

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

"RITMO CIRCADICO EN LA RESPUESTA ELECTRICA A LA LUZ POLARIZADA DE LOS FOTORRECEPTORES VISUALES DEL ACOCIL"

TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGO PRESENTA

ENRIQUE MORENO SAENZ

México, D. F.

1981.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PROLOGO.-

La capacidad que tienen los seres vivos de presentar cambios periódicos tanto en su actividad "espontánea" como en la provocada por estímulos conocidos, es un tema que ha sido muy estudiado en los últimos veinte años. Los acociles en particular, han sido objeto de estudios minuciosos desde el punto de vista circádico debido, probablemente, a la relativa facilidad con la que se puede hacer en ellos registros a largo plazo.

Por otra parte, se sabe que los artrópodos y algunos moluscos detectan la polarización de la luz, hecho que se ha interpretado como un importante mecanismo de adaptación al medio ambiental relacionado sobre todo con la posibilidad de orientación de estas especies.

Con el objeto de conocer si la detección de la luz polarizada en el acocil sigue un patrón de actividad de carácter circádico, se elaboró el siguiente trabajo de tesis.

En la primera parte, se incluye una revisión de los aspectos fundamentales de la organización del sistema visual de los artrópodos; se presentan después los posibles mecanismos de detección de la luz polarizada para referirnos, finalmente a los aspectos más relevantes relativos a la organización de los sistemas circádicos antes de presentar con detalle el plan experimental que se siguió durante el desarrollo de este trabajo.

I N D I C E

	<u>Página</u>
Prólogo . . . . .	1
Introducción . . . . .	2
Material y Métodos . . . . .	16
Resultados . . . . .	22
Discusión . . . . .	25
Conclusiones . . . . .	33
Referencias Bibliográficas . . . . .	34

INTRODUCCION.-I.- Organización anatomo-funcional del ojo compuesto.

La organización del ojo compuesto del acocil es comparable en sus aspectos básicos a la que se encuentra en cualquier -- crustáceo decápodo (Prosser y Brown, 1961; Horridge y Bullock, 1965). Los primeros estudios que se conocen sobre esta organización son los hechos por Parker desde fines del siglo pasado (Parker, 1891, 1895, 1897) los que permitieron conocer de manera bastante aproximada los distintos tipos celulares y su arreglo dentro de la unidad funcional del ojo compuesto conocida como omatidia. Una omatidia está formada por un sistema conductor de la luz, un sistema transductor de la señal luminosa en señal eléctrica y un sistema regulador de la intensidad de luz que debe llegar hasta los elementos fotosensibles. El sistema conductor de la luz, lo integran las siguientes estructuras: la lente corneal cuya superficie externa forma la faceta visible desde el exterior; bajo esta porción de la córnea hay dos células corneágenas secretoras de origen epidérmico; más abajo hay cuatro células que producen una estructura semejante a una lente llamada cono cristalino, cuyo vértice descansa en las células fotorreceptoras; la unión entre el cono cristalino y las células fotorreceptoras se lleva a cabo mediante un filamento largo llamado tallo del cono cristalino.

La porción transductora del ojo compuesto la forman las células fotorreceptoras las que se arreglan alrededor del eje longitudinal de la omatidia. Se sabe que en el acocil hay 6 + 1 células fotorreceptoras; lo que significa que seis de ellas han sido asociadas con la captación de la energía luminosa -- mientras que la séptima parece determinar la visión en colores y la detección de la luz polarizada (Waterman y Horch, 1966). El conjunto de células fotorreceptoras forman la retina; una parte esencial de la misma es el rabdomo, estructura que se forma de la unión de las porciones de las células retinulares llamadas rabdomeros y que se caracterizan por -- contener el arreglo molecular indispensable para la captación de la energía luminosa.

Por lo que respecta al sistema regulador de la cantidad de luz que llega al rabdomo, debe decirse que lo integran distintos tipos celulares que forman el sistema de pigmentos accesorios: células del pigmento distal, células del pigmento proximal y células del pigmento reflector. Hasta ahora no se conocen con precisión, los mecanismos de operación de cada uno de estos tipos celulares, sólo se sabe que dependiendo de la cantidad de luz incidente sobre los fotorreceptores se inicia, por vía refleja, una respuesta hormonal que culmina con la migración de los pigmentos contenidos en las células distales y -- proximales desde la posición polar en la que se encontraban -- inicialmente y que permite que la luz entre a las células re-

tinulares por cualquier zona del cristalino, hasta la porción central de la omatidia, lo que significa que el cristalino - quede prácticamente blindado a la luz por todas partes excepto por el eje principal del mismo. Durante esta migración de los pigmentos proximal y distal, al estado de adaptación a la oscuridad, el pigmento reflector que está formado por cristales de pteridinas y guaninas que reflejan la luz, queda cubierto por el pigmento accesorio proximal que migró desde la zona de la membrana basal hasta quedar por encima del pigmento reflector. Este sistema opera, entonces, de manera semejante a la pupila del vertebrado, por lo que el área de reflexión de la luz que se detecta en las facetas superficiales -- del ojo compuesto, recibe el nombre de "pseudopupila" y se usa como un índice del estado de adaptación a la luz o a la oscuridad del ojo compuesto.

#### Estructura fina del rabdomo.-

El rabdomo del ojo del acocil es fusiforme y está integrado por capas que se alternan de elementos aplanados. Estas - capas están integradas por 3 ó 4 sectores cada uno formado -- por una de las siete células retinulares. Una de estas células es más grande que las demás y ocupa la totalidad de un - lado de los cuatro que tiene el rabdomo; un par de células - más pequeñas ocupa cada uno de los otros tres lados.

Los elementos que forman el rabdomo en placas alternadas provienen de células localizadas sobre los lados opuestos -- del rabdomo. Si las placas del rabdomo se numeran en orden -- ascendente empezando por la uno que corresponde a la mayor, -- las placas nones son parte de las células 1, 4 y 5 mientras que las placas pares, comprenden parte de las células 2, 3, 6 y 7. En otras palabras, la célula 1 forma en las placas nones la mitad del rabdomo, y todas las demás células contribuyen sólo con un cuarto del rabdomo. Desde el siglo XIX se sabe que los rabdomos tienen apariencia estriada y están formados de fibras paralelas que se extienden desde las células retinulares hasta el eje de la omatidia quedando perpendiculares a este eje. La microscopía electrónica ha demostrado que estas fibras están formadas por microvellosidades, arregladas en forma estrecha y paralela de diámetro entre 500 y 1000 Å, las vellosidades son estructuras membranosas continuas con las lipoproteínas de la membrana plasmática de las células retinulares respectivas. En todos los decápodos estudiados (Waterman y Horch, 1966) estas vellosidades forman un sistema donde unas están orientadas a 90° con respecto a las -- otras.

#### Funcionamiento del ojo compuesto del acocil.-

Aún cuando hay muchas etapas en el proceso de la excitación visual en el ojo compuesto del acocil, hay algunos as--

pectos que se han dilucidado con relativa claridad y que son los que describimos a continuación muy brevemente.

Optica de la omatidia.- Desde los trabajos de Exner en - - 1897 que fueron resumidos en 1939 por Wigglesworth, no se ha avanzado mucho más en el conocimiento del sistema óptico del ojo compuesto de los artrópodos, habiéndose tenido muchas dificultades en este estudio debido a la composición gelatinosa o semifluida de estructuras importantes del sistema dióptrico.

Por lo que respecta al ojo del acocil se sabe, que estructuralmente corresponde a un ojo en el que hay superposición de imágenes, lo que se logra mediante la gran longitud del -- tallo del cono cristalino característico de la especie. Por - otra parte, también se ha propuesto que, además, este ojo podría actuar tanto por superposición como por aposición, dependiendo de que esté adaptado a la oscuridad o a la luz, respectivamente. No puede pasarse por alto sin embargo, que este último punto de vista, ha sido rechazado por los experimentos de Shaw en 1969, pues este autor demostró que durante el estado de completa adaptación a la luz más de la mitad de la luz captada pasa a las células vecinas, lo que significa que el - ojo no opera por aposición en ningún momento (Shaw; 1969).

Para que el ojo compuesto del acocil actúe como un sistema por superposición, los índices de refracción de todos los elementos que lo constituyen deben tener efectos ópticos mínimos. Desgraciadamente no se conocen los índices de refracción de -

estos elementos.

Actividad de los fotorreceptores.- El estudio de los fotorreceptores visuales del acocil se ha enfocado principalmente hacia la comprensión de los cambios eléctricos que se suceden como resultado de la llegada de un estímulo luminoso. Registros extra e intracelulares han puesto de manifiesto que al llegar la luz a una región fotosensible, probablemente el rabadomo, provoca un cambio en la conductancia de la membrana de la célula retinular como consecuencia de algún proceso fotoquímico.

Por medio de registros extracelulares, Naka y Kuwabara (1959), encontraron que se pueden detectar dos componentes en la respuesta eléctrica a la luz del ojo compuesto del acocil; un potencial positivo semejante a una espiga, seguido de un potencial negativo más lento. Estos componentes se designaron como H I y H II, respectivamente; la componente H I se origina muy probablemente en el rabadomo, mientras la H II se debe a cambios en el resto de la célula retinular. Evidentemente estas componentes reflejan los cambios que se dan en un gran número de fotorreceptores cercanos al sitio de llegada del electrodo.

Por otra parte, los datos obtenidos de registros intracelulares de las células retinulares de diferentes especies de artrópodos (Naka, 1961; Burkhardt y Autrum, 1960) permiten concluir que en la respuesta eléctrica a la luz de estas es-

estructuras hay dos componentes de la misma polaridad, una de gran velocidad y otra que se mantiene lo que dure el estímulo, que se conocen como fase dinámica y fase estática, respectivamente. Washizu, en 1964, dió como posible explicación a esta respuesta cualquiera de estas dos opciones alternativas: a) -- las dos fases son inducidas en la misma membrana por el mismo mecanismo o b) siendo la zona del rabadómero no homogénea, dos porciones diferentes de la célula retinular generan cada una de ellas cada componente de la respuesta eléctrica del fotorreceptor.

