

Algunas características del Órgano Eléctrico de los Gymnotidae

Por

Mario Altamirano

Departamento de Fisiología
Universidad de Concepción

La actividad de las células nerviosas y musculares determina potenciales eléctricos que en relación al tamaño de las células, que es del orden de micrones, pueden alcanzar magnitudes apreciables, 0.1 volt o más.

En la mayoría de los animales, dicha actividad no causa desplazamientos importantes de cargas eléctricas, pues las diferencias de potencial se compensan al originarse desordenadamente tanto en el tiempo como en el espacio. Sin embargo, la naturaleza no podía dejar de utilizar, aunque fuese a manera de ensayo, tal obvia fuente de energías. Así, entre las innumerables formas vivientes, algunos animales han desarrollado tejidos en los cuales una rígida organización espacial y funcional de células semejantes a las fibras musculares permite sumar los potenciales de cada elemento, alcanzándose descargas eléctricas de 700 o más Volts (*Electrophorus electricus*) y 20 o más Amperes (*Torpedo occidentalis*). Es obvio que órganos de este tipo, sólo pueden tener utilidad en animales acuáticos; en animales terrestres la resistencia del medio externo, o sea, el aire, es tan grande, que se necesitarían miles de Volts para determinar descargas de alguna magnitud.

Las variedades de peces que poseen órganos eléctricos es grande; en esta ocasión describiremos sumariamente las características del órgano en algunos miembros de la familia Gymnotidae y en especial del *Electrophorus electricus* o anguila eléctrica. Estos peces habitan los ríos y lagunas de la parte norte de Sudamérica, especialmente en las cuencas del Amazonas y del Orinoco. En los diferentes peces los órganos eléctricos tienen tamaño, forma y hasta, posiblemente, funciones diversas, pero todos ellos están constituidos

por un elemento básico ilustrado esquemáticamente en la Fig. 1: la electroplaca. Cada electroplaca o célula eléctrica está contenida en una estructura fibrosa, resistente de forma rectangular, que semeja una caja de zapatos (Fig. 1 F). En algunos órganos casi todo el espacio interior de los compartimentos está ocupado por la electroplaca, en otras ésta ocupa sólo una pequeña parte (Fig 1 E). El resto de cada compartimento está constituido por un material mucoideo, rico en glicoproteínas y ácido condro-itinosulfúrico (1); es por lo tanto, una substancia semejante a la gelatina de Wharton del cordón umbilical. En órganos o regiones de un órgano eléctrico que están sujetas a desplazamientos mecánicos, este mucoide puede llegar a ocupar cerca de los nueve décimos del volumen total del compartimento. Por ejemplo, en la parte posterior de la anguila eléctrica, (órgano de Sachs, ver más adelante) región que sufre flexiones laterales, pues con ella la anguila dirige sus desplazamientos en el agua, existe gran cantidad de este material. En la parte anterior del órgano de este mismo pez (órgano principal), región rígida y poco flexible, que sirve a modo de proa para cortar el agua, la electroplaca ocupa todo el compartimento. Por lo tanto, este mucoide, al igual que el cordón umbilical, parece tener una función mecánica, protectora, permitiendo que la compresión y descompresión causada por los movimientos, no altere la forma y posición relativas de las electroplacas, que son muy frágiles (1).

La célula, esto es, la electroplaca, puede describirse como un plano con una cara anterior y otra posterior, ya que su grosor medio no sobrepasa 50 a 60 micrones (Fig. 1 E). En el pez entero, su aposición una tras otra semeja verdaderas pilas de monedas rectangulares. En el caso de la anguila eléctrica, una cara, la anterior, está caracterizada por grandes digitaciones que pueden tener 300 o más micrones de largo (Fig. 1 B); la cara opuesta, casi lisa al ser observada con pequeños aumentos, muestra con aumentos mayores, la presencia de muy pequeñas digitaciones. Esta última cara se halla cubierta por los nervios que provienen de la médula espinal (Fig. 1 C). Al menos en la anguila eléctrica cada placa se halla inervada por lo menos por 3 o 4 axones de origen diverso (2), los que se ramifican extensamente sobre esta cara, formando repetidas sinapsis. La cara de las grandes digitaciones está totalmente desprovista de inervación (3) (4). Las células son de tipo sincicial, con múltiples núcleos (Fig. 1 D) que se hallan directamente bajo la membrana celular. Es posible visualizar, además, mitocondrias, vesículas variadas, etc. Recientemente estas células han sido observadas por medio del microscopio electrónico (5) comprobándose en general las descripciones hechas con microscopios de luz. No ha sido posible encontrar diferencias entre la membrana inervada y la no inervada a pesar del gran poder de resolución del microscopio electrónico. Las sinapsis son muy simples y se encuentran cada 5 a 10 micrones; el terminal nervioso desnudo toca o entra en contacto con una área muy pequeña de la membrana de la electroplaca; ésta última no presenta formaciones específicas como en el caso de la placa neuromuscular. La terminación nerviosa se halla cargada de pequeñas vesículas y mito-

