

145  
24

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

"EFECTO DE LA LUZ MONOCROMATICA SOBRE EL CONTENIDO DE  
HORMONA DE ADAPTACION A LA LUZ EN LA GLANDULA SINUSAL DEL  
ACOCIL Procambarus"

T E S I S

que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta:

RAFAEL MORA MORA

DIRECTORA DE TESIS

DRA. VIRGINIA INCLAN RUBIO

México, D.F.

Julio de 1962.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **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 está 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.

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

**CONTENIDO :**

Pagina

<b>Introducción.....</b>	<b>1</b>
<b>Sistema endocrino en los crustáceos.....</b>	<b>1</b>
<b>Sistema órgano X - glándula sinusal.....</b>	<b>6</b>
<b>Morfología del tallo ocular.....</b>	<b>13</b>
<b>Pigmentos visuales en el acocil.....</b>	<b>18</b>
<b>Pigmentos retinianos accesorios.....</b>	<b>21</b>
<b>Ritmos circádicos.....</b>	<b>25</b>
<b>Ritmos circádicos en el acocil.....</b>	<b>27</b>
<b>Fundamento de la hipótesis.....</b>	<b>30</b>
<b>Hipótesis.....</b>	<b>31</b>
<b>Objetivos.....</b>	<b>32</b>
<b>Material y Método.....</b>	<b>33</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>36</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>51</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>67</b>

## INTRODUCCION

### I. SISTEMA ENDOCRINO EN LOS CRUSTACEOS.

Por razones de importancia biológica y de tamaño, los crustáceos son organismos que han contribuido en una forma muy importante al estudio de la fisiología en invertebrados; y al desarrollo de conceptos de neurosecreción endocrina en estos mismos grupos.

La naturaleza precisa y la función de las células neurosecretoras en invertebrados no es muy conocida pero se sabe que algunos reguladores químicos en estos sistemas son muy similares a los de los vertebrados.

De acuerdo con datos experimentales, parece que algunas neuronas especializadas, con actividades secretoras precedieron evolutivamente a las glándulas endocrinas y sólo en anélidos, artrópodos y moluscos se han observado y estudiado estructuras endocrinas no nerviosas, por ejemplo, la glándula salival en cefalópodos (Jenkins, 1962).

En crustáceos decápodos, las células neurosecretoras se pueden encontrar en varias partes del sistema nervioso: en el ganglio cerebral, en los ganglios del cordón nervioso ventral y en los ganglios ópticos. También se pueden encontrar al menos una docena de diferentes tipos de células con actividad secretora, por ejemplo: los órganos poscomisurales que son un sistema de células neurosecretoras que se encuentran en los crustáceos complejos y que contienen hormonas que provocan los cambios de color en estos organismos; los órganos pericárdicos que contienen células neurosecretoras con terminales nerviosas de

celulas tambien neurosecretoras y que se originan en varios ganglios ventrales. Los organos postcomisurales se alargan a traves del pericardio frente a estructuras de tipo venoso que transportan hemolinfa oxigenada hacia el pericardio.

La extracción de los organos postcomisurales, incrementa la frecuencia y la amplitud del latido cardiaco (Alexandrovic y Carlisle, 1953). En algunas especies existen ramificaciones del organo pericárdico que transportan hormonas de la hemolinfa hacia los músculos respiratorios, por lo que estos organos pueden ser considerados reguladores activos del transporte e intercambio gaseoso (Manyrand, 1961). Se puede observar que estos sistemas neuroendócrinos parecen jugar un papel importante en el control de las actividades viscerales, las que en las arañas son reguladas por el sistema nervioso autónomo.

El tallo ocular de los crustáceos produce una hormona inhibidora de las gónadas, lo hace evidente, el hecho de que al remover el tallo ocular, aumenta el tamaño y el grado de desarrollo en los ovarios de las hembras. Las hormonas del tallo ocular también participan en la muda y durante el tiempo en que la hembra está cargando los huevecillos. Adiyodi y Adiyodi (1970) encontraron evidencias acerca de la existencia de una hormona estimulante de las gónadas.

Por otra parte, las células neurosecretoras de algunos ganglios del sistema nervioso, producen hormonas que son transportadas por los axones y liberadas en la hemolinfa.

Por lo general, un complejo endocrino en los crustáceos está formado por glándulas nerviosas secretoras en el ganglio cerebroide y tal vez también de ganglios esofágicos conectivos con axones transportadores de hormonas que terminan en órganos posconisurales. Estas estructuras están formadas por glándulas endocrinas secretoras de tipo nervioso. Sin embargo, no todas las glándulas son de este tipo, hay otras muy distintas por ejemplo, las glándulas en la región torácica anterior en el segmento maxilar. Otro ejemplo lo forman los órganos "Y" que aparentemente carecen de innervaciones, y están controlados por secreciones del complejo glandular del tallo ocular, o bien la glándula androgénica que en los crustáceos produce hormonas esteroideas que regulan los caracteres sexuales. Esta estructura en los males se localiza en el conducto deferente, y morfológicamente está asociada con el conducto espermático. En algunos isópodos se localiza cerca de los testículos.

