno tím, že do hloubek jejich přirozeného výskytu nedosahuje sluneční světlo, tudíž se v tmavých vodách spoléhají spíše na elektroreceptory než na další smysly. S větší hloubkou souvisí i různé modifikace elektroreceptorů, které se nachází primárně na hlavové části a jsou využívány k vyhledávání kořisti. Větší počet alveol a velikost elektroreceptorů vede ke zlepšení citlivosti a snazší orientaci (Collin and Whitehead, 2004).

Délka kanálků v elektroreceptorech je rozdílná u sladkovodních a mořských zástupců, což je bráno jako adaptace na zvýšenou senzitivitu (Collin and Whitehead, 2004). Vysoký obsah iontů ve slané vodě poskytuje výbornou elektrickou vodivost v mořském prostředí, kdežto sladká voda, která má obsah iontů menší, má elektrickou vodivost podstatně slabší (Harris et al., 2015). Dlouhé kanálky u mořských Elasmobranchii způsobují jakési oslabení elektrického pole vzhledem k vysoké odolnosti stěn kanálků a nízké odolnosti rosolovitého jádra. Ampulární elektroreceptory proto mají lepší citlivost k napěťovým gradientům, jelikož se tu z důvodu slabé odolnosti kůže malý transepidermální rozdíl v napětí mezi vnitřním prostředím živočicha a okolní vodou. U sladkovodních Teleostei je odolnost větší vzhledem k osmoregulaci. Jejich kůže zaručuje lepší odolnost než vnitřní tkáň, tudíž dlouhé kanálky nejsou třeba a postačí jim kanálky krátké (Collin and Whitehead, 2004).

Jelikož se Elasmobranchii nachází ve vyšších příčkách potravního řetězce, tak mají málo přirozených predátorů. Díky tomu není vývoj komplikovaných mechanismů pro detekci potenciálních predátorů tak intenzivní a začíná až při dosažení určité velikosti. Embrya Elasmobranchii jsou velice často vystavena predaci, kdy jsou ohrožena zejména dalšími zástupci Elasmobranchii, dále také Teleostei a i některými mořskými savci. Útok na vajíčka je vyvoláván cirkulující vodou okolo samotného vajíčka s embryem, která vysílá signály predátorům. Zárodky se predaci vyhnou zastavením všech ventilačních proudů, což embryo učiní netečnými vůči lokalizaci predátory (Collin and Whitehead, 2004).

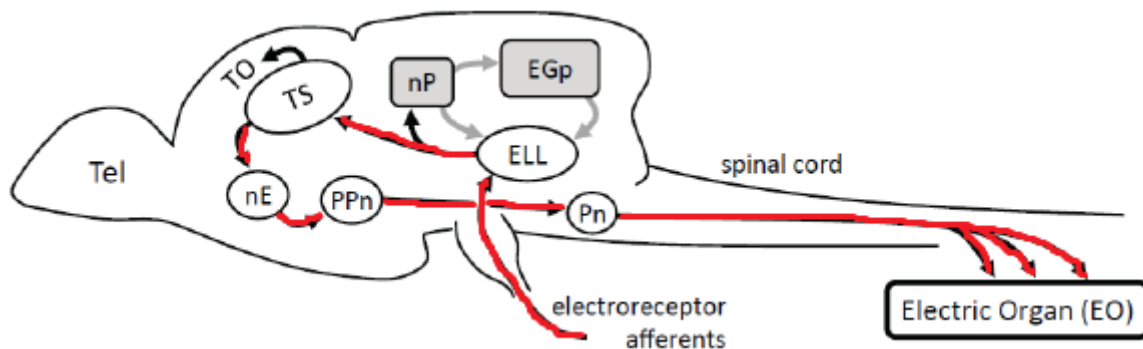
3.2.3 Elektroreceptorní systém

Pojmem elektroreceptorní systém se rozumí řada mnoha senzoričtých neuronů v malém smyslovém orgánu, z něhož vedou aferentní axony do mozku, a to přes nervy postranní čáry (Bullock, 2005). Inervace elektroreceptorů je zajišťována právě těmito aferentními nervy, a to buď předními, nebo zadními nervy postranní čáry. Z tohoto hlediska tedy inervace závisí na umístění elektroreceptoru na živočichovi. Podobně jsou inervovány i mechanosenzorické vláskové buňky (Baker et al., 2013).

Tyto nervy projektují vzruchy do zadního mozku, kde se nachází elektrosenzoričtý lalok, který je součástí postranní čáry (Obr. 5). Tyto nervy zahrnují dvě funkční podskupiny, t – vlákna a p – vlákna (Lewis, 2014). Některé reakce elektroreceptorů na vnější stimuly zvyšují pravděpodobnost vyslání dalšího nervového impulsu, a to přes p – vlákna. T – vlákna oproti p – vláknům reagují tak, že se odezva na každý nervový impuls zkrátí (Bullock, 2005).

Axony těchto vláken se v tomto elektrosenzoričtém laloku rozdělují do třech směrů a končí ve třech různých částech laloku, a to v centrálním mediálním segmentu, centrálním laterálním segmentu a laterálním segmentu. Čtvrtý segment elektrosenzoričtého laloku, mediální segment, získává vzruchy z elektroreceptorů. Pyramidální nervy elektrosenzoričtého laloku vyčnívají do torus semicircularis, což je struktura tkání ve středním mozku, odkud nadále nervová vlákna pokračují do optic tectum, další struktury tkání, a odtud do vyšších mozkových oblastí. Z optic tectum vede vlákno do elektrosenzoričtého jádra a dále do dvou pacemakerových jader. Pacemakerová jádra jsou velice důležitá, protože odtud jsou přes míchu řízeny frekvence elektrických výbojů (Lewis, 2014).

Inervace elektroreceptorů je tedy u živočichů schopných elektrorecepce a zároveň elektrogenese úzce spjata s tvorbou elektrických výbojů.



Obrázek 5 Transport vzruchů v mozku. ELL – elektrosenzorický lalok, TS – torus semicircularis, nE – elektrosenzorické jádro, PPn a Pn – pacemakerová jádra. Červeně je vyznačená cesta vzruchu (zdroj: Lewis, 2014)

3.3 Elektrogenese

Zatímco všechna zvířata produkují elektřinu díky nervům a jejich aktivitě, tak pouze malé množství druhů rybovitých obratlovců má vyvinuté speciální tkáně, díky kterým vytvářejí elektrické pole ve vodním prostředí mimo vlastní tělo (Stoddard, 2009). Elektrogenese je narozdíl od elektrorecepce schopnost, díky které si je živočich schopný vytvořit vlastní elektrické pole, které má typickou dvoupólovou charakteristiku. Toto elektrické pole je velice často využíváno k aktivní elektrorepci, což je rozpoznávání objektů pomocí vlastně vygenerovaného elektrického pole, případně také k navigaci či komunikaci (Albert and Crampton, 2005).

Rybovití obratlovci jsou zastoupeni více než 300 000 druhy, přičemž přibližně 350 jich je elektrogenetických. Mnoho elektrogenetických zástupců je také elektroreceptivních, tudíž se dá říci, že jejich elektrický smysl je využíván na maximum. Na druhou stranu existuje ale mnoho elektroreceptivních druhů, které nejsou elektrogenické a jedná se o některé druhy podtřídy Elasmobranchii a někteří zástupci sumců řádu Siluriformes (Nelson, 2011). Zvláštností jsou nebehledi rodu *Astroscopus*, kteří jsou schopni produkovat silné elektrické výboje sloužící k odstrašení predátorů a navzdory tomu nejsou schopni elektrorecepce (Stoddard, 2009).

Každý elektrický výboj vytváří stručný obraz okolního prostředí, což umožňuje rybám, které žijí v rychle měnícím se prostředí, stopovat pohybující se objekty. Zástupci řádu Gymnotiformes, kteří obývají zejména rychlé toky, přeje a vodopády, mohou vytvářet 1000-2000 výbojů za sekundu, kdežto druhy žijící v pomalých tocích vytváří 2-20 výbojů za stejné časové období (Stoddard, 2009).

3.3.1 Rozdělení elektrogenetických rybovitých obratlovců

Rybovití obratlovci se dají na základě typu elektrických výbojů rozdělit do dvou skupin. První skupinou jsou takzvané pulsové typy, kteří mají tvorbu výboje nepravidelnou a často v dlouhých intervalech. Intervaly mohou být delší než samostatný výboj. Druhou skupinou jsou typy vlnové, jejichž výboje mají mezi sebou intervaly pravidelné a krátké (Bullock, 2005).

Mimo typu elektrických výbojů mohou být rybovití obratlovci rozdělení i na základě síly elektrického výboje, a to na silně elektrické ryby, které produkují elektrické výboje o síle od 10 do 600 voltů, a slabě elektrické ryby, jejichž výboje jsou velmi slabé a nepřekračují sílu několika milivoltů. Vyskytují se jak v oceánech, tak i ve sladkých vodách. V mořském prostředí jsou rozšíření převážně silně električtí zástupci, například již zmínění nebehledi rodu *Astroscopus* a někteří rejnokovití. Silně elektrické zástupce nalezneme také ve sladkých vodách Jižní Ameriky, kde žijí paúhoři električtí, a Afriky, kde se vyskytují sumci rodu *Malapterurus*. Většina slabě elektrických jedinců se vyskytuje v řekách Jižní Ameriky a Afriky (Nelson, 2011).