condrias al igual que las descritas en terminaciones nerviosas de anfibios y mamíferos.

Numerosos estudios embriológicos han demostrado que la electroplaca de la mayoría de los peces eléctricos proviene de la transformación de células musculares estriadas embrionarias en células eléctricas (3). En esta ocasión nos referiremos en especial a la publicación de U. DAHLGREN (6) sobre *Gymnarchos niloticus*, un teleosteo eléctrico africano, quien ha mostrado en claras figuras la formación de células sinciales multinucleares a partir de células embrionarias musculares; el desplazamiento y desaparición paulatina de las miofibrillas estriadas y finalmente la organización espacial de estos nuevos elementos celulares en series longitudinales.

La fisiología de las electroplacas ha sido clarificada por estudios efectuados principalmente en el Instituto de Biofísica de Río de Janeiro (7) y en la Universidad de Columbia en Nueva York. En este último lugar se trabajó con células aisladas las cuales al ser sumergidas en soluciones salinas, pudieron mantener su vitalidad por varias horas (8) (9). Numerosas propiedades fisiológicas celulares fueron estudiadas mediante microelectrodos de vidrio del tipo descrito por Ling y Gerad introducidos en el interior de la célula. Se determinó el potencial de reposo cuyo valor medio oscila alrededor de 81 mV (Fig. 2); este potencial es igual medido a través de la membrana invadida o de la no invadida (7) (8) (9). Este hecho fue previamente deducido de experimentos efectuados con electrodos externos, pues si hubiese habido diferencia existiría una corriente de reposo a través de la célula, lo cual no ocurre. La electroplaca puede ser estimulada directamente por corrientes eléctricas dando origen a un potencial de acción que alcanza gran amplitud, más o menos 154 mV, y dura cerca de 4 mseg. (7) (9) (Fig. 2); éste puede propagarse a lo largo de la célula con una velocidad variable entre 1/2 a 2 metros por segundo (7) (8). En la literatura previa al año 1950 se aceptaba que la electroplaca era sólo una placa neuromuscular. El hecho que presente potenciales de acción propagados, nos indica su naturaleza de célula efectora; por lo tanto, y en acuerdo con los estudios embriológicos, debe ser considerada como una célula muscular estriada modificada. El potencial propagado no presenta potenciales retardados negativos o positivos. Una observación de gran interés consiste en que sólo la cara invadida puede ser activada (4) (7) (8). La membrana no invadida es inexcitable eléctricamente y hasta el momento no se han observado en ella ondas eléctricas con las características de un potencial de acción. No existen razones para suponer que la membrana no sea funcionalmente equipotencial en la célula embrionaria. Así es necesario postular una diferenciación posterior; o bien parte de la membrana desarrolla mecanismos que la hacen estimulable o bien un área primitivamente excitable pierde esta propiedad. En todo caso, el hecho que sólo un lado de la electroplaca cambie de polaridad, permite que durante la actividad el lado invadido sea negativo con respecto a la cara opuesta en un valor cercano a los 150 mV. En el órgano completo las electroplacas se alinean en serie y descargan más o menos simultáneamente, de modo que los poten-

ciales de electroplacas sucesivas se suman (Fig. 3). En la anguila eléctrica el órgano se compone más o menos de 6.000 elementos en serie (2) por lo cual es posible obtener potenciales de 600 o más volts entre los extremos del pez. Durante las descargas, el extremo caudal del animal se hace negativo con respecto a la cabeza debido a que la membrana celular inervada es la posterior.

