Električni organi morskih vrsta riba

Knežević, Ana Maria

Undergraduate thesis / Završni rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:226:865111

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

Repository / Repozitorij:

Repository of University Department of Marine Studies

SVEUČILIŠTE U SPLITU

SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA

PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA

Ana Maria Knežević

ELEKTRIČNI ORGANI MORSKIH VRSTA RIBA

Završni rad

Split, rujan 2021.

SVEUČILIŠTE U SPLITU

SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA

PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA

ELEKTRIČNI ORGANI MORSKIH VRSTA RIBA

Završni rad

Predmet: Kralježnjaci mora

Mentor:

Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Student:

Ana Maria Knežević

Split, rujan 2021.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Splitu
Sveučilišni odjel za studije mora
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija i tehnologija mora

Završni rad

ELEKTRIČNI ORGANI MORSKIH VRSTA RIBA

Ana Maria Knežević

Sažetak

U ovom radu opisani su električni organi morskih vrsta riba. Na samom početku opisana je građa električnog organa te elektrocita, stanica koje ga izgrađuju, kao i način pražnjenja električnog organa. U nastavku rada, električne ribe podijeljene su u tri kategorije: jako električne ribe, slabo električne ribe i ribe koje mogu samo osjetiti električnu energiju, ali je ne mogu i proizvoditi. Prva skupina riba - jako električne ribe, ima električno pražnjenje organa dovoljno snažno da omami plijen ili ga koristi za obranu. Slabo električne ribe imaju pražnjenje električnog organa koje je preslabo za omamljivanje plijena i umjesto toga koristi se za navigaciju, elektrolokaciju i elektrokomunikaciju i to se naziva aktivnom elektrorecepcijom. Treća kategorija obuhvaća vrste koje ne mogu generirati električnu energiju, ali mogu osjećati slaba bioelektrična polja koja generiraju druge životinje i pomoću njih ih locirati, te se zbog toga to naziva pasivnom elektrorecepcijom. Prema navedenim kategorijama navedene su karakteristične morske vrste uz detaljan opis pripadajućih električnih organa. Nadalje, spomenuti su i važni znanstvenici zaslužni za otkriće električnih organa. Na kraju, opisana je i primjena znanja o električnim organima pri izradi baterije koja radi na sličnom principu.

(18 stranica, 6 slika, 23 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: električni organi, električne ribe, elektrorecepcija

Mentor: Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Ocjenjivači: 1. Doc. dr. sc. Vedran Poljak
2. Izv. prof. dr.sc. Vida Šimat
3. Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Split
Department of Marine Studies
Undergraduate study Marine Biology and Technology

BSc Thesis

ELECTRICAL ORGANS OF MARINE FISH SPECIES

Ana Maria Knežević

Abstract

This paper describes the electrical organs of marine fish species. At the beginning, the structure of the electrical organ and electrocytes, the cells that build it, are described, as well as the method of electric organ discharge. In the continuation of the work, electric fish are divided into three categories: strongly electric fish, weak electric fish and fish that can only feel electricity, but cannot produce it. The first group, strongly electric fish, have an electrical discharge of organs strong enough to stun a prey or use it for defence. Weak electric fish have electrical organ discharge weak to stun prey and instead of it, it is used for navigation, electrolocation and electrocomunication and called active electroreception. The third category includes species that cannot generate electricity, but can sense weak bioelectric fields generated by other animals and use them to locate prey, therefore called passive electroreception. For each described category a list of characteristic marine species is given with a detailed description of the associated electrical organs. Furthermore, important scientists credited for the discovery of electrical organs were also mentioned. Finally, the application of knowledge about electrical organs in the manufacture of a battery that works on a similar principle is described.

(18 pages, 6 figures, 23 references, original in: Croatian)

Keywords: electrical organ, electric fish, electroreception

Supervisor: Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

Reviewers: 1. Vedran Poljak, PhD / Assistant Professor
2. Vida Šimat, PhD / Associate Prossesor
3. Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

SADRŽAJ:

1. UVOD 1
2. RAZRADA TEME 2
2.1. Jako električne ribe 2
2.1.1. Električni organi reda Torpediniformes 2
2.1.2. Električni organi reda Perciformes 4
2.2. Slabo električne ribe 5
2.2.1. Električni organi porodice Rajidae, rod *Leucoraja* 6
2.3. Pasivna elektrorecepcija 7
2.3.1. Ampularni organi podrazreda Elasmobranchii 8
2.3.2. Ampularni organi reda Siluriformes 10
2.3.3. Ampularni organi cjevoglavki (podrazred Holocephali) 10
2.3.4. Ampularni organi reda Coelacanthiformes 11
2.3.5. Paklare: elektroreceptivni završni pupoljci 12
2.4. Otkriće električnih organa 13
2.5. Primjena u drugim područjima znanosti 14
2.5.1. Izrada izvora električne struje na principu rada električnog organa jegulje (*Electrophorus electricus*) 14
3. ZAKLJUČCI 16
4. LITERATURA 17

1. UVOD

Električni organi specijalizirani su za proizvodnju električnog polja izvan tijela. Gotovo sve električne ribe imaju električne organe izvedene iz mišićnih stanica (miogene); jedina iznimka su Apteronotidae, porodica unutar reda Gymnotiformes koja ima električne organe izvedene iz živčanih stanica (neurogene) (Caputi, 2011).

Miogene stanice – elektrociti raspoređeni su u snopove te imaju plosnati oblik diska. Struktura im je asimetrična, te je jedna strana glatka s velikim brojem sinapsi, dok je druga strana bez sinapsi, ali ima veliku površinu zbog bora. Također su s jedne strane pozitivno nabijene, a s druge strane negativno nabijene. U mirovanju, membranski potencijal iznosi -80 mV, a stalni potencijal pružaju transportni proteini koji iz stanice izvlače natrijeve i kalijeve ione. Do depolarizacije dolazi stimulacijom živaca putem stimulirajuće jezgre koju čini skup stimulirajućih neurona, dok na nabranoj strani praktički nema promjene u potencijalu. Promjenom potencijala putem depolarizacije može se stvoriti napon od oko 150 mV. Istodobno pucanje elektrocita rezultira pražnjenjem električnih organa (EOD) koje se emitira u okolnu vodu. Uzimajući u obzir da se serijskim priključkom od 100 elektrocita može generirati napon od 10 V, a da je u električnom organu obično prisutno više od 6000 elektrocita, možemo doći do zaključka da se može postići električno pražnjenje veće i od 600 V (Anonimus, 2010a).