Silné výboje, produkované elektrickými úhoři a dalšími rybovitými obratlovci, slouží k usmrcení či omráčení kořisti (Bullock, 2005). Parejnoci, paúhoři a električtí sumci vytvářejí silné výboje v rámci sta voltů, které jsou schopny kořist omráčit a znemožnit jí útek. Električtí úhoři jsou schopni produkovat jak silné, tak i slabé výboje, přičemž slabé využívají pro elektrolokaci a elektrokomunikaci, kdežto silné produkují během útoku na kořist či při obraně (Stoddard, 2009). Silně elektrické ryby mají silné vrstvy tukových a spojovacích tkání, které izolují životně důležité orgány od těch elektrických. Jelikož elektrické proudy mají tendenci pronikat místy s nízkým odporem, tak okolo těch míst s odporem vyšším jen proudí. Ochrana před vlastními elektrickými šoky není tedy dokonalá. Například električtí úhoři občas reagují škubnutím na své vlastní elektrické výboje, a to díky aktivaci svalových vláken či motorických nervů (Nelson, 2011).

Využití slabých elektrických výbojů je vázáno na lov kořisti a obranu před predátory, kdy díky výbojům dojde ke zmatení a dezorientaci kořisti či predátora. Slouží také k lokaci kořisti, která je například zahrabaná v substrátu, čímž není vizuálně zachytitelná. Slabě elektrické výboje slouží tedy k elektrolokaci a elektroorientaci, která je úzce ve spojení s orientací podle zemského magnetického či elektrického pole. Dále slabé výboje mohou mít využití při sociálních interakcích, při snímání počasí, vnímání zemětřesení či vzdálených blesků (Bullock, 2005).

Mezi slabě elektrické ryby patří pár zástupců Elasmobranchii a pár zástupců sumců řádu Siluriformes, ale nejvíce početné druhové zastoupení je u řádů Mormyriiformes a Gymnotiformes (Stoddard, 2009).

3.3.2 Elektrocyty

Buňky, které jsou schopny si vytvořit vlastní elektrické pole, se nazývají elektrocyty (Bullock, 2005). Elektrické pole vzniká díky aktivní synchronizaci těchto buněk v elektrickém orgánu, kde jejich počet dosahuje až několika tisíců (Nelson, 2011). Elektrocyty se embryonicky vyvinuly ze svalových buněk, takzvaných myocytů. Jak se vytvářel elektrický orgán, tak se myocyty shlukly dohromady, přestaly tvořit proteiny pomáhající při kontrakci svalů a zároveň přestaly tvořit sarkomery, jež jsou charakteristické pro kosterní svalovinu. Jejich membrány se sloučily a vznikly v nich iontové kanálky (Stoddard, 2009). Narozdíl od neuronů, jež jsou optimalizované pro pohyb informací skrz axony a dendrity, jsou elektrocyty uzpůsobeny pro transport informací mimo buňku (Stoddard and Markham, 2008).

Aktivní membrána elektrocytu je velice spletitá. Díky spletitosti se zvětšuje plocha a na jejím povrchu ústí iontové kanálky. Tyto kanálky slouží jako hlavní cesta, kterou proudí výboj mimo elektrocyt (Stoddard and Markham, 2008). Zároveň iontovými kanálky proudí sodíkové a draslíkové náboje, díky kterým se udržuje stálost v elektromagnetickém prostředí (Bullock, 2005). Kanálky v elektrocytech podstoupily značný vývoj, a to včetně specializace pro produkci komunikačních signálů v rámci druhů a pohlaví (Stoddard and Markham, 2008).

Každá skupina elektrocytů má v elektrickém orgánu různé morfologické uspořádání, což má dopad na způsob vysílání elektrických výbojů (Catania, 2015a). Pokud jsou elektrocyty v elektrickém orgánu seřazeny sériově, tak elektrický výboj může uniknout pouze na koncích orgánu. Elektrické pole je tedy vnímáno zejména na těch místech, kde uniká výboj z elektrických orgánů. Takový omezený prostor elektrické stimulace zanechá většinu těla rybovitého obratlovce neschopnou detekovat objekty v prostředí okolo sebe (Stoddard and Markham, 2006).

Aby se daly tyto objekty zachytit, tak živočich potřebuje nechat proniknout výboje skrz strany na těle a u jedinců s dlouhými elektrickými orgány dokonce i samotnými orgány. U těchto živočichů jsou elektrocyty seřazeny paralelně. Většina zástupců řádu Gymnotiformes má nedokonalou izolaci okolo elektrických orgánů. To znamená, že nějaké výboje neuniknou jen na stranách elektrického orgánu, ale mohou se protáhnout i skrz, kdy se v důsledku vytvoří jakési transdermální elektrické pole okolo celého povrchu těla (Stoddard and Markham, 2006).

Elektrické orgány a elektrocyty se zřejmě vyvinuly z elektoreceptivních buněk. Tento vývoj má dle výzkumů původ u sady vysoce aktivních kosterních svalů, které projevovaly dostatečnou elektrickou aktivitu, jež byla zachytitelná dalšími druhy rybovitých obratlovců. Schopnost detekce tedy už dříve sloužila k navigaci a komunikaci, a to zejména v tmavých a kalných vodách (Nelson, 2011).

3.3.3 Elektrický výboj

Externí elektrické pole je vytvářeno aktivací elektrocytů. Proudové aktivované elektrocyty tak přetváří celé tělo elektrické ryby na zdroj, který rozšíří elektrinu. Elektrické výboje tak vytvoří elektrické pole okolo zvířete, jež má dvoupólový charakter, a obklopí hlavu a ocas tak, že hlavová část bude pozitivně nabitá a ocasní část nabitá negativně. Rovina, kde je napětí nulové, se může nacházet na několika místech. U řádu Mormyriiformes se nachází blízko ocasní ploutve, kdežto u většiny zástupců řádu Gymnotiformes se nachází na bázi ocasního výběžku, kaudálního zakončení řitní ploutve (Albert and Crampton, 2005).

3.3.3.1 Tvorba elektrického výboje

Každý elektrocyt je inervován páteřním motoneuronem, který tvoří synapse na stopce. Úkolem stopky je projekce akčního potenciálu z vnitřní stany membrány elektrocytu na stranu vnější, čímž se tedy tvorba akčního potenciálu zahajuje na inervované straně membrány. Když elektrocyty s pomocí stopky vyšlou akční potenciál, tak do buňky proniknou z extracelulárního prostoru pozitivně nabitě sodíkové ionty. Na tento jev je odpovězeno transportem záporně nabitého draslíkového iontu, který putuje z celulárního prostoru mimo buňku. Tato odpověď je typická jako u většiny akčních potenciálů. Dojde k repolarizaci buňky, tudíž vnitřní prostor je kladně nabitý a vnější prostor záporně nabitý. Kanálky, přes které putovaly sodíkové a draslíkové ionty, se uzavřou a tím se ukončí i akční potenciál (Stoddard and Markham, 2008).

Čistý tok kladného náboje je vyslán ve směru k hlavové části rybovitého obratlovce. Tento tok zapříčiní to, že hlavová část bude pozitivně nabitá vůči ocasu, který bude záporný. Elektrický náboj ve vodním prostředí, stejně jako náboj uvnitř živočicha, tím pádem bude pozitivní u hlavové části a záporný u ocasu. Některé druhy rybovitých obratlovců mohou vysílat i druhý opožděný akční potenciál na oponující membráně. Tento akční potenciál vede k produkci druhého elektrického výboje, který je naopak veden směrem k ocasu. Během tohoto děje se póly na živočichovi prohodí a hlavová část se stane záporně nabitou a ocas se nabije kladně (Stoddard and Markham, 2008).

Produkce elektrického výboje není nijak energeticky náročná, protože otevřené iontové kanálky umožňují transport sodíkových a draslíkových iontů k jejich elektrickým a chemickým gradientům. Energie potřebná na vytvoření elektrického výboje pochází spíše od transportu těchto iontů na tu stranu membrány, na které byly původně. Pro většinu rybovitých obratlovců produkce elektrického výboje sebere 2 – 4 % jejich energetických zásob (Stoddard, 2009).

Tvorba elektrického výboje u rybovitých obratlovců je pod kontrolou pacemakerového jádra v zadním mozku. Pacemakery jsou jedním z nejvíce stabilních biooscilátorů, které byly kdy poznány (Stoddard, 2009). Jádro pacemakeru se skládá ze dvou typů neuronů. Pacemakerových neuronů, které se nachází uvnitř jádra, a předávacích neuronů, jejichž axony předávají membránové akční potenciály do míchy, kde se v důsledku přenosu potenciálu aktivují míšní motorické neurony. Neurony pacemakerové a předávací jsou spojené přes mezerový spoj (gap junction), což podporuje synchronní vysílání potenciálu napříč všemi neurony v pacemakerovém jádře (Salazar et al., 2013).

