

Evolución Filogenética de la Vida Visión

Carlos Eduardo Rovira Castro.

INTRODUCCION.

Por visión se entiende la función de la vida de relación que tiene al ojo por aparato externo que permite percibir las cualidades llamadas luminosas de los cuerpos, con arreglo a ciertas leyes de la luz. Además hace percibir secundariamente ciertos caracteres de orden matemático, como son: situación, forma, volumen, etc. (4). Como todos los otros mecanismos que presentan los organismos, el de la visión, ha evolucionado, si se acepta tal doctrina, en una forma continua y progresiva de un organismo a otro, por medio de cambios que han permitido el desarrollo de las innumerables formas de mecanismos visuales a través de la escala filogenética.

La propiedad esencial que hace posible la existencia de un órgano visual, se conoce como fotosensibilidad y está conferida a células receptoras especializadas que contienen sustancias químicas que pueden absorber la luz y que no son más que pigmentos, en los cuales se lleva a cabo un cambio fotoquímico.

Todos los ajustes que lleva a cabo en su comportamiento un organismo o sus partes, son el resultado directo de la actividad de los órganos de los sentidos. Entre éstos, están los que son sensitivos a la luz, llamados fotorreceptores, que son transductores de energía luminosa en acción nerviosa, y que actúan con una capacidad que equivale quizás excediendo en importancia a la de los demás órganos de los sentidos.

La capacidad para percibir la luz, reside usualmente en un fotorreceptor, aunque esto no es estrictamente cierto, ya que algunos equinodermos, poseen sensibilidad a la luz en la ausencia de cualquier estructura discreta de fotorreceptores, así como muchos protozoarios. Los fotorreceptores presentan una estructura muy diversa; a pesar de estas diferencias morfológicas, parece existir una similitud funcional entre ellos.

En todo el reino animal, así como en el vegetal, la luz juega un papel muy importante en la orientación de los organismos. La utilización de las propiedades direccionales de la luz reside en las relaciones morfológicas y fisiológicas que se encuentran en el fotorreceptor, así como en las ramificaciones centrales de las vías visuales y en la organización funcional del S.N.C., con respecto a los sistemas visuales y efectores. La mera presencia de un fotorreceptor no indica la naturaleza de la orientación.

Se han llevado a cabo muchos estudios sobre la orientación de los organismos a la luz. De acuerdo con las definiciones de Fraenkel y Gunn, la palabra tropismo, está restringida a la orien-

* Trabajo presentado ante el Colegio de Médicos y Cirujanos para la inscripción de la especialidad de Oftalmología.

tación de los animales que se mueven en su medio y cinesis, al aumento de la velocidad de movimiento por la iluminación en aquellos animales que carecen de orientación direccional.

Como habíamos dicho antes, muchos protozoarios carecen de fotorreceptores obvios, sin embargo, son capaces de responder a la luz, generalmente a través de movimientos. Siendo la visión en esencia la percepción de un estímulo luminoso, es por ello que los incluimos en este estudio.

En vista del enfoque fisiológico de este trabajo, hemos considerado conveniente dividirlo de acuerdo con los tipos de mecanismos de fotorrecepción, haciendo una descripción morfológica de ellos. Para lograr este objetivo hemos utilizado la clasificación de Lorus J. Milne, con algunas modificaciones. La posición de los fotorreceptores en la escala filogenética es mencionada en cada caso particular. Hemos creído también conveniente, separar en capítulo especial la bioquímica de la visión, por la importancia de los cambios químicos, que corresponden a los pigmentos fotosensibles contenidos en células especializadas.

1 CLASIFICACION DE LOS ORGANISMOS SEGUN LOS RECEPTORES QUE MEDIAN LA FOTOSENSIBILIDAD.

- 1.— Células sin fotorreceptores obvios.
- 2.— Células sin fotorreceptores obvios.
- 3.— Fotosensibilidad ganglionar.
- 4.— Fotosensibilidad periférica.
- 5.— Fotosensibilidad mediada a través de manchas oculares unicelulares.
- 6.— Fotosensibilidad mediada a través de ojos multicelulares.
 - A.— Mediada a través de manchas oculares compuestas.
 - B.— Mediada a través de ocelos u ojos simples.
 - C.— Mediada a través de ocelos compuestos u ojos agregados.
 - D.— Mediada a través de estemas.
 - E.— Mediada a través de ojos compuestos.
 - F.— Mediada a través de ojos cámara.

1.— CELULAS SIN FOTORRECEPTORES OBVIOS.

Ya que los receptores y los efectores son partes componentes de la misma célula en los protozoarios, sus especializaciones

fotosensoriales estarán mucho más limitadas que en los metazoarios. Las respuestas a la luz se verán restringidas, por lo tanto, a movimientos de toda la célula o a sus estructuras locomotrices tales como los flagelos.

No hay una razón a priori para asumir que las respuestas a la luz encontradas en las amibas se corresponden con las de los flagelos tales como *Peranema*. En las primeras, un aumento en la intensidad de la iluminación está usualmente seguido por una retracción de los pseudópodos. El grado de locomoción de las amibas parece estar afectado principalmente por la intensidad de una iluminación continuada. Inicialmente, éste es modificado por el estado de adaptación de la célula a la oscuridad. Hertel, investigó los rayos ultravioleta de 280 mμ como un estímulo y postuló que las radiaciones catalizaban la liberación de peróxido dentro de la célula y que estos cambios químicos modificaban su comportamiento. Mast y Stanhler, creyeron a su vez, que la luz producía un cambio físico en la fuerza elástica del plasma-gel, inhibiendo la formación de pseudópodos.

En *Peranema*, toda la célula incluyendo sus flagelos, parecen ser sensible a la luz, puede detectarse un gradiente, desde el mínimo en la extremidad posterior al máximo en el flagelo. Aún al separar el flagelo, éste responderá al aumento de iluminación encorvándose, pero parece no ser posible su recuperación. Por lo tanto, las sustancias receptoras y efectoras deben estar ampliamente distribuidas en el protoplasma, pero la fase de recuperación depende del transporte de materiales adicionales, desde el cuerpo celular donde son elaborados, hasta el flagelo.

Las esponjas carecen de sistema nervioso, órganos musculares y de los sentidos, por lo que el único medio de contacto con el ambiente es la irritabilidad.

2.— CELULAS CON FOTORRECEPTORES OBVIOS.