Un posible acoplamiento entre las dos fases de la respuesta eléctrica así como la reducción de la resistencia de la membrana durante la iluminación fueron asimismo propuestas por este mismo autor. Finalmente habría que añadir que tanto por registros eléctricos como a partir de la observación de los cambios estructurales hecha mediante técnicas de microscopía óptica o electrónica, se ha podido establecer con claridad el efecto que tiene en estos animales el haber sido sometidos a condiciones de luz u oscuridad por tiempos prolongados (Glantz, 1968; Eguchi y Waterman, 1967; Fuentes Pardo y García, 1979). De estos estudios se concluye que períodos de oscuridad del orden de semanas, sensibilizan extraordinariamente la actividad eléctrica de los fotorreceptores aún cuando pueden también provocan modificaciones estructurales importantes. Inversamente, la iluminación previa provoca una reducción de la sensibilidad a la luz que se manifiesta, entre otros aspectos, por el hecho de que los fotorreceptores se apartan de la ley de Weber.

Funcionamiento de los pigmentos accesorios.-

El mecanismo que permite que los pigmentos retinianos accesorios desempeñen el papel protector del exceso de luz hacia el rabdomo no se conocen con precisión. Ha habido controversia sobre si el movimiento de los pigmentos se da directamente como respuesta a la luz o la oscuridad, o si los cambios que se observan corresponden a una acción refleja. De hecho, gran número de estudios muy antiguos algunos de ellos como los de Parker en 1895, Bennitt en 1932 y Welsh en 1941, pusieron de manifiesto la posibilidad de que mientras el pigmento retiniano proximal se comporta como un efector independiente, el pigmento retiniano distal lo haga como el efector de un sistema neuroendocrino. En este sentido, los trabajos de Kleinholz en 1934, 1949 y 1966 pusieron de manifiesto que el pigmento distal se mueve hacia la posición de adaptación a la luz como resultado de la acción de extractos obtenidos de la glándula sinusal, de donde más tarde, el autor purificó la llamada hormona de adaptación a la luz (HAL). Efectos comparables por lo menos desde el punto de vista cualitativo, se han obtenido de la aplicación de extractos de ganglio cerebroide, comisuras esofágicas, cadena ganglionar, y en general, de cualquier porción del sistema nervioso.

También se ha propuesto una hormona para la adaptación a la oscuridad pero hasta ahora no hay comprobación de este dato. Por lo que respecta al pigmento proximal el problema es aún

más oscuro. Los extractos de distintas porciones de sistema nervioso son ineficaces para provocar movilidad de pigmento en cualquier dirección según algunos autores (Kleinholz, 1934), aunque según otros sólo es un problema de dosis; pues con extractos obtenidos de dos tallos oculares, el pigmento presentó una respuesta hacia la posición de adaptación a la luz (Welsh, 1939).

También se ha propuesto la posibilidad de un control nervioso sobre los pigmentos accesorios aunque hasta ahora no -- hay suficientes datos para aceptar o rechazar esta posibilidad.

Por lo que se refiere al pigmento reflector, en el acocil no hay cambios que se asocien con el estado de adaptación a la luz o la oscuridad, por lo que los datos referentes a la acción de los extractos de glándula sinusal sobre la adaptación a la luz de estos pigmentos obtenidos con otras especies, no pueden aplicarse al acocil.

## II.- Detección de la luz polarizada

Desde los trabajos de Von Frisch (1948, 1949, 1950), -- (citados por Moody y Parriss, 1961), muchos otros autores han estudiado la capacidad que poseen los artrópodos para orientarse con respecto al sol aún cuando este no se vea. La luz está polarizada en el cielo en relación con la posición del sol y se ha encontrado que los artrópodos y algunos moluscos (Moody y Parriss, 1961), tienen la capacidad de detectar di-

ferencias en el plano del vector eléctrico (vector  $\vec{e}$ ) de la luz polarizada que entra al ojo. Se han hecho medidas de la birrefringencia, es decir de la capacidad de las sustancias para absorber luz polarizada de distintos planos, en el ojo del acocil y se ha encontrado que la máxima absorción se presenta cuando el plano del vector eléctrico de la luz es paralelo al eje longitudinal de las microvellosidades que forman el rabdómero de la célula retinular. Los rabdómeros de las siete células retinulares se interdigitan y forman dos grupos. Las microvellosidades de cada grupo están orientadas a  $90^\circ$  uno con respecto al otro. La luz polarizada, con su vector eléctrico paralelo a las microvellosidades de un grupo de receptores, se absorbe con 100% mayor eficiencia para este grupo que para las células del otro grupo. Si consideramos que las moléculas del fotorpigmento están orientadas sistemáticamente en las microvellosidades y que absorben luz preferentemente cuando su vector eléctrico queda paralelo a las microvellosidades, este arreglo proporciona las bases anatómicas para la detección de los planos de luz polarizada por los artrópodos. Registros eléctricos de células retinulares han demostrado que la respuesta eléctrica a una intensidad dada de luz depende del plano de polarización de la luz con la que se estimula. Como cada omatidia posee su propia fibra de salida hacia los centros nerviosos, éstos están en condiciones de interpretar las señales procedentes de la pe-

riferia, lo que permite que se integren las señales relativas a los planos de polarización de la luz.

A pesar de que buen número de autores coincide, en esencia, con lo planteado en párrafos anteriores, hay otros que han propuesto mecanismos diferentes para la detección de la luz polarizada en los artrópodos. Así, Wehner, en 1976, propuso que las abejas y las hormigas captan los planos de polarización gracias a tres de las nueve células retinulares de cada omatidia las que se caracterizan por activarse con la luz ultravioleta, ya que en los valores de longitud de onda de estos rayos, es que la polarización de la luz solar se ve menos afectada, por lo que resulta más estable.

Las tres células sensibles al ultravioleta convergen a una sola fibra de salida, lo que llevó al autor a buscar respuesta al problema haciendo un análisis de la óptica del sistema. De esta manera encontraron que los rhabdomeros tienen un giro en el sentido de las manecillas del reloj o en sentido contrario. Si la célula es alargada el giro puede ser de  $180^\circ$  desde la punta hasta la base, mientras que las células cortas (hay una célula corta asociada con la detección de la luz polarizada) tienen un giro de  $40^\circ$  aproximadamente. En el caso de la diferencia entre las células de  $180^\circ$ , se anula la capacidad de detectar los planos de polarización de la luz; no así cuando por ejemplo sólo hay giros de  $40^\circ$ , proponiéndose que dos células con giros opuestos de 30 a 40 grados cada una, pudieran actuar como verdaderos analizadores independientes de la luz polarizada.

También se ha propuesto (Duelli, 1975) que para que las hormigas detecten la luz polarizada son necesarias sólo 9 de las 17 omatidias que se localizan en la parte dorsal del ojo, las que cubren un campo de, aproximadamente, 10°. Estas omatidias están formando parte de la fóvea.

### III.- Organización de los sistemas circádicos.-

Un aspecto importante en la organización de los sistemas vivos, lo constituye la capacidad que poseen de mostrar modificaciones en su comportamiento lo mismo en las respuestas aprendidas que en las espontáneas, que dependen de la hora del día. Estas modificaciones se repiten con una periodicidad cercana a las veinticuatro horas y poseen una serie de propiedades que han hecho que los distintos autores las hayan catalogado de "circadianas". Así, un cambio circádico es aquel que se caracteriza por poseer las siguientes propiedades:

- 1).- Tener frecuencia natural de oscilación con período cercano pero diferente a veinticuatro horas, y que se pone de manifiesto cuando la estructura se coloca en condiciones ambientales constantes (Aschoff, 1960; Pittendrigh, 1960, 1965; Bünning, 1960).

- 2).- Mantienen una estrecha relación con la cantidad de luz que reciben, de tal manera que, si cambia ésta, cambian el período, la amplitud y la relación entre el tiempo de ac-

tividad y el tiempo de reposo (relación  $\alpha:\rho$ ). La cantidad de luz afecta de manera inversa a los organismos diurnos y nocturnos, de tal suerte que, puede afirmarse que un organismo diurno al recibir mayor cantidad de luz incrementa su amplitud, su frecuencia, su relación  $\alpha:\rho$  y su nivel de actividad, mientras que para un organismo nocturno, el efecto que se observa es el contrario (Aschoff 1960).

3).- Hay cierta tendencia por parte de los organismos para contrarrestar los cambios de temperatura ambiental, lo que hace que se les haya considerado como "independientes de la temperatura". Esta independencia se manifiesta porque los periodos circádicos no se ven modificados por los cambios periódicos de temperatura ambiental, cuando éstos corresponden a la aplicación de funciones "escalón". Cuando, sin embargo, el cambio ambiental es periódico o bien corresponde a una función "impulso", pueden encontrarse cambios de fase (atrasos o adelantos) dependiendo de la forma de aplicación del estímulo térmico. La aplicación periódica de señales es capaz de sincronizar los ritmos dentro de ciertos valores, por lo que algunos autores han considerado que no son "independientes" de la temperatura sino que más bien deben poseer mecanismos de compensación a los cambios de temperatura. De cualquier forma, es posible afirmar que a diferencia de muchos otros procesos biológicos, la ritmicidad circádica no parece depender de la energía proveniente del metabolismo.

4).- Los ritmos circádicos son susceptibles de ser sincronizados por señales procedentes del exterior. Esta propiedad se traduce en una capacidad de adaptación muy importante en los organismos que poseen actividad circádica ya que cambios externos como son la luz y la temperatura suelen ser los estímulos ambientales a los que se ve sometido de manera natural el organismo, lo que provoca en el mismo un ajuste que le hace seguir los ciclos día-noche, con las ventajas obvias que ello representa para su relación con otros organismos. Cuando los cambios externos son señales únicas, la sincronización se manifiesta por los atrasos o adelantos que tiene el sistema circádico como respuesta a estas señales. Cualquiera que sea el tipo de sincronización es evidente que hay poca transferencia de energía de la señal sincronizadora a la señal sincronizada.