Pacemakerové jádro je pod kontrolou, a to pod kontrolou dvou prepacemakerových jader. Jejich vzruchy mohou zvolna nebo okamžitě zrychlit frekvenci tvorby elektrického výboje a u některých rybovitých obratlovců frekvenci snížit či dokonce potlačit, což v důsledku vede k zastavení tvorby výbojů (Salazar et al., 2013)

3.3.3.2 Hormonální faktory

Na tvorbu elektřiny u rybovitých obratlovců mají vliv i některé hormony. Steroidní hormony kontrolují rozdíly ve tvarech elektrických vln a androgeny mají vliv na pacemakerové neurony, které produkují typické samčí výboje. U samic je změna vln pod kontrolou estrogenů. U některých druhů mají androgeny vliv i na morfologickou stavbu elektrických orgánů, díky čemuž se elektrocyty zvětšují, což znamená silnější elektrické výboje. Díky tomu se mohou jedinci opačného pohlaví během námluv lépe najít (Stoddard, 2009).

Někteří zástupci řádu Gymnotiformes jsou náchylní na melanokortiny, hormony vytvářené podvěskem mozkovým. Melanokortiny jsou schopné během minuty přetvořit elektrocyty tak, že jsou schopny zvýšit sílu elektrického výboje až o 300 % (Stoddard, 2009). Melanokortiny mají širokou škálu funkcí jak v centrálním, tak i periferním nervovém systému. Pod melanokortiny patří adrenokortikotropní hormon, zkráceně ACTH, a alfa-, beta-, a gama-hormony stimulující melanocyty, zkráceně MSH. Melanokortiny ovlivňují funkce sociálních signálů, například mají vliv na ztmavení povrchu kůže u severské ryby *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758). Vlnová elektrická ryba *Brachyhypopomus pinnacuadatus* (Hopkins, 1991) řádu Gymnotiformes má dvoufázový puls, jehož druhá fáze má rozdílnou amplitudu a trvání. Tato změna, způsobena vlivem melanokortinů, je snadno zpozorovatelná mezi jednotlivci s různými denními biorytmy, kteří také různě reagují na sociální a environmentální stimuly (Markham et al., 2009).

U *B. pinnacuadatus* má přímý vliv na funkci elektrocytů pouze ACTH, který reguluje pulsy během výboje. Vliv na modifikaci elektrického výboje má i serotonin, jehož vliv je spíše nepřímý. Serotonin stimuluje uvolňování melanokortinů do periferní cirkulace, čímž bylo potvrzeno, že dráha hypotalamus – hypofýza – nadledviny je spojena s centrální aktivitou serotoninu a modulací elektrických výbojů. Díky stimulaci dráhy hypotalamus – hypofýza – nadledviny se uvolňují hormony a faktory, které následně uvolňují kortikotropin a thyrotropin. Tyto hormony pak stimuluji funkci hypofýzy, která následně uvolní jak ACTH, tak i alfa – MSH (Markham et al., 2009).

3.3.4 Regulace a rozdíly elektrických polí

Elektrická pole abiotického původu jsou přítomna téměř v každém vodním prostředí. Mnoho abiotických polí se skládá z komponentů stejnosměrného proudu a slabě frekvenčního střídavého proudu, a to v rozsahu méně než několika cyklů za sekundu, které se udávají v Hertzech. Podnětem pro tvorbu těchto polí jsou geochemické procesy a tok vody okolo magnetického pole Země (Albert and Crampton, 2005). Elektrický proud se tvoří díky rozdílu koncentrace iontů mezi vnějším prostředím a vnitřním prostředím živočicha. Stálý stejnosměrný proud obklopuje organismus a je výsledkem iontových úniků skrz sliznatou membránu, která se nachází v ústech, žábrech nebo kloace. Průnik iontů z vnitřního prostředí do vnějšího je lokalizován pouze na tyto oblasti, protože kůže je pro ionty relativně nepropustná (Harris et al., 2015). Díky výměně iontů v těchto oblastech tak nastává k větším rozsahům elektrického pole (Bedore and Kajiura, 2013).

Oblast okolo žaber, ústní dutiny a hltanu, se nazývá jako orofaryngeální (Bedore and Kajiura, 2013). Tato oblast je místem s největší aktivní výměnou iontů v rámci osmoregulace, a tudíž jsou iontové potenciály v oblasti žaber větší než ve zbytku těla (Harris et al., 2015). Rytmičké smršťování a rozšiřování tvářových a hltanových dutin během dýchání sliznatou membránu v orofaryngeální oblasti střídavě odkrývá a zakrývá a výsledkem tohoto procesu je změna stálého elektrického pole okolo živočicha (Bedore and Kajiura, 2013). Stálý stejnosměrný proud se upravuje také rytmickým pohybem ploutví. Díky svalové kontrakci a akčním potenciálům vzniká po celém těle právě tento stejnosměrný proud, který je využíván predátory k odhalení a lokalizaci kořisti ve vysoce vodivém mořském prostředí (Bedore and Kajiura, 2013).

Elektrické pole je obvykle větší u obratlovců než u bezobratlých, a to vzhledem k rozdílné osmoregulační strategii (Harris et al., 2015). Bezobratlí a Elasmobranchii jsou osmokonformní s okolním prostředím, což má za následek menší tok iontů a tím pádem i tvorbu slabšího elektrického pole. Teleostei mají vnitřní prostředí hypertonické vůči vnějšímu, čímž je tok iontů větší a elektrické pole silnější (Bedore and Kajiura, 2013).

V mořské vodě vzniká elektrické pole na základě uvolnění nabitých iontů z biologického zdroje do vodivého prostředí. Vodivé podmínky slané vody umožňují rozšiřování výbojů od biologického zdroje, které pak fungují jako signály odhalující kořist nebo jako signály k zapuzení predátora. Mořští živočichové uvolňují ionty během normálních procesů osmoregulace, která se děje především na žábrech, v trávicí soustavě, zejména v kloace, a v oblasti ledvinových žláz (Bedore and Kajiura, 2013).

Rozsah a frekvence elektrických polí se liší napříč rody a také napříč jednotlivci (Bedore and Kajiura, 2013). Slabě elektrické ryby dokáží přizpůsobit elektrické výboje k lokalizaci stejného druhu a potenciálních partnerů. Úpravou iontových potenciálů, produkovaných během ventilace, se zahrabané samice trnuch stanou odhalenými vůči samcům, a to i když další smyslové podněty nejsou přítomny. Samice trnuch také dokáží používat slabé výboje k hledání jedinců stejného druhu. Tato schopnost je potvrzena jak u rejnoků, kteří také dokáží detekovat slabé elektrické výboje jedinců stejného druhu během sociálních a reprodukčních interakcí, tak i trnuch, jež nemají elektrický orgán sloužící ke komunikaci (Collin and Whitehead, 2004).

Rozdíly v síle a rozsahu elektrických polí v rámci jedinců jsou menší. Důvodem jsou rozdíly v umístění elektrocytů, rozdílné fyziologické potřeby a také stres (Bedore and Kajiura, 2013). Každý taxon má své charakteristické výboje a u některých taxonů se liší také v rámci mezi pohlavím. Někteří samci jsou schopni změnit tok svých výbojů, kterými pak dávají najevo svou kvalitu a tím zvýšit šanci během námluv (Stoddard, 2009).

3.3.5 Rušení elektrických signálů

U mnoha vlnových druhů elektrických ryb byla zpozorována takzvaná „jamming avoidance response“, což je behaviorální úkaz, který se dá volně přeložit jako „snaha vyhnout se rušení signálu“. Toto chování se projevuje tehdy, když se dva nebo více jedinců setkají v rozsahu elektrických polí ostatních a frekvence polí je u všech jedinců stejná nebo velmi podobná. Každý jedinec během této interakce změní frekvenci elektrického pole tak, aby se rozdíly ve frekvencích podstatně zvýšily. Touto úpravou každá ryba zjistí, které elektrické pole patří jí a které ostatním (Bullock, 2005).

Důvodem této úpravy elektrického pole je to, aby si jedinec udržel svou originální a typickou frekvenci. Z etologického hlediska je „jamming avoidance response“ důležitá pro elektrolokaci, zjišťování stavu svého okolí (Bullock, 2005).

3.3.6 Regenerace elektrických orgánů

Příroda je plná živočichů se schopností regenerace, nahrazení či opravení buňky, tkání nebo celých orgánů. Z bezobratlých to jsou medúzy, ploštěnky, segmentovaní červi, měkkýši a hvězdice. Co se týče obratlovců, tak tuto schopnost mají obojživelníci, a dokonce i někteří rybovití obratlovci. V rámci ryb, které mají vysokou regenerační schopnost, to jsou slabě elektrické ryby řádu Gymnotiformes (Unguez, 2013).

Dospělé ryby na rozdíl od paryb dokáží efektivně zregenerovat ploutve, segmenty jater a srdeční vlákna. Také jsou schopny obnovy některých částí centrální nervové soustavy, například částí mozkového kmene, zrakových nervů nebo axonů v míše. Naneštěstí tito zástupci nejsou využíváni v genetických a molekulárních pokusech, kde se využívají jiní zástupci ryb, a to zejména *Danio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822) (Unguez, 2013).

U řádu Gymnotiformes se elektrické orgány pravděpodobně vyvinuly z pruhované svaloviny, která již postrádala svalové fenotypové vlastnosti. I když jsou tyto ryby známy především svojí schopností elektrolepce a také elektrogenese, tak mají též schopnost regenerovat jisté části těla a to pokožku, míchu, elektrolepce, kostru, cévy, ploutve, kosterní svalovinu, a hlavně elektrické orgány (Unguez, 2013).