Kapacitet za proizvodnju koordiniranih, stereotipnih vanjskih električnih polja pomoću specijaliziranih električnih organa je poznat samo kod određenih vrsta riba, gdje se koristi za predaciju, obranu, orijentaciju i komunikaciju. U nastavku rada detaljno će biti objašnjena podjela električnih riba, kao i opis njihovih karakterističnih električnih organa.

2. RAZRADA TEME

Električne ribe dijele se u tri kategorije: jako električne ribe, slabo električne ribe i ribe koje mogu samo osjetiti električnu energiju, ali je ne mogu generirati.

2.1. Jako električne ribe

Jako električne ribe su ribe s električnim pražnjenjem organa koje je dovoljno snažno da omami plijen ili se koristi za obranu, a te ribe imaju veliki električni organ koji sadrži brojne elektrocite, te njihov napon pražnjenja može doseći čak 600 V.

Dvije skupine morskih riba, ribe reda Torpediniformes i ribe reda Perciformes, porodica Uranoscopidae, sposobne su generirati snažne električne impulse (Anonimus, 2004).

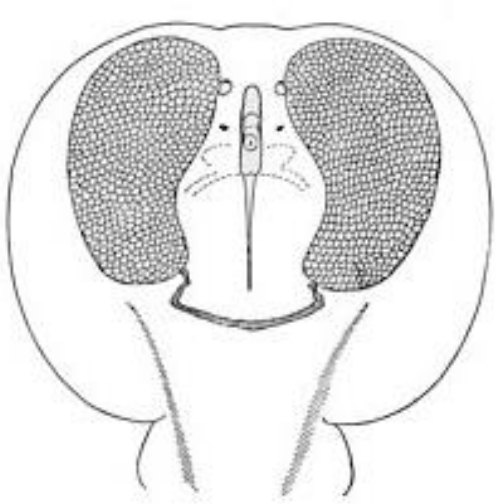
2.1.1. Električni organi reda Torpediniformes

Ribe reda Torpediniformes su spljoštene hrskavičnjače s uvećanim prsnim perajama. Ovisno o vrstama, mogu proizvesti električno pražnjenje u rasponu od 8 do 220 V, koje koriste za omamljivanje plijena i za obranu. Većina tih riba nastanjuje plitke vode, no neke vrste žive i na dubinama od 1000 m i više. Usporeni su stanovnici dna, te se hrane malom ribom i kralježnjacima, a za kretanje koriste svoj rep kako bi se kretale naprijed umjesto svojih prsnih peraja.

Po svojim elektrogenim svojstvima poznate su jos od antike, pa su tako drevni Grci koristili električnu energiju koju proizvode ove ribe za smanjivanje boli tijekom operacija i porođaja, dok su prema izvješćima starih rimskih liječnika električna svojstva ovih riba korištena za liječenje reume i glavobolja. Bolesnici su prislanjali ove ribe na sljepoočnice ili su po njima hodali, primajući pritom električne udare. Nije poznato koliko je ovakvo liječenje bilo uspješno, ali je sigurno da nije bilo ni malo ugodno. Također je često bila povezana s mističnim moćima zbog svoje sposobnosti da omete ljude bez da ih dodiruje (Anonimus, 2021a).

Drhtulje (*Torpedo marmorata*) pripadaju porodici Torpedinidae. Imaju plosnato tijelo, okruglog oblika, nalik na disk s glatkom kožom i kratkim, debelim repom s velikom repnom perajom. Dvije leđne peraje koje se nalaze na repu gotovo su jednake veličine i blizu su jedna

drugoj. Gornja površina je blijedosmeđa s tamnije smeđim pjegama, a donja je kremasto bijele boje. Električni organi su im smješteni s obje strane tijela u predjelu između lubanje i bočnih peraja (Slika 1), a njih je tijekom čišćenja lako uočiti jer izgledaju kao želatinozne pločice nalik na pčelinje saće koje su međusobno odvojene stijenkama. Punjenje električnog organa postiže se sinkroniziranom depolarizacijom membrane električnog organa, potaknuto impulsima koji putuju živčanim vezama iz električnih organa do stanica. Snaga udara može biti i do 200 V, frekvencije do 600 Hz (mrkulja i do 300 V), a ovisi o vremenu koje je proteklo od prošlog pražnjenja, te o veličini drhtulje. Što je tijelo drhtulje veće, veći je i broj elektrocita čime je i snaga udara veća. Drhtulja navedene električne organe koristi u razne svrhe, najčešće za vrijeme lova na ribu, rakove i glavonošce. Najčešća hrana joj je riba koju, ako joj je u blizini, paralizira strujnim udarom (Ugarković, 2016).



Slika 1. Lijevi i desni električni organ drhtulje (izvor: Anonimus, 2012).

Uz drhtulju, brazilska električna riba (*Narcine brasiliensis*) iz porodice Narcinidae, također emitira snažna električna pražnjenja iz glavnog organa. Do glavnog električnog organa, kaudalno su smješteni upareni pomoćni električni organi s kojima proizvodi povremeno slaba električna pražnjenja (0,1 do 1 V). Glavni organ inerviran je dijelovima tri kranijalna živca i koristi se za obranu od predatora, dok je pomoćni organ inerviran dijelovima samo jednog vagusnog živca, te se koristi za intraspecifičnu komunikaciju. Svaki pomoćni električni organ sastoji se od oko 10 stupova elektrocita koji sadrže oko 200 elektrocita, s ukupno od oko 4000 elektrocita u cijeloj životinji. Stupovi elektrocita su u svojim tijekovima uvijeni od

proksimalnog do distalnog dijela tako da je inervacija dorzalna, za razliku od ventralne inervacije elektrocita u glavnom organu (Albert i Crampton, 2006).