5).- Los sistemas circádicos mantienen su estabilidad ante una gran variedad de inhibidores químicos, narcóticos, estimulantes del crecimiento, antimetabolitos y en general, a cualquier "insulto" químico que actúe sobre ellos. Sólo de algunas pocas sustancias como el óxido de deuterio (Bruce y Pittendrigh, 1960; Bünning y Balts, 1963; Enright, 1971; Dowse y Palmer, 1972; Palmer y Dowse, 1969), el alcohol etílico (Keller, 1960; Enright, 1971) la cicloheximida (Feldman, 1967), se ha comprobado su acción sobre la ritmicidad circádica, la que según los autores, se ve afectada en el período y en la fase.

6).- Los ritmos circádicos son innatos y hereditarios, lo que ha sido probado de diversas maneras y en distintas estructuras (Barnett, 1966; 1969; Stadler, 1959; Bruce, 1972; Bunning, 1935) siguiendo los cambios periódicos en algunos casos durante 15 generaciones. Sea afectando el "reloj" o las "manecillas", lo que se ha encontrado es que los ritmos circádicos parecen tener el período controlado genéticamente.

Otras propiedades de las oscilaciones circádicas son: ser autosostenidas, lo que no obsta, sin embargo, para que haya amortiguamiento después de cierto tiempo de permanecer en condiciones ambientales constantes. El nivel de organización de los ritmos circádicos, parece ser celular, si bien es cierto que el nivel orgánico es el más fácil de detectar. Los períodos circádicos son además "ubicuos" y, finalmente, ante una nueva situación presentan etapas de ajuste o "transitorios", antes de alcanzar su "estado estable".

#### Material y Métodos.-

El presente trabajo fue realizado con acociles de la especie Procambarus bouvieri (Ortmann), sin distinción del sexo los que se colectaban en las cercanías de Uruapan, Michoacán. Una vez en el laboratorio, se colocaban en piletas con agua corriente y se les alimentaba una vez por semana.

Para cumplir con los objetivos del trabajo, se hicieron experimentos de distinta duración; experimentos a largo plazo,

con duración no menor de 10 días y experimentos a corto plazo, con una duración de 70 minutos.

1.- Experimentos a largo plazo.

Para observar las variaciones circádicas en la amplitud de la respuesta eléctrica de las células fotorreceptoras del ojo compuesto del acocil ante la estimulación con luz normal y luz polarizada, se utilizaron 20 organismos, los cuales fueron preparados de la siguiente manera:

Con el objeto de evitar movimientos de los ojos que pudieran provocar un cambio en la posición del electrodo de registro, se procedía a fijarlos al exoesqueleto utilizando para ello una mezcla de cemento dental y acrílico como disolvente. La mezcla de cemento y acrílico se utilizaba también para adherir un corcho sobre la parte dorsal del exoesqueleto; este corcho servía para mantener fijo al organismo, por medio de una pinza unida a un soporte. El animal era sumergido en un recipiente con agua de tal forma que pudiera respirar sin ninguna dificultad, pero sin que el ojo en el que se llevaría a cabo el registro quedara en contacto con el agua. En esta forma el organismo se colocaba dentro de una cámara donde la temperatura se mantenía constante (19°) a lo largo de todo el experimento, al igual que la oscuridad, la cual sólo se interrumpía por los estímulos luminosos.

Para registrar la respuesta de los fotorreceptores del ojo compuesto, se implantaba en él un electrodo hecho con una agu-

ja fina de acero; la señal eléctrica que se generaba en ellos era amplificada inicialmente por un preamplificador Tektronix tipo 122 y de ahí llevada hacia un polígrafo Grass modelo 7, donde era nuevamente amplificada y registrada sobre el papel del polígrafo. El dispositivo montado para la estimulación de los fotorreceptores se muestra en la figura 2 y consistía de lo siguiente: se estimulaba por medio de un fotoestimulador Grass modelo PS 2 el que enviaba destellos luminosos de intensidad constante; la lámpara del fotoestimulador estaba colocada por fuera del refrigerador y dirigida hacia el ojo del acocil; el fotoestimulador se conectaba a un microswitch que cerraba el circuito produciendo una señal luminosa; el microswitch se activaba por una señal proveniente de un quimógrafo Palmer, con una frecuencia de 1/180 seg.

En estas condiciones se iniciaba el registro estimulando al organismo con luz no polarizada, por un tiempo no menor de cinco días, después de los cuales se colocaba un polarizador entre la lámpara del fotoestimulador y el ojo del acocil manteniéndose el registro durante otros cinco días. En otros experimentos se empezaba el registro con la luz polarizada y se continuaba con la luz normal. Finalmente hubo registros en los que después de algunos días de haberse iniciado el experimento, se suspendían los estímulos luminosos de prueba para reanudarse normalmente después de algunas horas de suspensión.

En cada experimento se analizaba el tamaño de cada uno de

los componentes del ERG (Fig. 3), lo que permitía detectar diferencias, si las había, en la amplitud de la respuesta -- eléctrica a la luz de cada una de las componentes que la forman.

A lo largo de todo el registro y con intervalos de 20' se medía la amplitud de la componente H I y de la componente H II, con objeto de graficarlas con respecto al tiempo. De estas gráficas se calculaba el período de la oscilación (valor del tiempo transcurrido de pico a pico o de valle a valle), el período de actividad correspondiente al tiempo en el que la respuesta está por encima del 50% de su amplitud y el período de reposo (que corresponde al tiempo restante del ciclo), para con ello obtener la relación  $\alpha / \rho$ ; la fase (que se mide al relacionar el momento en el que esté el ciclo considerado con respecto a un ciclo circádico, el que se calcula al tomar como tiempo cero el momento en el que se inicia el ascenso de la respuesta por encima del 50% y considerar la duración de un ciclo circádico igual al tiempo que transcurre desde ese momento hasta las veinticuatro horas siguientes - (Fig. 4). Todas estas determinaciones se hicieron en los registros con luz normal y luz polarizada.

## 2.- Experimentos a corto plazo.

En estos experimentos, la preparación de los organismos y la forma de registrar las respuestas de los fotorreceptores provocadas por los estímulos, fueron iguales a las que se u-

tilizaron para los experimentos a largo plazo. La modificación consistió en la forma de estimulación y en la duración de los experimentos.

a) Sensibilidad a la intensidad del estímulo.

Con el objeto de observar la sensibilidad de los fotorreceptores, juzgada por la magnitud de las respuestas, ante diferentes intensidades de luz no polarizada y polarizada se hicieron experimentos, en los que se registraba la amplitud de cada componente con respecto al logaritmo de la intensidad en un ojo previamente adaptado a la oscuridad. Todos los experimentos se realizaron a la misma hora del nictámero.

b) Adaptación a la oscuridad.

Se realizaron 20 experimentos para observar el comportamiento de las dos componentes del ERG a distintos tiempos en la oscuridad. En este caso la respuesta inicial del ERG de un organismo adaptado a la oscuridad fue depletada estimulándolo fóticamente durante 10'; después de estos 10 minutos de luz se dejó al organismo en oscuridad completa, sólo interrumpida por un estímulo luminoso de intensidad y duración constantes aplicado cada diez minutos; el experimento se dió por concluido después de que el organismo pasó 60' en la oscuridad, tiempo en el que se observa que los fotorreceptores llegan al máximo de sensibilidad, o lo que es lo mismo, que la respuesta que se observa es la máxima.

En 10 de los experimentos, la luz utilizada para la estimulación de los acociles y para depletar su respuesta fue luz no polarizada; y en los otros 10 se utilizó luz polarizada.

Los experimentos fueron hechos a la misma hora del nictémero y se graficaron por separado las dos componentes del ERG.

### Resultados.-

#### 1).- Experimentos a largo plazo.

En los registros realizados a largo plazo se graficó, por separado, la actividad circádica de cada una de las componentes (H I y HII) del ERG del ojo compuesto del acocil. La figura 5 nos muestra un registro típico de los que se obtuvieron en estas condiciones. En él se puede observar que cuando el estímulo que se aplica es la luz normal (luz no polarizada) la ritmicidad sólo aparece en la componente H I y no en la H II; mientras que al aplicar la luz polarizada ambos componentes presentan una ritmicidad circádica. Más aún, con luz no polarizada los ciclos circádicos en la única componente - que los presenta (HI), son mucho menos conspicuos que los correspondientes a la misma componente durante la estimulación con luz polarizada. En todos los casos la mayor amplitud de las respuestas se presenta durante la noche, ya que estos organismos son nocturnos. Se observa también que los ritmos de ambas componentes se encuentran en fase.

En la figura 6 se muestra un registro de las componentes H I y H II del ERG en su respuesta a la luz polarizada. En esta figura se hace notar la diferencia que existe de la relación  $\alpha / \rho$  del ritmo entre los dos componentes, siendo mayor la relación para el componente H I (1.03) que para la componente H II (.93).

Otra de las características generales de los ritmos

circádicos que se puso de manifiesto en las respuestas a largo plazo del ERG obtenido por estimulación con luz polarizada, fue el de la sincronización; ésta se logró observar cuando faltó la estimulación luminosa, durante 17 horas, lo que fue considerado como una señal externa por el organismo y logró modificar el período y la fase del ritmo circádico del ERG (Fig. 7).

## 2.- Experimentos a corto plazo.

### a) Sensibilidad a la intensidad del estímulo.

En la figura 8 se muestra el comportamiento que siguen los dos componentes del ERG del ojo del acocil, cuando se estimula con luz normal, de intensidad creciente. Puede observarse que la pendiente de ascenso es muy semejante en ambos componentes; sin que se alcance la saturación en ningún caso, mientras que, cuando se estimula con luz polarizada de diferentes intensidades, hay un diferente comportamiento de cada componente, ya que el incremento de H II es mucho menor que el de H I; más aún la curva de la H I no se satura a diferencia de lo que sucede con la H II.