Regenerace začíná tvorbou blastemy, což je formace epidermálních buněk, které kryjí zraněné místo (Unguez, 2013). Blastemální buňky se shluknou a poté začnou vytvářet desmin, protein tvořící stavební jednotku kosterní svaloviny, který se rozpouští do myotubulů, nově vytvářejících se svalových vláken. Následně dojde k produkci proteinů podporujících funkci svaloviny, a to konkrétně alfa – aktininu, tropomyosinu a myosinu. Myotubuly, které se nacházejí na periférii blastemy, se rozšiřují dále a tvoří sval, kdežto myotubuly v centrální části se sloučí, zaniknou u nich sarkomery a vytvoří se elektrocyt. Tropomyosin se rychle zreguluje, zatímco alfa – aktinin, desmin a myosin pokračují ve fúzi v nově vytvořených elektrocytech. Během tohoto procesu se také začne tvořit keratin, což je marker pro dospělé elektrocyty. Elektrocyty krátce také vytváří sarkomerické proteiny, myosin a tropomyosin, a to společně s keratinem, který se vytváří dále. Tvorba sarkomerických proteinů je v konečné fázi regulována (Albert and Crampton, 2005).

Dle Ungueze (2013) byla prokázána přítomnost myogenních satelitních buněk jak ve svalech, tak i v elektrických orgánech. Pro identifikaci těchto buněk byl použit marker Pax7. Díky identifikaci buněk se zjistilo, že obnova kosterní svaloviny a elektrických orgánů záleží na aktivaci myogenních satelitních buněk (Unguez, 2013).

3.4 Bioelektrická komunikace Elasmobranchii (příčnoústí)

Příčnoústí jsou schopni detekovat dvoupólové elektrické pole díky vysoce senzitivním elektroreceptorům, Lorenziho ampulím. Lorenziho ampule nejsou fyziologicky pravými elektroreceptory stejnosměrného proudu a jsou spíše podstatné pro normální operace uvnitř vlastního elektrického pole. Aby se dala elektrická pole produkovaná kořisti zachytit, tak se příčnoústí musí pohybovat (Wueringer et al., 2012).

Elektroreceptci využívají zejména k navigaci v magnetickém poli Země a detekci živých a neživých objektů – predátora, kořisti či překážky. Například vroubkovaný kladivoun *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) následuje linie geomagnetické pole během každodenní migrace u podmořských hor v Tichém oceánu (Obr. 6). Juvenilní žralok *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788) je schopen díky elektroreceptci detekovat kovové částice v elektrickém poli a rejnok *Urolophus halleri* (Cooper, 1863) vnímá elektrická pole jedinců stejného druhu, což mu umožňuje optimalizovat sociální interakce během období páření. V souvislosti s lovem kořisti poskytují elektroreceptory příčnoústým schopnost přesně lokalizovat kořist v tmavých a kalných vodách (Wueringer et al., 2012).



Obrázek 6 *Sphyrna lewini* (kladivoun bronzový) (zdroj: <http://cdn.c.photoshelter.com/img-get/I0000pnpESiHdLrQ/s/900/720/S10306.jpg>)

Lorenziho ampule jsou u Elasmobranchii seskupeny do jednotlivých svazků na hlavě a u rejnoků se nachází také na prsních ploutvích. Jsou inervovány jedním z pěti hlavových nervů postranní čáry a jejich kanálky pronikají až do 20 cm skrz kůži. To umožňuje Lorenziho ampulím detekovat změny mezi běžným vnitřním potenciálem v ampulárních shlucích a somatotopickým nábojem na kůži (Albert and Crampton, 2005). Lorenziho ampule jsou nejvíce citlivé na frekvence okolo 1 až 8 Hz, ale jsou schopné vnímat frekvence až do 20 Hz (Harris et al., 2015). Počet těchto modifikovaných ampulárních elektroreceptorů je u Elasmobranchii velice rozmanitý a to od 148 elektroreceptorů u různozubce *Heterodontus francisci* (Girard, 1855) až po více než 2 800 elektroreceptorů u kladivouna *Sphyrna lewini*, který má napříč všemi parybami největší počet elektroreceptorů (Albert and Crampton, 2005). Tento kladivoun také dokáže využít k navigaci elektromagnetické pole Země. Kromě navigace se tato schopnost využívá k záchraně druhu, kdy se na žraločí síti u pobřeží umisťují magnety. Kladivouni pak v důsledku tohoto opatření neplavou za síť, čímž se snižuje počet zraněných juvenilních jedinců a zachovává se tak jejich malá populace (Krylov et al., 2013).

U většiny příčnoústých se elektroreceptory nachází na dorzální a ventrální části hlavy. Mezi druhy ale může být jejich výskyt odlišný, a to zejména v závislosti na způsobu života, kdy například u žraloka *Carcharhinus leucas* (Müller and Henle, 1839) je rozmístění Lorenziho ampulí přizpůsobeno spíše k lovu než k navigaci (Albert and Crampton, 2005).

Elektrorecepce, zrak a mechanorecepce jsou smysly fungující na střední vzdálenost. Příčnoústí jsou schopni vidět do dálky až 100 metrů, a to v závislosti na čistotě prostředí. Mechanoreceptory reagují na stimuly ve vzdálenosti přibližně jedné délky těla a reakce elektroreceptorů na stimuly závisí na síle stimulů. Žraloci a rejnoci reagují na elektrické stimuly do vzdálenosti přibližně 40 centimetrů a na stimuly odpovídají skusem. Skus naznačuje důležitost stimulu, a pokud je pro predátora stimul dostatečně důležitý, tak se ke zdroji stimulu přiblíží (Wueringer et al., 2012).

Elektrogenese se u Elasmobranchii vyvinula pouze u rejnoků, parejnoků a trnuch (Macesic and Kajiura, 2009). Elektrické orgány, složené z diskových či pohárkových elektrocytů, jsou uspořádány sériově a jsou depolarizovány spinálními elektromotoneurony. Elektrocyty u rejnoků jsou na rozdíl od parejnoků inervovány pouze na přední straně, čímž je tok jejich výboje směřován kaudálním směrem. Délka elektrických orgánů je v rámci druhů rozlišná, například elektrický orgán u rejnoků rodu *Gurgesiella* (Buen, 1959) je dlouhý 17 cm, což je ve výsledku 30 % z celé délky rejnoka, a u rejnoka *Raja alba* (Lacepède, 1803) zase 26 cm, tedy 90 % zastoupení na celém těle. Maximální síla výboje je velice slabá, u *Raja erinacea* (Mitchill, 1825) je elektrický výboj silný přibližně 1,5 V a u *Raja clavata* (Linnaeus, 1758) je výboj silný maximálně 4 V (Obr. 7). Tím se dá předpokládat, že tyto slabé výboje u rejnokovitých paryb slouží spíše ke komunikaci během sociálních a reprodukčních interakcí než pro elektrolokaci či obranu. Elektrické signály mají také rozdílné délky trvání napříč druhy, v rozmezí 31 – 216 ms, a zároveň jsou odlišné u samic a samců. Výboje jsou produkovány také častěji, když jsou rejnokovité paryby v blízkém kontaktu s jiným jedincem nebo když jsou ve skupině. Když jsou o samotě, tak jsou jejich výboje produkovány méně častěji, protože slouží zejména ke komunikaci a o samotě nemají s kým komunikovat (Albert and Crampton, 2005).



Obrázek 7 *Raja clavata* (rejnok ostnatý) (zdroj: <http://www.web.forumacvarist.ro/wp-content/uploads/2015/03/Raja-clavata1.jpg>)

Rejnoci mají malý párový elektrický orgán na ocase, který vysílá slabé elektrické výboje o různých amplitudách, jež jsou určené převážně pro komunikaci v rámci druhu (Macesic and Kajiura, 2009). Zároveň také mají mikroskopické elektrosenzorické póry s krátkými kanálky, které vedou k jednotlivým ampulárním shlukům v Lorenziho ampulích (Harris et al., 2015).

Parejnoci dokážou oproti rejnokům vytvořit elektrický výboj o síle až 50 voltů, které jsou vytvářeny pomocí dlouhých párových ledvinových orgánů, jež jsou umístěny u prsních ploutví. U čeledi Torpedinidae slouží elektrické výboje k obraně a podrobení si kořisti. Rybožravý parejnok *Torpedo californica* (Ayers, 1855) během lovu zakryje kořist celým svým tělem a následně začne vysílat výboje. Těmito výboji omráčí či dokonce usmrtí kořist, díky čemuž pak může s potravou lépe manipulovat a zároveň ji i lépe zpracovat (Macesic and Kajiura, 2009).

Elektrický potenciál u příčnoústých má průměrné rozmezí od 18 do 30 mikrovoltů, v čemž se moc neliší od bezobratlých, jejichž elektrický potenciál je mezi 14 a 28 mikrovoly. U Teleostei je elektrický potenciál větší, a to v rozmezí od 39 do 319 mikrovoltů (Bedore and Kajiura, 2009).