En el pez entero, las electroplacas descargan al ser excitadas por impulsos nerviosos que se originan en grandes células colocadas al centro de la médula espinal. Si la electroplaca es una célula muscular modificada, la sinapsis nervioplaca debería funcionar en forma semejante a la de un músculo. En efecto, ésto ocurre. La estimulación nerviosa determina pequeños potenciales post-sinápticos locales que despolarizan la membrana inervada; una vez alcanzado el umbral se produce un potencial de acción (Fig. 2) (4) (8). Como las sinapsis son muchas, existe una suma espacial de potenciales sinápticos al igual que en las células del sistema nervioso central; un número más o menos grande de terminales nerviosos deben ser excitados simultáneamente para causar una respuesta celular. Un solo potencial de placa genera una corriente demasiado pequeña para estimular la membrana celular vecina a la sinapsis (Fig. 2).

Al igual que la fibra muscular o nerviosa el potencial de acción está determinado por la existencia de una gradiente de concentración de sodio a través de la membrana (7); el potencial de reposo está relacionado con una gradiente de potasio (7) (10). La acetilcolina y substancias similares despolarizan la electroplaca (11) (12) y al igual que en el músculo, el curare bloquea la transmisión sináptica (12) (13) (14). Resumiendo, también la Farmacología y Fisiología de la electroplaca son similares a las de un músculo estriado.

Como ya fue mencionado, los órganos eléctricos de los diferentes peces se forman por la aposición lineal de elementos como el descrito más arriba. La anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*) posee los órganos eléctricos más desarrollados. Una anguila adulta mide algo más de 1 mt.; en el Zoo de Bronx han tenido anguilas que medían 2 o más mts. de longitud y que pesaban cerca de 20 Kg. Como es posible observar en la Fig. 4, el cuerpo propiamente dicho y los órganos más importantes, se encuentran en el décimo anterior del pez; el resto está formado por órganos eléctricos, y algunas masas musculares. Macroscópicamente se han descrito tres órganos eléctricos (2), 1) el órgano principal Fig. 4 A; 2) el órgano de Sachs, Fig. 4 B y 3) el llamado órgano de Hunter, Fig. 4 C. La Fig. 5 muestra una sección del pez a la altura del órgano principal. A cada lado de la columna vertebral aparecen cinco husos musculares; por debajo de ella se extiende la vejiga natatoria y más abajo el órgano eléctrico, bilateral y simétrico, que abarca aquí el 50% o más del área de sección que se extiende desde la línea media hasta la piel; en una anguila adulta, una electroplaca puede medir 3 a 4 cms. de longitud. Bajo el órgano principal y separado de éste por dos pequeñas masas musculares, se observa en la Fig. 5 el órgano de Hunter. En el órgano principal las células son muy delgadas y se hallan comprimidas unas con otras; existen hasta 200 por cm. lineal. A medida que el órgano se extiende hacia atrás, el

número de placas por cm. decrece, y en el llamado órgano de Sachs existen no más de 8 a 10 por cm. (2) (3). De este modo, cuando descarga el órgano principal, se puede medir gradientes de voltaje del orden de 16 a 20 Volt (14) por cm., no sobrepasando éstas, en el órgano de Sachs, 3 Volt (14). Por supuesto estas últimas mediciones eléctricas se efectúan con electrodos aplicados sobre la piel o por medio de agujas introducidas al interior del órgano en peces mantenidos en el aire. Si se corta circuito por medio de un alambre la cola con la cabeza de la anguila, es posible medir corrientes de hasta 1 Ampére.

