

REVISION BIBLIOGRAFICA

DETECTORES DE LA LINEA LATERAL

INTRODUCCION

En el Vol. 3 No. 10 de esta misma revista, apareció el primero de una serie de artículos sobre origen, genética, evolución, fisiología, morfología, etc., de los peces. Este es el segundo de tales artículos.

"Detectores de la Línea Lateral" es un libro que contiene información científica abundante y especializada sobre la morfología, la fisiología, la física, el significado biológico y el desarrollo histórico del sistema de la línea lateral en los peces. El libro fue producido con base en los trabajos presentados en una conferencia realizada en la Universidad de Yeshiva, en abril de 1966.

1. EL CONCEPTO DE SISTEMA ACUSTICO-LATERAL.

El sistema de la línea lateral es un conjunto de órganos sensoriales restringidos a los peces y a las etapas acuáticas de los anfibios. La evidencia proveniente de diferentes líneas de investigación muestra una estrecha relación entre el sistema auditivo del oído interno y el sistema de la línea lateral, conformando así, un complejo común acústico-lateral.

Siguiendo el desarrollo histórico del concepto del complejo acústico-lateral, se encuentra que fue el Dr. Mayser quien en la década de 1880 empezó a clarificar el hasta entonces oscuro conocimiento de la inervación del laberinto por el VIII nervio craneal a través del llamado "tubérculo acústico". El VIII nervio parecía tener dos raíces: una anterior, grande, y una posterior, más pequeña. Fue esta raíz menor la que dió

Phyllis H. Cahn, Indiana University Press, Bloomington, Ind., 1967. XIV+496 p., ilustr. Revisado por: Fabio Heredia Cano, Profesor, Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

origen a la confusión acerca de la inervación del sistema de la línea lateral, puesto que los métodos de laboratorio en el tiempo de Mayser, tales como los cortes delgados para microscopía y su tinción, eran muy deficientes y así proveían muy pocas bases para el seguimiento del trayecto de los nervios. Y fue Mayser quien aseguró que la raíz menor del VIII nervio no era la rama lateral del vago y que la inervación total del sistema de la línea lateral tenía su origen en el tubérculo acústico sin importar su curso posterior. Hoy se sabe que esta inervación se hace a través del VII, IX y X nervios craneales.

Basado en su aseveración, Mayser propuso la idea de que el sistema del canal lateral en los peces no era más que un órgano *auditivo* accesorio, aun cuando Leydig (1850) había descrito los órganos del sistema lateral como órganos táctiles.

Antes de continuar con esta revisión histórica, es conveniente establecer que los órganos de la línea lateral se encuentran en grupo en la cabeza y en la línea lateral del cuerpo y están constituidos por unidades receptoras llamadas neuromastos con extensiones similares a cabellos en sus ápices, las cuales entran a una cúpula gelatinosa.

En 1882, Bodestein publicó su trabajo sobre los canales de la línea lateral en *Cottus gobio* y llegó a conclusiones similares a Schulze (1870) y Leydig (1895) sobre la existencia de una cúpula al final de los órganos sensoriales, que él llamó membrana delgada. La presencia de esta cúpula diferencia definitivamente los órganos sensoriales del canal lateral de los que existen en las papilas del gusto, a los cuales se pare-

cen. Además, Bodestein aceptó en su totalidad las conclusiones de Mayser acerca de la similitud entre los órganos terminales de la línea lateral y los órganos terminales del laberinto y que el sistema de la línea lateral era un sistema acústico accesorio. En 1898, Cole también aceptó la idea de Mayser y se quejó de que Leydig, quien inicialmente había aceptado esta idea la hubiera cambiado al describir el sistema de la línea lateral como un "sexto sentido" del tacto que nada tenía que ver con el sistema auditivo.

Trabajando sobre el aterínido *Menidia*, Herrick, en 1897, llegó a la misma conclusión de Mayser acerca del origen común de la inervación de la línea lateral y el laberinto desde el tubérculo acústico.