Hay organelos definidos llamados stigmata, que se encuentran presentes en muchos flagelados y parecen estar asociados con una fotosensibilidad localizada. Algunos stigmata, son masas esféricas de pigmento negro o rojo opaco. Este es el caso de *Euglena*, donde el stigma está cercano a la base de un solo flagelo y debe sacudir las bases flagelares, por la acción de radiaciones que alcanzan a la célula por delante de él. Si se asume que el sacudimiento lleva a los mecanismos flagelares a operar a una velocidad máxima y que la iluminación de un lado inhibe el movimiento de látigo, entonces, la polaridad de los movimientos

de natación con respecto a un punto puede explicar su origen en una forma bastante simple.

Los stigmata en forma de copa y de cuchara son usuales entre flagelados coloniales, tales como *Gonium* y *Volvox*. La concavidad del stigma está asociada con la hipersensibilidad protoplásmica y puede compararse con una capa reflectora que sirve como un espejo cóncavo y concentra la luz en un punto focal con la región fotosensitiva. Los stigmata de *Gonium* y *Volvox* sirven como una lente. En *Volvox*, el tamaño de los stigmata disminuye con la distancia de la célula al polo anterior de la colonia y todos los stigmata están orientados hacia afuera y ligeramente hacia el polo anterior. Los dos flagelos de cada célula baten en diferente forma y en grados desiguales, de acuerdo con la dirección desde la cual la luz alcanza el stigma. Es claro que cuando una colonia de *Volvox* es iluminada solamente por delante de ella, sobre sus ejes de simetría, cada célula recibe radiaciones, de manera que lleva a los flagelos a un movimiento simétrico. Bajo estas circunstancias toda la colonia gira sobre su eje y a menos que la intensidad de la luz sea excesiva, se aproxima a su origen al mismo tiempo que rota.

La iluminación unilateral, en contraste con la anterior, parece modificar los movimientos flagelares en el lado iluminado, mientras que hay un movimiento más vigoroso en el lado sombreado, lo que hace que la colonia gradualmente rote hasta que su eje se dirija hacia el origen del estímulo.

En *Pouchetia* y flagelados relacionados con él, la lente asociada con el stigma es enorme y esférica. La semejanza a un ojo multicelulares por lo tanto manifiesta en estos organismo unicelulares.

3.— FOTOSENSIBILIDAD GANGLIONAR.

En 1934, Welsh y Prosser, descubrieron independientemente que los ganglios abdominales del cangrejo de río son fotosensitivos, permitiendo al animal responder a la luz después de que sus ojos hayan sido removidos. Hess, encontró la misma sensibilidad en los ganglios abdominales del camarón *Crangon* y en *Panulirus*, pero vió además, que había células nerviosas fotosensitivas esparcidas a lo largo de nervios y en partes del cuerpo tan remotas como los urópodos. Se ha considerado que el papel que juega la fotosensibilidad ganglionar en el control de la actividad locomotriz en el animal intacto, es de alguna consideración.

4.— FOTSENSIBILIDAD PERIFERICA.

En ciertos equinodermos equinoides se pueden localizar respuestas a la luz, con una modificación en el comportamiento sin que exista una especialización estructural de fotorreceptores. Von Uxköl encontró que en un erizo de mar se llevaban a cabo ajustes más o menos rápidos en la orientación de las espículas, de acuerdo con la dirección desde la cual estaba sombreado el cuerpo. Un estudio más detallado de *Diadema*, un animal del Caribe, hecho por Millott, confirmó los hallazgos que von Uxköl sobre el comportamiento con respecto a la luz y encontró que no hay células fotorreceptoras especiales presentes en las extremidades de los nervios radiales, en el lugar en que éstos penetran en la dermis. Por lo tanto, toda la superficie corporal parece ser fotosensitiva; solamente las espículas carecen de este tipo de irritabilidad. El nervio radial debe estar intacto para responder a la estimulación local. Más aún, se presenta una especie de adaptación a la obscuridad a través de la concentración de pigmento en los cromatóforos dérmicos, permitiendo la penetración de mayor cantidad de luz, al nivel en que descansan las ramas nerviosas en la piel. Se han demostrado respuestas generales fotosensibles menos notables, en otros equinodermos.

También se han reportado respuestas a la luz en animales cegados y en miembros intactos de muchos phyla, en donde parece no haber receptores especializados, por eje.: en rotíferos cegados y en la sanguijuela.

5.— FOTSENSIBILIDAD MEDIADA A TRAVES DE MANCHAS OCULARES UNICELULARES

La adición de una copa de un pigmento opaco, además de una célula fotosensorial, es un paso pequeño en la evolución, pero se acerca más aún al desarrollo de un ojo. Esta adición permite al receptor definir mejor la dirección de la que proviene una luz estimulante. Cuando un mecanismo fotosensorial consta de una célula receptora única y una masa asociada de pigmento, puede usarse el término de mancha ocular. A menudo una lente está asociada con una mancha ocular, proporcionando más posibilidades discriminatorias y quizá aumentando la sensibilidad de la estructura al condensar la luz.

Estas estructuras se presentan en la escala filogenética como sigue:

PHYLUM COELENTERATA.— Tomaremos como ejemplo la forma medusa, en la cual se distinguen dos clases de órganos sensoriales; órganos del equilibrio o estatocistos y órganos encargados de percibir la luz y que por consiguiente tiene el valor de ojos. En lugar de órganos del equilibrio, algunos hidromedusas presentan ojos de sencillísima estructura **PHYLUM PLATHELMINTHES.**— Este phylum consta de tres clases:

Clases I. Turbellaria; Clase II. Trematoda; Clase III. Cestoidea. Se caracterizan por tener el cuerpo aplanado, lo que le da el nombre a este phylum. Son esencialmente parásitos, siendo la clase que tiene más representantes de vida libre, la de los Turbelláridos, entre los que se encuentra la planaria. Los Turbelláridos en su mayoría presentan células pigmentadas en forma de copa, que actúan a manera de ojos, los cuellos tienen dirigido su lado hueco hacia la parte dorsal y lateral, en el interior del cual se presentan células sensitivas a la luz, con un proceso que se extiende al correspondiente ganglio cerebral. Estos ojos parecen estar adaptados a detectar el origen de una fuente luminosa, pero no son capaces aún de formar una imagen. En algunas especies se encuentran otocistos similares a aquellos que se observan en las medusas. Algunos tremátodos poseen estructuras similares, pero la visión en ellos no presenta papel de importancia, ya que las especies de esta clase así como la de los céstodos son eminentemente parásitas.

PHYLUM ASCHELMINTHES.— Presentan una cavidad del cuerpo bien desarrollada. Son de simetría bilateral. Entre ellos se encuentran los Rotíferos y grupos afines, tales como los Gastrotricos y Quinorrincos, la mayoría de los cuales presentan muchas oculares unicelulares. En los rotíferos se ha descrito una pequeña mancha ocular en la parte dorsal anterior, al nivel de la línea media del cuerpo, cuyo fondo de color rojizo o negruzco, en forma de equis, es sensible a la luz y reposa a veces sobre el cerebro mismo.