2.1.2. Električni organi reda Perciformes

Unutar reda Perciformes samo jedna porodica – Uranoscopidae sadrži vrste koje imaju sposobnost proizvodnje električne energije - vrste unutar rodova *Astroscopus* i *Uranoscopus*. Vrste unutar roda *Astroscopus* imaju jedan električni organ koji se sastoji od modificiranih očnih mišića, dok vrste roda *Uranoscopus* proizvode struju s električnim organom izvedenim iz soničkih mišića. Kod drugih riba, sonički mišići se koriste za stvaranje zvuka vibriranjem plivaćeg mjehura.

Rodovi *Astroscopus* i *Uranoscopus* su jedne od rijetkih morskih bioelektrogenih riba koštunjača, te čine jednu od osam ukupnih nezavisnih evolucija bioelektrogeneze, te su također jedinstveni među električnim ribama jer ne posjeduju specijalizirane elektroreceptore. Vrste roda *Astroscopus* pokazuju da je moguće da riba razvije električne organe bez posjedovanja elektroreceptora no nedostatak elektroreceptora isključuje elektrolokaciju ili komunikacijsku funkciju električnih organa (Young, 2016).

Unatoč ranom interesu za istraživanje morfologije električnog organa, elektrofiziologije, pražnjenja električnog organa i metodama ulova plijena, ove vrste električnih riba su jako malo istražene. Najviše je istražena vrsta *Astroscopus guttatus* koja pripada rodu *Astroscopus*. Električni organ ove vrste nije toliko snažan, te se sastoji od četiri ekstraokularna mišića. Još dok je jedinka u ličinačkom stadiju duljine 12 do 15 mm, električni organ počinje se razvijati, te se u toj fazi vanjske stanice ovih mišića počinju mijenjati u veće stanice s više jezgri sve dok te stanice ne postanu šest puta veće od normalnih ekstraokularnih mišićnih stanica. Ova četiri mišića doprinose svojim vanjskim slojevima tvoreći sincicij koji se razlikuje od ekstraokularnih mišića, te se tako električni organ diferencira od mišića i histološki razlikuje od ostalih električnih organa drugih vrsta. Ovaj električni organ nalazi se iza svakog oka te se inervira jedino s okulomotornim mišićem. Proizvodi električno pražnjenje do 50 V, no to nije dovoljno jako kako bi se plijen ošamutio, već se koristi za obranu kako bi uplašio potencijalnog predatora (Snyder, 2004).

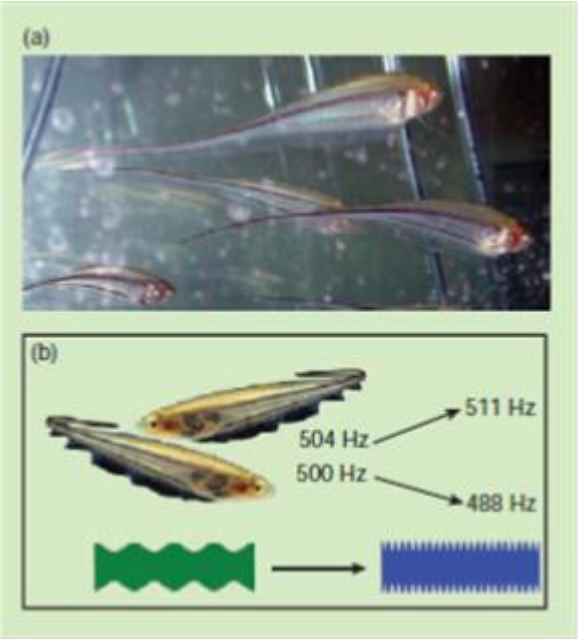
2.2. Slabo električne ribe

Slabo električne ribe stvaraju pražnjenje električnog organa koje je obično manje od jednog volta što je preslabo za omamljivanje plijena i umjesto toga koristi se za navigaciju, otkrivanje predmeta (elektrolokacija) i komunikaciju s drugim električnim ribama (elektrokomunikacija) – aktivna elektrorecepcija. Organizam sam proizvodi električnu struju pomoću vlastitih električnih organa koji se najčešće nalaze u repu, odašilju električnu struju i tako stvaraju električno polje (Anonimus, 2004).

Pražnjenje EOD se može generirati u nizu na različitim inter-EOD intervalima. EOD koji se sastoji od kratkih impulsa odvojenih dužim prazninama naziva se pulsirajuće električno pražnjenje. Ribe pulsnog tipa mogu imati nepravilne intervale ili stalne intervale ovisno o vrsti. Kontinuirani EOD-ovi koji su odvojeni samo kratkim inter-EOD intervalima nazivaju se valnim tipovima EOD-a. Električne ribe valnog tipa stvaraju EOD neprekidno danju i noću tijekom svog života za elektrolokaciju (Kawasaki, 2011).

Ponašanje uzrokovano "ometanjem odgovora" javlja se kod vrsta valnog tipa kada su dvije ili više jedinki blizu jedna drugoj, u rasponu od 1 m, a imaju slične EOD frekvencije. U tom slučaju dolazi do miješanja električnih polja i stvaranja interferencije što narušava sposobnost riba da elektrolociraju okolne objekte, a kako bi se to izbjeglo svaka riba može promijeniti svoju EOD frekvenciju. Ovakvo ponašanje se razlikuje među vrstama, a najbolje je proučeno kod vrste *Eigenmannia virescens*. Kod ove vrste, životinja s nižom EOD frekvencijom smanjuju vlastitu EOD frekvenciju, a životinja s višom EOD frekvencijom povećava vlastitu EOD frekvenciju (Slika 2.) (Fortune i Chacron, 2011).

Organizam osjeti okolinu stvaranjem električnih polja i otkrivanjem izobličenja u tim poljima - svaki objekt u okolini ribe stvara neki oblik otpora što mijenja i strujno polje, a tako promijenjena strujanja se vraćaju do ribe. Izobličenja u poljima riba osjeti pomoću elektroreceptivnih organa. Za aktivnu elektrorecepciju karakteristični su gomoljasti elektroreceptori koji su do sada pronađeni samo kod koštunjača. Osjetilni organ je u potpunosti prekriven epidermalnim stanicama te se osjetilne stanice stoga otvaraju u intraepidermalnim šupljinama. Smatra se da su se gomoljasti organi primarno razvili od mehanoosjetilnih stanica s dlačicama te da im je primarna funkcija komunikacija i detekcija slabih električnih signala drugih riba (Jorgensen, 2011).