La descarga de la anguila eléctrica es voluntaria, y por lo tanto, controlada por estructuras encefálicas. Los axones de estas células hacen sinapsis con las grandes células piriformes medulares ya mencionadas (3). Cada una de estas células da origen a un solo axón que rápidamente se bifurca e inerva partes correspondientes de cada órgano. De este modo, electroplacas colocadas en el órgano derecho reciben innervación de las mismas células que las correspondientes del órgano izquierdo. Así la descarga es simultánea en ambos lados. Pero la anguila ha debido resolver problemas aun más complejos. La máxima eficiencia se obtendría si todo el órgano descargase simultáneamente. El potencial de acción, o sea la descarga, no dura más de 4 a 5 mseg. a 22° C. La anguila mide 1mt. y más; siendo un poiquiloterma, la velocidad de conducción nerviosa máxima es de más o menos 30 mts./seg., de manera que el estímulo originado en el encéfalo llega a la parte inicial del órgano cerca de 30 mseg. antes que al extremo distal. En la literatura antigua se suponían velocidades de conducción medular de 1.200 a 2.000 por segundo para explicar la aparente simultaneidad en la descarga del órgano eléctrico. Velocidades de esta magnitud nunca han sido comprobadas. En realidad el pez sincroniza la descarga del órgano por varios mecanismos cuyo principio básico consiste en retardar la llegada del estímulo a las electroplacas más anteriores. Por ejemplo, el retardo nuclear es más largo en las neuronas medulares que inervan la parte anterior del órgano que en las posteriores. Además, en el órgano principal, sólo el segundo o tercer estímulo nervioso activa las electroplacas; en el órgano de Sachs un solo estímulo puede originar el potencial de acción (15). A pesar de estos mecanismos compensatorios la parte anterior del órgano principal descarga por lo general 2 a 3 mseg. antes que la posterior. Las descargas de este órgano se producen en rápidas ráfagas; al comenzar una serie, las descargas se suceden entre 4 a 6 mseg., de manera que generalmente se obtienen shocks en los cuales todo el órgano descarga casi simultáneamente (2). El animal se fatiga con rapidez y luego de un número variable de descargas, éstas no se producen o alcanzan escasa magnitud. Este hecho es conocido por los indios de los llanos del Orinoco; cuando quieren cazar anguilas en una ciénaga o laguna pequeña, primero hacen pasar por ella animales, cuyos movimientos excitan a las anguilas que descargan repetidas veces. Después de un rato pueden ser tomadas a mano desnuda sin consecuencias desagradables o peligrosas.

La finalidad de los órganos eléctricos parecería evidente. Es obvio que la descarga del órgano principal tiene por objeto matar la

presa, o por lo menos, dejarla semi conciente. Esto adquiere especial importancia si se recuerda que las anguilas tienen escasa agudeza visual. Desde temprana edad se les opacifica el cristalino lo cual se ha sugerido es producido por las propias descargas. Pero hay más . . .

Christopher Coates (18) ha observado que anguilas nadando libremente en un estanque, producen con cierta regularidad descargas rítmicas de pequeña magnitud, las que se originarían en los órganos de Sachs o de Hunter. Dicho autor, ha sugerido que estas descargas serían utilizadas por el pez para localizar obstáculos o la presa misma (18). Corroborando esta hipótesis otros gimnotos de pequeño tamaño presentan descargas rítmicas constantes, de tan pequeña magnitud que su valor defensivo u ofensivo debe ser casi nulo. Se han publicado registros obtenidos de tres variedades diversas, *Eigenmannia virescens*, *Gymnorhamphichthys hypostomus* y *Gymnotus carapo*. En estos casos las descargas no son voluntarias, aunque el marca paso es encefálico, pues cambios de la temperatura cefálica alteran la frecuencia de descarga. Lo mismo ocurre cuando el animal es excitado por diferentes medios. Se ha sugerido entonces, que las descargas rítmicas en alguna forma sirven al pez para orientarse en el agua. Esto supone que el pez debe poseer órganos que le permitan distinguir pequeñas alteraciones de los campos eléctricos determinados por las propias descargas; en tanto estos órganos no sean descubiertos, lo anterior no pasa de excitante especulación. En los peces recién mencionados los órganos eléctricos se encuentran en la base de la membrana ondulatoria ventral y parecerían corresponder al órgano de Hunter del *Electrophorus electricus*.

En resumen, el gran tamaño de las electroplacas, lo que permite variadas manipulaciones experimentales con ellas, sus similitudes fisiológicas con músculos estriados y nervios, el que sean estructuras organizadas para producir electricidad, el hecho que parte de la membrana sea excitable y parte inexcitable, los problemas planteados respecto a receptores de alteraciones del campo eléctrico, etc., etc., permiten afirmar que este material o sea los peces eléctricos tienen un gran valor en estudios de fisiología general y aplicada.

S U M A R I O

Se describen en forma resumida las principales características anatómicas y fisiológicas de los órganos eléctricos de la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus* (Linneus)).