### b) Adaptación a la oscuridad.

Los resultados de adaptar a los organismos a la oscuridad y estimularlos con luz normal cada diez minutos se ilustran en la figura 10, donde se grafica la amplitud de cada componente por separado. Puede observarse que el tiempo de adaptación de cada componente es el mismo y que a partir de los vein

te minutos se inicia la segunda fase de ascenso la que prolonga todo el tiempo que dura el experimento. Al observar los resultados obtenidos en condiciones comparables pero con luz polarizada, se comprueba que mientras la componente H I alcanza su nivel de saturación hacia los cuarenta minutos, la componente H II mantiene su régimen de incremento durante todo el tiempo del experimento.

Discusión.-

Los datos que se presentan en párrafos anteriores sugieren, evidentemente, no sólo la presencia de un mecanismo capaz de detectar la polarización de la luz, sino también la captación de ésta de acuerdo a los patrones circádicos establecidos.

El análisis por separado de los componentes H I y H II, puso de manifiesto que mientras con luz normal sólo la componente H I presenta fluctuaciones de carácter circádico, en presencia de luz polarizada, ambas componentes oscilan. Si se recuerda que la componente H I se genera en el rabadomo y la H II en la célula retinular, y que ésta da su respuesta después que aquélla, cabría la interpretación, de que en el rabadomo se están activando los elementos responsables de la respuesta a la luz (es decir, los paquetes de ftopigmento contenidos en el retículo endoplásmico), de manera circádica.

La activación de los paquetes puede interpretarse en el sentido de "régimen de cambio" del pigmento fotosensible, el que se calcula al relacionar la velocidad de síntesis con respecto a la velocidad de degradación. Debe hacerse notar, sin embargo, que la cuantificación del ftopigmento "in situ", presenta dificultades técnicas, que hasta ahora, han hecho difícil la experimentación que permitiría la aceptación o el rechazo de la hipótesis. Otra posibilidad para explicar los cambios periódicos a la luz polarizada en la componente H II se basaría en la modificación periódica de la conductancia

al paso de los iones que presenta la membrana celular. Se ha propuesto, que la capacidad de una célula para oscilar, se basa en cambios periódicos en la permeabilidad, los que se ven fuertemente influidos por osciladores metabólicos. Esta proposición se ha visto apoyada por gran experimentación en muy variados tipos celulares. Debe sin embargo, hacerse notar que las frecuencias de los osciladores metabólicos y membrana les estudiados hasta ahora quedan incluidas en la gama de las oscilaciones infradianas (su período es del orden de los minutos) no habiendo datos disponibles sobre la aparición de períodos circadianos, quedaría sólo la posibilidad de que estos osciladores infradianos al acoplarse mediante distintos factores ("sintalansis" de Winfree, 1965) generaran una frecuencia de salida cercana a la de veinticuatro horas.

Otra posible acción sobre el rabdomo y la célula retinular relativa a las modificaciones periódicas en la respuesta a la luz polarizada, es la acción hormonal. Desde los trabajos ya clásicos de Kleinholz (1934, 1949, 1966) sobre la llamada "hormona de adaptación a la luz", (HAL), diversos autores se han preocupado por entender la acción de las hormonas sobre diferentes estructuras de la vía visual de los decápodos. Así, el mismo Kleinholz propuso que la HAL modifica la posición de los pigmentos retinianos accesorios, particularmente el pigmento distal hacia una posición dentro de la omatidia, que reduciría la entrada de luz a los fotorreceptores. Algunos años antes, Welsh (1939, 1941) y Bennitt (1932) habían propuesto la existencia de cambios cíclicos (circádicos) en la posición de los mismos pigmentos, lo que a la luz de los descubrimientos

de Kleinholz podría interpretarse como la respuesta a la liberación cíclica de la HAL. Al aplicar extractos que contenían HAL y registrar la actividad eléctrica del ojo del acocil, Vera y Mendoza en 1978 encontró que no sólo había cambios en la posición de los pigmentos accesorios sino que la respuesta a la luz misma de los fotorreceptores se veía afectada, lo que sugiere una acción hormonal sobre el paso de los iones a través de la membrana y/o sobre la síntesis de ftopigmento. Debido a que éste se almacena dentro del retículo endoplásmico que es la estructura característica del rabadomo, es posible que la liberación periódica de la HAL afecte esta síntesis mas que la excitabilidad retinular, lo que va de acuerdo con la observación de que con luz normal los cambios periódicos se presentan en la H I y no en la H II.

Las diferencias que se observan entre la respuesta a la luz normal y la respuesta a la luz polarizada evidencian la presencia de mecanismos específicos asociados con la detección de esta última. Aún cuando el enfoque de esta tesis escapa al análisis de estos mecanismos, muchos autores lo han hecho existiendo una abundante bibliografía al respecto (Zolotov, y Frantsevich, 1973, Tasaki y Karita, 1966, Autrum y Hoffmann, 1960, Shaw, 1969<sup>a</sup>, Shaw, 1969<sup>b</sup>, Shaw, 1966, Mote, 1972, Kennedy y Baylor, 1961, Baylor y Kennedy, 1958, Baylor y Smith, 1958, Baylor y Smith, 1958, Wulff, 1971, Kuwabara y Naka, 1959 Menzel y Snyder, 1974, Duelli y Wehner, 1973, Eguchi, 1965, -

Waterman y Fernández, 1970, Waterman, Fernández y Goldsmith, 1969, Bernard y Wehner, 1975, Wehner, 1976, Wehner, Bernard y Geiger, 1975, Edrich y Von Helversen, 1976, Bruno, Mote y Goldsmith, Eguchi y Waterman, 1968. Entre ella destacan los trabajos de Waterman quien describió minuciosamente el proceso mediante el cual la luz polarizada es captada por los decápodos. Entre los argumentos más importantes que maneja el autor está la presencia de dos canales o conjuntos diferentes de microvellosidades los que actúan como analizadores de los planos de luz. La evidencia a favor de esta proposición es de carácter eléctrico y óptico. Así, se ha demostrado la sensibilidad a la orientación del vector e, de células retinulares únicas coincidiendo el valor máximo del potencial de receptor con cierta dirección de las microvellosidades del rabdómero; al cambiar el plano de polarización se observan cambios en la respuesta la que se ve modulada con períodos de hasta 180°. En registros extracelulares las respuestas máximas se dan a la iluminación transversal cuando el vector e de la luz con la que se estimula es paralela a las microvellosidades arregladas regularmente.

Las bases ópticas las da el hecho de que el dicroísmo de las moléculas del pigmento visual es el responsable de la sensibilidad diferencial a la luz polarizada linealmente.

La estrategia experimental empleada por Waterman se basó en el principio de que dos receptores diferentes tienen diferentes tiempos de adaptación ante un mismo estímulo. Específi

camente para un analizador de polarización de dos canales con ejes de máxima absorción perpendiculares uno al otro, debería ocurrir una gran diferencia en el régimen de adaptación cuando el vector  $\underline{e}$  del estímulo coincide con alguno de los ejes mayores. A  $45^\circ$ , el vector  $\underline{e}$  debería provocar la misma adaptación en ambos canales. Todo esto fue observado experimentalmente por lo que la proposición de la hipótesis de los dos canales ha sido aceptada por gran número de autores.

En apoyo a esta teoría, están también los datos de Muller (Muller, 1973) quien encontró dos tipos de receptores a la luz polarizada dentro de una misma omatidia; las células que son sensibles a un mismo plano de polarización están acopladas eléctricamente; las células ortogonales no presentan ningún acoplamiento eléctrico con aquéllas. Al estimular la omatidia con un cierto plano de polarización y registrar en una célula que detecta el plano ortogonal, se comprueba que hay una reducción en la respuesta original, debido a una acción eléctrica inhibitoria que se ejerce mutuamente entre las células que detectan planos de polarización ortogonales.

Al analizar nuestros resultados (Fig. 5) se puede comprobar que la respuesta eléctrica a la luz normal presenta fluctuaciones circádicas las que sin embargo se acentúan más cuando el acocil es estimulado con luz polarizada. Es probable que esta mejor definición de los ciclos circádicos sea el resultado de la activación selectiva de grupos de receptores, los que al inhibir la actividad de los receptores que detectan el plano ortogonal de polarización, oscilan sin influen-

cias de otros osciladores, lo que se traduce en una oscilación más evidente. Por otra parte, el hecho de que sólo el componente H I oscile con luz normal mientras que la H I y - la H II lo hacen con luz polarizada, puede significar la necesidad que tiene un oscilador como el de las células retinulares de que le llegue una señal de una intensidad mínima procedente de otro oscilador, el rbdomo, para iniciar su actividad cíclica.

Por lo que se refiere a los ciclos que se observan en la amplitud de las dos componentes del ERG obtenidas con L. P. hay algunos puntos que consideramos importantes hacer notar:

1o.- Los períodos observados en condiciones constantes, corresponden a una frecuencia cercana a las veinticuatro horas (23.5 horas) y se mantienen durante todo el tiempo del registro sin mostrar modificaciones importantes.

2o.- Resulta evidente que si el cambio se da de luz normal a la luz polarizada el ritmo se hace aún más notable, lo que puede interpretarse en el sentido de que la luz polarizada actúa también como sincronizadora de los ritmos.

3o.- Por otra parte, el hecho de que la falta de estimulación durante un lapso relativamente prolongado haya hecho que los siguientes ciclos reaparezcan con mucha claridad, apoya la posibilidad de que, efectivamente este ritmo es circádico puesto que es característica primordial de estos ritmos, la de poder ser sincronizados por señales externas.

4o.- La relación de fase que se observa entre los ciclos relativos a cada componente, es un aspecto interesante, sobre todo al pensar en la presencia de por lo menos dos hipotéticos osciladores, cada uno responsable de cada ritmo.

5o.- Esta proposición se ve apoyada por otro hecho observable en nuestros registros, que es el referente a los valores de

la relación  $\alpha/p$  que tiene la oscilación de cada componente: no es fácil aceptar la presencia de un solo oscilador cuando el valor de la relación  $\alpha/p$  es de 0.93 en un caso y de -1.04 en otro.