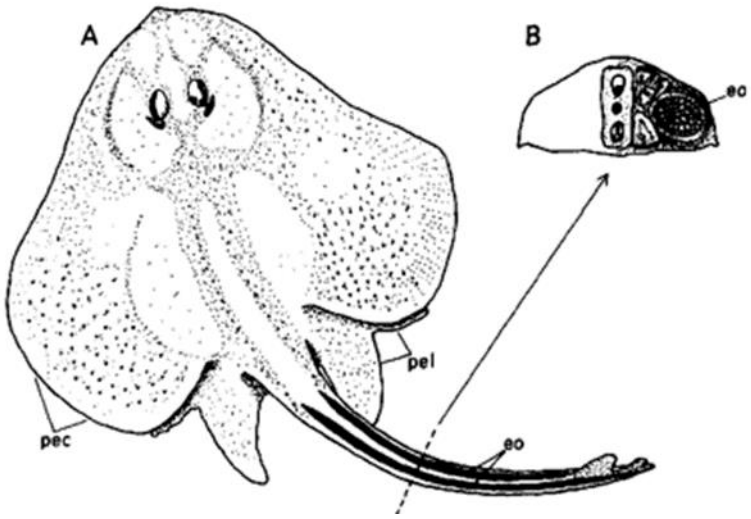


Slika 2. (a) *Eigenmannia virescens* je vrsta koja živi u grupama. (b) Ponašanje uzrokovano "ometanjem odgovora" (izvor: Fortune i Chacron, 2011).

2.2.1. Električni organi porodice Rajidae, rod *Leucoraja*

Vrste koje pripadaju rodu *Leucoraja* uglavnom se pojavljuju u sjeverozapadnom i istočnom Atlantskom oceanu, Sredozemnom moru, jugozapadnom Indijskom oceanu i Australiji. Ovaj rod obuhvaća 15 vrsta, od kojih je najistraženija *Leucoraja erinacea*.

Ove male ribe imaju vrlo zaobljene prsne diskove u obliku dijamanta tamnosmeđe ili sive boje s tamnim mrljama, dok je donja strana bijele do sive boje. Narastu do 20 centimetara duljine i imaju trnovite bodlje na leđnom i repnom dijelu - ponekad više ili manje ovisno o dobu i spolu (mužjaci imaju obično manje bodlji od ženki). Imaju elektroosjetilni organ na glavi, a rep sadrži električni organ koji s prekidima stvara slabo električno polje koje se koristi za lociranje plijena i komunikaciju s potencijalnim partnerima (Slika 3.). EOD traje 70 ms i ima monofazni valni oblik (Anonimus, 2021b).



Slika 3. Položaj električnog organa kod vrste *Leucoraja erinacea*. (a) Električni organ obilježen oznakon ,,eo" na repu organizma. (b) Lateralni snop mišića repa; električni organ označen oznakon ,,eo" (izvor: Morson i Morrissey, 2007).

2.3. Pasivna elektrorecepcija

Treća kategorija električnih riba obuhvaća sve vrste koje mogu samo osjetiti električnu energiju, ali je ne mogu generirati te za te vrste kažemo da imaju pasivnu elektrorecepciju u kojoj životinja osjeća slaba bioelektrična polja koja generiraju druge životinje i pomoću njih ih locira. Ova električna polja generiraju sve životinje zbog aktivnosti živaca i mišića, dok drugi izvor predstavljaju ionske pumpe povezane s osmoregulacijom na škržnoj membrani, čije se polje modulira zatvaranjem i otvaranjem usta i škržnih proreza.

Ribe pasivnu elektrorecepciju koriste u svrhu pronalaska plijena, lociranja drugih riba, izbjegavanja predatora te za navigaciju Zemljinim magnetskim poljem (Anonimus, 2011). Receptori karakteristični za ovu vrstu elektrorecepcije su ampularni receptori koji omogućavaju ribama da nađu izvor tog električnog polja. Elektroreceptorne ampularne organe karakteriziraju cjevasti kanali koji povezuju okoliš i osjetilni epitel, a znatno se razlikuju u svojoj dužini među vrstama, ali i jedinkama iste vrste. Kanali su ispunjeni sa sluzi koja predstavlja žele vrlo niskog električnog otpora, a zid kanala se sastoji od spljoštenih stanica koje su međusobno povezane čvrstim vezama i dezmosomima te tako stvaraju granicu s električnim otporom (Jorgensen, 2011). Najpoznatiji ampularni organi su Lorencinijeve ampule karakteristične za koštunjače i vodozemce, a karakterizira ih usko apikalno područje izloženo ampularnom lumenu, a kratke

stanice s dlačicama protežu se od bazalnog tijela, dok dlačice mogu biti okružene s nekoliko mikrovila (Jorgensen, 2011).

2.3.1. Ampularni organi podrazreda Elasmobranchii

Podrazred Elasmobranchii su hrskavičnjače u koje se ubrajaju još samo suvremeni morski psi i ražovke s više od 930 recentnih vrsta. Za njih su karakteristični ampularni elektroreceptorni organi Lorencinijeve ampule koje su dobile naziv po znanstveniku Stefanu Lorenziniju, koji ih je prvi otkrio i opisao 1678. godine. Njihova primarna funkcija je detekcija slabih elektromagnetnih polja, no uz to se smatra da služe i kao receptori temperature, saliniteta, promjene tlaka u vodenoj sredini (što prvenstveno omogućava vertikalnu orijetnaciju) i mehaničkih podražaja (Vrhovac, 2014).