PHYLUM ANNELIDA.— Animales segmentados. Su estructura se ha denominado de un "tubo dentro de un tubo". Como ejemplo de ellos tenemos a la lombriz de tierra. El sistema nervioso es de especial interés, porque se conforma con un plan fundamental que ha probado ser de éxito sobresaliente en el reino animal. Las células nerviosas se agrupan para formar pares de ganglios (uno por metámera), conectados con nervios para

formar una cadena que se extiende de adelante hacia atrás (8). Los órganos de los sentidos consisten de células sensoriales completamente separadas y localizadas en la epidermis. Se sabe que la lombriz de tierra es sensitiva a la luz, calor y vibraciones. No tiene ojos, obtiene información de la forma y tamaño de los objetos a través del tacto. Se ha demostrado sin embargo, que principalmente en la región del prostomio, es donde abundan la células fotorreceptoras capaces de recoger las excitaciones de la luz.

En este mismo phylum se encuentran algunos poliquetos y la mayoría de los hirudíneos (sanguijuelas) con estructuras semejantes a las descritas en la lombriz de tierra.

Los hirudíneos son animales que presentan 34 metámeras y que se caracterizan por ser ectoparásitos, que se caracterizan por ser ectoparásitos, que se alimentan en algunos casos (especies de hirudo) de sangre de mamíferos, propiedad que hizo que se utilizaran para producir sangrías, en la medicina antigua. Los ojos de estos animales son los órganos de los sentidos mejor conocidos; están situados en la extremidad anterior del cuerpo y siempre se encuentran en pares (en hirudo, cinco). Estos ojos reaccionan a la luz y al calor alejándose de los focos donde se originan estos excitantes.

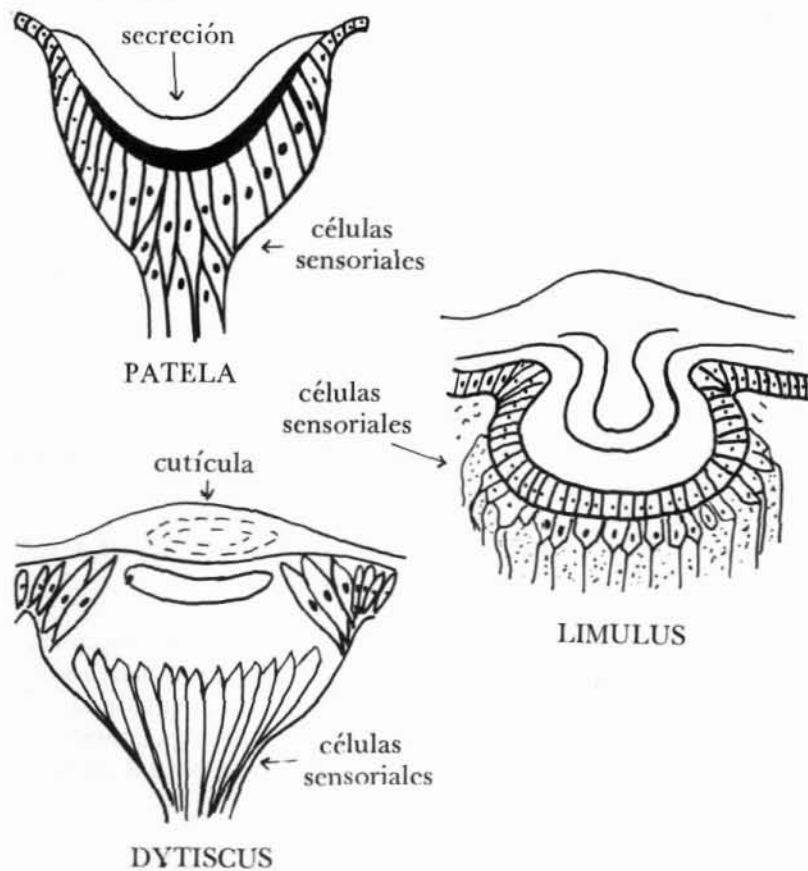
PHYLUM CHORDATA.— De entre los cordados, la única clase que presenta manchas oculares unicelulares y lo hace en todas sus especies, es la de los cefalocordados, entre los que se encuentra el *Amphioxus*. Este presenta un notocordio dispuesto a todo lo largo del cuerpo. Las manchas oculares se encuentran esparcidas a lo largo de la cuerda nerviosa y parecen ser el único mecanismo por medio del cual los cefalocordados son capaces de responder a las radiaciones luminosas.

6.— FOTOSENSIBILIDAD MEDIADA A TRAVES DE OJOS MULTICELULARES.

A.— Mediada a través de manchas oculares compuestas. Presentan: Manchas oculares compuestas, es decir, la reunión de manchas oculares unicelulares o simples, solamente algunas especies de la clase Pelecypoda (phylum Mollusca). Cuando éstas se presentan, se localizan en el borde del manto del cuerpo del animal.

B.— Mediada a través de ocelos u ojos simples. Los ocelos son entidades anatómicas que constan de una retina formada por células sensoriales en uno de cuyos extremos se encuentra un bastón pigmentado, aunque esto no es estrictamente cierto para todos los ocelos. La retina tiene una forma de copa o de cilindro y se ha originado por invaginación del ectodermo. Los medios dióptricos son por lo regular un cristalino que llena la copa retineana y en el caso de los artrópodos, se encuentra casi siempre una cornea formada por la cutícula. Sin embargo en algunos casos el único medio dióptico está formado por gotitas líquidas, segregadas por células especiales que se hallan esparcidas entre las sensoriales.

Se dice que algunos ocelos tienen tan cercanos los elementos diótricos a las células de la retina, que parece no ser posible la formación.



ESQUEMAS DE ALGUNOS OCELOS.

Hanstrom, ha clasificado a los ocelos de los artrópodos basándose en su origen embriológico de acuerdo con tres categorías: a) provenientes de la masa ectodérmica lateral del embrión; b) provenientes de la masa actodérmica dorsal del embrión; y c) provenientes de la masa ectodérmica ventral del embrión. De esto se deduce que la localización de ellos dependerá del desarrollo embrionario que tenga.

PHYLUM CELENTERATA.— Los representantes de este phylum provistos de ocelos, pertenecen en su mayoría a las especies de la clase Schyphozoa y también se encuentran en algunas de la clase Hydrozoa. Se localizan en los bordes del cuerpo del animal, zona eminentemente sensitiva.

PHYLUM PLATHELMINTHES.— Los únicos representantes de los gusanos planos son en este caso, algunas especies de la clase Turbellaria.