También en 1897, Wilson y Mattocks concluyeron, con base en estudios embriológicos en ciclóstomos, elasmobranchios, teleosteos y anfibios, que existía un primordio (blastema) común para el sistema de la línea lateral y el laberinto en las etapas tempranas del embrión de salmón.

Lowenstein menciona un trabajo hecho por Ayers (1892), titulado "Cefalogénesis de los Vertebrados" y que él llama "una curiosidad" puesto que solamente contiene "especulaciones rebuscadas acerca de la función auditiva" y "largas citas de publicaciones contemporáneas", que tratan de establecer que los órganos de la línea lateral tienen una función acústica. Es de anotarse aquí que trabajos como el mencionado por Lowenstein son más frecuentes en las publicaciones científicas que lo que generalmente se cree.

Pasando ahora a las funciones que se le atribuyen a los órganos de la línea lateral, Lowenstein establece que, de acuerdo con lo que él conoce, nadie ha dicho que estos órganos tienen una función visual. Pero, por otro lado, la similitud ya mencionada entre los órganos acústico-laterales y las papilas gustativas, ha llevado a varios científicos a asumir que los órganos acústico-laterales, podrían tener algunas de las características de las quimo-receptores. Otros científicos, como Merkel (1900) no aceptan este postulado sino que afirman que pueden tener una función mecánica. Hofer (1908), por el contrario, no acepta ninguna función táctil para estos órganos. Y así sucesivamente.

Pero en 1933, Hoagland, basado en trabajos electrofisiológicos, dedujo que los órganos de la línea lateral responden a una serie de estímulos como presión, agitación del agua, corrientes, movimientos del cuerpo, vibraciones de diapasones y cambios de temperatura. Otros investigadores esgrimen argumentos en pro y en contra de que los órganos de la línea lateral actúen como un sentido reotáctico.

Continuando con su revisión histórica, Lowenstein habla de los aspectos estructurales y funcionales en

los cuales las terminaciones sensoriales vestibulares y los órganos del complejo de la línea lateral, se parecen más, esto es, la célula filamentososa misma y la respuesta por unidad de impulso. Sin duda la peculiaridad más importante de las células filamentosas, es su actividad básica "espontánea" para la cual, aparentemente, no se necesita ninguna estimulación y que consiste en descargas de impulsos de baja frecuencia (Hoagland, 1933). Estas descargas son muy regulares en las terminaciones vestibulares principalmente en los canales semicirculares, pero son menos regulares en las terminaciones de la línea lateral. Si no hay necesidad de estímulo para la descarga espontánea, entonces la respuesta a un estímulo consiste en un cambio en la frecuencia de la actividad espontánea. Es el caso, dice Hoagland, de estimulación por cambios en la temperatura o en la presión.

Como se ha establecido previamente, hay órganos de la línea lateral en la cabeza de los peces, por ejemplo, en el canal hiomandibular. En 1937, Sand aisló unidades simples de los órganos de la línea lateral en tal canal en la raya *Raja clavata* y encontró que los receptores simples eran excitados cuando el líquido de perfusión fluía en una dirección y eran inhibidos cuando fluía en la dirección opuesta trayendo así cambios en la actividad de descarga. Esta fue la primera vez que un órgano de la línea lateral era analizado cuantitativamente.

En 1936, Lowenstein y Sand publicaron juntos un trabajo sobre la actividad del canal semicircular horizontal en el tollo (un tiburón pequeño, "dogfish") y establecieron las implicaciones de la "actividad espontánea" en los mecano-receptores en general. Los resultados de estos trabajos llevaron a la solución del viejo problema de la fisiología del laberinto: si los canales semicirculares son receptores uni- o bidireccionales para aceleraciones angulares. También, el tonus asimétrico y los movimientos forzados después de la eliminación de un canal, pudieron ser explicados.