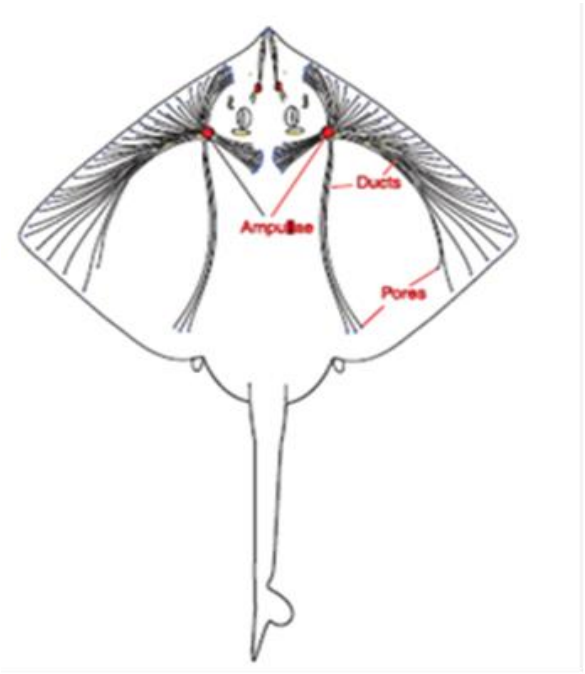
Morfološki, Lorencinijeve ampule su zapravo mnogobrojne pore, prije svega locirane ventralno na glavi (Slika 4.). Kod ražolikih vrsta dodatno se nalaze i u području prsnih peraja te na trbušnoj strani tijela (Slika 5.). Ampule u morskih vrsta općenito imaju duge kanale koji vode do osjetnih stanica smještenih duboko u dermisu, a duljina kanala, kao i oblik mogu se značajno razlikovati među jedinkama. Ukupni broj ampularnih organa u pojedinca varira znatno među vrstama, pa je tako vrsta s najvećim brojem ampularnih organa morski pas *Sphyrna lewini* koji posjeduje 2824 ampularna organa (Jorgensen, 2011).

Kao što je već navedeno, oblik ampula varira među vrstama, stoga ona može biti jednostavna s jednom povećanom komorom, a u nekim slučajevima i nekoliko divertikula. Primjer jednostavne ampule možemo naći kod vrste roda *Torpedo,* dok niz jednostavnijih ampula koje zajedno mogu tvoriti skup ampula, tzv. složenu ampulu možemo naći kod morskih pasa roda *Hexanchus*. Češći je lobularni tip, s 2 do 80 divertikula postavljenih jedan uz drugog, a svi njihovi otvori su u središtu ampule. Ovakav tip ampula se nalazi kod većine morskih pasa i ražolikih vrsta. Neki morski psi, kao što je npr. kostelj (*Squalus acanthias*), imaju komore koje su spojene u središnji kanal tankim kanalima, a ovakav tip se naziva alveolarni tip (Slika 6.) (Jorgensen, 2011).

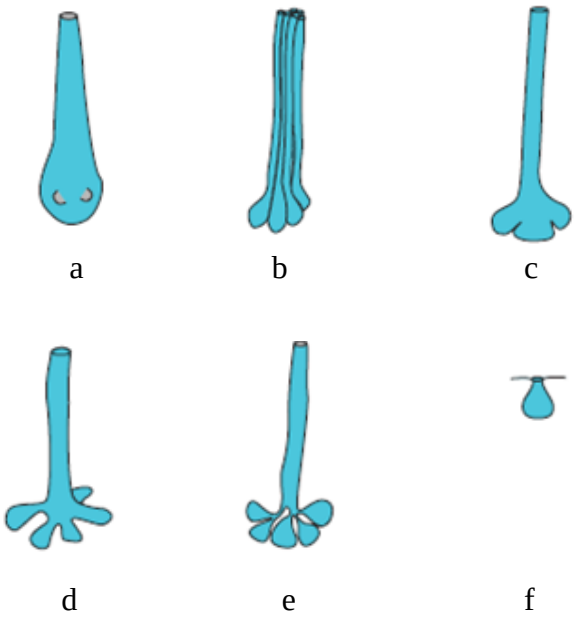
Dokazano je da u većini slučajeva morski psi (posebno bentoske i bentopelagične vrste) ne vide plijen prilikom napada, već se orijentiraju putem elektrorepceptora. Naime, kanal prima najjači naboj kada je izvor naboja paralelno pozicioniran u odnosu na sam kanal, te upravo ta činjenica omogućava jako precizno određivanje jačine i smjera datog polja omogućavajući im detekciju ribe i do 50 cm zakopane u mulju ili pijesku.



Slika 4. Prikaz Lorencinijevih ampula na glavi morskog psa (izvor: Ferri, 2021).



Slika 5. Prikaz položaja Lorencinijevih ampula na dorzalnoj strani tijela raže (engl. *Ampullae* – ampule; engl. *Ducts* – kanali; engl. *Pores* – pore) (izvor: Jorgensen, 2011).



Slika 6. Različiti tipovi ampula kod hrskavičnjača: a) jednostavna ampula, b) složena ampula, c) lobularna ampula, d) ampula u obliku prsta, e) alveolarna ampula, f) mikroampula (izvor: Jorgensen, 2011).

2.3.2. Ampularni organi reda Siluriformes

Vrste roda *Plotosus* unutar reda Siluriformes predstavnici su elektroreceptivnih koštunjača koje žive u morskim vodama. Poput hrskavičnjača imaju duge ampularne kanale (1 do 6 cm u odraslih jedinki) koji se otvaraju na površini kože u obliku receptorskih pora, te osiguravaju prostornu analizu električnog polja u blizini ribe. Šest do osam aferentnih živčanih završetaka inervira nekoliko tisuća receptorskih stanica svake ampule. Elektroreceptori su iznimno osjetljivi na električo polje te su tonički, što znači da u odsutnosti vanjskih podražaja kontinuirano stvaraju spontane živčane impulse na frekvenciji od 30–50 impulsa u sekundi (Baron, 2005).

2.3.3. Ampularni organi cjevoglavki (podrazred Holocephali)

Cjeloglavke (Holocephali), podrazred je riba koji obuhvaća samo jedan živi red Chimaeriformes, koji obuhvaća drevnu i slabo proučenu skupinu hrskavičnjača koja je

zaokupila pažnju taksonomista, ihtiologa i evolucijskih biologa prije nešto više od 100 godina. Poput vrsta podrazreda Elasmobranchii, vrste ovog reda također posjeduju brojne osjetne organe pomoću kojih prikupljaju informacije o vanjskom okolišu u svrhu lociranja hrane, pronalska potencijalog partnera, te izbjegavanja predatora.