3.4.1 Řád Myliobatiformes

Trnuchy čeledi Potamotrygonidae jsou jediní obligátní sladkovodními zástupci Elasmobranchii, kteří se endemicky vyskytují v jihoamerických vodách Amazonky (Obr. 8). Sladkovodní trnuchy mají podobné stravovací návyky jako jejich mořští příbuzní, tudíž se živí převážně bezobratlými a menšími rybami. Zástupci této čeledi prošli mnoha fyziologickými a anatomickými adaptacemi na sladkovodní prostředí, a to za cílem usnadnit osmoregulaci. Na rozdíl od mořských trnuch mají problémy s udržením močoviny a také mají značně redukovanou rektální žlázu, která se využívá k vylučování přebytečných solí z těla. Kromě tohoto mají tyto trnuchy i tlustší kůži, která poskytuje bariéru před únikem iontů a tím usnadňuje osmoregulaci. Tlustší kůže u Potamotrygonidae zároveň vytváří vysoce odolnou elektrickou bariéru mezi živočišnou tkání a sladkou vodou. V důsledku toho mají ampulární elektroreceptory pouze transkutánní charakter (Harris et al., 2015).



Obrázek 8 Zástupce čeledi Potamotrygonidae

(zdroj: <https://www.tumblr.com/search/ocellate%20river%20stingray>)

3.4.2 Řád Torpediniformes

Elektrický parejnok *Narcine brasiliensis* (Olfers, 1831) je malý živočich žijící při dně a je schopen vytvářet elektrické výboje díky hlavním a doplňkovým elektrickým orgánům (Obr. 9). Ačkoliv je úzce příbuzný s většími parejnoky žijících se na rybách, tak se liší velikostí, místem výskytu a potravou. Na základě malé velikosti parejnoka se také předpokládá jeho zranitelnost vůči predátorům a vzhledem k tomu, že součástí jeho potravy jsou bezobratlí, tak je dost možné, že své elektrické výboje využívá spíše k ochraně než k lovu (Macesic and Kajiura, 2009).

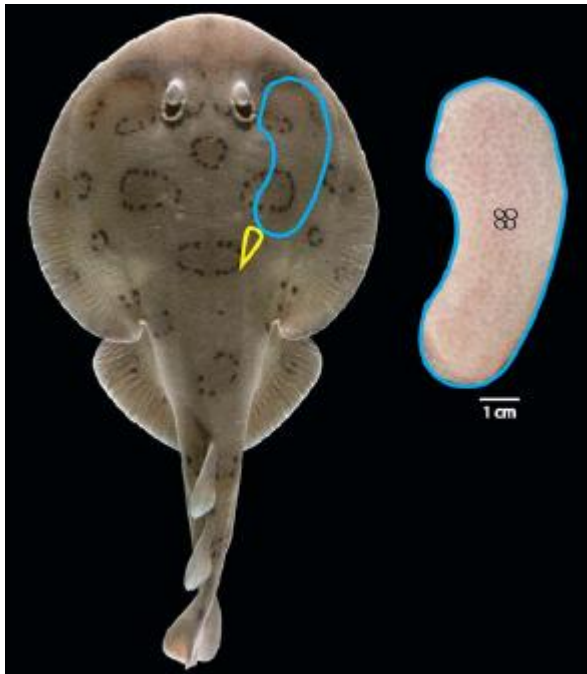


Obrázek 9 *Narcine brasiliensis*

(zdroj: http://shark-references.com/images/species/600xNx2551_Nabra_u0.jpg.pagespeed.ic.LoGXk7F4vI.jpg)

N. brasiliensis má výrazně odlišnou potravní strategii. Živí se zejména zahrabanými mnohoštětinatci a drobnými korýši. Aby svoji potravu mohl vyhrabat, tak musí zastrčit čelist do substrátu, vytvořit v ústech negativní tlak a tím kořist nasát. Tento parejnok je podstatně menší než například *Torpedo californica* a také vytváří slabší výboje, které na kořist nemají velký vliv (Macesic and Kajiura, 2009).

Na tomto parejnokovi je zejména zajímavé to, že má doplňkové elektrické orgány vřetenovitého tvaru (Obr. 10). Nachází se na zadních okrajích hlavních elektrických orgánů a jsou orientovány šikmo k podélné ose. Pouze jeden další živočich vlastní tyto doplňkové orgány a tím je *Electrophorus electricus* (Linnaeus, 1766), který využívá hlavní elektrické orgány během lovu kořisti a doplňkové orgány k elektrolokaci. Hlavní elektrický orgán je složen ze stovek paralelně postavených sloupců obsahujících stovky elektrocytů. Tyto elektrické orgány rostou s tělem, kdežto doplňkové elektrické orgány jsou alometricky pozitivní. To znamená, že rostou oproti tělu rychleji. Doplňkové orgány tohoto parejnoka slouží zejména k identifikaci jedinců stejného druhu, protože většinu svého času stráví zahrabaní v písku (Macesic and Kajiura, 2009).



Obrázek 10 Elektrické orgány u elektrického parejnoka *Narcine brasiliensis*. Tento dorzální pohled ukazuje uspořádání elektrických orgánů. Modře je vyznačen hlavní elektrický orgán, žlutě doplňkový elektrický orgán (zdroj: Macesic and Kajiura, 2009).

3.5 Bioelektrická komunikace Teleostei (kostnaté ryby)

Ampulární elektroreceptory se vyvinuly u řádů Mormyriiformes, Gymnotiformes a Siluriformes. Morfologie a fyziologie ampulárních elektroreceptorů je v rámci těchto řádů velice podobná, ale liší se v několika drobnostech od mořských zástupců. Kanálky jsou kratší, na elektroreceptor spadá méně vláskových buněk a ke každému orgánu nebo k souboru orgánů vede pouze jedno aferentní vlákno. Vláškové buňky mají u většiny mikrokly, které reagují na vnější stimuly a odpovídají na výbojové gradienty okolo 100 mV. Podobně jako Lorenziho ampule u příčnoústých reagují ampulární elektroreceptory u kostnatých ryb pouze na nízké frekvence. U Siluriformes se jedná o frekvence v rozmezí 3 – 15 Hz a u Mormyriiformes a Gymnotiformes se jedná o frekvence až do 50 Hz. Ampulární elektroreceptory jsou také spontánně aktivní a dekodují pozitivní i negativní okolní elektrické stimuly (Albert and Crampton, 2005).

Schopnost vnímat odpory okolních předmětů ve vlastním elektrickém poli se nazývá aktivní elektrorecepce. Napříč všemi rybovitými obratlovci se tato schopnost vyvinula nezávisle u dvou řádů, a to u Mormyriiformes a Gymnotiformes, kteří jsou vybaveni tuberózními elektroreceptory (Sawtell et al., 2005).

Jedná se tedy o kombinaci elektrorecepce a zároveň elektrogenese. Elektrické orgány se vyvinuly u obou řádů ze svalových vláken. Tuberózní elektroreceptory, které jsou citlivé na vysokofrekvenční stimuly, se na druhou stranu vyvinuly z ampulárních elektroreceptorů, které jsou citlivé na stimuly o nízkých frekvencích (Albert and Crampton, 2005).

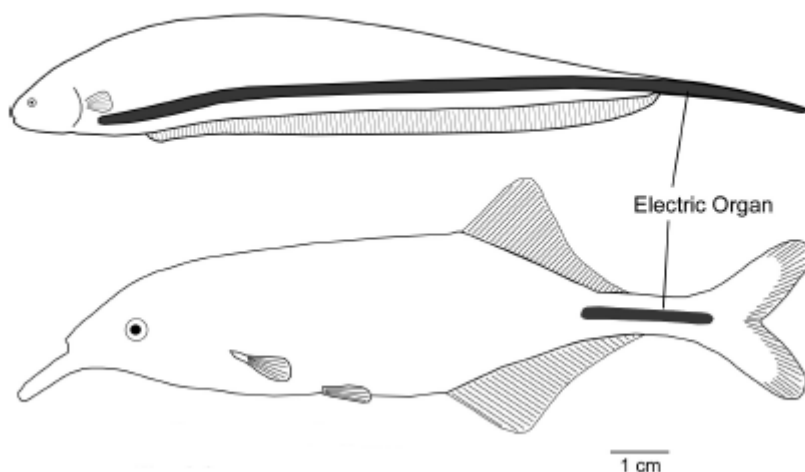
V rámci kostnatých ryb je elektroreceptivní systém nejvíce prozkoumán u sumců čeledi Ictaluridae, jejichž elektrorecepce hraje významnou roli v odhalování kořisti, navigaci, orientaci a sociálních interakcích. U většiny sumců se elektroreceptory nachází po celém těle, a to včetně ploutví a hmatových vousků, například u *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) je pocelém přítomno až 4 000 elektroreceptorů (Albert and Crampton, 2005).

Jak již bylo v předcházejících kapitolách zmíněno, tak se elektrické ryby dají rozdělit na dvě skupiny dle typů výboje, na vlnové nebo pulsové. Gymnotiformes vysílají jak vlnové, tak i pulsové výboje, kdežto Mormyriiformes vysílají výboje pouze pulsové. Pro Mormyriiformes tedy platí to, že interval mezi výboji je delší než samostatný výboj. Interval je pod úmyslnou kontrolou živočicha a liší se v závislosti na behaviorální situaci (Sawtell et al., 2005).