PHYLUM NEMERTINEA.— Solo algunos nemertineos presentan ocelos.

PHYLUM ASCHELMINTES.— Los ocelos se encuentran en algunas especies de la clase Rotifera, así como en Gastrotricha y Nematoda.

PHYLUM MOLLUSCA.— Tienen ojos simples la mayoría de los Amphineura, así como algunos de la clase Gastropoda y de la Pelecypoda.

PHYLUM ANNELIDA.— De entre los anélidos, sólo algunos de la clase Polychaeta encajan dentro de esta clasificación.

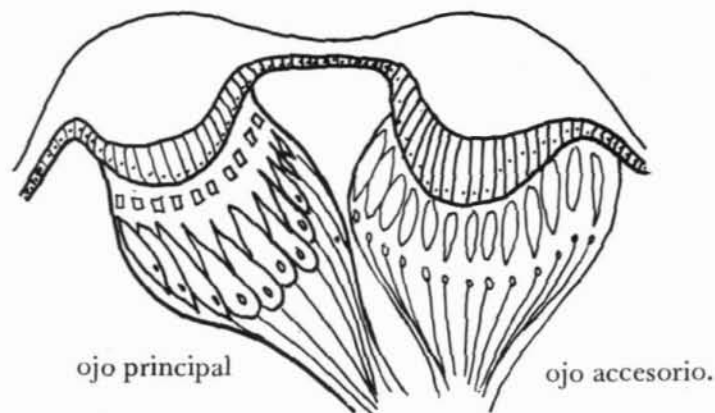
PHYLUM ONYCHOPHORA.— Todos presentan ocelos.

PHYLUM ARTHROPODA.— La mayoría de los crustáceos y de los arácnidos además de algunos insectos, poseen ojos simples. Los miriápodos (ciempiés) poseen un par de ellos; en Scutigera, sin embargo, se encuentran ojos compuestos. La forma de los ocelos es paroximadamente la de una copa o vaso cilíndrico, cerrado exteriormente por una córnea más o menos desarrollada, originada por un engrosamiento de la cutícula. Las células fotorreceptoras, constituyen las paredes del vaso o cilíndrico.

Por su estructura, los ocelos pueden ser, tomados como ejemplo de los arácnidos; A) ocelos principales o centrales, que se encuentran cerca de la línea media y en los cuales se pueden describir de fuera a dentro: 1º una córnea y quitinosa; 2º un cuerpo cristalino; 3º la retina (cada una de las células lleva en su extremo anterior una especie de bastoncito pigmentado) que está envuelta en una membrana o cápsula retiniana. B) ocelos accesorios, que se distinguen de los principales en dos puntos esenciales: 1º las células retinianas llevan el bastoncito en su extremo posterior o praxial, es decir en el opuesto al lado por donde llega la luz y 2º detrás de la retina hay un tapiz reflector de la luz, provisto de hendiduras que dan paso a las prolongaciones nerviosas de las células visuales que se dirigen al cerebro. Los saltícidos son arácnidos provistos de músculos retinianos, los cuales efectúan un desplazamiento de ella en diferentes direcciones.

Los ocelos de los insectos son muy pequeños y se encuentran dispuestos en triángulo: uno de ellos en la línea media frontal de la cabeza y los otros dos, formando un par un poco más arriba.

PHYLUM ECHINODERMATA. La clase asteroídea es la única de los equinodermos que presenta ocelos propiamente dichos, los cuales poseen un pigmento rojo y están localizados en la base, por el lado y colocados en el extremo de los brazos.



Esquema de un ojo principal y un ojo accesorio de una araña.

C.— Mediada a través de ocelos compuestos u ojos agregados. La agrupación de ocelos separados, cada uno con su retina y su copa pigmentaria propia, recibe la denominación de ocelo compuesto. Cada ocelo tiene un eje óptico que diverge radialmente de los dem Parece que esta disposición se ha formado independientemente en numerosos phyla, a través de una evolución convergente.

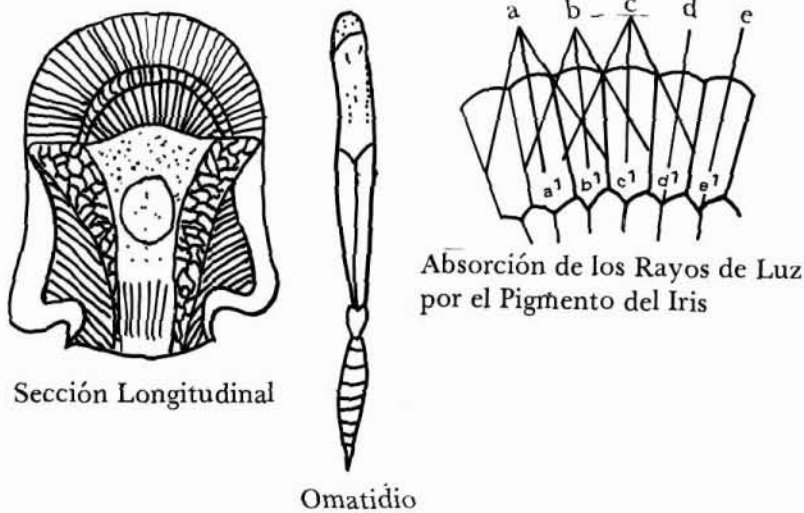
PHYLUM ECHINODERMATA.— Muchos asteroides (estrella de mar) presentan un agregado de ocelos en la extremidad de sus brazos.

PHYLUM ARTHROPODA.— Algunos diplópodos y de entre los insectos, algunos holometábolos, presentan estas estructuras.

PHYLUM COELENTERATA.— De entre los celenterados, sólo presentan ocelos compuestos algunas especies de la clase Schyphozoa.

D.— Mediada a través de estemas. En las larvas de muchos miembros de la clase de los insectos holometábolos, están presentes estructuras fotosensoriales que se asemejan a omatidios aislados y se denominan estemas. Desaparecen con la metamorfosis y no tienen relación con el ojo compuesto del estado adulto. Su distinción se hace desde el punto de vista ontogénico.

E.— Mediada a través de ojos compuestos. Los ojos compuestos son estructuras de fotorrecepción que se encuentran únicamente en el phylum-arthropoda, de tal manera que se encuentran en mayoría de sus especies en la cutícula de la cabeza o en el pedúnculo óptico y debajo de cada faceta se encuentra una estructura fotosensitiva alargada, la cual conectada con el S.N.C. Cada faceta, con la estructura sensitiva subyacente, se denomina omatidio y al grupo entero de receptores se le denomina retina. La porción dióptrica distal de cada omatidio, consta de una faceta de la cutícula: la unión de todas las facetas forman la cornea. Por debajo de cada faceta se encuentra usualmente un cono cristalino que sirve como una lente. La estructura del ojo compuesto es tal que abarca un campo visual muy grande, que puede ser hasta de 200°.