S U M M A R Y

The principal anatomic and physiological characteristics of the electric organs of the electric eel, *Electrophorus electricus* (Linneus) are described briefly.

R E F E R E N C I A S

- 1.—Couceiro, R. y R. Freire: Etude histochemique du conjonctif chez l'électrophorus electricus. An Acad. Bras. Ciencias. 23 : 443, 1951.

- 2.—**Altamirano, M.; Ch. Coates; H. Grundfest y D. Nachmansohn:** The response to indirect and direct stimulation of *Electrophorus electricus*. *J. Gen. Physiol.*
- 3.—**Biedermann, W:** *Electro-Physiology* London Mac Millan and Co. 1892 2 Vols.
- 4.—**Couceiro, A. M. Akerman:** Sur quelques aspects du tissu électrique de l'*Electrophorus electricus* (Linnaeus) *An. Acad. Bras. Ciencias* **20** : 383, 1948.
- 5.—**Luft, N:** Comunicación personal.
- 6.—**Dahlgren, V.:** Origin of the electric tissue of *Gymnarchus Niloticus*. Carnegie Institute of Washington Pub. N° 183 Tortugas Lab. **6** : 159, 1914.
- 7.—**Keynes, R. D. y H. Martins-Ferrera:** Membrane potentials in the electroplates of the electric eel. *J. Physiol.* **119** : 315, 1953.
- 8.—**Altamirano, M.; Ch. Coates y H. Grundfest:** Mechanisms of the electroplax of electric eel. *J. Cell. and Comp. Physiol.* **46** : 249, 1955.
- 9.—**Altamirano, M:** Electrical properties of the innervated membrane of the electroplax of electric eel. *J. Cell. and Comp. Physiol.* **46** : 249, 1955.
- 10.—**Altamirano, M. y Ch. Coates:** Effect of potassium on electroplax of *Electrophorus electricus*. *J. Cell and Comp. Physiol.* **49** : 69, 1957.
- 11.—**Altamirano, M.; C. Coates; H. Grundfest y D. Nachmansohn:** Modifications of electrical activity by acetylcholine and related compounds. *Biochim. et Biophys. Acta.* **16** : 449, 1955.
- 12.—**Altamirano, M.:** Effect of acetylcholine in the electroplax of electric eel. *Biochim. et Biophys. Acta.* **20** : 323, 1956.
- 13.—**Altamirano, M.; C. W. Coates; H. Grundfest y D. Nachmansohn:** Modifications of electrical activity by acetylcholine and related compounds. *Biochim. et Biophys. Acta.* **16** : 449, 1955.
- 14.—**Cox, R.; W. A. Rosenblith; J. A. Cutler; R. S. Mathews y C. W. Coates:** A comparison of some electrical and anatomical characteristics of the electric eel, *Electrophorus electricus* (Linnaeus) *Zoologica* **25** : 553, 1940.
- 15.—**Altamirano, M.:** Observaciones no publicadas.
- 16.—**Coates, C. W.:** *Electric fishes. Electrical engineering*, 1950.
- 17.—**Coates, C. W.; M. Altamirano y H. Grundfest:** Activity in Electrogenic organs of knife fishes. *Science*, **120** : 845, 1954.
- 18.—**Coates, C. W.:** *Electric fishes. Atlantic Monthly.* **180** : 75, 1947.

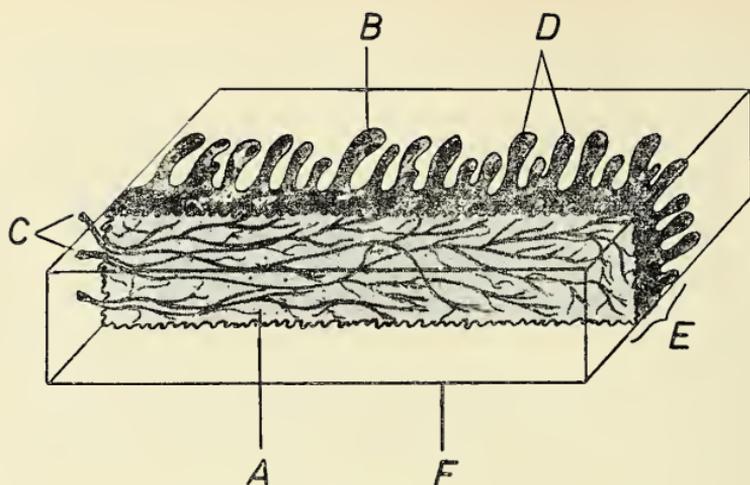


FIGURA 1

Esquema de compartimento con la electroplaca.— A: Cara anterior de la electroplaca. B: Cara posterior de la electroplaca. C: Terminales nerviosos. D: Núcleos. E: Electroplaca. F: Paredes fibrosas que forman el compartimento.