Většina zástupců Mormyriiformes a Gymnotiformes, schopných generovat vlastní elektrické pole, patří mezi slabě elektrické ryby, jejichž výboje mají sílu v rámci několika milivoltů. Jejich elektroreceptory jsou vnímavé vůči vlastním výbojům a výbojům ostatních ryb a na základě morfologie se tyto elektroreceptory označují jako tuberózní. Tyto elektroreceptory se dále ještě dají rozdělit. První typ je vnímavý vůči načasování elektrického výboje a druhý je vnímavý vůči amplitudě výboje (Sawtell et al., 2005).

U těchto řádů končí aferentní vlákna z elektroreceptorů v elektrosenzorickém laloku, který je umístěn v zadním mozku. Tento lalok je důležitý z hlediska správného zpracování elektrických vjemů, protože je prvním místem, kam se vjemy dostanou. Vjemy jsou dále vysílány do hlavních buněk, často přes interneurony, které vyčnívají z elektrosenzorického laloku. Hlavní buňka reagující na zvýšení amplitudy elektrického výboje se označuje jako e – buňka, kdežto hlavní buňka, jež potlačuje zvýšení amplitudy výboje, se nazývá i – buňka. U řádu Mormyriiformes se v elektrosenzorickém laloku také nachází takzvané Purkyňovy buňky, které zamezují vstupu vjemu do eferentních vláken (Sawtell et al., 2005).

Elektrické orgány jsou u Mormyriiformes a Gymnotiformes bilaterálně souměrné. U Gymnotiformes pokrývá orgán oblast od žaber až ke konci ocasní ploutve, kdežto u Mormyriiformes je orgán omezen pouze na ocasní stopku, kde má orgán charakteristiku vlákna (Obr. 11) (Stoddard, 2009).



Obrázek 11 Umístění elektrických orgánů u Gymnotiformes (nahore) a Mormyriiformes (dole). Elektrický orgán je vyznačen černě (zdroj: Stoddard, 2009)

U několika druhů sumců jsou elektrické výboje často nepravidelné a mají často delší trvání než výboje u Mormyriiformes a Gymnotiformes. Většina těchto výbojů má slabé frekvence, vůči kterým jsou ampulární elektroreceptory vnímavé. U sumců rodu *Synodontis* (Obr. 12) jsou elektrické signály generovány jednoduchými elektrickými orgány, jež jsou modifikované z bilaterálních párových svalů přiléhajících na dorzální povrch plynového měchýře. U tohoto rodu a u většiny ostatních sumců jsou vnější svaly plynového měchýře také používány pro tvorbu zvuku pro komunikaci. Z tohoto hlediska je zajímavé, že elektrogenické myocyty u rodu *Synodontis* vykazují podobnost se sonickými svaly, které jsou u kostnatých ryb využívány k tvorbě zvuku. Myocyty, stejně jako buňky sonických svalů, jsou duté menší a organizované do pravidelně uspořádaných řád a jsou také inervovány elektromotoneurony, podobně jako elektrocyty u Gymnotiformes a Mormyriiformes (Albert and Crampton, 2005).



Obrázek 12 Sumeček rodu *Synodontis* (zdroj: <http://www.reef2rainforest.com/wp-content/uploads/2013/11/Syno-Pardalis-Male.jpg>)

Předpokládá se, že podnětem pro fylogenetický vývoj elektrogenese u rodu *Synodontis* byl vznik nového prostředku komunikace, a to podporou a zlepšením elektrických potenciálů, které přirozeně doprovázejí produkci zvukových signálů. Jedná se o jakousi ekologicky odůvodněnou odpověď na selektivní tlak ze strany predátorů s citlivým sluchem, ale chudšími elektroreceptivními schopnostmi, například od teter či cichlid (Albert and Crampton, 2005).

Původně tedy mohly slabě elektrické výboje u Gymnotiformes a Mormyriiformes sloužit jako komunikační signály, a až poté přešli k aktivní elektrolokaci. Přejít z jednoduchých elektrických signálů, které původně sloužily k sociálním interakcím u ryb s ampulárními elektroreceptory, k aktivní elektrorepci zahrnuje vzestup amplitudy a strukturální celistvosti elektrických výbojů, evoluci nové kategorie elektroreceptorů a to elektroreceptorů tuberózních, a současné zvýšení frekvence elektrických výbojů (Albert and Crampton, 2005).

Dvě čeledi sumců, Ariidae a Plotosidae, jsou většinou mořští, a to i přesto, že někteří zástupci z těchto čeledí jsou výhradně sladkovodní. Ampulární elektroreceptory se u nich adaptovaly na mořské prostředí tak, že se u nich vyvinula podobná morfologická struktura jako u Lorenziho ampulí. To znamená, že se u elektroreceptorů prodloužily kanálky vedoucí z povrchu těla k ampulárním shlukům na dně elektroreceptoru. Struktura kanálků u sumců má několik variací, například u *Kryptopterus bicirrhus* (Valenciennes, 1840) z čeledi Siluridae nemají elektroreceptory skoro žádné kanálky a jen pár receptorů na povrchu, kdežto *Plotosus anguillaris* (Gistel, 1842) z již zmíněné čeledi Plotosidae má dlouhé kanálky a několik stovek elektroreceptorů (Albert and Crampton, 2005).

3.5.1 Řád Mormyriiformes

Zástupci tohoto řádu jsou v rámci jednotlivých rodů vybaveni jak ampulárními i tuberózními elektroreceptory, což jim umožňuje vnímat elektrické pole z okolních objektů a zároveň registrovat narušení vlastně vytvořeného elektrického pole. Orientují se tedy podle elektrorecepce aktivní a pasivní, díky čemuž se mohou ve vodním prostředí lépe orientovat a pohybovat. U většiny zástupců se elektroreceptory nachází na celém povrchu těla, a to zejména v hlavové části, kdežto ocas a laterální strany trupu jsou na elektroreceptory chudší (Hollmann et al., 2008).

U dospělců jsou elektrické orgány malé, obsahují přibližně 800 elektrocytů a nachází se převážně na ocasní ploutvi. Tento orgán je zdrojem, který vytváří prostorově jednotné vnější elektrické pole a umožňuje koordinaci aktivace elektrocytů, což vede ke kratšímu trvání impulsu a to okolo 200 – 800 ms (Albert and Crampton, 2005).

3.5.1.1 Rod *Gnathonemus*

Gnathonemus petersii (Günther, 1862) žije v prudkých tocích Afriky. Jako noční predátor se nespolehá během orientace a hledání potravy na zrak, ale namísto toho je vybaven elektroreceptory, které slouží k zaregistrování narušení vlastního elektrického pole okolními objekty (Obr. 13). Má také elektrické orgány, které se nachází na ocasu. Orgány vysílají slabé elektrické výboje, díky kterým se dokáže ve vodě lépe orientovat a tím i snáze pohybovat (Hollmann et al., 2008).

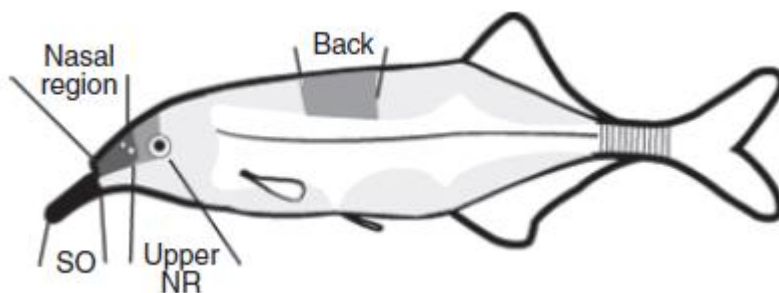
G. petersii je vybaven třemi typy elektroreceptorů. Prvním z nich jsou ampulární elektroreceptory, které poskytují informace o nízkofrekvenčních elektrických polích a jsou využívány při pasivní elektrorepci. Druhým typem jsou Knollenovy orgány, které odpovídají na vysoké frekvence výbojů a mají využití při vnitrodruhové komunikaci. Posledním typem jsou takzvané mormyromasty, receptory reagující na vlastní elektrické pole a jeho změny při narušení, které jsou u *G. petersii* zároveň nejrozšířenější (Hollmann et al., 2008). Mormyromasty jsou společně s Knollenovy orgány morfologicky upravené tuberózní elektroreceptory (Baker et al., 2013).



Obrázek 13 *Gnathonemus petersii* (rypoun Petersův)

(zdroj: http://scienceillustrated.com.au/blog/wp-content/uploads/2012/06/45106_web-e1340949254627.jpeg)

U *G. petersii* se vyskytují dva elektrosenzorické důlky, což jsou oblasti s nadměrným zastoupením elektroreceptorů (Obr. 14). První se nachází na pohyblivém výrůstku na bradě a nazývá se Schnauzenův orgán, zatímco druhý je situován v nosní části mezi ústy a nosními dírkami. Rozšíření je tedy u tohoto zástupce nehomogenní. Schnauzenův orgán představuje vysokou hustotu elektroreceptorů, konkrétně mormyromast, kdežto další části těla nemají tak husté pokrytí (Hollmann et al., 2008).



