

## NOTA CIENTIFICA

### El Sistema Neurosecretor del tallo ocular de los Crustáceos

Jaime Aurelio Barral Caballero y David Garcia-Hernández

Proyecto y Maestría en Neurociencias. ENEP Iztacala-UNAM, Av. de los Barrios S/N, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México, C.P. 54090. Tel. 623 12 95, FAX 565 10 09.

#### INTRODUCCIÓN

En la mayoría de los invertebrados no es posible encontrar glándulas endocrinas; salvo las glándulas androgénicas de los crustáceos que intervienen en la formación de caracteres sexuales secundarios, así como el llamado Órgano Y, que intervienen en los procesos de ecdisis. Por lo que la función secretora es llevada a cabo por una porción del sistema nervioso que recibe el nombre de sistema neurosecretor (Bern y Hagadorn, 1965). En el caso de los crustáceos, este fenómeno se encuentra bien documentado, particularmente a partir de los trabajos de Hanström en la década de los 30's (Bern y Hagadorn, 1965).

En los crustáceos, el sistema neurosecretor está formado por grupos celulares que sintetizan sustancias con actividad biológica, por sus axones las transportan a las terminales donde son liberadas a la hemolinfa, formando órganos neurohemales (Carlisle y Knowless, 1953). Los criterios para establecer el carácter secretor de estas células, se basa principalmente en métodos histológicos; por medio de éstos se observan neuronas con gránulos y propiedades tintoriales más o menos específicas, que sugieren la presencia de sustancias que han recibido la denominación genérica de neurohormonas o neurosecreciones. En cuanto a las características de estas secreciones

se ha observado que no existen grandes diferencias entre vertebrados e invertebrados.

De los diversos estudios realizados en el sistema neurosecretor de los crustáceos, se observa que para el caso de los entomostráceos como es el caso de cirripedos (Barnes y Gonor, 1958), cladoceros (Sterba, 1957), anostracos (Lochead y Resnes, 1958), ostrácodos (Wey-Goldt, 1961) y copépodos (Carlisle y Pitman, 1961), se han reportado células neurosecretoras en los ganglios supra y subesofágicos (Bern y Hagadorn, 1965). Para el caso de los malacostracos los estudios de neurosecreción se han realizado principalmente en decápodos, en menor grado en hoplocáridos e isópodos. En estos organismos se ha establecido como uno de los principales centros de almacenamiento y liberación de neurosecreciones al sistema Órgano X - Glándula Sinusal (OX-GS) localizado en los tallos oculares (Bern y Hagadorn, 1965; Cooke y Sullivan, 1982). Otros sitios de liberación son los órganos pericárdicos, el sistema de órganos postcomisurales, y en menor grado, el ganglio supraesofágico y los ganglios torácicos (Carlisle y Knowless, 1953), aunque estos últimos han sido relacionados como una porción de los órganos pericárdicos (Cooke y Sullivan, 1982) (Fig. 1).

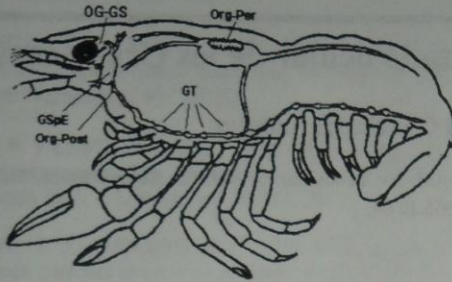


Figura 1. Esquema de un crustáceo decápodo en el que se muestran los principales centros neurosecretorios de los crustáceos. A) Sistema Órgano X- Glándula Sinusal, OX-GS; b) Órganos Pericárdicos, Org-Per; C) Órganos Postcomisurales, Org-Post; D) Ganglio Supraesofágico, GSpE y E) Ganglios Torácicos, GT.

### I. El Sistema Neurosecretor del Tallo Ocular

El tallo ocular de los crustáceos con ojos compuestos pedunculados presenta neuropilos bien definidos, de él se pueden identificar a la Lámina Ganglionar (LG), la Médula Externa (ME), la Médula Interna (MI), la Médula Terminal (MT) y el Cuerpo Hemi-elipsoide (CH) (Fig. 2). Por lo general entre las ME y MI se encuentra la glándula sinusal (GS) (Bern y Hagadorn, 1965), esta formada por terminales nerviosas que provienen en su mayoría del órgano X ganglionar de la médula terminal (Horridge, 1965; Andrew y Saleudin, 1978).

Hanström en 1933 (Bern y Hagadorn, 1965), describió una estructura con aspecto semejante al tejido endocrino, profusamente irrigada a la que denominó Glándula Sanguínea o Glándula del Seno, actualmente se le llama Glándula Sinusal

(GS); se sabe que está formada por terminales nerviosas encargadas del almacenamiento y liberación de neurohormonas, así como por células gliales, cuya función específica aún se desconoce.

Es muy probable que la GS sea homóloga a vías neurosecretoras protocefálicas presentes en otros grupos de artrópodos (Cooke y Sullivan, 1982), siendo el principal centro de almacenamiento y liberación de hormonas en los malacostracos. Se ha observado que interviene en los procesos de muda, crecimiento, madurez sexual y regulación del metabolismo (Cooke y Sullivan, 1982), así como en adaptaciones de las funciones metabólicas como respuestas a estímulos ambientales, como la regulación de los niveles de glucosa en la hemolinfa, o bien participando en los cambios míméticos, también interviene en la regulación de la ritmicidad circadiana del animal (Aréchiga, 1977).