- Finalmente, en 1959 Lowenstein y Wersall, trabajando otra vez en el laberinto, encontraron una correlación entre la orientación de los kinocilios y la deformación excitadora-inhibidora del haz filamentososo al nivel estructural, realizando una vez más el significado biofísico del sistema acústico-lateral, y la similitud del sistema auditivo con el sistema de la línea lateral, aunque son diferentes en función.

II. SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LOS ORGANOS DE LA LINEA LATERAL

En la discusión anterior, Lowenstein expresó que "no mencionó siquiera las ampollas de Lorenzini, las vesículas de Savi, ni los mormiromastos, todos los cuales han sido referidos como pertenecientes al sistema

acústico-lateral". Pero el Dr. Dijkgraaf presenta en el mismo libro que está siendo revisado en este artículo, abundante información sobre el significado biológico de los órganos de la ampolla (Lorenzini) y de la cúpula (neuromastos) de la línea lateral en aquellos animales que los poseen.

Ha sido demostrado que los órganos de la línea lateral son muy sensibles a estímulos diminutos que provienen de los movimientos del agua. Pero, al contrario de lo que sucede en el laberinto, los órganos de la línea lateral no disponen de las estructuras finas y complicadas del laberinto para seleccionar los estímulos que son de real relevancia biológica para el animal, principalmente porque los órganos sensoriales de la ampolla y de la cúpula de la línea lateral están abiertos y directamente expuestos al agua que los baña. Así, fue necesario diseñar investigaciones de comportamiento que buscarían hacer que el cerebro actuara como un centro integrador de tal manera que sólo las estimulaciones biológicas relevantes del ambiente pudieran ser seleccionadas como la causa de las respuestas etológicas obtenidas en los peces y anfibios sometidos a experimentación.

Dijkgraaf estudió primero los movimientos del agua provocados por objetos o animales que se desplazaban en ella y encontró que tanto los peces como los anfibios mostraban respuestas de comportamiento sexual y de depredador-presa muy definidas, a los movimientos de otros animales bajo el agua, aun si los animales eran cegados artificialmente, y que estas respuestas eran debidas a la recepción de los estímulos por los órganos de la línea lateral. Cuando se cortaba la innervación a los órganos de la línea lateral, se producía la pérdida de sensibilidad a los mismos estímulos.

Por el otro lado, los experimentos han fallado en demostrar claramente si los órganos de la línea lateral son importantes en el comportamiento de vivir en manadas ("schooling") de los peces. Tampoco se ha llegado a ningún acuerdo en relación con el papel que los órganos de la línea lateral juegan en la percepción de los estímulos vibratorios y las respuestas correspondientes.

Un fuente posible de desacuerdo entre los investigadores en este campo, es la gran variedad de estímulos empleada en los experimentos, tanto en cuanto a aparatos como en las formas en que han sido usados. Pero, en general, parece que la estimulación local del sistema de la línea lateral da más respuestas positivas que la estimulación general; y, así mismo, es cierto que la determinación de la secuencia estímulo-órgano-respuesta, es más exacta si se usa estimulación local. Pero los umbrales, en términos de magnitud y distancia de los objetos estimulantes, la frecuencia de la estimulación, etc., no son conocidos exactamente todavía.

Al registrar los cambios de los potenciales musculares de propagación en el lenguado ("flatfish plice") cuando era estimulado con vibraciones, Dijkgraaf encontró que a la frecuencia de 5 cps un disco de 6 cm de diámetro que vibraba dentro del agua en forma vertical, producía un umbral de vibración de alrededor de 10 micrones, suficiente para producir cambios en los potenciales musculares de propagación al cambiar el ritmo respiratorio del pez. Y también demostró que cuando los nervios de la línea lateral eran cortados, no había cambio en el umbral. Esto podría indicar que otra clase de receptor estaba implicado en la percepción de las vibraciones. Regnard (1928) había demostrado por experimentos similares, que una vez que los nervios de la línea lateral habían sido eliminados, se producía una pérdida de orientación en la respuesta. De todas maneras, se debe hacer mucho más en este aspecto de la investigación para determinar el papel del sistema de la línea lateral en las respuestas de los peces al sonido. Más aún, casi nada se conoce acerca de como un pez, aun artificialmente cegado, puede esquivar obstáculos cuando se mueve en línea recta hacia adelante.