Ojo Compuesto del Acocil (*Astacus Fluviatilis*).—

Cada omatidio semeja un diminuto telescopio dirigido a un punto en el espacio. Esto no da una figura individual, sino una mancha de luz o de obscuridad. El arreglo de estas manchas de luz y de obscuridad, forma una figura en mosaico del campo de la visión. Tal ojo parece estar bien adaptado para la detección del objeto que se mueve.

En cada omatidio se distinguen dos partes: una distal dióptrica y una proximal, encargada de percibir las impresiones luminosas, llamada retínula. La primera está formada por una córnea o faceta corneal quitinosa y un cristalino, formado por cuatro células, que en parte se conservan y se prolongan hasta la retínula; la retínula es a su vez el resultado de la agrupación de siete células delgadas y largas, provistas de un pigmento oscuro alrededor de un cuerpo fusiforme o rabdoma: cada una de estas células lleva en su superficie interna una especie de ribete estriado transversalmente, siendo el rabdoma, no más que el conjunto de los siete ribetes. Observando el rabdoma a gran aumento, se ve que presenta una apariencia estriada debida a la presencia de finas fibras o bastoncitos que se continúan con finísimos filamentos (neurofibrillas), el conjunto de las cuales constituye la prolongación nerviosa que cada célula envía al ganglio óptico. Las prolongaciones nerviosas atraviesan la membrana fenestrada, que representa la frontera entre el ojo y el mencionado ganglio.

F.— Mediada a través de ojos cámara. Los ojos cámara, se encuentran esparcidos en la escala filogenética en una forma bastante amplia y son estructuras más especializadas que todas las antes revisadas. Por su forma se han comparado con la cámara oscura, de la que reciben el nombre que se les ha dado.

Funcionalmente se puede dividir al ojo cámara en tres partes distintas: a.— La retina, única parte capaz de ser impresionada por los rayos luminosos; b.— un aparato dióptrico, formado por los medios transparentes, c cuya característica principal es la acomodación, que llevan a cabo gracias a las modificaciones que sufren en su forma: c.— una tercera parte formada por elementos anatómicos anexos a los dos aparatos citados, que tienen por objeto asegurar su mejor funcionamiento (2).—

PHYLUM MOLLUSCA.— En estos animales, los ojos son generalmente dos y colocados cerca de la cabeza, ya hacia adelante, ya a los lados, ya en el cuello, todos estos ojos son fijos y no se distinguen más que por su colocación, otros moluscos los llevan insertos en unos pedúnculos especiales llamados omatósforos, siendo retráctiles en los pulmonados geófilos. El bulbo ocular se compone de diversos elementos: una túnica fibrosa, la esclerótica, que está formada anteriormente por la córnea, tapizada por la coroides y la retina. Los medios refringentes consisten en una lente o cristalino y humor vítreo, y finalmente hay músculos que dan movilidad al conjunto. El ojo de los cefalópodos es de muy grandes dimensiones; está protegido por una cápsula cartilaginosa, expansión del cartílago cefálico, que constituye una especie de cavidad orbitaria. En algunos cefalópodos falta la córnea y el agua del mar penetra libremente en la cámara anterior del ojo. La mayoría de los cefalópodos tienen una pupila hendida que al cerrarse lo hacen formando una línea horizontal ligeramente arqueada; está bajo el control directo del S.N.C. y los cambios en el grado de abertura dependen más de las condiciones emocionales que reflejamente en relación con la intensidad de la luz. Hay músculos que ayudan a la acomodación de la lente.

PHYLUM ANNELIDA.— Puede considerarse convencionalmente que se encuentran ojos cámara en los poliquetos pelágicos, La retina bastante desarrollada tiene receptores directos, una masa segregada de dos consistencias separa la retina de la lente, un músculo para la acomodación y una célula secretora que responde bien a la estimulación eléctrica, son las partes componentes

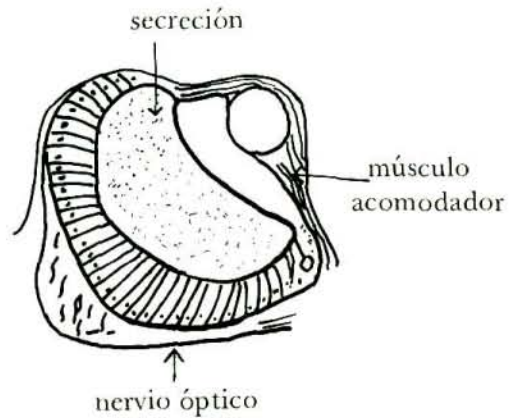
de este ojo. La acción secretora aumenta el volumen de la masa distal por detrás de la lente, y empuja hacia adelante, acomodando al ojo para la visión cercana. La contracción muscular debe operar en sentido inverso.

SULPHYLUM VERTEBRATA.— En estos organismos, la visión se lleva a cabo por medio de órganos de estructuras más o menos complicada, pero semejante en todos los animales de este grupo, que se conocen como globos oculares generalmente en número par, aunque ésto no es estrictamente cierto ya que puede existir un tercer ojo impar situado en la parte medio y superior de la cabeza que se conoce como "ojo pineal".

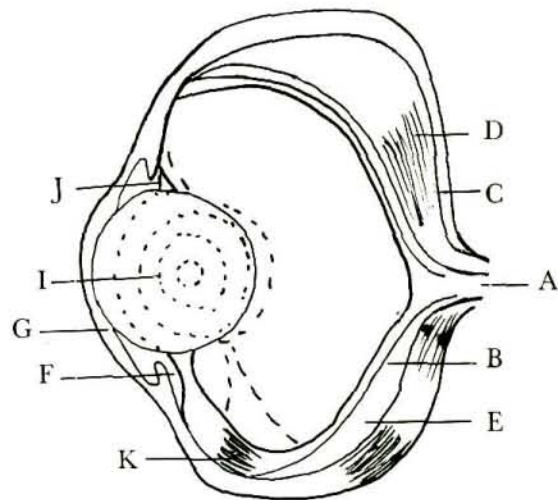
Los globos oculares de los vertebrados se hallan colocados generalmente en las fosas orbitarias, rara vez son inmóviles o poco móviles como en los peces, siéndolo mucho en los demás vertebrados; pueden además hallarse protegidos por párpados y aún por una membrana que se corre en sentido transversal llamado nictitante (9). **Ciclóstomos.**— Carecen de cristalino, iris y aún de esclerótica y córnea, las cuales no están bien diferenciadas. Además, de los ojos en número par, existe un tercer ojo u órgano pineal muy desarrollado, situado por detrás de la abertura nasal, el cual está provisto de un cristalino y una retina bien desarrollada.