La GS se presenta exclusivamente en los malacostracos, observaciones realizadas por Hanström en 1948 (Bern y Hagadorn, 1965) muestran que se presenta regularmente en esta Clase, excepto en Leptostraca, Syncarida y Cumacea. La forma más simple que presenta la GS es la que se observa en Euphausiacia, observándose como un delgado disco sobre el neurilema de la médula terminal, bordeando a un seno sanguíneo del cual esta separada por una delgada membrana. En las formas superiores (Decapoda), esta estructura es más elaborada como resultado de las invaginaciones y ramificaciones a lo largo de canales sanguíneos. Hanström en 1948 reporta que la GS de los acócliles (Astacura, Decapoda) es la más compleja (Bern y Hagadorn, 1965). En isópodos parásitos la GS no se observa, quizás como una adaptación secundaria a su forma de vida (Oguro, 1961). En la mayoría de los grupos estudiados se presentan un par de glándulas, siempre en estrecha asociación con los centros ópticos del animal.

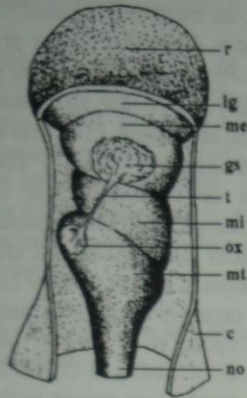


Figura 2. Esquema del tallo ocular aislado como se observa en el acocil *Procamburus clarkii*. c, Cutícula; gs, Glándula Sinusal; lg, Lámina Ganglionar; me, Médula Externa; mi, Médula Interna; mt, Médula terminal; no, Tracto Protocefálico; ox, Órgano X; r, Retina; t, Tracto OX-GS. (Tomado de Barral, 1986)

## II. Aspectos Morfológicos del Sistema Órgano X- Glándula Sinusal

En su forma más general, la GS es un agregado de terminales axónicas de células neurosecretoras del TO y probablemente de sus alrededores (Bliss y Welsh, 1954). A través de diversos estudios mediante microscopía de luz y electrónica, así como por técnicas histoquímicas ha sido posible averiguar algunas de sus características.

La GS está constituida por terminales neurosecretoras provenientes, en su mayoría, de somas localizados principalmente en la médula terminal (Andrew y cols., 1978) formando el Órgano X Ganglionar de la Médula Terminal (OXGMT). Sin embargo, se ha postulado desde hace algún tiempo la posibilidad de que la GS reciba vías neurosecretoras del cerebro y de otros centros ópticos (Bern y Hagadorn, 1965); de estas vías, algunas identificadas en los últimos años

(Sandeman y cols., 1988; Picones, 1988; Aréchiga y cols., 1990), solamente las provenientes del OXGMT poseen gránulos de secreción (Strolemberg y cols., 1977).

Se ha propuesto también que las terminales nerviosas tienden a estar agrupadas, al menos para algunas especies por su estirpe celular y posiblemente para su función (Bern y Hagadorn, 1965), como ha sido demostrado parcialmente por técnicas histoquímicas para el caso de la muda (Rehm, 1959). Por otro lado, Potter (1958) relaciona seis tipos de axones con seis tipos de células neurosecretoras, que ocupan posiciones características en el OXGMT. La hipótesis de que cada tipo celular produce una secreción específica se ve apoyada por la microscopía electrónica, por la que se pueden separar las diferentes estirpes celulares a través de las características de los gránulos de secreción, ya que cada axón tiende a contener gránulos de un sólo tipo (Hodge y Chapman, 1958), aunque algunos estudios muestran gránulos de distinta naturaleza cuando son tratados por técnicas inmunohistoquímicas (Jaros, 1978, Jaros y cols., 1985). Así, aún no ha sido posible establecer la relación entre el tipo de gránulo y la naturaleza de la neurosecreción.

El examen de las granulaciones presentes en las diversas terminales, sugiere que su número varía de acuerdo a la especie y al sexo de que se trate (Tabla I), aún cuando sobre este punto no hay un acuerdo unánime (Strolemberg y cols., 1977). El contenido de las granulaciones es liberado por exocitosis, lo que ha sido demostrado por criofracción (Shivers, 1976). En cada terminal el número de éstas disminuye, además pueden observarse miofibrillas en la porción preterminal del axón (Hodge y Chapman, 1958), lo que puede estar relacionado con el transporte axoplásmico de estas sustancias (García, 1982). Las células de la glía se encuentran distribuidas irregularmente y su influencia sobre la actividad secretora se desconoce (Strolemberg y cols., 1977).