Pasando ahora a la estimulación provocada por los movimientos del agua en la naturaleza, Dijkgraaf establece dos fuentes principales: las ondas superficiales y las corrientes. En 1965, Schwartz demostró que el pez *Aplocheilichthys lineatus* emplea sus órganos de la línea lateral para localizar los insectos que luchan por no ahogarse en la superficie del agua, produciendo así ondas concéntricas. Lo mismo puede ser observado en la rana *Xenopus laevis*.

En cuanto a las corrientes, se han demostrado respuestas reotácticas en el pez "minnow" (Cyprinidae), artificialmente cegado. Pero en corrientes fuertes, la orientación está basada en la orientación visual y táctil; no importa si los órganos de la línea lateral están intactos o no. De una manera similar, la coordinación de los movimientos de natación está controlada por los ojos y el laberinto, pero no por los órganos de la línea lateral.

Dijkgraaf trata luego de una clase muy especializada de órganos de la línea lateral: las ampollas de Lorenzini en elasmobranchios. De una manera más bien accidental, el autor encontró en 1935 que acercando una varilla de hierro a la cabeza de un tollo ("dogfish") artificialmente enceguecido, el animal se volvió rápidamente, alejándose de la varilla, cuando ésta se hallaba de 5 a 8 cm. de distancia del hocico.

De nuevo, por accidente, Dijkgraaf cambió la varilla de hierro por una de plástico del mismo diámetro. No se produjo ninguna respuesta. Lo mismo sucedió cuando la varilla de hierro se dirigió al tronco del animal. Puesto que no tenía ninguna explicación para este fenómeno, Dijkgraaf propuso, como Parker lo

había hecho en 1904, que la varilla de hierro creaba campos eléctricos débiles que actuaban como estímulos para las ampollas de Lorenzini localizadas en la cabeza.

En 1963, Dijkgraaf y su colaborador Kalmijn empezaron a experimentar con las ampollas de Lorenzini como receptores eléctricos, no sólo en tollos sino también en rayas. Encontraron una gran sensibilidad a diminutas diferencias de potencial en el agua de mar, con umbrales tan bajos como 0.01 microvoltio/cm. Usaron diferentes técnicas e indicadores como estímulos eléctricos artificiales y el ritmo cardíaco. Usando electrodos y eliminando los nervios apropiados de las ampollas de Lorenzini (N. maxillaris V y buccalis VII), Kalmijn fue capaz de demostrar una completa insensibilidad del pez a la estimulación eléctrica a pesar de que los canales de la línea lateral y los receptores de la piel permanecían intactos. Por lo tanto, las ampollas de Lorenzini son los verdaderos receptores de la estimulación eléctrica en los elasmobranquios.

Ahora: ¿cuál es, si existe, la importancia biológica de las ampollas de Lorenzini como receptores bioeléctricos?

Se hizo un experimento en el cual los potenciales musculares de propagación provenientes de un lenguado ("flatfish") estimulado para respirar rápidamente, fueron transmitidos a otro lenguado puesto en otro tanque. Este último respondió claramente aumentando su ritmo cardíaco.

Otros experimentos lograron que tanto lenguados como rayas buscaran su alimento tan pronto como eran estimulados con corrientes eléctricas determinadas.

Estos experimentos sin duda, llevan a la conclusión de que las ampollas de Lorenzini actúan como receptores eléctricos muy sensibles que capacitan a los elasmobranquios para localizar sus presas, puesto que ahora es bien conocido que muchos animales producen potenciales musculares de propagación lo suficientemente fuertes como para servir de estímulos a las ampollas. Y esto representaría, indudablemente, un significado biológico muy importante de las ampollas de Lorenzini como bioreceptores.