Finalmente, queremos hacer notar que los experimentos a corto plazo pusieron de manifiesto que la sensibilidad a la luz normal y a la luz polarizada, analizada mediante señales de intensidad variable o mediante distintos tiempos de permanencia en la oscuridad, es diferente en cada caso, ya que como puede observarse en las figuras correspondientes (8 y 9) con luz normal el rabadomo y la célula retinular se comportan de manera semejante, mientras que con luz polarizada la sensibilidad del rabadomo parece ser mayor, ya que la respuesta no sólo aparece primero sino que se satura rápidamente.

Algo semejante sugiere la comparación entre las figuras 10 y 11, puesto que con luz polarizada no se logra que la célula retinular se adapte a la oscuridad, mientras que en tiempos comparables, en la luz normal sí se obtiene esta -- adaptación.

Conclusiones.-

- 1.- El acocil es un animal que posee la capacidad de detectar los planos de polarización de la luz.
- 2.- En registros a corto plazo, se pusieron de manifiesto diferencias en la sensibilidad a la luz normal y a la luz polarizada.
- 3.- En registros a largo plazo, se puso de manifiesto la presencia de oscilaciones en la amplitud de la respuesta --- eléctrica a la luz polarizada.
- 4.- El análisis de estas oscilaciones puso de manifiesto su carácter circádico y la presencia de, por lo menos dos -- osciladores diferentes.

Referencias Bibliográficas.-

- Aréchiga, H. B. Fuentes and B. Barrera. (1973). Circadian - rhythm of responsiveness in the visual system of the crayfish. In: Neurobiology of Invertebrates. (ed. J. Salanki) 403-421. Budapest: Hungarian Academy of -- Sciences.
- Aschoff, J. (1960). Exogenous and endogenous components in -- circadian rhythms. In: Biological Clocks, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 25: 11-28.
- Autrum, H. and C. Hoffmann. (1960). Diphasic and monophasic responses in the compound eye of Calliphora. J. Ins. Physiol. 4: 122-127.
- Barnett, A. (1966). A circadian rhythm of mating type reversals in Paramecium multimicronucleatum, syngen 2, and its genetic control. J. Cell. Physiol., 67: 239-270.
- Barnett, A. (1969). Cell division: a second circadian clock system in Paramecium multimicronucleatum. Science, 164: 1417-1418.
- Baylor, E. R. and D. Kennedy. (1958). Evidence against a polarizing analyzer in the bee eye. Anat. Rec. 132, 411 (abstract 73).
- Baylor, E. R. and F. Smith. (1958). Extra-ocular polarization analysis in the honey bee. Anat. Rec. 132, 411 (abstract 74).
- Bennett, R. (1932). Diurnal rhythm in the proximal pigment -

- cells of the crayfish retina. *Physiol. Zool.* 5: 65-72.
- Bernard, G. D. and R. Wehner, (1975). Dichroism, birefringence and structural twist in E-vector detectors of insects. *Biol. Bull.* 149: 421.
- Brown, F. A., Jr and H. M. Webb. (1948). Temperature relationship of an endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab, Uca. *Physiol. Zool.* 21: 371-381.
- Bruce, V. G. (1972). Mutants of the biological clock in - - - Chlamydomonas reinhardtii. *Genetics*, 70: 537-548.
- Bruce, V. G. and C. S. Pittendrigh. (1960). An effect of - - heavy water on the phase and period of the circadian rhythm in Euglena. *J. of Cell and Comp. Physiol.* 56: 25-31.
- Bruno, M. S., H. Mote and T. Goldsmith. (1973). Spectral - absorption and sensitivity measurements in single - ommatidia of the green crab, Carcinus. *J. comp. Physiol.* 82: 151-163.
- Bullock, T. H. and G. A. Horridge. (1965). Structure and --- Function in the Nervous Systems of Invertebrates. Vol. II W. H. Freeman and Co. San Francisco.
- Bunning, E. (1960). Opening address. In: *Biological Clocks*, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 25: 1-9.
- Dethier, V. G. (1953). Vision. In: *Insect Physiology*. Wiley and Sons. Nueva York, 438-522.

- Dowse, H. B. and J. D. Palmer. (1972). The Chronomutogenic effect of deuterium oxide on the period and entrainment of a biological rhythm. *Biol. Bull.* 143: 513-524.
- Duelli, P. (1975). A fovea for E-vector orientation in the eye. *J. Comp. Physiol.* 102 (1): 43-56.
- Duelli, P. and R. Wehner. (1973). The spectral sensitivity of polarized light orientation in Cataglyphis bicolor -- (Formicidae, Hymenoptera). *J. comp. Physiol.* 86: 37-53.
- Edrich, W. and O. von Helversen. (1976). Polarized light orientation of the Honey bee: The minimum visual angle. *J. comp. Physiol.* 109: 309-314.
- Eguchi, E. (1965). Rhabdom structure and receptor potentials in single crayfish retinular cells. *J. cell. comp. Physiol.* 66: 411-430.
- Eguchi, E. and T. H. Waterman. (1968). Cellular basis of polarized light perception in the spider crab Libinia. *Zeitschrift fur Zellforschung* 84: 87-101.
- Enright, J. T. (1971). Heavy water slows biological timing processes. *Z. vergl. Physiol.* 72: 1-16.
- Feldman, J. F. (1967). Lengthening the period of a biological clock in Euglena by cycloheximide, an inhibitor of protein synthesis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 57: 1080-1087.
- Fernández-Morán, H. (1956). Fine structure of the insect retina as revealed by electron microscopy. *Nature* 177 (4512): 742-743.

- Fuentes-Pardo, B. and M. C. García. (1979). Effect of the - light-deprivation on the neurohumoral activity of the visual system of the crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.* 66: 549-55.
- Kennedy, D. and E. R. Baylor. (1961). Analysis of polarized light by the bee's eye. *Nature* 191 (4783): 34-37.
- Kleinholz, L. H. (1934). Eye-stalk hormone and the movement of distal retinal pigment in Palaemonetes. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 20: 659-661.
- Kleinholz, L. H. (1949). Responses of the proximal retinal pigment of the isolated crustacean eyestalk to light and to darkness. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 35: 215-218.
- Kleinholz, L. H. (1966a). Separation and purification of - Crustacean eyestalk hormones. *Amer. Zool.*, 6: 161-167.
- Kleinholz, L. H. (1966b). Hormonal regulation of the retinal pigment migration in crustaceans. In: *The Functional Organization of the Compound Eye*. Ed. by C. G. Bernhard. Pergamm Press. 89-101.
- Kleinholz, L. H. P. R. Burgess and O. Pflueger (1962). Neurosecretion and crustacean retinal pigment hormone: Distribution of the light-adapting hormone. *Biol. Bull.* 122: 73-85.
- Kuwabara, M. and K. Naka (1959). Response of a single retinula cell to polarized light. *Nature* 184 (4684): 455-456.

- Menzel, R. and A. W. Snyder. (1974). Polarized light detection in the bee, Apis mellifera. J. comp. Physiol. 88: 247-270.
- Moody, M. F. and J. R. Parriss. (1961). The discrimination of polarized light by Octopus: a behavioural and morphological study. Z. vergl. Physiol. 44: 268-291.
- Mote, M. I. (1972). Polarization sensitivity ratios of reticular cells in the crabs Carcinus and Callinectes under condition of selective adaptation and dim stimuli. Biol. Bull. 143(2): 471.
- Muller, K. J. (1973). Photoreceptors in the crayfish compound eye: electrical interactions between cells as related to polarized light sensitivity. J. Physiol. 232: 573-595.
- Naka, K. and M. Kuwabara. (1959). Two components from the compound eye of the crayfish. J. exp. Biol. 36: 51-61.
- Parker, G. H. (1891). The compound eyes in crustaceans. Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard), 21: 45-140.
- Parker, G. H. (1895). The retina and optic ganglia in decapods, especially in Astacus. Mitth. Zool. Stat. Neapel. 12: 1-73.
- Parker, G. H. (1897). Photomechanical changes in the retinal pigment cells in Palaemonetes and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard), 30: 275-300.
- Pittendrigh, C. S. (1960). Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. In: Biological Clocks,

Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.  
25: 159-184.

- Pittendrigh, C.S. (1965). On the mechanism of the entrainment of a circadian rhythm by light cycles. In: Circadian clocks. North-Holland Publishing Co., Amsterdam. 277-297.
- Prosser, C.L. y C.L. Brown. (1961). Cromatóforos y cambios de color. En: Fisiología Comparada. Segunda edición Ed. - Interamericana, S. A. México 539-574.
- Shaw, S. R. (1966). Polarized light responses from crab retinal cells. Nature (London) 211 (5044): 92-93.
- Shaw, S. R. (1969a). Sense-cell structure and interspecies comparisons of the polarized light absorption in arthropod compound eyes. Vision Res. 9: 1031-1040.
- Shaw, S. R. (1969b). Optics of arthropod compound eye. Science, N. Y. 165: 88-90.
- Stadler, D. R. (1959). Genetic control of a cyclic growth pattern in Neurospore. Nature, 184: 170-171.
- Tasaki, K. and K. Karita. (1966). Intraretinal Discrimination of Horizontal and Vertical Planes of polarized light by Octopus. Nature 209 (5026): 934-935.
- Vera Mendoza, K. (1978). Acción del extracto del tallo ocular sobre la respuesta eléctrica a la luz de los fotorreceptores visuales del acocil Procambarus bouvieri (Ortmann) Tesis Facultad de Ciencias U.N.A.M.
- von Frisch, K. (1948). Geloste und ungeloste Ratsel der Bienenprache. Naturwissenschaften 35: 12-23, 38-43. (citado por Moody y Parriss, 1961).