## Sistema Neurosecretor del tallo ocular de los Crustáceos

Existen en el TO diversas estructuras designadas con el nombre genérico de "Órgano X". Esencialmente son dos tipos de células, aquellos que corresponden a los llamados órganos-X ganglionares (OXG), y aquellos que forman al órgano-X del poro sensorial (OXPS), también llamado papila sensorial del órgano-X (Carlisle y Passano, 1953). Estas dos estructuras pueden encontrarse unidas sobre la médula terminal, lo cual es común en Astacura, Palinura, Thalassinoidea y Anomura; pero especialmente en los Brachyura, en los que la papila sensorial está reducida o ausente. En algunos otros malacostracos (Stomatopoda, Penaeidae, Caridea y Stenopodidea) la papila sensorial está separada del OXG (Bern y Hagadorn, 1965).

Tabla I. Número de granulos identificados en la Glándula Sinusal de algunos Crustáceos Malacostracos (Tomado de Stroleberg y cols., 1977).

ESPECIE	GRÁNULOS	AUTOR
<i>Gecarcinus lateralis</i>	2	Hodge y Chapman, 1958
<i>Gecarcinus lateralis</i>	2	Wietzman, 1969
<i>Squilla mantis</i>	2	Knowless, 1959
<i>Cambarellus shufeldti</i>	3	Figerman y Aoto, 1959
<i>Orconectes nais</i>	3	Shivers, 1957
<i>Carcinus maenas</i>	3	Meusy, 1858
<i>Porcellio dilatatus</i>	3	Martin, 1972
<i>Pachigrapsus marmoratus</i>	4	Bresac, 1976
<i>Palaemon pansidens</i>	4	Hissano, 1976
<i>Procambarus clarkii</i>	5	Bunt y Ashby, 1967
<i>Carcinus maenas</i>	5	Smith, 1974
<i>Uca pugnax</i>	5	Silversthorpe, 1975
<i>Astacus leptodactylus</i>	5	Stroleberg y cols., 1977
<i>Callinectes sapidus</i>	7	Andrew y Saleudin, 1977

El OXG está compuesto totalmente por células neurosecretoras, el más prominente de ellos es el OXGMT, y se presenta consistentemente en los diversos grupos estudiados, también se ha descrito el Órgano X ganglionar de la Médula Interna (OXGMI) y el de la Médula Externa (OXGME); también se presentan células neurosecretoras solitarias esparcidas en la MI (Bern y Hagadorn, 1965). En *Callinectes* sp y *Carcinides* sp, la

mayoría de las células neurosecretoras están en el OXGMT, de los que se pueden reconocer seis tipos celulares de acuerdo a sus propiedades tintoriales. En *Pandalus* sp, donde se puede encontrar al OXGMI y al OXGME se presentan dos estirpes celulares en el primero, otras dos en el segundo, y tres en el OXGMT (Bern y Hagadorn, 1965). Como ya se mencionó, son los axones del OXGMT los que contribuyen principalmente a formar el tracto OXGMT-GS. El OXGMT también manda axones al OXPS (Bern y Hagadorn, 1965), así como otras fibras que muy probablemente van al lóbulo óptico en el cerebro (Jaros, 1978), en tanto que el OXGMI y el OXGME, cuando están presentes mandan sus axones exclusivamente a la GS.

En el acocil *Orconectes virilis*, el OXGMT está constituido por alrededor de 115 cuerpos celulares (Andrew y cols., 1978). En general se han descrito de tres a seis tipos celulares en el OXGMT (Tabla II); en cuanto a los granulos secretores, éstos son evidentes tanto en el OXGMT como en el tracto OXGMT-GS, y en la misma GS para cada célula (Potter, 1958), lo que parece indicar, que por lo menos algunas de las sustancias contenidas en los granulos son producidas en el OXGMT y transportadas a la GS donde son almacenadas y liberadas, dicho transporte es al parecer de tipo rápido (García, 1982).

Tabla II. Cuerpos celulares neurosecretores en el Tallo Ocular de algunos Crustáceos Decápodos (Tomado de Flores, 1981).

ESPECIE	CANTIDAD	AUTOR
<i>Sesarma dehaani</i>	3	Enami, 1951
<i>Sesarma dehaani</i>	3	Carlisle y Pasano, 1953
<i>Sesarma dehaani</i>	5	Bliss y Cols., 1954
<i>Orconectes virilis</i>	4	Durand, 1956
<i>Chionectes opilio</i>	5	Matsumoto, 1958
<i>Carcinus maenas</i>	6	Potter, 1958

### III. Aspectos Neuroquímicos del Sistema Órgano X - Glándula Sinusal

El sistema OXGMT-GS es considerado como un análogo a la neurohipófisis de los vertebrados (Shivers, 1976); siendo el principal centro de control neuroendocrino del organismo. Las hormonas, de naturaleza peptídica, son liberadas por la GS a la circulación actuando sobre diversas estructuras, aunque es probable que existan otros sitios de liberación.