Promatrajući vrstu *Hydrolagus colliei* uočene su brojne elektroreceptivne ampule na području glave. Prema rezultatima provedenih morfoloških, neurofizioloških i bihevioralnih ekperimenata dokazano je kako su ove elektroreceptivne ampule homologne Lorencinijevim ampulama podrazreda Elasmobranchii. Ampularne pore povezane su s kanalima bočne linije glave, te su grupirane u niz različitih skupina. Razlikuju se po broju i veličini, ali odgovaraju istom uzorku u svih ispitivanih vrsta. Utvrđeno je da *H. colliei* sadrži gotovo 500 Lorencinijevih ampula s porama promjera od 0,1 do 1,6 mm. Nadalje, provođenjem neurofiziološkog snimanja osjetilnih živaca i mozga, kao i izvođenjem eksperimenata ponašanja, dokazana je i prisutnost elektroreceptivnog prolaza u središnjem živčanom sustavu. Ovo ukazuje na to da ova vrsta može osjetiti slabo električno polje jačine najmanje 0,2 $\mu V\ cm^{-1}$, koje generiraju mali organizmi koji predstavljaju plijen, što podržava tvrdnju da *H. colliei* prvenstveno koristi elektrorecepciju za otkrivanje plijena. Međutim, mogućnost da elektrorecepcija može odigrati i drugu ulogu u ponašanju ne treba isključiti i zahtijeva daljnje istraživanje (Lisney, 2010).

2.3.4. Ampularni organi reda Coelacanthiformes

Reda riba Coelacanthiformes uključuje dvije postojeće vrste iz roda *Latimeria*: *Latimeria chalumnae* i *Latimeria menadoensis*. Rod je znanstvenicima bio poznat iz fosilnih zapisa i znalo se da je evoluirao prije otprilike 400 milijuna godina. Dugo je vremena smatran tzv. živim fosilom, no novija istraživanja dokazala su suprotno. Naime, iako je povezan s prastarim predcima, tijekom vremena ipak je došlo do određenih promjena (Anonimus, 2010b). Modernije vrste, uključujući dvije vrste roda *Latimeria*, posjeduju rostralni organ jedinstven za ovu skupinu. Zatvoreni rostralni organ u komunikaciji je s vanjskim okolišom preko tri para osjetilnih kanala tubula, s porama koje se otvaraju na vršnom dijelu glave. Morfološke studije rostralnog organa u postojećoj vrsti, *L. chalumnae* dovele su do zaključka o postojanju sličnosti s ampularnim elektrosenzornim sustavima drugih morskih riba, te da je rostralni organ tip elektroreceptivne strukture kao što su Lorencinijeve ampule. Dodatan dokaz za tvrdnje postojanja elektrosenzornih sposobnosti rostralnog organa potvrđene su prilikom promatranja

ponašanja *L. chalumnae* koja je grizla inducirani izvor slabog električnog polja (Berquist i sur., 2015).

2.3.5. Paklare: elektroreceptivni završni pupoljci

Paklare (Petromyzontidae) su vrste unutar razreda Cephalaspidomorphi. Svojim primitivnim izduženim oblikom tijela nalikuju na jegulje, a žive pretežno u morskim obalnim vodama i slatkoj vodi. Odrasle paklare imaju široko rasprostranjene površinske epidermne osjetilne organe zvane završni pupoljci koji se nalaze na glavi i trupu, te su izravno izložene okruženju vode i tako nemaju kanal. Svaki krajnji pupoljak sastoji se od 3–30 vitkih osjetilnih stanica koje su odvojene jedna od druge potpornim stanicama. Snopovi dlaka koji se sastoje od 80 do 90 mikrovila prekrivaju apikalnu površinu svake osjetilne stanice. Presinaptička tijela leže nasuprot aferentnih živaca. Zbog prisutnosti leđne oktavolateralne jezgre u produženoj moždini i odgovoru na elektroosjetljive podražaje zabilježene iz jednog aferentnog živčanog vlakna donesena je čvrsta indikacija o postojanju elektroreceptivnog osjetilnog sustava u odraslih jedinki. Osjetne stanice pobuđene su katodnim podražajima, a krajnji pupoljci i višestruke stanice mogu se kategorizirati kao ampularni organi nekoštunjača kojima nedostaje kanal (Jorgensen, 2011).

2.4. Otkriće električnih organa

Još od doba antike ljudi su bili upoznati sa sposobnostima snažno električnih riba. Na egipatskim nadgrobnim spomenicima prikazane su slike električnog soma *Malapterurus electricus,* dok drevni arapski tekstovi opisuju *Malapterurus electricus* i *Torpedo* spp. kao "gromovnik" ili "drhtavac". Drevni Rimljani koristili su šokove tih riba kao terapijske tretmane za širok spektar medicinskih bolesti, međutim, tek u 18. stoljeću došlo je do otkrića električne energije u organizmima. Ovo otkriće životinjske električne energije postavilo je pozornicu za poznate pokuse Luigija Galvanija, u kojima je pokazao da se kontrakcija mišića žabljih nogu može izvesti povezivanjem mišića u nizu s dva različita metala i leđnom moždinom. Međutim, Galvani je pogrešno pripisao ovaj učinak jedinstvenom obliku električne energije – urođenoj vitalnoj sili smještenoj unutar životinjskog tkiva koju je metal oslobodio (Carlson, 2011).

Njegov suvremenik, Alessandro Volta, nije se složio s njegovim razmišljanjima. Naime, Volta je objašnjavao kako kontrakcije nisu nastale zbog vlastite struje, nego zbog ekstremno generirane struje nastale zbog kontakta između dva različita metala. U končnici, Voltino razmišljanje pokazalo se ipak točnim, no Galvanijevi eksperimenti pružili su prvi izravni dokaz o električnoj osnovi za živčanu i mišićnu aktivnost kod svih životinja (Carlson, 2011). Ovi pokusi stvorili su polemiku koja je dovela do izuma prve baterije koja je proizvela pouzdanu, konstantnu električnu struju - *the voltaic pile,* koju je Volta stvorio kao model električnog organa slaganjem izmjeničnih diskova dva različita metala, odvojenih kartonom, te natopljenih slanom vodom (Carlson, 2011).