Al quitar los tallos oculares de algunos crustáceos se presentan cambios metabólicos como un incremento en el consumo de oxígeno, variaciones en los niveles de agua y calcio durante la muda y alteraciones en los niveles de azúcar en la hemolinfa. Por otra parte se ha observado que los extractos de tallos oculares, de órganos posconisurales, y del sistema nervioso central, contienen factores miotrópicos que influyen en las contracciones del músculo visceral (Gersh 1939).

Algunos crustáceos cefalópodos y malacostráceos poseen un órgano "X" localizado entre el ganglio cerebroide y la glándula sinusal (GS); esta estructura es una glándula que produce una hormona que inicia la muda y que está bajo la regulación del complejo órgano X-glándula sinusal (OX-GS). Los sistemas del control reproductivo y de la muda están fuertemente influenciados por la relación luz-oscuridad a lo largo del día.

Tanto el crecimiento, como, la muda son eventos periódicos en la vida de los crustáceos y estas actividades están reguladas por hormonas. El proceso de muda en los crustáceos y en los insectos son similares: el ciclo de muda puede dividirse en tres periodos 1) premuda: es un periodo de preparación activa para la muda, 2) muda: es la separación de la cubierta vieja, 3) posmuda: la cual se caracteriza por un rápido depósito de la nueva cubierta cuticular con la posible implantación de sales inorgánicas y con un periodo de tiempo en que los eventos asociados con la muda están ausentes. La latencia es un periodo que se caracteriza por un relativo reposo de los procesos fisiológicos asociados a la actividad de la muda. Algunos cangrejos como Carcinus y Maia no presentan ninguna muda durante su desarrollo, a diferencia de los que sí presentan mudas periódicas durante todo su ciclo de vida como Procambarus (Carlisle y Knowles, 1959).



Todos los procesos descritos se relacionan con acciones metabólicas o con el transporte de sustancias y están coordinados y regulados por hormonas. Dada la secuencia y complejidad de los eventos de muda, deben existir sistemas de retroalimentación para controlar los sistemas de producción y liberación de sustancias endocrinas. Las hormonas relacionadas con la iniciación de la muda, la síntesis de glucógeno y otras reacciones son producidas y controladas por el sistema OX-GS, localizado en el talle ocular de los crustáceos.

Otro ejemplo lo forma el órgano X, el cual es un conjunto de células neurosecretoras de dos tipos: órgano X ganglionares y poros sensitivos u órgano X de la *pars distalis* (Carlisle y Passano, 1953). En algunas especies estos dos tipos de órgano X se combinan para formar un órgano complejo. El poro sensitivo está formado por neuronas sensitivas bipolares, células elongadas de apariencia epitelial y de congregaciones laminares que son terminales axónicas de las células neurosecretoras. Los órganos X ganglionares están formados por cuerpos celulares de neuronas neurosecretoras de estructuras ganglionares llamada *módula terminal* y del ganglio cerebroide. En el *pacil*, el órgano X (OX) es de tipo ganglionar.

El OX tiene funciones en la regulación de la muda y cambios en los movimientos de los pigmentos retinianos distales.

Otras células con actividad secretora son las que forman la GS de algunos crustáceos malacostracos. Este es un órgano neurohemal secretor, análogo a la neurohipófisis de los vertebrados y al cuerpo cardíaco de los insectos. La GS contiene axones terminales en las células neurosecretoras que provienen de estructuras como el OX, el ganglio óptico, el ganglio cerebroide y el ganglio torácico. En varias especies de cangrejos como *Carcinus* y *Pandanus*, hay neuronas morfológicamente similares con esta misma función (Carlisle, 1959).

El conjunto de terminaciones nerviosas que forman la GS tienen un aspecto bulboso. Los axones neurosecretores terminan contiguos a este órgano neurohemal, en un lago hemolinfático (Cooke, 1966).

## II. SISTEMA ORGANOS X - GLANDULA SINUSAL

En algunos crustáceos como el cecili y el cangrejo, se encuentra un órgano de naturaleza sinusal localizado en el tallo ocular, conocido como OS (Dilts, 1951; Passano, 1951).

Carlisle y Knowles (1953), describen a la OS como el mayor centro de control neuroendócrino del arácnido. Se localiza en la médula terminal de cada tallo ocular, adyacente al sistema ganglionar óptico. Consta de una cavidad hemal rodeada de axones derivados de las células neurosecretoras situadas en el tallo ocular.