Hasta el momento se han caracterizado las siguientes hormonas:

a) Hormona Hiperglucemiante (HHG). Que es un péptido no dializable, de PM 6400-7400, es inactivado por quimiotripsina, pepsina y pronasa. La administración de extractos de TO produce en animales normales, la hiperglucemia y la glucogénesis en músculo y gónada, e inhibe la transglucosilasa de uridin difosfato (Aréchiga, 1977, Hamann, 1974).

b) Hormona Estimulante de la Adaptación a la Luz del Pigmento Retiniano Distal (HPDL). Aislada y purificada por Ferlund (1971; 1976), su estructura es: Asn-Ser-Gli-Met-Ile-Asn-Ser-Ile-Leu-Gli-Pro-Arg-Val-Met-Thr-Glu-Ala-NH<sub>2</sub>, se inactiva por pepsina y quimiotripsina, pero no por papaína ni por tripsina. Los extractos de TO promueven la migración del pigmento retiniano distal a la posición de adaptación a la luz en condiciones de adaptación a la oscuridad (Kleinholz, 1976).

c) Hormona Concentradora de Eritróforos (HCE). Descrita y caracterizada por Ferlund (1974 a y b). Es un octapéptido termoestable con un PM de aproximadamente 1000, su estructura es: pGlu-Leu-Asn-Phe-Ser-Pro-Gli-Trp-NH<sub>2</sub>, es inactivado por pepsina, papaína, quimiotripsina. Los extractos de TO promueven la concentración de los pigmentos contenidos en los eritroros tegumentarios, la supresión del riego sanguíneo o la extirpación de los TO's anulan la respuesta foto motora (Josefsson y Kleinholz, 1964).

d) Hormona Neurodepresora (HND). Es un péptido dializable y termoestable, inactivado por tripsina, con un PM de aproximado de 1500, está compuesta de los siguientes aminoácidos: Asp, Ser, Pro, Gli, Ala, Val, Leu, Thr, Ile y Arg. La extirpación de los TO's producen hiperactividad locomotora. La inyección de extractos de TO la inhiben, la estimulación de la GS libera una substancia que reproduce los mismos efectos del extracto crudo, esta misma substancia se encuentra presente en la hemolinfa (Aréchiga y cols., 1977; 1985b).

Existen otros efectos inducidos por extirpación de los TO's o por inyección de extractos de los mismos (Tabla III), entre estos encontramos: La inhibición de la muda; la dispersión y concentración de leucóforos tegumentarios; dispersión de melanóforos y eritroros; la adaptación a la oscuridad del pigmento retiniano distal; la depresión de la síntesis de lípidos; la hipernatremia; la depresión y estimulación del metabolismo de las proteínas y carbohidratos, regulación inhibición gonadal, crecimiento de los apéndices, entre otros (Cooke y Sullivan, 1982).

Tabla III. Posibles Neurohormonas en el Tallo Ocular de los Crustáceos (Tomado de Aréchiga, 1977).

HORMONA	AUTOR
Concentradora de Leucóforos Tegumentarios	Abramowitz, 1937
Estimulante de la adaptación a la oscuridad del Pigmento Retiniano Distal	Brown y cols., 1953 Fingerman y cols., 1959 Fingerman y Moberly, 1960
Inhibidora de la Ecdisis	Abramowitz y Abamowitz, 1940 Megusar, 1912 Zeleny, 1905
Depresora de la síntesis de Lípidos	O'Connor y Gilbert, 1968; 1969
Hipernatremiante	Kamemoto y Ono, 1969 Kamemoto y Tullis, 1972
Depresora de la respiración	Bliss, 1953 Scudamore, 1947
Estimulante de la respiración	Silversthorpe, 1975

#### IV. Aspectos Electrofisiológicos del Sistema Órgano X - Glándula Sinusal

El sistema neurosecretor se encuentra formado por células nerviosas especializadas; estas células conservan las propiedades generales de toda neurona, sin embargo, presentan algunas diferencias electrofisiológicas con las neuronas no secretoras, entre ellos la base iónica de sus potenciales y la duración de los mismos (Iwasaki y Satow, 1969; 1970; 1971; Iwasaki y cols., 1973; Cooke, 1977; Cooke y cols., 1977). Algunas de estas diferencias se encuentran relacionadas probablemente con el fenómeno de secreción.

En la GS de diversas especies de crustáceos, se ha documentado la presencia de actividad eléctrica espontánea (AEE); esta actividad ha sido estudiada empleando para ello tanto el registro intracelular (Iwasaki y Satow, 1969; Cooke y cols., 1977), como el extracelular (Flores, 1981; Barral, 1986). En el acocil *Procambarus clarkii* la amplitud de las señales es de entre 40 y 75 mV, cuando se emplean microelectrodos, y de 20 a 400 mV con el registro extracelular, se ha descrito potenciales rápidos seguidos de uno o varios potenciales lentos, lo que se ha interpretado como potenciales de acción de origen axónico dependientes de la activación de canales de  $\text{Na}^+$  que provocan la aparición de potenciales lentos en las terminales dependientes de canales de  $\text{Ca}^{2+}$  (Fig. 3) (Cooke, 1977).

Se ha documentado además una correlación entre la depolarización de las terminales y la liberación de algunas hormonas, tal es el caso de la liberación inducida por la aplicación de pulsos de corriente o por incubación en un medio con alto  $\text{K}^+$  para la HCE (Cooke, 1977), y la HND (Aréchiga y cols., 1977). Asimismo se ha establecido la relación entre la AEE y la liberación de HND (Flores, 1981); así como la variación en la AEE después de la aplicación de neurotransmisores como la serotonina y la leu-enkefalina (Barral, 1986).

En la GS de los cangrejos, la frecuencia de la actividad eléctrica se ve afectada por la disminución del  $\text{Ca}^{2+}$  extracelular (Cooke, 1977), lo que ha servido como argumento para postular su dependencia a este ión.