Elasmobranquios: Estos animales presentan detrás de la epífisis o cuerpo pineal, un par de lóbulos ópticos grandes y redondeados.

Peces.— En general sus ojos tiene la estructura normal, con una córnea casi plana y un cristalino esférico, inmediatamente aplicado contra la córnea; el cristalino carece de la capacidad de modificar su curvatura debido a la ausencia del músculo ciliar; la acomodación se verifica gracias a la acción de un mecanismo especial que le permite cambiar de posición. Este mecanismo consiste en la acción de un repliegue que parte de la extremidad posterior del ojo y bordea la cámara posterior, dirigiéndose hacia el cristalino se denomina repliegue falciforme y en él, se encuentran elementos vasculonerviosos y músculos. En su extremidad anterior se termina por una dilatación que va a aplicarse contra la cara posterior o en el ecuador del cristalino. Esta dilatación no es otra cosa que un músculo retractor que al contraerse atrae al cristalino hacia atrás, permitiéndole de este modo afocar las imágenes colocadas a diversas distancias. Los párpados son rudimentarios o pueden faltar. Los dipodos, que constituyen el paso de los peces a los batracios, presentan ojos pequeños y el cristalino globoso, faltando en ellos el ligamento falciforme y el iris.



OJO CAMARA DE ANELIDO



CORTE DEL OJO DE UN LUCIO.— a. nervio óptico. b.— retina. c.— esclerótica. d.— red vascular. e.— coroides. f.— iris. g.— córnea transparente. h.— cámara posterior del ojo. i.— cristalino j.— ligamento falciforme (del cristalino) k.— músculo retractor del cristalino.

El punteado indica la posición del cristalino acomodado para las grandes distancias.—

Batracios.— Los globos oculares siempre están presentes. Pueden ser muy pequeños y estar ocultos debajo de la piel, como acontece en el género *Cocilia*; es de notarse la presencia en estos animales de un tercer párpado dispuesto en sentido trasversal, llamado membrana nictitant que se encuentra bajo los otros párpados y que barre el ojo desde el ángulo interno hacia afuera; generalmente es transparente llevando a cabo un trabajo de limpieza y lubricación de la superficie del globo ocular sin obstruir la visión en el proceso.

Reptiles.— Estos animales tienen los ojos bien desarrollados, con la córnea plana y la pupula redonda, excepto en los cocodrilos, en donde la primera es convexa y la última vertical, los párpados están desigualmente desarrollados por ser más grandes el inferior; existen además la membrana nictitante. La esclerótica es cartilaginosa y posee una serie de huesecillos que forman un anillo. La acomodación se hace por medio de un órgano vascularizado llamado pécten, denominado así por su forma de peine. En la parte media y dorsal del encéfalo, se encuentra la epífisis con el órgano pineal, que termina en el llamado ojo pineal, colocado por debajo de la piel, en la región dorsal del cráneo; en ciertas especies existe en este órgano, un cristalino y una retina muy rudimentarias pero perfectamente reconocibles.

Aves: En estos animales, el ojo en vez de ser globular, tiene la forma de una lente biconvexa y no es capaz de girar en la órbita como en los mamíferos; el eje óptico no se desplaza más que con la cabeza misma. El cristalini es casi esférico, y la córnea tiene también una curvatura muy acentuada. La esclerótica está parcialmente osificada y contiene en su interior un anillo de piezas óseas protectoras. Excepto en las aves nocturnas, en que los ojos son anteriores y permiten la visión binocular, los ojos están situados lateralmente; por este hecho la visión binocular se hace imposible; las aves no deben tener la sensación de relieve. Lo que caracteriza más el ojo de las aves, es la presencia del peine, repliegue muy vacular formado de laminillas yuxtapuestas que dependen de la coroides y que penetran en el cuerpo vitreo asegurando probablemente la nutrición de este último. En estado de reposo, tiene la forma de una sombrilla cerrada, insertada en el centro de la papila que marca la entrada del nervio óptico. Pero esta sombrilla puede extenderse de manera que cubra la retina y la protege de la acción de la luz, cuando ésta es demasiado intensa. Hay una hipótesis que considera el peine como un órgano sensorial accesorio, que permite apreciar las variaciones de tensión del humor acuoso, determinadas por la acomodación; de este modo las aves podrían apreciar la distan-

cia de los objetos que fija su ojo. En las aves existen también párpados y membrana nictitante.

Mamíferos: El representante que posee los órganos de la visión más perfeccionados dentro de esta clase, es el hombre, en el cual el mecanismo de la visión está a cargo principalmente de los globos oculares, cuya estructura, anatómica y actividad funcional, no se cita en este trabajo, porque su descripción sería demasiado extensa y se saldría completamente del objeto del mismo. En términos generales, el mecanismo el cual el hombre percibe las propiedades luminosas de los objetos es más o menos análogo en todos los mamíferos, presentando tan solo modificaciones según la ausencia o existencia de algunas estructuras, lo cual es consecuencia de las adaptaciones que debe llevar a cabo cada organismo según el ambiente en el que se desenvuelve.

BIOQUIMICA DE LA VISION

Sabemos que en la fotosíntesis, la energía luminosa es atrapada para sus propósitos, es éste el primer origen de energía en el mundo viviente. En esta ocasión, hemos de describir el uso de la energía luminosa en otro tipo de reacción fotoquímica, el estímulo luminoso. En los organismos superiores, esta reacción se realiza en órganos altamente diferenciados: los ojos, que son esencialmente conglomerados de células fotosensibles, con un aparato dióptrico que permite una localización exacta al estímulo. Los receptores hacen conexión nerviosa con el encéfalo de tal manera, que el estímulo luminoso puede gobernar o modificar la actividad motora del animal.