Kada je Darwin 1859. objavio "On the origin of species", čitavo je poglavlje posvetio problemima sa svojom teorijom prirodne selekcije, a jedno od zabrinjavajućih područja bila je evolucija električnih organa. Bilo mu je nemoguće zamisliti kojim koracima su ovi čudesni organi proizvedeni. U to vrijeme anatomi su otkrili nekoliko skupina riba s relativno malim organima slične građe električnim organima *Malapterurus electricus, Torpedo* spp. i električne jegulje *Electrophorus electricus*. Neke od njih pokazale su sposobnost generiranja električne struje, no to je bilo preslabo da bi služilo kao bilo koja vrsta oružja, vodeći Du Bois‑Reymonda da ih nazove pseudo-električnim. Zbog morfološke sličnosti između skeletnih mišića i električnog organa, Darwin je ispravno zaključio kako su električni organi vjerojatno evoluirali iz mišića, s time da su se jaki električni organi razvijali iz slabijih. Potom je Darwin objašnjavao kako slabi električni organ može služiti bilo kojoj prilagodljivoj funkciji. Stoljeće kasnije Lissman i Moöhres pružili su uvjerljiv eksperimentalni dokaz da se slabi električni organi koriste za komunikaciju (elektrokomunikacija) kao i za navigaciju i orijentaciju (aktivna elektrolokacija). To zahtjeva specijalizirane senzorne strukture - elektroreceptore - za otkrivanje električnih polja (Carlson, 2011).

Krajem 17. stoljeća, Stefano Lorenzini je detaljno opisao niz pora i pripadajućih kanala raspoređenih po tijelu *Torpedo* spp. koje su kasnije pronađene u mnogim vrstama vodenih kralježnjaka, nazvanim Lorencinijeve ampule. John Walsh bio je prva oosba koja je 1773. g. otkrila iskre iz električne ribe (električne jegulje), čime je osigurao prvi izravni dokaz za postojanje električnog osjeta. Walsh je otkrio da bi električna jegulja prišla paru elektroda i pritom ispraznila svoj električni organ kad god bi elektrode bile kratko spojene. Ovo sve ga je navelo na zaključak da jegulje mogu detektirati vodiče električne struje. S druge strane, Du Bois-Reymond bio je uporan o svom stavu o slabim električnim organima, smatrajući kako Lorencinijeve ampule nemaju korisnu funkciju. Fiziološki eksperimenti provođeni od 1930-ih do 1960-ih vodili su razni istraživači, koji su zaključili da se ampule koriste za termorecepciju,

mehanorecepciju, kemorecepciju i na posljetku za elektrorecepciju. Ovo je na kraju dodatno i potvrđeno ekperimentima koje je vodio Kalmijn u kojima je dokazao prisutnost pasivne elektrorecepcije u svrhu lociranja plijena kod vrsti podrazreda Elasmobranchii (Carlson, 2011). Istodobno s tim razvojem, otkriće elektrokomunikacije i aktivne elektrolokacije od strane Lissmana i Moöhresa je nadahnuo intenzivan napor da se identificiraju i karakteriziraju potrebne receptorske stanice. To je kulminiralo otkrićem elektroreceptivnih jedinica u živcu bočne linije, koji su bili osjetljivi na mnogo veće frekvencije od niskofrekventih ampularnih receptora, čineći ih vrlo pogodnima za otkrivanje specijaliziranih pražnjenja slabih električnih organa (Carlson, 2011).

Danas su terenska istraživanja raznolika koliko i raznolikost organizama koji posjeduju elektrorecepciju. Molekularni biolozi, elektrofiziolozi, neuroanatomisti, matematičari, te evolucijski biolozi i dalje proučitavaju ovaj izrazito strani senzorni sustav postavljajući relevantna pitanja od obrade informacija senzornim sustavima i organizacijom neurona do evolucije životinjske komunikacije i procesa specijacije (Carlson, 2011).

2.5. Primjena u drugim područjima znanosti

2.5.1. Izrada izvora električne struje na principu rada električnog organa jegulje (*Electrophorus electricus*)

Američki i švicarski znanstvenici, inspirirani električnom jeguljom (*Electrophorus electricus*) i njezinim načinom generiranja električne struje, napravili su uređaj na sličnom principu te ga opisali u časopisu Nature, 14. prosinca 2017. g. pod naslovom članka „An electric-eel-inspired soft power source from stacked hydrogels“. Princip rada jednak je onom u električnom organu, samo je električnu stanicu (elektrocit) zamijenio hidrogel, a staničnu membranu gelna membrana selektivna na ione, čime se velikim dijelom pojednostavio princip rada od onog u organu.

Gel s niskom koncentracijom iona (riječ je o 15 mM otopini natrijeva klorida) nalazi se između dva gela koji selektivno propuštaju ione. Jedan od tih gelova propušta samo katione, a drugi samo anione - prvi propušta natrijeve ione (Na^+), a drugi kloridne ione (Cl^-). Ako slojevi nisu u kontaktu nema reakcije, no ako dođu u dodir jedan s drugim, ioni natrija i ioni klora počinju putovati iz gela s višom koncentracijom natrijeva klorida (2,5 M) u gel s nižom

koncentracijom, od 15 mM. Uslijed toga dolazi do polarizacije membane uz stvaranje napona od 130 – 185 mV, baš kao i kod električne jegulje.

Ovaj eksperiment nije prošao bez problema, s obzirom da svi dijelovi moraju istovremeno doći u međusobni kontakt, svi moraju u isti čas biti pritisnuti. U električnom organu živčani impuls utječe na otvaranje i zatvaranje ionskih kanala, no živci su tako prilagođeni da impulsi istodobno stignu do svih stanica – u intervalu ne duljem od dvije milisekunde koliko traje udar električne struje (brzina širenja živčanog impulsa iznosi 50-100 m/s). Uzimajući sve u obzir možemo zaključiti kako ovaj izum još nije ni blizu pravom električnom organu. Naime, iako proizvodi struju približno istog napona, hidrogelna naprava može proizvesti snagu od samo 27 mW/m^2 – što je dvjesto puta slabije od sloja električnih stanica (5,5 W/m^2).

Svoju primjenu ovaj uređaj nalazi u brojnim područjima, od uporabe u kontaktnim lećama koje su također napravljene od hidrogela gdje bi se dobivena struja mogla koristiti za pogon sitnih uređaja u njima (takve se naprave već razvijaju), do uporabe u ortopedskim implantatima, pa i u robotima koji bi zahvaljujući takvom izvoru energije mogli biti posve mekani (Raos, 2018).