La actividad eléctrica en la GS del acocil, se origina fuera de las terminales, ya que es abolida por el empleo de soluciones en las que se substituye el  $\text{Na}^+$  por cloruro de colina, o por la sección del tracto OXGMT-GS; postulándose que probablemente esta actividad se origina fuera del soma neuronal (Flores, 1981). Asimismo, existen evidencias empleando técnicas de criofratura y tinciones con amarillo lucifer, de uniones comunicantes tanto en el OXGMT como en la GS (Aréchiga y cols., 1985a). Por otro lado, existen evidencias de posibles acoples entre las GS's de ambos TO's (Chiang y Steel, 1985).

Se han descrito diferentes tipos de potenciales de acción en la GS del acocil (Tabla IV), los cuales pueden ser agrupados en poblaciones en base a criterios de forma de onda, amplitud, duración y frecuencia de disparo; así se han descrito en base al criterio de la amplitud seis poblaciones de potenciales de acción (Flores, 1981), y en base a la forma de onda más de nueve señales diferentes (Barral, 1986) (Tabla V), empleando para la caracterización el registro extracelular, sin embargo creemos que deben existir por lo menos de 15 a 20 poblaciones de potenciales de acción (Barral, Datos no publicados). Se ha observado además, que la frecuencia de disparo de la actividad eléctrica de la GS se ve modificada por la temperatura, lo que sugiere que este fenómeno es dependiente del metabolismo celular; siendo de 16° a 20 °C la temperatura para obtener una frecuencia de disparo óptima (Flores, 1981); asimismo, la actividad espontánea varía dependiendo de la hora del día en que se realice el registro (Barral, 1986), lo que hace suponer que ésta actividad también depende del estado fisiológico del animal, así como de la ritmicidad circadiana. En relación a este punto se ha señalado a la GS como un lugar de control de la

ritmicidad circadiana del organismo (Aréchiga, 1977; Aréchiga y cols., 1994).

Tabla IV. Valores de la actividad eléctrica espontánea de la Glándula Sinusal tomado con diferentes técnicas de registro para algunas especies de Crustáceos Decápodos (Tomado de Barral, 1986).

Especie	Amp. ( $\mu$ V)	Duración (mSeg)	Frec. (Pot/Seg)	Registro	Autor
<i>Procambarus clarkii</i>	—	5.4 $\pm$ 1.7	—	Intracel.	Iwasaki y Satow, 1972.
<i>Cardisoma carnifex</i> <i>Portunus sanguinolentus</i>	aprox. 500	>10	—	Extracel.	Cooke y cols., 1977
<i>Procambarus clarkii</i> <i>P. bouvieri</i>	50-200	4-10	0.37-5.7	Extracel.	Flores, 1981
<i>Cardisoma carnifex</i>	>25	10.4 $\pm$ 2.2	—	Intracel Extracel.	Stuenkel, 1985
<i>Procambarus clarkii</i>	20-100	1.9-6	0.04-2.4	Extracel.	Barral, 1986

Las características de las sustancias liberadas y los propios patrones de liberación, sugieren que deben existir mecanismos integrativos de gran complejidad dentro del sistema nervioso central que asuman el control de la liberación de estas neurosecreciones. Para ello se han propuesto mecanismos de control sináptico y no sináptico que gobiernan la actividad de estas neuronas. Para el primer caso, existen evidencias de que los potenciales de acción de neuronas secretoras inducen la liberación de las hormonas contenidas en sus terminales. Morfológicamente se conoce la existencia de fibras colaterales en los axones que forman el tracto OXGMT-GS de algunos astácidos (Andrew y cols., 1978). La presencia de estas fibras, sugiere que pudieran ser una de las vías de control sináptico de las células neurosecretoras del TO (Cooke y Sullivan, 1982). Cabe mencionar que hay evidencias de potenciales sinápticos en células del sistema OXGMT-GS (Iwasaki y Satow, 1970; 1971), estos autores muestran que mediante la estimulación del nervio óptico es posible registrar potenciales postsinápticos inhibitorios, por otro lado, se

han observado células del OXGMT que son inexcitables y eléctricamente silentes (Cooke y Sullivan, 1982), así como neuronas que responden con trenes de potenciales a manera de ráfagas (Fig. 3b) (Iwasaki y Satow, 1969; Barral, 1986).

Tabla V. Algunas características de la actividad eléctrica espontánea de la Glándula Sinusal del Acocil tomada con registro extracelular (Tomada de Barral, 1986).

Pob	Amp			Dur			Frec	24 hrs
	Prom	Sdev	Serr	Prom	Sdev	Serr		
1	50.27	11.53	1.24	4.06	1.44	0.15	0.31	Noct
2	20.09	17.00	5.13	4.91	1.58	0.48	0.04	Vesp.
3	21.87	8.86	0.78	1.92	1.53	0.13	0.51	Mat
4	24.35	17.47	1.67	2.33	1.03	0.10	0.64	Ultra
5	21.75	5.69	0.26	2.39	0.80	1.04	1.86	Diurna
6	41.52	22.16	0.76	2.9	0.94	0.03	2.43	Arrit
7	54.04	15.15	0.44	3.14	0.84	0.02	1.04	Noct
8	21.67	7.21	0.68	2.02	0.60	0.06	0.44	Arrit
9	77.60	46.39	9.28	5.88	2.92	0.58	0.05	Vesp?
Total	37.02			3.28			7.33	

**Unidades:** Amplitud (**Amp**) en microvoltios, Duración en milisegundos, Frecuencia (**Frec**) en número de potenciales por segundo.