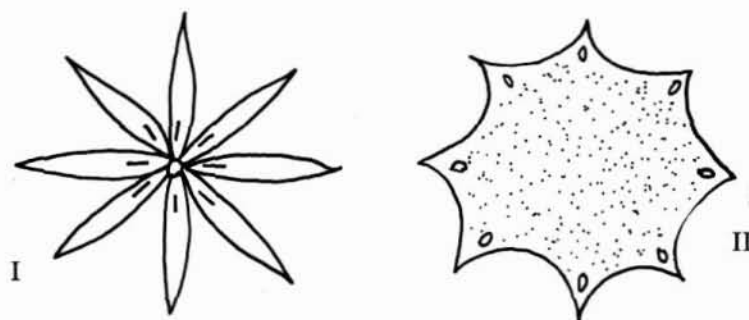
RESPUESTA PIGMENTARIA A LA LUZ:—

Los cambios proverbiales de color que presentan algunos animales como el camaleón, los cambios de tonalidad con esclarecimiento y oscurecimiento de otros, como la rana y algunos peces, se denomina "respuesta pigmentaria a la luz". Los cromatóforos tienen células pigmentadas en su epidermis y distribuidas en forma granulosa en toda la cutícula. Los cambios de color se deben a una concentración o dispersión de las células pigmentadas. Los más estudiados son los melanóforos que tienen un pigmento muy conocido; la melanina. Otros son los eritróforos y los xantóforos, que tienen un pigmento rojo y amarillo respectivamente. Los guanóforos deben su nombre a que tienen cristales de guanina. Entre ellos podemos distinguir los eridóforos y los

leucófiros, cuya separación atiende al estado en que se encuentran los cristales de guanina. El grado de distribución de éstos, les dá caracteres de reflexión diferentes para cada uno de ellos. La organización de los ormatóforos, se hace en atención a la naturaleza y variedad de coloración que el animal presenta. Así por ejemplo: tenemos la *Hyla arborea*, que cambia de coloración desde el verde pálido hasta el gris. Estos cambios se deben a la colocación que toman los pigmentos de las células del animal. En otros animales, como la lagartija, los cambios de color se deben sólo a un agrupamiento o separación de dichos pigmentos. Los guanóforos y los xantóforos, parecen jugar un papel pasivo en los cambios de coloración.

El mecanismo de dispersión y concentración de los pigmentos en la célula se convinan únicamente a las melanóforos de los vertebrados y cefalópodos y a los eritóforos de los crustáceos, en donde es muy sencillo verlo por su posición dominante.

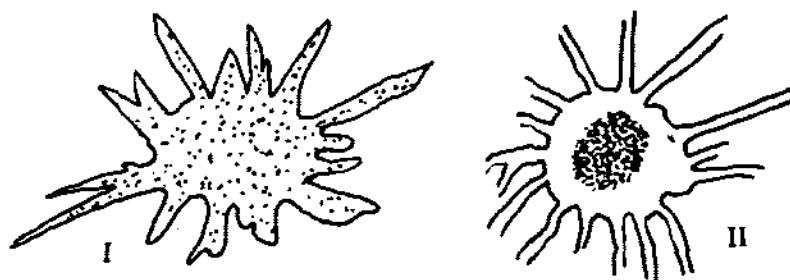
En estudios hechos en cultivos de tejidos, las células pigmentadas tratadas con atropina, dispersaban el pigmento en todas las ramificaciones celulares. Por el contrario, cuando se trataba con adrenalina, el pigmento celular se concentraba. Sin embargo, esto no delució nada sobre cómo se hacía la migración pigmentaria. Se han formulado muchas teorías al respecto.



Cromatóforo con Células Musculares:

- I. Concentración
- II. Dispersión

La respuesta pigmentaria a la luz se puede dividir en dos grupos: 1.— La respuesta primaria; o sea la respuesta directa de las células ante la iluminación (camaleón). 2.— La respuesta secundaria; o sea aquella que requiere de los ojos para que sus células pigmentarias responda a la acción prohibida por aquellos (xenopus).



Melanóforo en:

I. = Fase de esparcimiento.

II. = Fase con concentración
(fundulus heteroclitus)

Las respuestas a la luz, están bajo control nervioso, como en los cefalópodos, en donde la respuesta es rápida (*fundulus*). Sin embargo, ésto no quiere decir que todos responden a influencias nerviosas: un ejemplo de ellos lo tenemos en la rana. En éste animal, las respuestas lentas a los cambios luminosos se deben a la influencia de una hormona producida por la porción intermedia de la hipófisis, llamada por eso intermedina o sustancia B. En otros animales, encontramos la sustancia W, segregada por la pars tuberalis de la hipófisis, siendo también un probable regular hormonal de los cambios pigmentarios.

EVOLUCION DE LOS PIGMENTOS RETINIANOS.

La retina de nuestros ojos, contiene dos clases de células fotosensitivas: los conos y los bastones. Los conos son responsables de la percepción luminosa fuerte (fotópica), mientras que los bastones de la percepción luminosa tenue (escotópica). Los bastones contienen el pigmento sensitivo denominado púrpura visual, cuyo correcto nombre es el de rodopsina. Los conos contienen la iodopsina de color violeta. La rodopsina se encuentra en los ojos de los peces, ranas, tortugas, pájaros y mamíferos. Evidencias directas e indirectas indican también su presencia en los invertebrados. En los peces de agua dulce, la rodopsina está reemplazada por una sustancia diferente, cuyo color sí es púrpura, la porfiropsina. Algo en común encontramos en estas sustancias, pues las dos, al menos en parte, están formadas por la vitamina A, cuyas propiedades y caracteres ya conocemos. A primera vista esto ya nos indica una homología química en los

diversos animales de la escala zoológica, sin embargo haciendo a un lado esta gruesa homología, nos preguntamos porque los peces de agua dulce tienen un carotenoide diferente y no la rodopsina de los vertebrados, invertebrados y de casi todos los animales.

Wald, encontró una especie de ranas, un hecho interesante: el cambio de porfiropsina en los peces de agua dulce a la rodopsina en sus descendientes los anfibios. Estas especies de ranas, poseen porfiropsina con vestigios de rodopsina, de tal manera que al vivir en el agua, se acemajan a los peces de agua dulce. Al mismo tiempo, en su metamorfosis, presenta cambios radicales: los ojos desarrollan la rodopsina con las características de los vertebrados terrestres. Este es un ejemplo de recapitulación que presenta características químicas.

El porque los peces de agua dulce cambian de la rodopsina ancestral a la porfiropsina es actualmente desconocido, o pensar como Florkin y Morgulis: "Es de gran importancia biológica descubrir si el sistema de la porfiropsina tiene algún valor en la supervivencia al medio ambiente del agua dulce o fue una innovación puramente fortuita en los cambios del proceso evolutivo".

El papel de la rodopsina en el ciclo visual humano:

La importancia peculiar del sistema foto-receptor descansa, no sólo en su estructura intrínseca, sino en especificidad única a los estímulos luminosos.