- von Frisch, K. (1949). Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia* (Basel) 5: 142-148. (citado por Moody y Parriss, 1961).
- von Frisch, K. (1950). Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. *Experientia* (Basel) 6: 210-221. (citado por Moody y Parriss, 1961).
- Washizu, Y. (1964). Electrical activity of single retinula cells in the compound eye of the blowfly Calliphora erythrocephala Meig. *Comp. Biochem. Physiol.* 12: 369-387.
- Waterman, T. H. and K. W. Horch. (1966). Mechanism of Polarized Light Perception. *Science* 154 (3748): 467-475.
- Waterman, T. H. H. R. Fernández and T. H. Goldsmith. (1969). Dichroism of photosensitive pigment in rhabdoms of the crayfish Orconectes. *J. gen. Physiol.* 54: 415-432.
- Waterman, T. H. and H. R. Fernández. (1970). E-vector and wavelength discrimination by retinular cells of the crayfish. Procambarus. *Z. vergl. Physiol.* 68: 154-174.
- Wehner, R. (1976). Polarized light navigation by Insects. *Sci Am.* 235 (1): 106-114.
- Wehner, R. G. D. Bernard and E. Geiger. (1975). Twisted and Nontwisted Rhabdoms and their Significance for Polarization Detection in bee. *J. comp. Physiol.* 104: 225-245.
- Welsh, J. H. (1939). The action of eyestalk extracts on retinal pigment migration in the crayfish Cambarus bartoni. *Biol. Bull.* 77: 119-128.

- Welsh, J. H. (1941). The sinus glands and 24 hours cycles of retinal pigment migration in the crayfish. *J. Exp. Zool.* 86: 35-49.
- Wigglesworth, V. B. (1939). *The principles of Insect Physiology* Methuen and Co. Ltd. London, 108-125.
- Winfree, A. T. (1967). Biological theory and the behaviour of populations of coupled oscillators. *J. Theor. Biol.* 16: 15-42.
- Wulff, V. J. (1971). Modification of the receptor potential of the Limulus lateral eye by current and light. *Physiology and Behaviour*, 6: 513-521.
- Zolotov, V. and L. Frantsevich. (1973). Orientation of bees by the polarized light of a limited area of the sky. *J. comp. Physiol.* 85: 25-36.

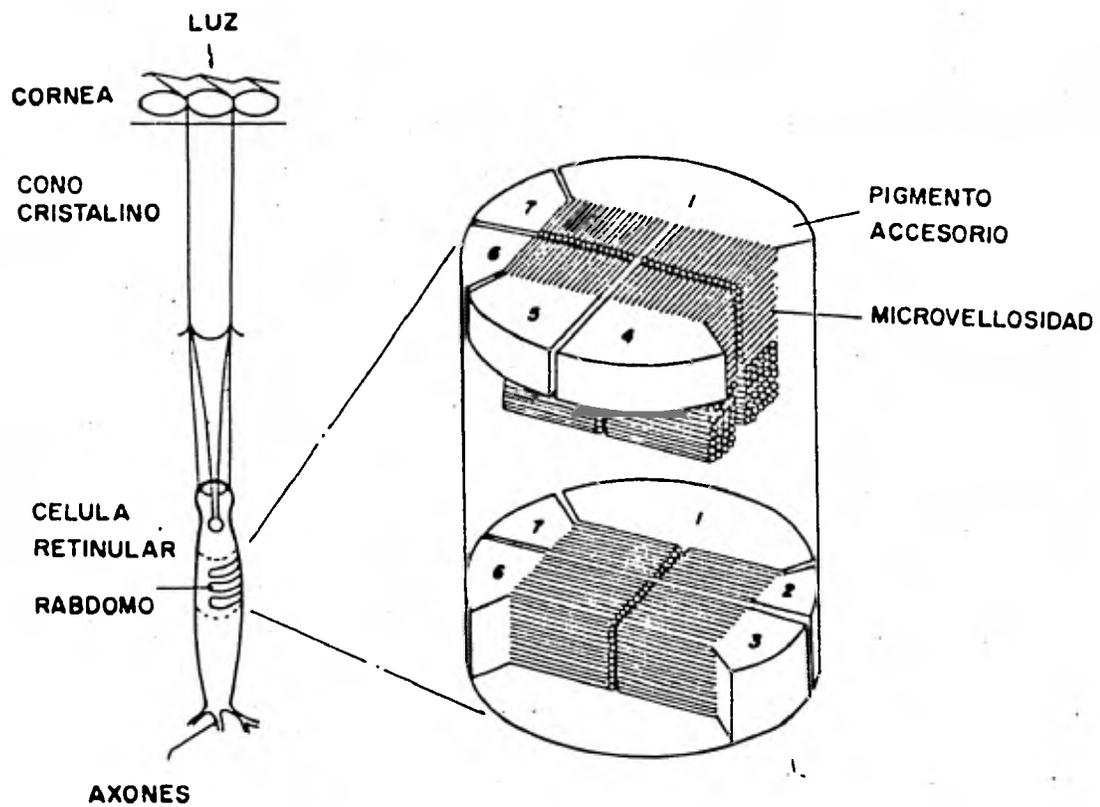


Fig. 1.- Estructura del ojo compuesto del acocil (modificado de Muller, K. J., 1973).

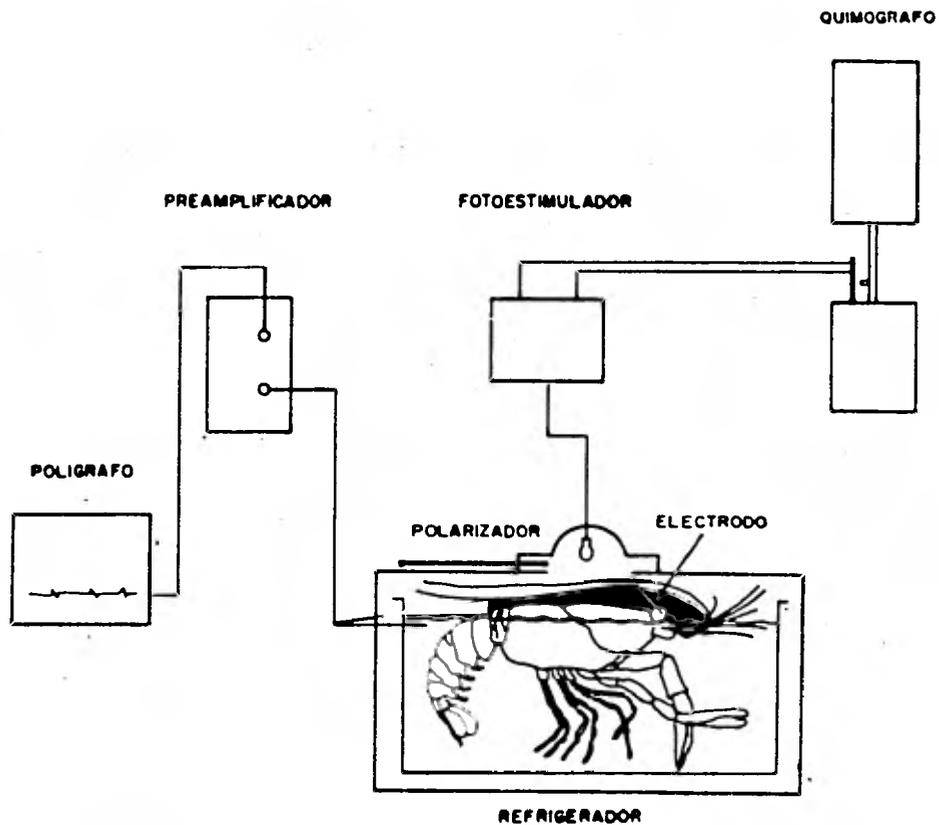


Fig. 2.- Esquema del dispositivo de registro y estimulación utilizado en todos los experimentos, a corto y a largo plazo. El cristal polarizador se interponía entre el ojo del - acocil y la lámpara estimuladora.

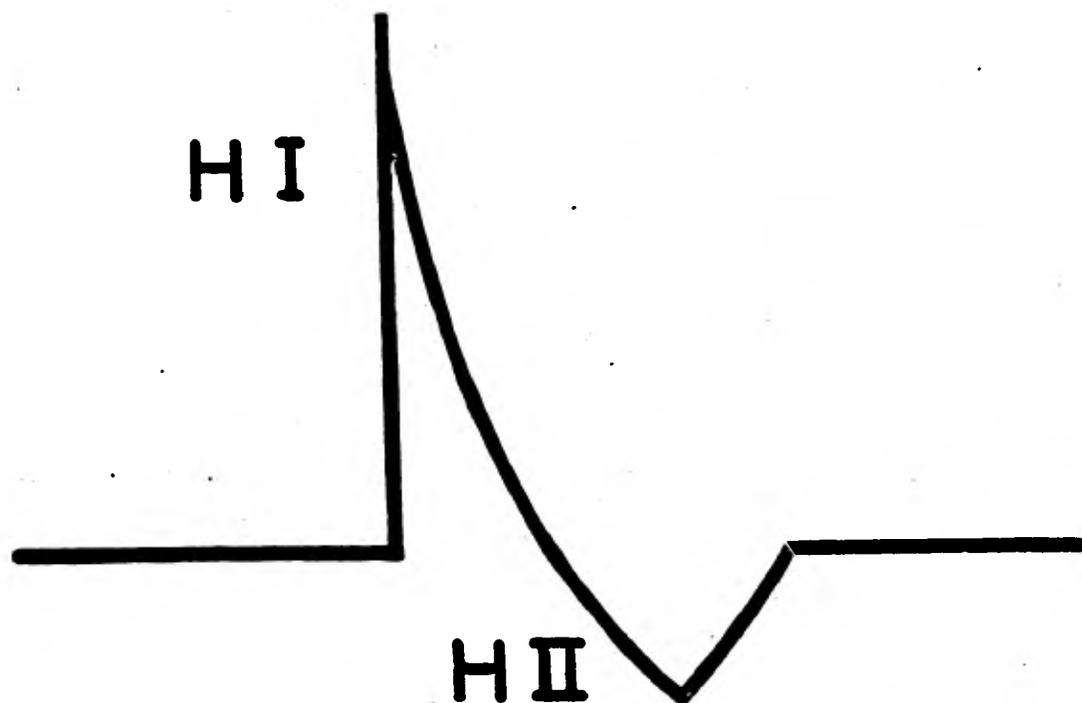


Fig. 3.- Esquema que muestra la forma de una respuesta eléctrica extracelular típica de las células fotorreceptoras del ojo - compuesto del acocil. H I y H II son los dos componentes de la respuesta (Naka y Kuwabara, 1959).