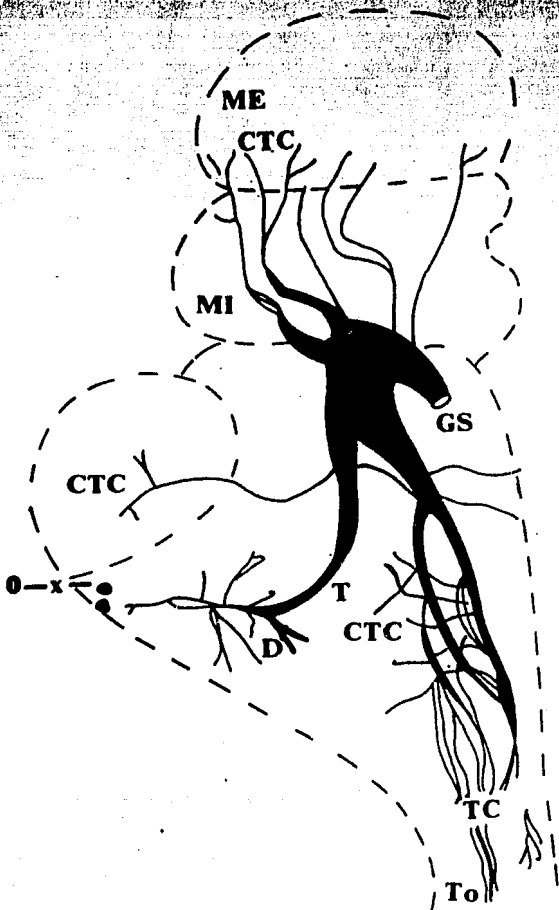


Figura 1. Esquema de un corte de tallo ocular de acocil en donde se observa el sistema órgano-X-glándula sinusal; órgano X (OX); glándula sinusal (GS); tracto óptico (TO); tracto del órgano X-glándula sinusal (T); dendritas (D); tracto cerebroide (TC); médula externa (ME); médula interna (MI).

El material sintetizado por el OX es transportado intraaxonalmente hacia la GS para su posterior secreción. Inicialmente se observó que en el acocil, las funciones controladas por estas neurosecreciones, son tan diversas como la migración del pigmento retiniano distal en el tallo ocular y de los cromóforos tegumentarios (Smith, 1948; Shivers, 1968), así como del control de algunas actividades motoras y metabólicas (Kleinholz, 1966; Brown, 1961).

Según estudios fisiológicos y bioquímicos, la GS es el principal órgano en la secreción de una gran variedad de diferentes hormonas (Kleinholz, 1936; Welch, 1941; Knowles, 1950), aunque el número exacto de estas hormonas aún no se ha determinado, parece ser que por lo menos son cinco las implicadas:

- la hormona concentradora de eritróforos
- la hormona hiperglucémica
- la hormona inhibidora de la muda
- la hormona neurodepresora
- la hormona dispersora del pigmento distal

La hormona concentradora de eritróforos que induce la retracción de las células pigmentarias en los eritróforos tegumentarios de los crustáceos (Fernlund, 1974) fue la primera neurohormona aislada en los crustáceos (Josefson y Kleinholz, 1964; Fernlund, 1968).

Por su parte, Walsh (1930), describe en el cangrejo Macrobrachium la migración de los pigmentos retinianos proximal y distal en respuesta a la luz, este autor sugiere que dicha respuesta es provocada por una hormona denominada por Ferlund y Josefson (1968), como hormona dispersora del pigmento distal (HDPD). Esta hormona es la responsable de la migración del pigmento retiniano distal en respuesta a la presencia de luz sobre el ojo. Asimismo, Ferlund (1968), aisló y purificó del tallo ocular del cangrejo Pandalus borealis, la hormona responsable de la adaptación a la luz u HDPD, que tiene la siguiente composición: ASN-SER-GLY-NET-LLE-ASN-SER-LLE-LEU-GLY-LLE-PRO-ARG-VAL-MET-THR-GLU-ALA-NH<sub>2</sub>, (Ferlund, 1974).

Kleinholz (1975) observó al realizar curvas cromatográficas de la hormona de la adaptación a la luz, las formas poliméricas de dicha hormona en el cangrejo Uca pugilator, y describió que todas estas formas poliméricas, tenían el efecto de dispersar los pigmentos de los cromóforos (melanóforos, eritroforos y leucóforos).

Abramovitz y cols (1944), descubrieron la presencia de un factor diabético en los extractos de tallo ocular de los crustáceos. Algunas observaciones parecen indicar que la diferencia de que lo que ocurre con las cromatoforotropinas, hay especificidad de grupo para la hormona hiperglucémica del acacil y del cangrejo.

Por otra parte, Zelény (1905), describió que la extirpación del tallo ocular reduce los intervalos de actividad en la muda de los acociles jóvenes. Esta hormona se conoce con el nombre de hormona inhibidora de la muda, ahora se sabe que una glándula endocrina conocida como órgano "Y", es el órgano blanco de dicha hormona. Por otra parte, se ha descubierto que en ausencia de la mencionada hormona, el órgano "Y" libera una sustancia conocida como ecdisona, que es la encargada del inicio de la muda (Saba, 1966).

Algunos investigadores han observado que en los cangrejos de mar y acociles existe un ritmo circádico en el sistema locomotor, con una mayor actividad al empezar la noche y una menor actividad al empezar el día (Naylor y Williams, 1968).

La extirpación del tallo ocular conduce a un incremento en la actividad locomotora en forma errática, y las inyecciones de tallo ocular suprimen esta actividad. Xalmus (1958) describió que al extirpar los tallos oculares de cangrejos, la actividad locomotora se reducía.