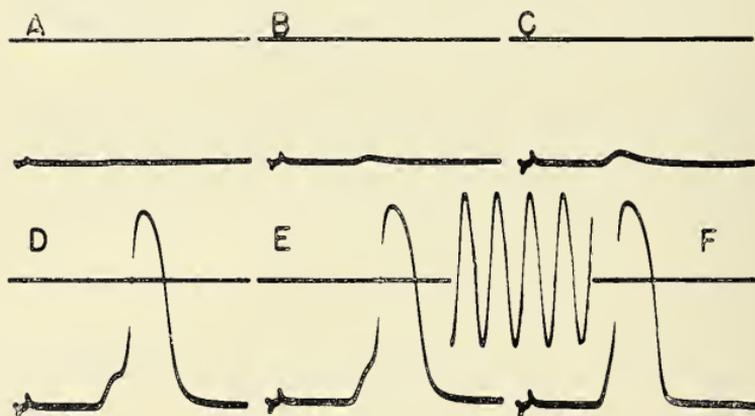
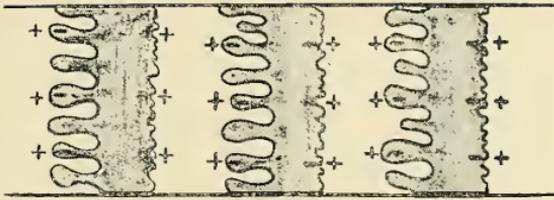


FIGURA 2

Registros del potencial post-sináptico y potencial de acción en una electroplaca mediante electrodo intracelular.— La distancia entre las dos líneas de cada registro corresponden al potencial de reposa. Entre A y B se excita un nervio intercostal con intensidad creciente: a medida que más fibras son estimuladas se produce un potencial post-sináptico mayor, el cual en D determina un potencial de acción. La latencia de este es menor desde D a F porque se aumenta aun más la intensidad del estímulo nervioso. Calibración: 100 mV y 1 msec.

A



B

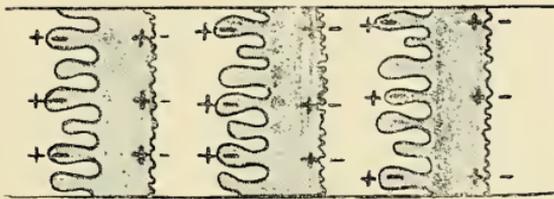


FIGURA 3

Esquema de la polaridad eléctrica de las membranas de tres electroplacas en diferentes estados fisiológicos.— A: Reposo. B: Durante la descarga eléctrica.



FIGURA 4

Esquema de una anguila eléctrica.— A: Organó principal. B: Organó de Sachs. C: Organó de Hunter. Tomado de (16).

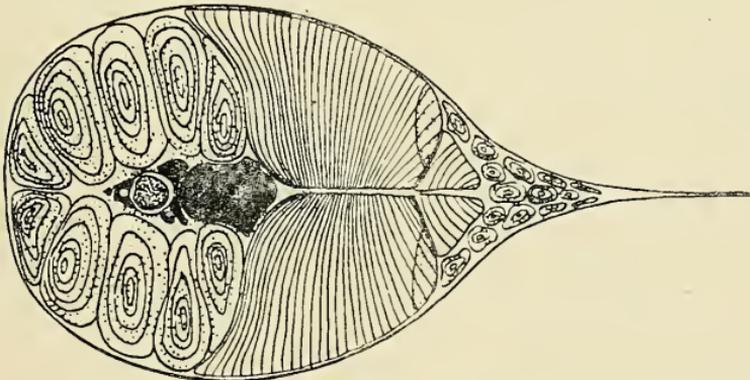


FIGURA 5

Sección transversal esquemática de una anguila eléctrica a nivel del órgano principal.