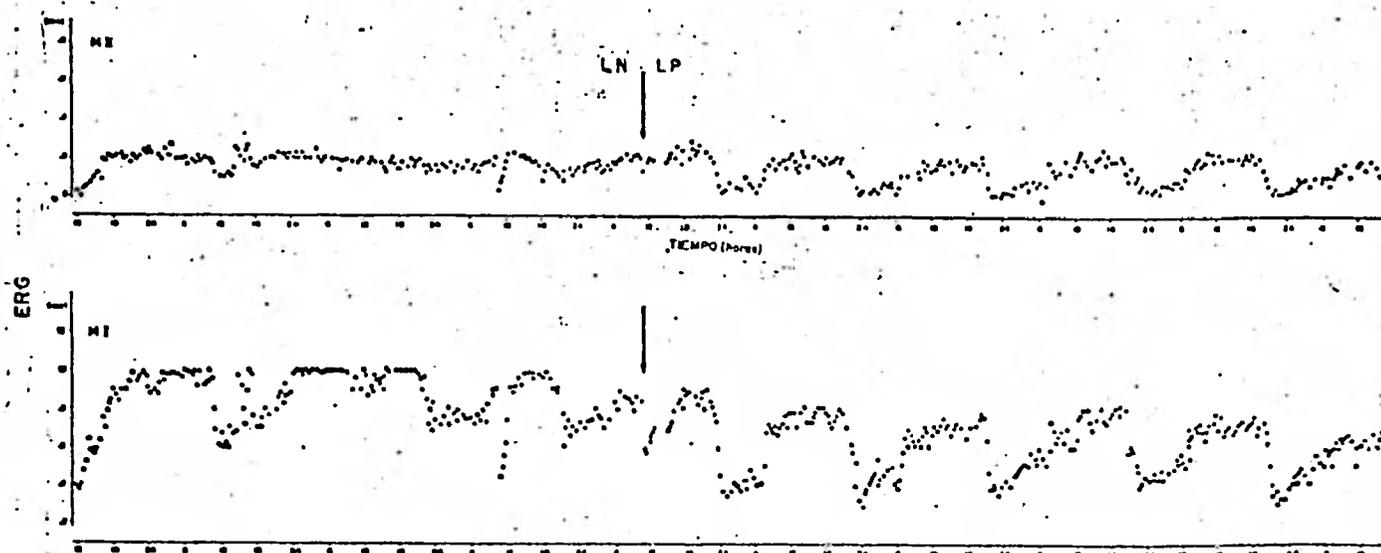


Fig. 5.- Gráfica que muestra los cambios de amplitud de los componentes H I y H II de la respuesta cuando el ojo del organismo se estimula con luz normal (L N) y con luz polarizada (LP). Con LN la actividad periódica circádica sólo se observa en el componente HI, mientras que con LP ambas componentes -- presentan un ritmo circadiano.

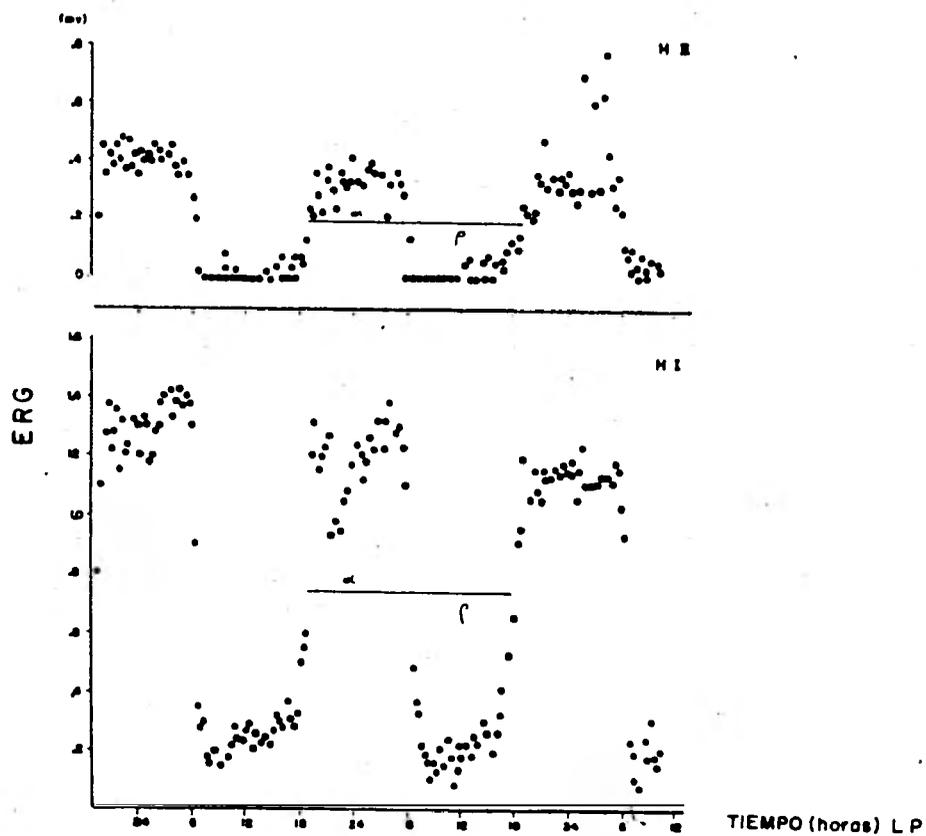


Fig. 6.- Relación  $\alpha/\rho$  de los componentes H I y H II cuando son estimulados con luz polarizada. A pesar de que se encuentran en fase, hay diferencia en la relación  $\alpha/\rho$ , siendo mayor para la componente H I con respecto a la H II.

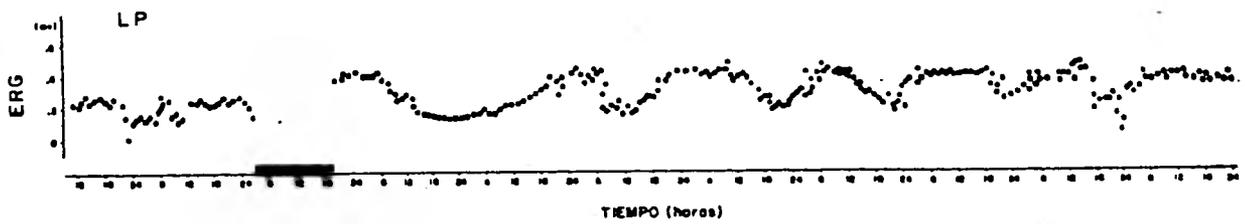


Fig. 7.- Sincronización del ritmo circádico del ERG por estimulación con L.P. después de que se suspendió el estímulo durante 17 horas.

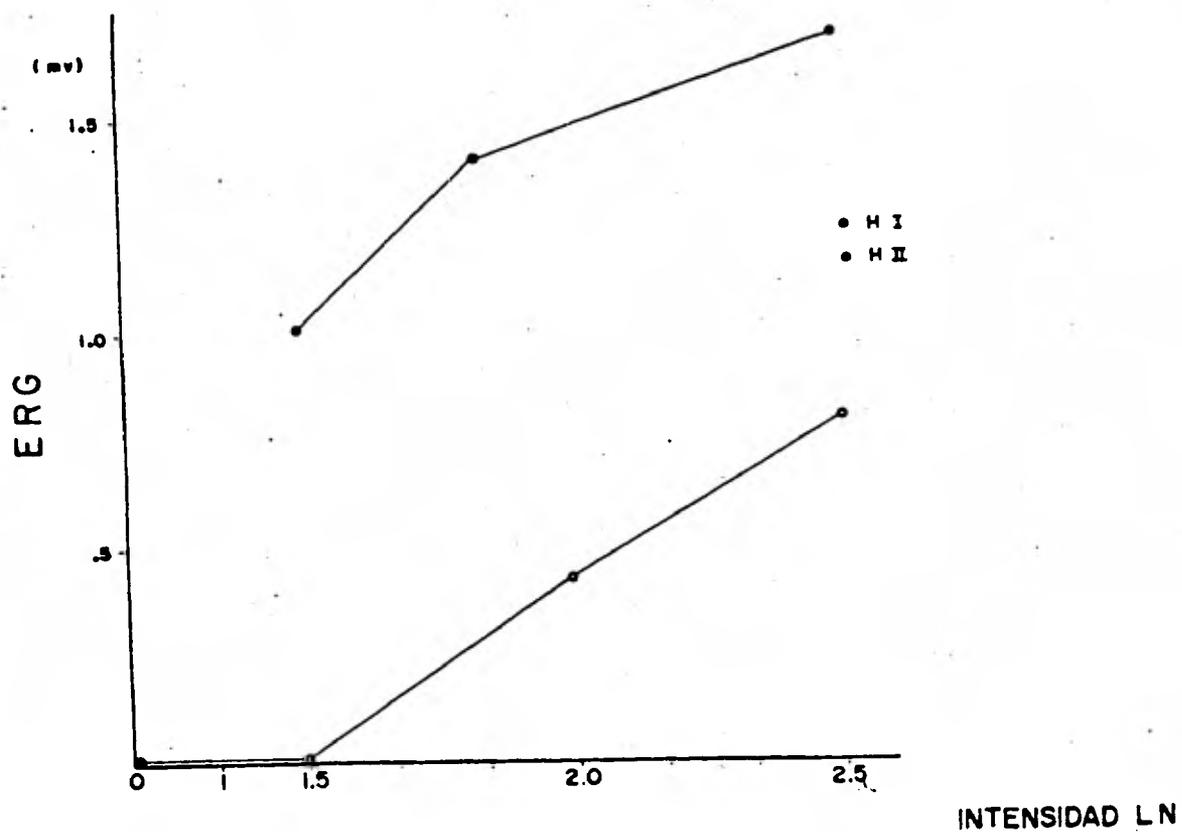


Fig. 8.- Relación entre la amplitud de cada uno de los componentes de la respuesta y la intensidad del estímulo. El estímulo aplicado fue la luz normal.