Aréchuga y cols. (1974), utilizando cangrejos de la especie Carcinus, describen una variación circádica paralela en la respuesta electroretinográfica (ERG), en la actividad de las interneuronas visuales y en las mecanosensoriales, siendo mayor la sensibilidad por la noche. Las respuestas de tipo diurno se observan tras la inyección de extractos de tejido nervioso, siendo el más eficaz el elaborado con tallos oculares.

Se ha descubierto que la extirpación de los fallos oculares o la aplicación de su extracto, afectan a una gran variedad de procesos fisiológicos. En algunos estudios, cuando los extractos de una especie de crustáceos se inyecta a otras, no se observa ningún efecto, por lo que de las cinco hormonas que son liberadas en la GS parece que dos no muestran especificidad interespecie (la hormona concentradora de eritróforos y la hormona dispersora del pigmento distal), mientras que la hiperglucémica sí es específica.

La mayor cantidad de HDPD se localiza en la GS, sin embargo, se encuentra en concentraciones más bajas en otras partes del sistema nervioso (Bliss y Passano, 1951).

El término OX, se utiliza para denotar un grupo de neuronas localizadas en el margen ventral de la médula terminal que proyectan sus axones hacia la médula interna, pasando entre un conglomerado de neuronas, conocido como neuropilo, formando así el sistema llamado OX-GS (Chadigniau y Chataingener, 1977).

La estructura del OX se ha examinado en el microscopio mediante preparaciones teñidas con cobalto. Utilizando esta técnica, se pudo observar que son aproximadamente 115 axones los que conforman la vía nerviosa del sistema OX-GS. (Andreu y Saleudin, 1978). Estos axones miden de 2 a 8 micras de diámetro y contienen vesículas neurosecretoras similares a las encontradas en la GS. El diámetro de estas vesículas es de entre 100 y 160 nm.

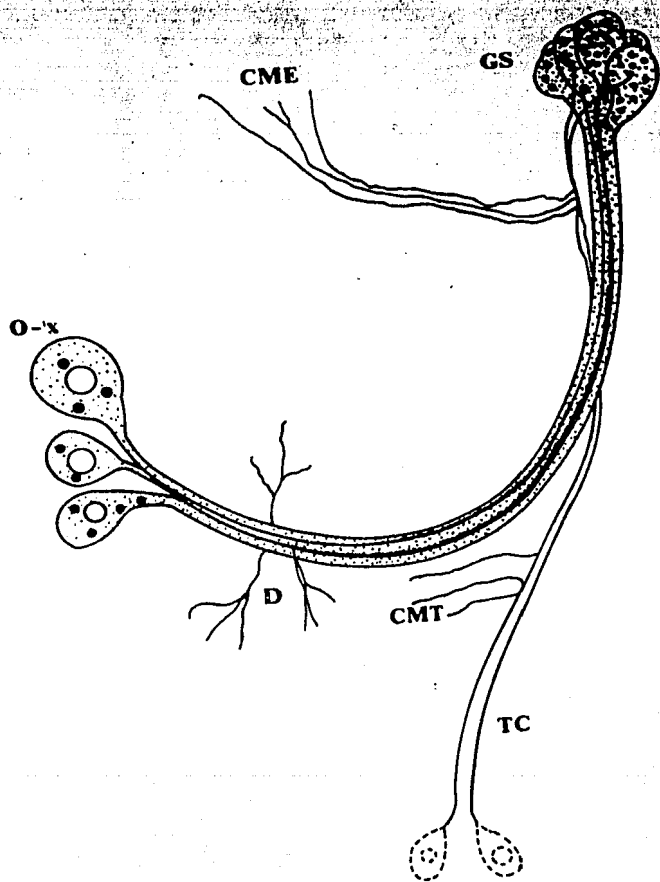


Figura 2. Esquema del sistema neurosecretor del tallo ocular del acocil, mostrando fibras no neurosecretoras del tracto cerebroide (TC). Contralateral de la médula terminal (CMT), dendritas (D), órgano X (O-X), glándula sinusal (GS) y colateral de la médula externa (CME).



Además de la vía OX-GS, existen otro tipo de fibras con un diámetro de 0.2 a 2 micras que son fácilmente observables con un microscopio de luz; cerca de 70 de estas fibras, forman la vía glándula sinusal ganglio cerebroide.

Con el microscopio electrónico se ha podido observar que estos axones están empaquetados y se encuentran adheridos al tracto que forma el sistema OX-GS.

Cada vía nerviosa contiene numerosos microtúbulos y ocasionalmente una vesícula de neurosecreción.

Con el microscopio de luz, Durand (1956), describe en el acodil, dos clases de cuerpos celulares neurosecretorios en el OX, un tipo de célula de 60 micras de diámetro, que contienen vesículas neurosecretoras de 140-160 nm de diámetro y el segundo tipo de células mide 70 micras de diámetro con vesículas neurosecretoras de 140 a 160 nm o hasta 100 nm.