Obrázek 14 Rozmístění mormyromast u *Gnathonemus petersii*. SO – Schnauzenův orgán, Nasal region – nosní oblast, Upper NR – vrchní nosní oblast, Back – oblast hřbetu (zdroj: Hollman et al., 2008)

Na základě pokrytí elektroreceptory se dá tělo rozdělit na tři části. První část je oblast s výskytem hustého pokrytí elektroreceptory a to oblast již zmíněného Schnauzenova orgánu. Druhou částí je nosní část, kde je stále více elektroreceptorů než v oblasti třetí, která představuje zbytek těla. Podobné rozšíření elektroreceptorů, konkrétně mormyromast, se nachází také u dalších zástupců Mormyriiformes a také u zástupců řádu Gymnotiformes – *Gymnarchus niloticus* (Cuvier, 1829), *Gymnotus carapo* (Linnaeus, 1758) nebo *Electrophorus electricus* (Hollmann et al., 2008).

Větší jedinci mají hustotu mormyromast menší oproti malým jedincům. Je to z toho důvodu, že menší jedinci hledají menší potravu, tudíž potřebují právě více těchto elektroreceptorů než větší jedinci, kteří loví větší kořist, která je ve vodě snáze nalezitelná. Při hledání kořisti se Schnauzenův orgán stereotypně pohybuje ze strany na stranu a kopíruje tak rytmické pohyby ryby při plavání. Během plavby jsou také vysílány výboje, které jedinec využívá při aktivní elektroreceptci. Pohyb Schnauzenova orgánu nijak výrazně neovlivňuje sílu elektrického pole a spíše se v něm jen nachází. Díky tomu udržuje stimuly u špičky orgánu ve stálém stavu, a to i během rychlého pohybu (Hollmann et al., 2008).

Není jisté, jestli další zástupci řádu Mormyriiformes vlastní také tyto elektrosenzorické důlky. Nicméně splňují důležitou podmínku pro jejich přítomnost a tou je větší hustota mormyromast v pomyslné oblasti důlků (Hollmann et al., 2008).

3.5.2 Řád Gymnotiformes

Zástupci řádu Gymnotiformes vysílají v závislosti na druhu a jedinci výboje o frekvenci 150 – 1000 Hertzů. Blízké objekty vyvolají změnu ve vysílané amplitudě elektrického výboje. Tyto změny jsou prostorem omezené, probíhají v rámci malých hodnot, a to nejčastěji okolo 10 Hz. Komunikační signály od jedinců stejného druhu zapříčiní větší změnu ve frekvenci, a to i přes 50 Hz (Sawtell et al., 2005).

Většina gymnotiformních ryb vytváří výboje, které nepřesahují několik stovek voltů. Výjimkou je elektrický paúhoř *Electrophorus electricus*, který je schopen vytvářet slabé a zároveň velice silné elektrické výboje, jež slouží k omráčení kořisti či predátora. Silné výboje jsou vytvářeny hlavním elektrickým orgánem a předními ventrálními „loveckými“ elektrickými orgány, které se využívají při predačních situacích. Síla výbojů se odvíjí na základě délky těla a předpokládá se, že s každými 30 cm je síla výboje o 100 voltů větší. Jeden „lovecký“ orgán, který je také umístěn na ventrální straně, vytváří s doplňkovými orgány slabé elektrické pole okolo 1 – 10 voltů, které je využíváno k aktivní elektrorepci (Albert and Crapmpton, 2005).

Amplitudy a změny v elektrickém poli, ke kterým dojde během interakce dvou ryb, jsou u Gymnotiformes detekovány následujícími typy elektroreceptorů. Prvním typem jsou ampulární elektroreceptory, které detekují malé změny v elektrickém poli. Druhým typem jsou tuberózní elektroreceptory, využívané při aktivní elektrorepci, a ty se dají dle funkce rozdělit na dva typy. Prvním typem jsou takzvané t – receptory, které vysílají slabé elektrické rány, kterými měří sílu okolního elektrického pole, a p – receptory, které detekují amplitudy elektrického pole (Hupe et al., 2008).

Podobně jsou označena i vlákna v elektrosenzorickém laloku. P – vlákna, která se dají označit jako pravděpodobnostní vlákna, mohou vyslat vzruch, který se označuje jako spike. Spiky vznikají jako odpověď na stimul nebo se mohou vytvořit spontánně. Každý trvá přibližně jednu milisekundu a dohromady vytvářejí spikovou dráhu v nervové soustavě (Sawtell et al., 2005).

Tato dráha je schopná přesně kódovat změny amplitudy ve výboji. Buňky v elektrosenzorickém laloku jsou oproti těmto p – vláknům méně schopné tyto změny rozluštit. Zatímco p – vlákna jsou schopna dekodovat až 75 % změn v amplitudě, buňky v elektrosenzorickém laloku dekodují maximálně 30 %. Je to vysvětleno tím, že buňky v laloku často tyto informace o změnách amplitud narušují, a to ve prospěch více abstraktních vjemů okolního prostředí. Tyto vjemy, společně s částečným kódováním změn v amplitudě, sice obsahují méně informací o okolním prostředí, ale i to stačí k tomu, aby se ryba rozhodla, jak se bude v dané situaci chovat. Reprezentace těchto vjemů je v první fázi dekodování poměrně složitá. V buňkách elektrosenzorického laloku se totiž prolínají jak aferentní vlákna z elektroreceptorů, tak i vlákna eferentní, které sestupují z míst, kde dekodování následně pokračuje (Sawtell et al., 2005).

3.5.2.1 Rod *Apteronotus*

Přibližně 35 % z řádu Gymnotiformes je rod *Apteronotus*, u kterého jsou elektrické orgány vytvořeny díky proliferaci a prodloužení spinálních motoneuronů, které inervovaly larvální myogenické orgány (Albert and Crampton, 2005). *Apteronotus leptorhynchus* (Ellis, 1912) je modelová slabě elektrická ryba vlnového typu, která je v dnešní době intenzivně využívána v neuroetologických studiích (Obr. 15). Přirozeně se vyskytuje ve vodách Jižní Ameriky a dokáže produkovat a detekovat elektrické signály (Hupe et al., 2008). Frekvence těchto signálů je pohlavně dimorfní. Signály samic mají frekvenci v rozmezí 600 – 800 Hz, kdežto u samců se frekvence pohybuje od 800 Hz do 1100 Hz. Stereotypní frekvence a různé modulace amplitud jsou v sociálních interakcích běžné, tudíž jedinci své elektrické signály používají ke komunikaci. Nejvíce prozkoumaná modulace amplitud se označuje jako malé cvrlikání, které je definováno jako krátkodobá změna frekvence spojená s malým poklesem amplitud. Podobná situace nastává i u jevu jamming avoidance response (Hupe et al., 2008).



Obrázek 15 *Apteronotus leptorhynchus* (nožovkovec pestrý)

(zdroj: <http://www.segrestfarms.com/images/products/18700055.jpg>)

Jsou-li dvě nebo více ryb v těsné blízkosti a jejich elektrická pole se dostanou do kontaktu, tak dojde k dočasné úpravě amplitudy elektrického pole. Změny amplitud jsou vnímány tuberózními elektroreceptory a to konkrétně p – receptory, které vedou signály do elektrosenzorického laloku v zadním mozku. Signály se odtud mohou dostat do mezimozku, kde se jeho jedna část aktivuje. To má za následek frekvenční posun v elektrocytech, jehož výsledkem je cvrlikání (Hupe et al., 2008).

3.5.2.2 Rod *Electrophorus*

Electrophorus electricus, česky paúhoř elektrický, je jednou z nejznámějších elektrických ryb (Obr. 16). Díky schopnosti vytvořit výboj o stovkách voltů, je paúhoř schopen omráčit i člověka, a dokonce i koně. Svoji schopnost používá jako zbraň během lovu a také k přesné lokaci pohybující se kořisti. Kromě silných elektrických orgánů na hlavě a ocase má paúhoř i slabé elektrické orgány, jež se vyskytovaly už u předků, a jejich funkce byla dlouho neznámá. Až v roce 1950 bylo zjištěno, že tyto orgány, které se nachází i u slabě elektrických ryb, vytváří slabé elektrické pole. Toto pole obklopuje tělo živočicha a při jeho narušení lze lokalizovat kořist, což je známo jako aktivní elektrorecepce. Paúhoři tedy vysílají slabé elektrické výboje, díky kterým zkoumají vlastní okolí, a silné výboje při útoku či obraně (Catania, 2015b). Silné výboje paúhoře způsobí u kořisti aktivaci motorických neuronů. Tím je způsobena větší svalová kontrakce vláken, která jsou nejvíce unavitelná, což vede ke znehybnění kořisti (Catania, 2015a)



Obrázek 16 *Electrophorus electricus* (paúhoř elektrický)

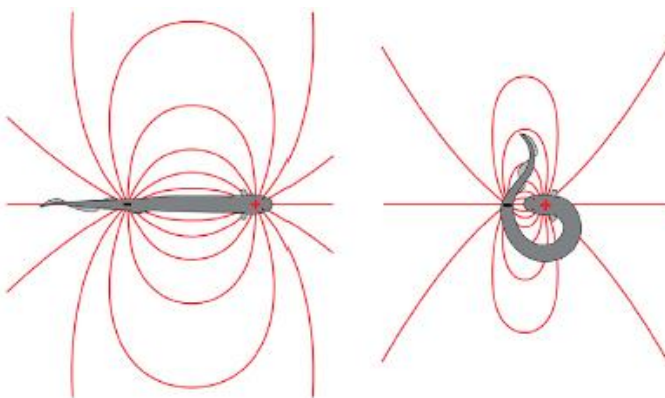
(zdroj: <http://m2.i.pbase.com/u48/pschia/large/30422292.Electrophoruselectricus01m.jpg>)

Paúhoři mají zajímavou lovnou strategii. Tento predátor má hadovitý tvar těla a to je téměř celé pokryto elektrocyty. Hlavová část obsahuje elektrický orgán s pozitivním nábojem a ocasní část s nábojem negativním. Typický útok úhoře je monopolární, kdy je využit výboj z hlavové části, který má větší vliv na elektrické pole okolo kořisti (Catania, 2015a).