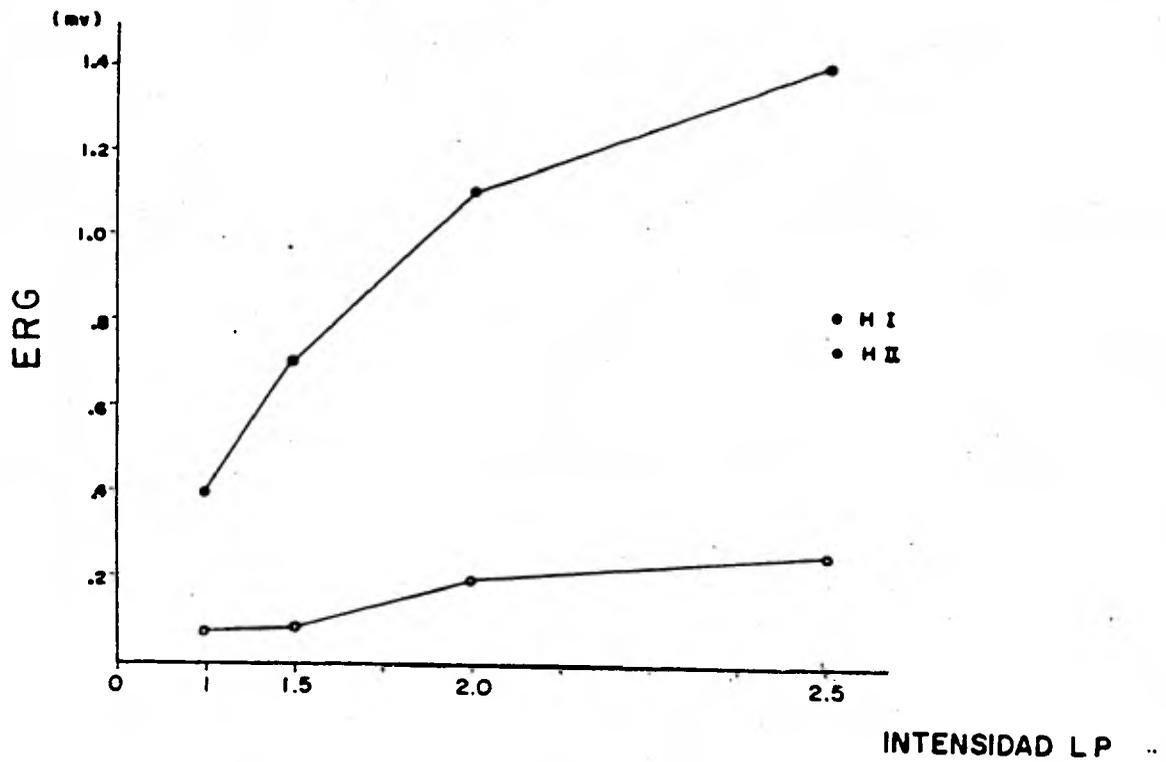


Fig. 9.- Relación entre la amplitud de cada uno de los componentes de la respuesta y la intensidad del estímulo. El estímulo aplicado fue la luz polarizada.

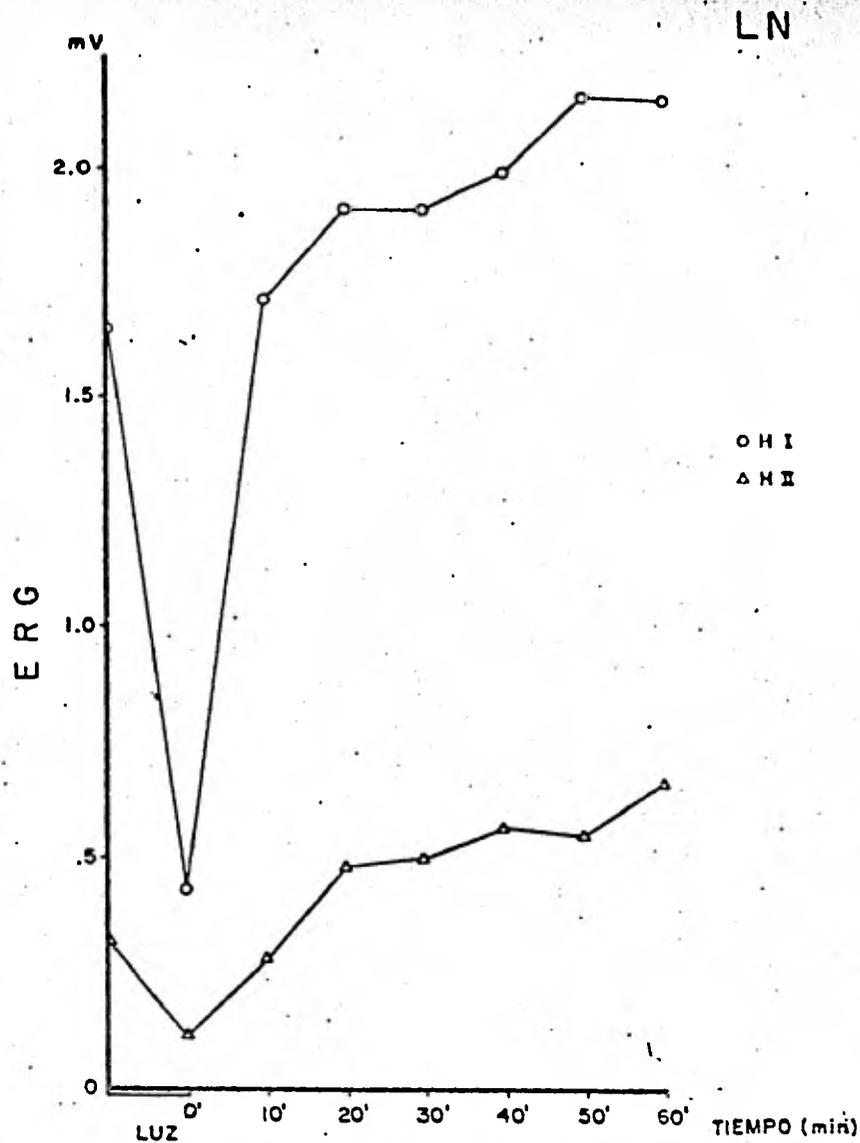


Fig. 10.- Curva de adaptación a la oscuridad, la que se construye al relacionar la amplitud de cada uno de los componentes de la respuesta contra el tiempo de permanencia en la oscuridad. La luz utilizada como estímulo fue la luz normal.

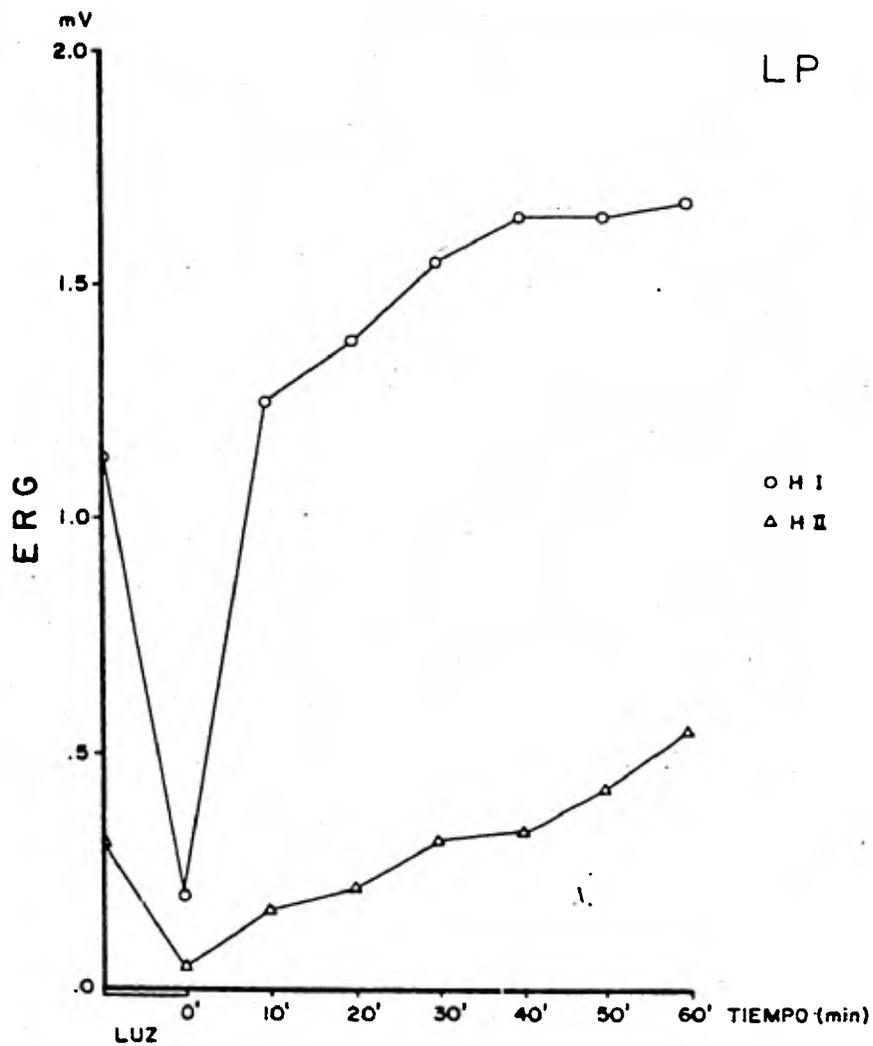


Fig. 11.- Curva de adaptación a la oscuridad, la que se construye al relacionar la amplitud de cada uno de los componentes de la respuesta contra el tiempo de permanencia en la oscuridad. La luz utilizada como estímulo fue la luz polarizada.