Andrew y Saleudin (1978), apoyan la sugerencia de que estas vesículas neurosecretoras pueden ser lisosomas, además de que uno de estos cuerpos, exhibe una fluorescencia que sugiere un producto del tipo de las catecolaminas. Ya que estas estructuras no son características de las terminaciones del sistema OX-GS, es probable que muchos cuerpos celulares en la región del órgano X, no sean parte del sistema OX-GS.

### III. MORFOLOGIA DEL TALLO OCULAR

El sistema visual de los crustáceos está formado por ojos compuestos. Se llama ojo compuesto al que está formado por estructuras conocidas como omatidios. Cada ojo tiene entre 2000

Los omatidios constituyen la unidad funcional del ojo (Nassel, 1976). Cada omatidio es una estructura alargada, formada por cinco tipos de células. La porción más superficial de cada omatidio está formada por la córnea. Cada córnea es secretada por cuatro células corneáneas, unidas en su base a los conos cristalinos, que son estructuras de forma cilíndrica que van desde la córnea hasta la retinula, conformando el sistema dióptrico del omatidio.

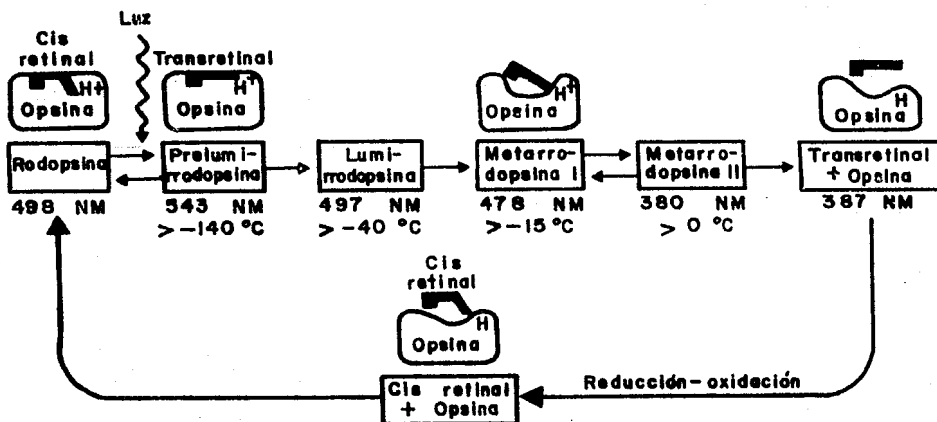
Por debajo del cono cristalino se localizan de 8 células retinulares que forman los fotorreceptores. Siete células retinulares también llamadas R1 a R7, se pueden dividir en dos subgrupos en base a la orientación de sus microvellosidades en R1, R2, R5 y R6; están orientadas verticalmente, en tanto que R3, R4 y R7 presentan un arreglo horizontal; se ha propuesto que las dos direcciones que presentan las microvellosidades en el rabdomo, implican un mecanismo para analizar el vector E de la luz polarizada. (Waterman y Fernández, 1979).

La octava célula retinular o R8 se encuentra más diferenciada que las otras, formando un pequeño rabdomo separado con microvellosidades horizontales, situadas distalmente a la omatidia, Waterman (1977), Hafoor y Tokarski, (1979).

En la membrana del rabdomo es donde se encuentra localizado el pigmento fotosensible, (Wald, 1967, 1969; Fernández y Nickel, 1966). Es en este sitio donde, por efecto de la luz, la rodopsina se transforma en metarrodopsina, la cual presenta fluorescencia intrínseca. No hay intermediarios o bien estos son poco estables y la capacidad para cambiar de metarrodopsina a

rodopsina, varía de acuerdo con la longitud de onda que estimule al ojo (Cronin y Goldsmith, 1984). La rodopsina es un pigmento presente en los bastones de vertebrados, contiene cis-11-retinal como cromóforo, iniciando así una serie de cambios químicos en ambos componentes del pigmento, regenerando el estado inicial mediante un ciclo.

La rodopsina, tal como se ha comprobado con trabajos de laboratorio, cambia de conformación al interactuar con la luz. Luego de varias etapas de un ciclo, la molécula vuelve a su forma inicial. El ciclo es el siguiente.



El rhabdomo está formado por capas de lípidos y proteínas (Euguchi y Waterman, 1966).

Eguchi y cols (1973), encontraron que en cada retícula hay sensibilidad al violeta y al amarillo, de las siete células, R3 y R4, son más sensibles al violeta en comparación con las otras cinco que lo son al amarillo (Nosaki, 1969; Waterman y Fernández, 1970), y que tienen una longitud máxima de 470 nm. La evidencia al color es congruente con datos de registros intracelulares y con registros ERG (Goldsmith y Fernández, 1968; Wald, 1968).

La transmisión de información visual hacia las estructuras centrales, se lleva a cabo por axones agrupados en el nervio óptico que van de la retina terminal hacia el núcleo óptico del ganglio supraesofágico. En el especie Eragambarus se han descrito 46 fibras visuales, (Wiersma y Yamaguchi, 1966), de las aproximadamente 17000 fibras que constituyen el nervio óptico (Nunnemacher y cols, 1962).