Útok začíná salvou silných výbojů, poté rychlým škubnutím hlavy a končí samotným pozřením kořisti. Během útoku na kořist vytvářejí paúhoři takzvané doublety, což jsou dva silné elektrické výboje vyslány za sebou ve velice krátkém intervalu. Ty vyvolají škubnutí u schovávané kořisti, díky čemuž jí dokáže paúhoř snáze nalézt (Catania, 2015b). Co ale paúhoři dělají, když je jejich kořist těžce ulovitelná a musí s ní svádět boj?

Během situace, kdy je kořist větší nebo je nejistě držena, paúhoř udělá okolo ní kruh (Obr. 17). Ocas umístí na opačnou stranu těla kořisti, tudíž jí umístí mezi dva silné elektrické orgány. Díky tomu si paúhoř zvětší intenzitu elektrického pole a tím získá i větší šanci pro získání potravy. Poté vyšle několik silných výbojů, kořist umístí do lepší pozice a následně pozře. Kořist je často uvolňována a několikrát zachycována, a to do té doby, než je v takové pozici, ve které jí paúhoř dokáže bez problému pozřít (Catania, 2015a). Tato mechanika útoku souvisí s místem přirozeného výskytu. Paúhoři obývají vody v oblasti Amazonie, což je místo s největší biodiverzitou na světě, kde živočichové mají zde různou délku, velikost, tvar a odolnost, se kterou se paúhoř musí potýkat (Stoddard and Markham, 2008).

Tento typ lovu byl pozorován zejména u mladých jedinců a u starších jedinců pouze v případě, když lovily větší kořist než oni sami. Mladí jedinci totiž nemají silně vyvinuté elektrické orgány, kterými by vyslaly výboje pro omráčení, a tudíž zde kvantita převažuje nad kvalitou (Catania, 2015a).



Obrázek 17 Zvýšení intenzity elektrického pole u *Electrophorus electricus* (zdroj: Catania, 2015a)

4 Závěr

Práce poukazuje na širokou škálu výskytu elektrického smyslu u rybovitých obratlovců, kteří se vyskytují převážně v tmavých kalných a znečištěných vodách, kde další smysly pozbyly důležitosti. Díky elektrickým orgánům jsou tyto rybovité obratlovci schopni vnímat elektrické pole nebo si vlastní elektrické pole tvořit.

Během sociálních interakcí, navigace v prostředí či zaznamenávání objektů v okolí, hraje elektrorecepce důležitou roli. Ke vnímání elektrických stimulů z okolí slouží elektrické senzory – elektroreceptory. Elektroreceptory ovšem nejsou jednoho typu, protože reagují na různě silné elektrické stimuly. Existují dva základní typy elektroreceptorů, které se při elektrokomunikaci používají, a to jsou elektroreceptory ampulární, reagující na slabé elektrické stimuly, a tuberózní, jež naopak reagují na silnější podněty.

Elektrogenese je schopnost produkovat vlastní elektrické výboje za pomoci elektrických orgánů. U většiny druhů, konkrétně u řádů Gymnotiformes a Mormyriiformes, jsou elektrické výboje slabší a využívají se k aktivní elektrorepci. Naproti tomu u živočichů, kteří jsou loveni nebo aktivně loví, se využití slabých elektrických orgánů moc nevyskytuje a využívají silnější elektrické výboje, které slouží k omráčení kořisti či k obraně před predátorem.

O problematice elektrokomunikace u rybovitých obratlovců se toho ví celkem dost, ale ne zdaleka vše. Jedná se poměrně o nové odvětví v rámci biologie, staré přibližně sto let, které se neustále vyvíjí. Život pod vodou, zejména v oceánech a mořích, je pro hydrobiology a oceánology jednou velkou neznámou, protože není celkově prozkoumán. V tmavých vodách a hlubinách oceánu se nachází velké množství organismů, na které vědci dosud nenarazili. Mohou se vyskytovat i další jedinci se schopností využívat elektřinu, o kterých nejsou zatím uvedeny žádné informace. Je tedy určitě potřeba dalších výzkumů, aby byla elektrokomunikace lépe pochopena a zároveň objevena u dalších vodních organismů.

5 Seznam literatury

Albert, J. S., Crampton, W. G. R. 2005. Electroreception and electrogenesis. In: Evans, D. H., Claiborne, J. B. (eds.). The physiology of fishes. 3rd ed. CRC Press Book. United States of America. p. 431-472. ISBN: 9780849320224.

Baker, C. V. H., Modrell, M. S., Gillis, J. A. 2013. The evolution and development of vertebrate lateral line electroreceptors. *Journal of experimental biology*. 216 (13). 2515-2522.

Bedore, Ch. N., Kajiura, S. M. 2013. Bioelectric fields of marine organisms: voltage and frequency contributions to detectability by electroreceptive predators. *Physiological and biochemical zoology*. 86 (3). 298-311.

Bullock, T. H. Electric fish, electric organ discharges, and electroreception [online]. *Electrochemistry encyclopedia*. May 2005 [cit. 2016-06-24]. Dostupné z <<http://knowledge.electrochem.org/encycl/art-f01-fish.htm>>.

Catania, K. C. 2015a. Electric eels concentrate their electric field to induce involuntary fatigue in struggling prey. *Current biology*. 25 (22). 2889-2898.

Catania, K. C. Electric eels use high-voltage to track fast-moving prey [online]. *Nature communications*. October 2015b. [cit. 2016-07-08]. Dostupné z <<http://www.nature.com/ncomms/2015/151020/ncomms9638/full/ncomms9638.html>>.

Collin, S. P., Whitehead, D. 2004. The functional roles of passive electroreception in nonelectric fishes. *Animal Biology*. 54 (1). 1-25.

Harris, L. L., Bedore, Ch. N., Kajiura, S. M. 2015. Electroreception in the obligate freshwater stingray, *Potamotrygon motoro*. *Marine and freshwater research*. 66 (11). 1027-1036.

Hollmann, M., Engelmann, J., von der Emde, G. 2008. Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic. *Journal of zoology*. 276 (2). 149-158.

- Hopkins, C. D. 2010. A biological function for electroreception in sharks and rays. *Journal of experimental biology*. 213 (7). 1005-1007.
- Hupe, G. J., Lewis, J. E., Benda, J. 2008. The effect of difference frequency on electrocommunication: chirp production and encoding in a species of weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of physiology – Paris*. 102 (4-6). 164-172.
- Krylov, V. V., Izumov, Yu. G., Izvekov, E.I. 2013. Magnetic fields and fish behaviour. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 74 (5). 354-365.
- Lewis, J. E. 2014. Active electroreception: signals, sensing, and behavior. In: Evans, D. H., Claiborne, J. B., Currie, S. (eds.). *The physiology of fishes*. 4th ed. CRC Press Book. United States of America. p. 373-388. ISBN: 9781439880302.
- Macesic, L. J., Kajiura, S. M. 2009. Electric organ morphology and function in the lesser electric ray, *Narcine brasiliensis*. *Zoology*. 112 (6). 442-450.
- Markham, M. R., Allee, S. J., Goldina, A., Stoddard, P. K. 2009. Melanocortins regulate the electric waveforms of gymnotiform electric fish. *Hormones and behavior*. 55 (2). 306-313.
- Nelson, M. E. 2011. Electric fish. *Current biology*. 21 (14). R528-R529.
- Salazar, V. L., Krahe, R., Lewis, J. E. 2013. The energetics of electric organ discharge generation in gymnotiform weakly electric fish. *Journal of experimental biology*. 216 (13). 2459-2468.
- Sawtell, N. B., Williams, A., Bell, C. C. 2005. From sparks to spikes: information processing in the electrosensory systems of fish. *Current opinion in neurobiology*. 15 (4). 437-443.
- Stoddard, P. K., Markham, M. R. 2008. Signal cloaking by electric fish. *Bioscience*. 58 (5). 415-425.

Stoddard, P. K. 2009. Electric signals & Electric fish [online]. Dostupné z <http://www2.fiu.edu/~efish/publications/Stoddard_Electric_Signals_2009.pdf>.

Unguez, G. A. 2013. Electric fish: new insights into conserved processes of adult tissue regeneration. *Journal of experimental biology*. 216 (13). 2478-2486.

Wueringer, B. E., Jnr, L. S., Kajiura, S. M., Tibbetts, I. R., Hart, N. S., Collin, S. P. 2012. Electric field detection in sawfish and shovelnose rays. *Plos one*. 7 (7). 1-8.