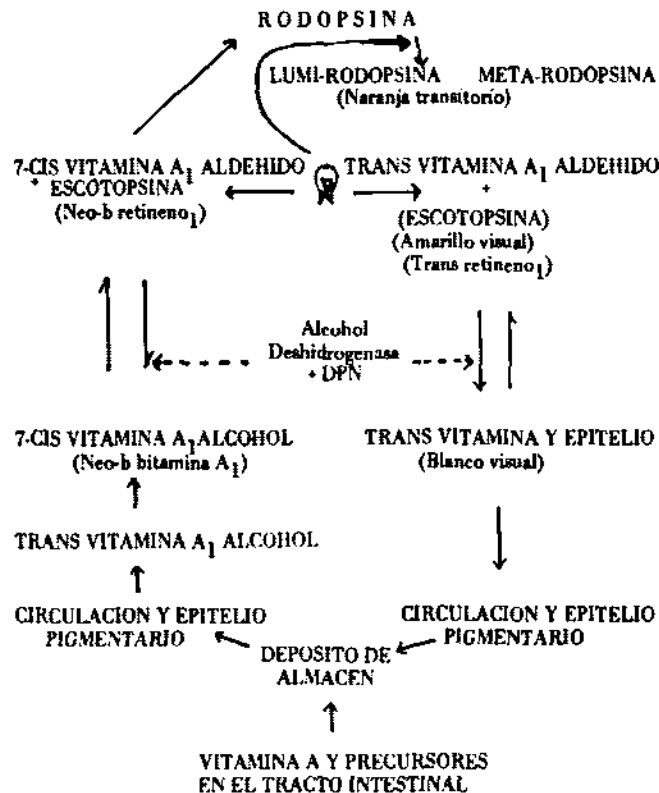
Los foto-receptores oculares son los conos y los bastones. Ambos receptores, contiene pigmentos foto-sensitivos, que requieren de la vitamina A para su formación y funcionamiento. Actualmente, se conocen cuatro pigmentos: La rodopsina y la porfiropsina en los bastones y la iodopsina y la cianopsina en los conos. De ellos, el principal sistema es el de la rodopsina; los demás parecen simples variantes de ella.

La rodopsina fue descubierta por Franz Boll en 1967 es una proteína conjugada formada por la escotopsina y un grupo prostético, el aldehído rojo de la 7-cis Vitamina A. La rodopsina tiene un espectro de absorción de 500 mμ.

La regeneración de la rodopsina en el tubo de ensaye fue reportada en 1879 por Kühne. La figura adulta resume los cambios químicos. Cabría preguntarse, en qué punto del ciclo son estimulados los conos retinianos. Con exactitud no se sabe, pero a partir de nuestros conocimientos sobre los fenómenos visuales es muy posible que el estímulo se realice inmediatamente después de la exposición luminosa.

Ha sido bien establecido por experimentos en pacientes por

controles normales, que la vitamina A es necesaria para el pigmento violeta de los conos (iodopsina) así como para la rodopsina. De hecho, es muy probable que las diferencias existentes entre ambos pigmentos, estén relacionados con los componentes protéicos. Así, si sustituimos la proteína de los conos (fotopsina) por escotopsina en el esquema adulto, el ciclo visual describiría la química de los conos. Las intensidades luminosas que se requieren para la excitación de los conos son mucho mayores que las que se requieren para la visión luminosas que se requieren para la excitación de los conos son mucho mayores que las que se requieren para la visión mínima para los límites del globo ocular en la luz brillante.



Probables transformaciones que ocurren en la retina durante el ciclo visual (Kleiner-Orten).

RESUMEN

Al elaborar este trabajo, se ha tratado en primer término, de resaltar la importancia que tiene la luz para los seres vivos. El orden del estudio filogenético, de la visión, con cierto enfoque fisiológico, se ha basado en la clasificación de acuerdo con el tipo de fotorrecepción.

- 1.— Células sin fotorreceptores obvios.
- 2.— Células con fotorreceptores obvios.
- 3.— Fotosensibilidad ganglionar.
- 4.— Fotosensibilidad periférica.
- 5.— Fotosensibilidad mediada a través de manchas oculares unicelulares.
- 6.— Fotosensibilidad mediada a través de ojos multicelulares:
 - a) Mediada a través de manchas oculares compuestas.
 - b) Mediada a través de ocelos compuestos u ojos simples.
 - c) Mediada a través de ocelos compuestos u ojos agregados.
 - d) Mediada a través de estemas.
 - e) Mediada a través de ojos compuestos.
 - f) Mediada a través de ojos cámara.

Se ha descrito además brevemente, la morfología de los fotorreceptores particulares, reuniendo después de su descripción, a los principales organismos en que se presentan. Se ha puntualizado la importancia de los mecanismos bioquímicos de la visión, dedicándole un capítulo especial, incluyendo en él, la respuesta pigmentaria a la luz, como preámbulo, por las analogías que presenta con los mecanismos fotorreceptores. También se hacen algunas consideraciones sobre la evolución de los pigmentos retinianos, para hacer resaltar la importancia de la rodopsina en el ciclo visual.

BIBLIOGRAFIA

- 1.— Best - Taylor Bases Fisiológicas de la práctica médica. Tomo II páginas 1318 - 1324 1954.
 - 2.— Bohming Ludwig. Zoología Vol. I pp. 62— 325 1958.
 - 3.— Cárdenal L. Diccionario Terminológico de Ciencias Médicas 6 edición. 1958.
 - 4.— Cendreno Orestes. Elementos de Anatomía y fisiología Humana. XIV Edición. pp. 206—226.—1952.
 - 5.— Davson Hug A. Textbook of General Physiology 2nd edition pp 758—776; 796—817; Churchill Ltd. London 1959.
 - 6.— Dodson Edward O. A Textbook of evolution: pp 166—187. W.B. Saunders Company. Philadelphia. London 1962.
 - 7.— Enciclopedia Universal Ilustrada eropeo-americana. Tomo XXXIX. pp 916—918. Barcelona.
 - 8.— Handbokk of Physiology. Vol I Neurophysiology: pp, 615—691— American Physiological Society. Washington D.C. 1959.
 - 9.— Kleiner — Orten Human Biochemistry — 5 edition pp. 285—288. The C.V. Mosby Company St. Louis 1958.
 - 10'—Kudo Richard R. Protozoology 4 Th. Edition pp; 254, 417, 526, 683, 863. Charles C. Thomas publisher. Springfield 1954.
 - 11.—Mavor James Watt. General Biology; 5th edition; pp. 451 The Mac millan Company New York 1959.
 - 12.—Moody Paul Amos. Introduction to evolution pp. 40, 99—102. Harper — Brothers Publishers. New York. 1952.
 - 13.—Perrier Remy. Tratado elemental de Zoología; 8 a. edición; Traducción al español.
 - 14.—Prosser, Bishop, Brown, Jahn-Wulff. Comparative animal physiology; pp. 381-405. W. B. Saunders — Philadelphia - London. 1952.
 - 15.—Rioja Lo blanco; Ruiz Oronoz, Larios Rodríguez: Tratado elemental de zoología. 3a. edición. Editorial Porrúa. México. 1955.
-