De las fibras que responden a estímulos visuales están las fibras de acción sostenida, las cuales se activan al iluminarse el ojo. Existen también fibras que se activan espontáneamente en la oscuridad y fibras que detectan un movimiento rápido de aproximación, así como fibras que se activan con la aplicación de luz monocromática de 430 a 450 nm (Wiersma y Yamaguchi, 1967; Treisman y Larimer, 1970; Woodcock y Goldsmith, 1970). Además de los axones sensitivos y motores, se han identificado en el nervio óptico fibras de tipo secretor, que terminan tanto en los diferentes ganglios, como en la GS.

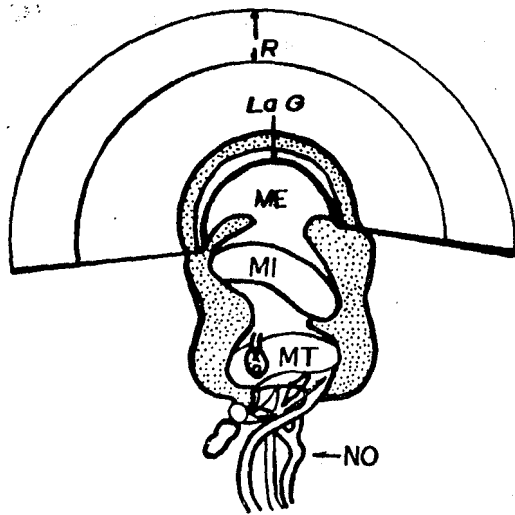
Otra estructura del tallo ocular es la lámina ganglionar. En los decápodos forma una masa relativamente delgada con al menos 4 capas de neuronas distinguibles, presionadas hacia la base de la omatidia. Existe una convergencia ordenada de axones de primer orden hacia los de segundo orden de mayor tamaño para cada omatidia y una capa de células ganglionares a lo largo de la superficie exterior, pero ninguno de los axones de las células retinulares atraviesa la lámina ganglionar.

A esta estructura, le siguen la médula externa y la médula interna formadas de neuropilos dispuestos en capas.

Existen dos grupos de axones que van de la médula terminal hacia el ganglio cerebroides a lo largo del tracto que forma el nervio óptico de la mayoría de los decápodos, el número total de axones es aproximadamente 6000 en cada ojo.

Las células de tipo R6 y R7 tienen axones más allá de la médula externa. Las terminaciones del axón retinular son formas abultadas que se localizan verticalmente a la lámina ganglionar y con axones verticales entre los cuales tienen una región correspondiente con muchas dendritas.

En general, hay poca diferencia intergenérica en la morfología del tallo ocular dentro del grupo de los llamados acociles (Waterman y cols, 1982).



250 $\mu$

Figura 3. Esquema de un corte longitudinal del tallo ocular de acoril Procambrianus en el que se señalan los principales componentes R: retina LaG: lámina ganglionar ME: médula externa MI: médula interna MT: médula terminal NO: nervio óptico OX: órgano X. La zona sombreada representa las regiones en las que localizan los cuerpos celulares.

#### IV. FOTOFÍSICA DE LA VISIÓN, PIGMENTOS VISUALES EN EL ACOCIL.

El pigmento visual localizado en el rabdomo de los ojos compuestos de los crustáceos es la rodopsina, siendo su cromóforo 11-cis-retinal. Al igual que muchos vertebrados de agua dulce, los acociles poseen también un pigmento visual conocido como porfiropsina con cromóforo 3-dehidroretinal (Wald, 1968; Suzuki y cols, 1984).

La proporción de porfiropsina con respecto a la cantidad total de pigmento visual, varía de acuerdo con la estación del año en que se realiza la medición de este pigmento: se reduce cuando la temperatura se mantiene a 25°C con iluminación constante, pero no se modifica en la oscuridad constante o a temperaturas de 10°C sin importar el patrón de iluminación (Suzuki y col, 1985).

La porfiropsina absorbe longitudes de onda más largas que la rodopsina y su presencia representa probablemente una adaptación al ambiente lumínico de agua dulce, ya que la distribución espectral de la luz en el agua dulce, se sitúa en longitudes de onda mayores a las encontradas en los ambientes marinos y terrestres (Bridges, 1972; Knowles y Datnall, 1977).

El estudio que con mayor frecuencia se ha hecho de la sensibilidad espectral en crustáceos ha sido con base en técnicas electroretinográficas, esto es, analizando la amplitud de la respuesta eléctrica de los fotorreceptores retinianos a la luz (Goldsmith, 1986).

Goldsmith y Fernández (1968), encontraron valores de respuesta ERG entre 300 y 600 nm, al comparar las características de sensibilidad espectral en 4 especies de crustáceos. Wald (1962, 1968) encontró evidencias electrofisiológicas en los ojos de acociles *Procambarus*, de la existencia de más de un pigmento visual.