**24 Horas:** Periodo de máxima actividad Circadica (Acrofase).

**Abreviaturas:** **Prom.**=Promedio; **Sdev**=Desviación Estándar; **Serr**=Error Estándar.

**Actividad Máxima:** **Noct.**=Nocturna; **Vesp.**=Vespertina; **Mat.**=Matutina; **Ultra**=Ultradiana y **Arrit**=Arritmica.

La activación sináptica de la células secretoras implica la presencia de receptores postsinápticos específicos que respondan a neurotransmisores. En preparaciones aisladas de OXGMT-GS de cangrejo se ha evaluado a sensibilidad a algunos agentes (Cooke y Sullivan, 1982), entre los que sobresalen los efectos de la serotonina (5-HT) y el ácido  $\gamma$ -aminobutírico (GABA). La 5-HT aplicada a los somas, inhibe potenciales de acción espontáneos, utilizando el registro intracelular en *Cardisoma* y *Podophtalmus*; cuando se aplica a las terminales, el efecto de la 5-HT en *Cardisoma* inhibe potenciales de acción con un efecto similar al GABA ( $1 \times 10^{-3}$  M), sin embargo, en *Podophtalmus* se incrementa la AEE. Los sitios

## Sistema Neurosecretor del tallo ocular de los Crustáceos

farmacológicamente activos pueden ser los colaterales del tracto (OXGMT-GS) (Cooke y Sullivan, 1982), además es factible que debido a las diferentes hormonas liberadas puedan existir diferentes conexiones sinápticas mediadas por transmisores diversos (Cooke y Sullivan, 1982). Además puede ser que estos transmisores estén involucrados en otras actividades, como para el caso de las encefalinas la modificación de la velocidad de adaptación a la oscuridad del electroretinograma (Freijo, 1986); esto sugiere la posibilidad en los crustáceos de sistemas peptidérgicos que controlen la secreción de péptidos como se ha observado en algunos vertebrados (Aréchiga y cols., 1985b).

Entre las evidencias de control no sináptico de la neurosecreción, se ha propuesto que las células secretoras pueden regularse a si mismas, constituyéndose como su propio receptor, integrador e iniciador de la actividad (Cooke y Sullivan, 1982). Por ejemplo, se desconoce el mecanismo por medio del cual se regulan los niveles de glucosa en la hemolinfa, por lo que la autorregulación de estas células podría ser postulado (Cooke y Sullivan, 1982). Asimismo, observaciones directas e indirectas sugieren que estímulos externos como la luz disparan los mecanismos de control hormonal (Glantz y cols., 1983), como ha sido demostrado para la HPDL durante el ciclo nictameral en *Procambarus bouvieri* (Aréchiga y Mena, 1975); así pues es factible suponer la existencia de mecanismos de liberación en los que el estímulo externo es la ausencia de luz (oscuridad) para péptidos como la HCE, que son liberados durante la oscuridad (Aréchiga y cols., 1985). Además se han reportado neuronas que solo responden cuando se encuentran en oscuridad (Wiersma y Yamagushi, 1965).

Por otro lado, la actividad de las células neurosecretoras en el TO puede ser modulada trans-sinápticamente por dos vías: A) el sistema visual intrínseco del TO, y B) Por otras influencias aferentes que convergen por canales multisensoriales representados por el vasto número de células

eferentes del nervio óptico, asimismo, se ha postulado que influencias extrarretinales pueden modular la liberación de neurohormonas (Aréchiga y cols., 1985b).

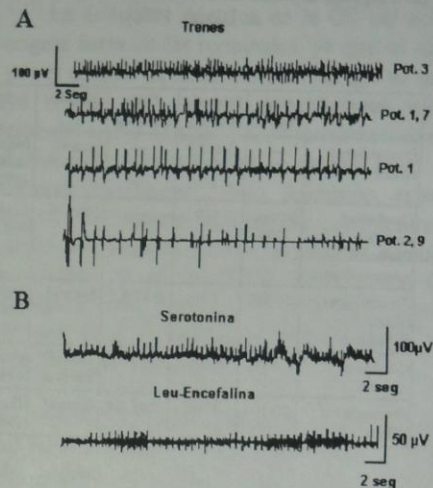


Figura 3. Trenes de actividad eléctrica espontánea registrados en la glándula sinusal del acocil, utilizando registro extracelular. A) Trenes espontáneos B) Después de la aplicación de serotonina (5-HT) y leucina-encefalina (Leu-Enc). (Tomado de Barral, 1986)

## REFERENCIAS

- ANDREW, R.A. y SALEUDIN, A.S.M. 1978. Structure and innervation of a crustacean neurosecretory cell. *Canad. J. Zool.* 56: 423-430.
- ANDREW, R.A.; ORCHARD, I. y SALEUDIN, A.S.M. 1978. Structural re-evaluation of the neurosecretory system in the crayfish eyestalk. *Cell. Tiss. Res.* 190: 235-246.
- ARÉCHIGA, H. 1977. La ritmicidad circadiana de los crustáceos. Tesis Doctoral, Fisiol. Biophys. CIEA-IPN, México D.F.
- ARÉCHIGA, H.; BAÑUELOS, E.; FRIXIONE, E.; PICONES, A. y RODRÍGUEZ-SOSA, L. 1990. Modulation of crayfish retinal sensitivity by 5-hydroxy-triptamine. *J. Exp. Biol.* 150: 123-143.