3. ZAKLJUČCI

Distribucija elektrorecepcije i elektrogeneze životinja ograničena je na kralježnjake, odnosno čeljustouste (Gnathostomata). Budući da protok električne struje zahtjeva vodljivi medij, sve vrste sposobne za elektrorecepciju ili elektrogenezu su vodeni organizmi, s iznimkom monotremskih sisavaca koji imaju elektroreceptore na njuškama, te koriste elektrolokaciju pri pronalaženju plijena.

Elektrogeneza ima bitnu ulogu u životu riba. Jaka pražnjenja električnog organa ribe koriste u omamljivanju plijena i obrani od predatora, dok one vrste čije je pražnjene preslabo za omamljivanje plijena, koriste ovu sposobnost za navigaciju, otkrivanje predmeta (elektrolokacija) i komunikaciju s drugim električnim ribama (elektrokomunikacija). Električne ribe ne samo da proizvode električnu energiju, već je i osjećaju vrlo osjetljivim osjetnim organima elektroreceptorima koji se koriste za otkrivanje blage promjene električnog polja uzrokovane objektima u blizini. One tako mogu električno 'vidjeti' predmete u okruženju u kojem je vid beskoristan (noću ili u mutnoj vodi). Taj se proces naziva aktivna elektrorecepcija, jer su izvor električne energije koji koriste za elektrolokaciju vlastiti električni organi. Neke ribe mogu samo osjetiti električnu energiju, ali je ne mogu proizvoditi, te su također kategorizirane kao električne ribe. Te ribe mogu osjetiti vrlo slabu električnu energiju koju generiraju druge životinje – pasivna elektrorecepcija.

Iako su temeljne uloge električnih organa kod pojedinih vrsta riba dobro proučene, velika većina organizama i dalje je nedovoljno istražena, te je potrebno provesti jos mnoga istraživanja kako bi smo jos bolje razumijeli njihove temeljne mehanizme i strategije.

4. LITERATURA

Albert JS, Crampton WG. 2006. Evolution of electric signal diversity in gymnotiform fishes. Doktorska disertacija. University of Louisiana at Lafayette, 43 str.

Anonimus 2004. Električna riba. Dostupno sa: https://translate.google.com/translate?hl=hr&sl=en&u=https://en.wikipedia.org/wiki/Electric_fish&prev=search&pto=aue, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Anonimus 2010a. Električni organi. Dostupno sa: https://translate.google.com/translate?hl=hr&sl=sl&u=https://sl.wikipedia.org/wiki/Elektri%25C4%258Dni_organ&prev=search&pto=aue, pristupljeno: svibanj, 2021.

Anonimus 2010b. Latimerija. Dostupno sa: https://hr.wikipedia.org/wiki/Latimerija, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Anonimus 2011. Pasivna elektrolokacija u ribama. Dostupno sa: https://translate.google.com/translate?hl=hr&sl=en&u=https://en.wikipedia.org/wiki/Passive_electrolocation_in_fish&prev=search&pto=aue, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Anonimus 2012. Torpedo electric organs. Dostupno sa: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Torpedo_electric_organs.jpg, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Anonimus 2021a. Životinje koje proizvode smrtonosnu struju. Dostupno sa: https://hr.history-hub.com/zivotinje-koje-proizvode-smrtonosnu-struju, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Anonimus 2021b. Mala klizaljka. Dostupno sa: https://hr2.wiki/wiki/Little_skate, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Baron VD. 2005. The functional characteristics of electroreceptive central neurons of the sea catfish Plotosus anguillaris. Biophysics, 50: 112-118.

Berquist RM, Galinsky VL, Kajiura SM, Frank LR. 2015. The coelacanth rostral organ is a unique low-resolution electro-detector that facilitates the feeding strike. Scientific Reports, 5: 8962.

Caputi AA. 2011. Electric organs. U: Farrell AP (ur.), Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press Elsevier, London, str. 387-397.

Carlson BA. 2011. Detection and generation of electric signals in fishes: An Introduction. U: Farrell AP (ur.), Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press Elsevier, London, str. 347-350.

Ferri J. 2021. Power point prezentacija iz predmeta Kralježnjaci mora. Sveučilište u Splitu.

Fortune FS, Chacron MJ. 2011. Physiology of tuberous electrosensory systems. U: Farrell AP (ur.), Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press Elsevier, London, str. 366-374.

Jorgensen JM. 2011. Morphology of electroreceptive sensory organs. U: Farrell AP (ur.), Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press Elsevier, London, str. 350-358.

Kawasaki M. 2011. Generation of electric signals. U: Farrell AP (ur.), Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. Academic Press Elsevier, London, str. 398-409.

Lisney TJ. 2010. A review of the sensory biology of chimaeroid fishes (Chondrichthyes; Holocephali). Fish Biology, 20: 571–590.

Morson JM, Morrissey JF. 2007. Morphological variation in the electric organ of the little skate (*Leucoraja erinacea*) and its possible role in communication during courtship. Dostupno sa: https://link.springer.com/article/10.1007/s10641-007-9221-x, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Raos N. 2018. Izvor električne struje - na način električne jegulje. Dostupno sa: https://www.bug.hr/znanost/izvor-elektricne-struje-na-nacin-elektricne-jegulje-2691, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Snyder DB. 2004. Kad bi pogledi ubili. Dostupno sa: https://translate.google.com/translate?hl=hr&sl=en&u=https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1772429/&prev=search&pto=aue, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Ugarković P. 2016. Drhtulja. Dostupno sa: http://www.podvodni.hr/more/ekologija/727-drhtulja%20%20%20, pristupljeno: kolovoz, 2021.

Vrhovac B. 2014. Hrskavičnjače ribe, raže i ajkule, Prva gimnazija Sarajevo, 52 str.

Young K. 2016. Porodica Uranoscopidae (Zvjezdani). Dostupno sa: https://translate.google.com/translate?hl=hr&sl=ko&u=http://fishillust.com/Family_Uranoscopidae&prev=search&pto=aue, pristupljeno: kolovoz, 2021.