CRUSTACEO (nombre vulgar)	SENSIBILIDAD MAXIMA (nm)	OBSERVACIONES
<u>Porcellio scaber</u> (cochinilla)	515 (+)	Poseen sistema visual mono cromático y su valor de sensibilidad espectral no se modificó por adaptación a la luz roja.
<u>Callinectes sapidus</u> (jaiba común)	505 (+)	
<u>Palaeometes pululosus</u> (cangrejo)	550-555 (+)	Con adaptación a la luz roja-amarilla se descubre una respuesta al UV con una sensibilidad max. de 380 nm. Es muy probable que los pigmentos de 550-555 y de 380 nm estén localizados en diferentes células receptoras.
<u>Orconectes virilis</u> (acocil)	565-570 (+) (++)	Con adaptación a la luz roja intensidad de estímulo cercana al umbral del registro ERG (50 v), aparece un segundo pico de sensibilidad entre los 425 y 435 nm. (+++).
<u>Procambarus clarkii</u> (acocil)	570-600 (++++)	Con adaptación a la luz roja se encuentra un pico de sensibilidad en 435-440 nm; con adaptación a la luz azul, la sensibilidad máxima es de 575 nm.
(+)	Goldsmith y Fernández, 1968.	
(++)	Kennedy y Bruno, 1961; Kong y Goldsmith, 1977.	
(+++)	Wald, 1968.	
(++++)	Fujimoto y cols., 1966.	

Características de sensibilidad espectral en algunos crustáceos. Los datos reportados de estas investigaciones, fueron obtenidos con técnicas de registro electrofisiológicos.



Wald (1967) extrajo dos pigmentos fotosensibles, tanto en Procambarus como en Arconectes. Uno con una longitud máxima de 596-562 nm y otro con una longitud máxima entre 510 nm. Wald (1968) propuso al primer pigmento como el receptor al verde-amarillo, sin poder aclararse la función del segundo pigmento con longitud máxima de 510 nm.

Nosaki (1969), utilizando la técnica de registro intracelular, identificó dos grupos de células retinulares en el ojo del acocil Procambarus, un tipo predominante en el verano que responde a longitudes de onda de 600 nm y otro, menos común, que responde a una longitud de onda máxima de 460 nm. Durante el invierno, la mayoría de las células tienen una sensibilidad máxima de 560 nm.

Waterman y Fernández (1970), con registros intracelulares, encuentran que de 91 células registradas, 17 respondieron a la aplicación de luz violeta (440 nm), y 74 respondieron a la luz de color amarillo-naranja (594 nm).

Cummins y Goldsmith (1981), marcaron con el colorante vital amarillo lucifer, las células de la retina del acocil Procambarus, encontrando que el cuerpo celular del fotorreceptor que responde al color violeta, se localiza en la octava célula retinular y las células que responden al color verde, son las que contribuyen a formar el rabdomo principal constituido por las células retinulares de R1 a R7.

La presencia de dos tipos de fotorreceptores con diferente sensibilidad espectral, también se ha observado en el acocil mediante la realización de curvas de sensibilidad espectral para 4 neuronas de acción sostenida del nervio óptico de Procambarus clarkii. Después de la adaptación a la oscuridad, la longitud de onda máxima fue de 570-572 nm, la adaptación a la luz suprime la sensibilidad de los fotorreceptores al color verde-amarillo alternando el patrón de descarga de las neuronas y pone al descubierto una respuesta para una longitud de onda máxima de 445 nm. Estos datos sugieren que las fibras de acción sostenida puedan llevar información compatible con la visión en color (Trevisio y Larimer, 1970; Woodcock y Goldsmith, 1970).

#### V. PIGMENTOS RETINIANOS ACCESORIOS.

El ojo compuesto de los crustáceos contiene 3 tipos de células pigmentarias accesorias o protectoras, dos de estos pigmentos pueden experimentar migraciones relacionadas con el nivel de iluminación (Meinholz, 1961).

La función de los pigmentos retinianos accesorios es la de modular la cantidad de luz que reciben los elementos fotosensibles del ojo compuesto de los artrópodos. Las evidencias han sido evaluadas principalmente en insectos y en algunos crustáceos. Los gránulos del pigmento distal se encuentran localizados a todo lo largo de los conos cristalinos y los gránulos de pigmento proximal se localizan en las células retinulares, alrededor del rabdomo. Los gránulos del pigmento accesorio reflector también llamado tapetum, reflejan la luz

blanca y transmiten la luz. Este y en el acocil, su posición es constante a pesar del nivel de iluminación. Este pigmento se encuentra situado en la membrana basal y está formado por cristales de guanidina (Kong, 1977).

El pigmento distal y el proximal ocupan diferentes posiciones según la intensidad de iluminación. Si esta es intensa, el pigmento distal migra desde la córnea hasta la base de los conos cristalinos, y el proximal migra desde la membrana basal hasta la zona nuclear de las células retinulares cubriendo prácticamente el omatidio. Si la intensidad luminosa disminuye, ambos pigmentos se retraen, el distal hacia la córnea y el proximal por debajo de la membrana basal. De Bruin y Crisp (1957) realizaron experimentos en donde se adoptaba a grupos de acocillos a diferentes condiciones de iluminación y después se cortaban los tallos oculares, para medir directamente la posición de los pigmentos retinianos proximal y distal. Encontraron un aumento en la sensibilidad a la luz durante la adaptación a la oscuridad con un curso temporal similar al de la migración de los gránulos del pigmento proximal y sin relación con la migración del pigmento distal. Shaw (1969), al realizar registros intracelulares de células retinulares, concluyó que la posición del pigmento distal en adaptación a la luz, permite que cerca de la mitad de la luz que se incide sobre un rabdomo, provenga de la omatidia vecina. Stavenga (1979) observó que el tamaño del área luminosa observada en la PP de los ojos de los acocillos indica el movimiento relativo de los pigmentos retinianos protectores a lo largo del eje omatidial. Aréchiga y cols (1974) observaron los