- ARÉCHIGA, H.; CHAVEZ, B. y GLANTZ, R.M. 1985a. Dye coupling and gap junctions between crustacean neurosecretory cell. *Brain Research*. 326: 183-187.
- ARÉCHIGA, H.; FERNÁNDEZ-QUIROZ, F.; FERNÁNDEZ-DE-MIGUEL, F. y RODRÍGUEZ-SOSA, L. 1993. The circadian system of crustaceans, *Chronobiology International* 10: 1-19.
- ARÉCHIGA, H.; GARCÍA, U. y RODRÍGUEZ-SOSA, L. 1985b. Neurosecretory role of crustacean eyestalk in the control of neural activity. En: Selverston, A.I. (Ed), *Model neural networks and behavior*. Plenum Press Corp. pp 361-379.
- ARÉCHIGA, H.; HUBERMAN, A. y MARTÍNEZ-PALOMO, A. 1977. Release of a neurodepressing hormone from a crustacean sinus gland. *Brain Research*. 128: 93-108.
- ARÉCHIGA, H. y MENA, F. 1975. Circadian variations of hormonal contents in the nervous system of the crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 52a: 581-584.
- BARNES, H. y GONOR J.J. 1958. Neurosecretor cells in the cirripede *Policipes polimerus*. *J.B. Sowerby J. Mar. Res.* 17: 81-102.
- BARRAL, J. 1986. Análisis de la actividad eléctrica espontánea en neuronas secretoras del tallo ocular del acocil *Procambarus clarkii* Girard (Crustacea, Decapoda). Tesis de Licenciatura E.N.E.P. Iztacala U.N.A.M., México.
- BERN, H.A. y HAGADORN, I.R. 1965. Neurosecretion. En: Bullock, T.H. y Horridge, G.A., 1965, *Structure and function of nervous system of invertebrates*. W.H. Freeman and Co. Sn Francisco. U.S.A.
- BLISS, D.E. y WELSH, J.R. 1954. Neurosecretory system of brachiuran crustacea. *Biol. Bull. (Wood Hole Mass)*. 103: 157-169.
- CARLISLE, D.B. y KNOWLESS, F.G. 1953. The neurohaemals organs in crustaceans. *Nature*, 172: 144.
- CARLISLE, D.B. y PASANNO, L.M. 1953. The X-organ of crustacean. *Nature (London)*, 171: 1070-1071.
- CARLISLE, D.B. y PITMAN, W.J. 1961. Diapause, neurosecretion and hormones in Copepoda. *Nature (London)*, 190: 827-828.
- CHIANG R.G. y STEEL, C.G.H. 1985. Coupling of electrical activity from contralateral sinus gland. *Brain Research* 331: 142-144.
- COOKE, I.M. 1977. Electrical activity of neurosecretory terminals and control of peptide hormone release. En: H. Gainer (Ed), *Peptides in neurobiology*. Plenum Press. NY.
- COOKE, I.M.; HAYLET, B.A y WEATHERBY T.M. 1977. Electrical elicited neurosecretory and electrical responses of the isolated crab sinus gland in normal and reduced calcium salines. *J. Exp. Biol.* 70: 125-149.
- COOKE, I.M. y SULLIVAN, R.E. 1982. Hormones and neurosecretion. En: Bliss, D.E. (Ed), *The Biology of Crustacea*, Vol. 3 Academic Press N.Y.
- FERLUND, P. 1971. Chromactivating hormone s of *Pandalus borealis*, isolation and purification of light-adapting hormone. *Biochem. Biophys. Acta* 237: 519-529.
- FERLUND, P. 1974a. Structure of red pigment concentrating hormone of the shrimp *Pandalus borealis*. *Biochem. Biophys. Acta* 371: 304-311.
- FERLUND, P. 1974b. Syntesis of red pigment concentrating hormone of the shrimp *Pandalus borealis*. *Biochem. Biophys. Acta* 371: 312-322.
- FERLUND, P. 1976. Structure of light-adapting hormone from the shrimp *Pandalus borealis*. *Biochem. Biophys. Acta* 439: 17-25.
- FLORES, J. 1981. Regulación de la secreción de la hormona neurodepresora en el tallo ocular del acocil. Tesis de Maestría. Fisiología y Biofísica, CIEA-IPN, México.
- FREIJO, P. 1986. Influencia de las encefalinas sobre la función visual del acocil *Procambarus clarkii*. Tesis de Licenciatura E.N.E.P. Iztacala U.N.A.M., México.
- GARCÍA, U. 1982. Biosíntesis y transporte de la hormona neurodepresora de los crustáceos. Tesis de Maestría. Fisiología y Biofísica, CIEA-IPN, México.
- GLANTZ, R.; KIRK, M.D. y ARÉCHIGA. 1983. Light input neurosecretory cells. *Brain Research* 265: 307-311.
- HAMANN, A. 1974. Die neuroendokrine Steuerung tagesrhythmischer Blutzuckerschwankungen durch die Sinusdrüse beim Flußkrebis. *J. Comp. Physiol.* 89: 197-214.
- HODGE, M.H. y CHAPMAN, G.B. 1958. Some observation on the fine structures of the sinus gland of a land crab *Gecarcinus lateralis*. *J. Biophys Biochem. Cytol.* 4: 15-25.
- HORRIDGE, G.A. 1965. *The Arthropoda.*, En: Bullock, T.H. y Horridge, G.A., Eds, *Structure and function of*

## Sistema Neurosecretor del tallo ocular de los Crustáceos

- nervous system of invertebrates. W.H. Freeman and Co. San Francisco. U.S.A.
- IWASAKI, S. y SATOW, Y. 1969 Spontaneous grouped discharge of secretory neuron soma of the X-organ of the crayfish, *Procambarus clarki*. J. Physiol. Soc. Japan 31: 629-630.
- IWASAKI, S. y SATOW, Y. 1970. Spike initiation of neurosecretory neuron soma in Na<sup>+</sup> - deficient or tetrodotoxin medium. *Procambarus clarki*. J. Physiol. Soc. Japan 32: 37-38.
- IWASAKI, S. y SATOW, Y. 1971. Sodium- and Calcium-dependent spike potentials in the secretory neuron soma of the x-organ of the crayfish, J. Gen. Physiol. 57: 216-238.
- IWASAKI, S.; SATOW, Y. y KURODA, T. 1973. Hyperpolarizing inactivation of the Calcium- dependent action potentials Proc. Jpn Acad. 49: 564-568.
- JAROS, P.P. 1978. Tracing of neurosecretory neurons in crayfish optic ganglia by cobalt iontophoresis. Cell. Tiss. Res. 194: 297-302.
- JAROS, P.P.; DIRCKSEN, H. y KELLER, R. 1985 Occurrence of immunoreactive enkephalins in a neurohaemal organ and other structures in the eyestalk of shore crab *Carcinus maenas* L. (Crustacea, Decapoda). Cell. Tiss. Res. 241: 111-117.
- JOSEFFSON, L. y KLEINHOLZ, L.H. 1964. Isolation and purification of hormones of the crustacean eyestalk. Nature (London) 201: 301-302.
- KLEINHOLTZ, L.H. 1976. Crustacean neurosecretory hormones and physiological specificity. Am. Zool. 16: 151-166.
- LOCHHEAD, J.H. y RESNER, R. 1958. Functions of the eyes and neurosecretion in crustacea Anostraca. Int. Congr. Zool. Proc. XV, pp 397- 399.
- OGURO, C. 1961. On the neurosecretory system of two parasitic isopods, *Argeia pugittensis* Dana, and *Athelges japonicus* Shiino. Annot Zool. Jap. 34: 43.
- PICONES, A. 1988. Modulación serotoninérgica de la fotorecepción en el tallo ocular del crustáceo. Tesis Doctoral. Fisiol. Biofis. y Neurociencias CINVESTAV-IPN. México, D.F.
- POTTER, D.D. 1958. Observations on the neurosecretory system of portunid crabs. Proc. Int. Symp. Neurosecretion. 2nd. 1950., pp 113-118.
- REHM, M. 1959. Observations on the localization and chemical constitution of neurosecretory material nerve terminals in *Carcinus maenas*. Acta Histochem. 7: 88-106.
- SANDEMAN, D.C.; SANDEMAN, R.E. y AITKEN, A.R. 1988. Atlas of serotonin-Containing neurons in optic lobes and brain of crayfish, *Cherax destructor*. J. Comp Neurol. 269: 465-478.
- SHIVERS, R.R. 1976. Exocytosis of neurosecretory granules from the crustacean sinus gland in freeze-fracture. J. Morph. 150: 227-250.
- STERBA, G. 1957. Die Neurosekretorischen Zellgruppen Einiger Cladoceren (*Daphnia pulex* and *D. magna*, *Simicephalus vetulus*). Zool. J.B. (Anat) 76: 303-310.
- STROLEMBERG, G.E.C.M.; VAN HELDEN, H.P.M. y VAN HERP, F. 1977. The ultrastructure of sinus gland of the crayfish *Astacus leptodactylus* Nordman. Cell. Tiss. Res. 180: 203-210.
- WEY-GOLDT, P. 1961. Zur Kenntnis der Sekretion im Zentralnervensystem der Ostracoden *Cyprideis littoralis* (G.S.) (Brady) (Podocopa, Cithidae) und *Cypris pubera* (O.F.M.) (Podocopa, Cipridae) Neurosekretion und Sekretellen im Perineurium. Zool. Anz. 166: 69-79.
- WIERSMA, C.A.G. y YAMAGUCHI, T. 1965. The neuronal components of the optic nerve of the crayfish as studied by single unit analysis. J. Comp. Neurol. 128: 333-358.

Aceptado para su revisión: 5 de septiembre de 1995

Aceptado para su publicación: 8 de marzo de 1996