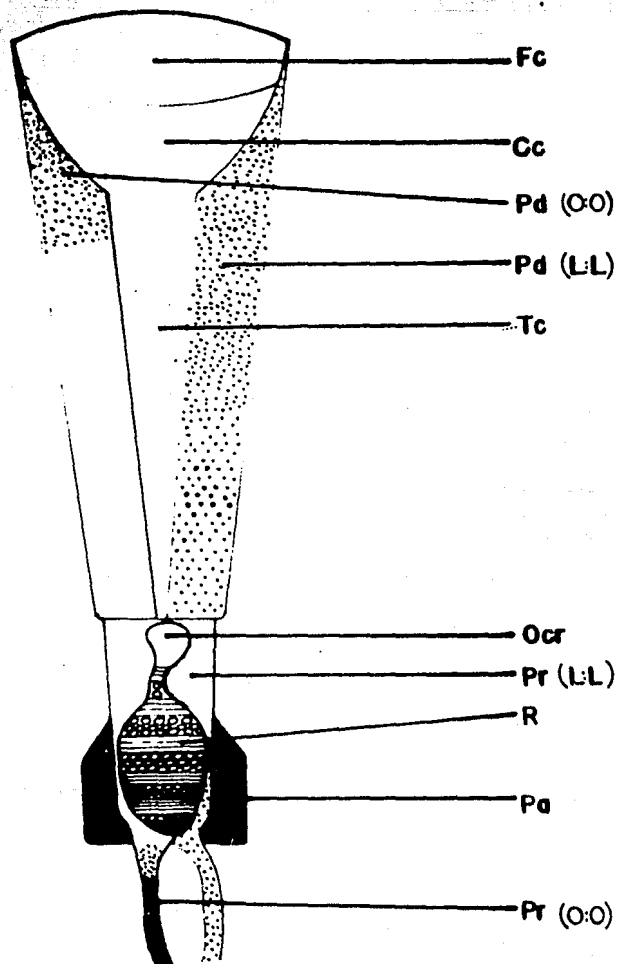


Figura 4. Diagrama de la posición de los pigmentos de adaptación a la oscuridad (L:L) (derecha) y adaptación a la luz (O:O) (izquierda). Fc: fovea centralis; Cc: cornea; Pd: pigmento distal; Tc: tejido conectivo; Ocr: ocrina; Pr: pigmento reticular; Pa: pigmento asociado (tomada Kong y Goldsmith, 1977).

cambios en el número de facetas claras reflejadas en la pseudopupila (PP) cuando se incide sobre el ojo un haz de luz y describieron dos etapas en el incremento de respuesta hacia la luz durante la adaptación a la oscuridad. En la primera etapa ocurre la síntesis de los pigmentos fotosensibles, y en la segunda, ocurre la migración de gránulos de los pigmentos retinianos accesorios. Aréchiga y cols (1974), comparando los resultados obtenidos al medir el Área de PP y la amplitud del ERG, encuentran que cuando el acodil se coloca en la oscuridad, el Área de brillo del ojo aumenta gradualmente, lo mismo que la amplitud del ERG.

Este aumento ocurre durante los primeros 20 minutos, tiempo durante el cual el Área de brillo de la PP, se ve aumentado, pero en mucho menor proporción que el aumento cuando el ojo se encuentra completamente adaptado a la oscuridad.

En condiciones de iluminación continua, el Área de brillo de la PP disminuye, y la amplitud del ERG también. La reducción del ERG es mayor que la reducción del Área de brillo de la PP. Por otra parte, la privación prolongada de la luz en el ojo compuesto del acodil, suprime la respuesta normal de los pigmentos retinianos accesorios a la luz (Fuentes-Pardo y García, 1979). Por otra parte, la extirpación del ganglio supraesofágico da como resultado la paralización de los pigmentos retinianos accesorios en una posición de adaptación a la oscuridad, la cual persiste por varios días (Aréchiga y Wiersma, 1969).

Los mecanismos que controlan la posición de los pigmentos accesorios, son diferentes: el pigmento proximal, se comporta como un efector independiente. En estudios realizados con ojos aislados, se observó que al inducir destellos luminosos se provocaba la migración de los gránulos de pigmento proximal como una reacción casi inmediata a la aplicación de la luz. (Olivo y Larsen, 1978; Frisvold y cols, 1979). Mientras el mecanismo que controla la migración del pigmento distal se encuentra bajo la MDPD. (Molabola, 1961).

Frisvold y cols, (1977), mencionan que los microtúbulos juegan un papel importante en la migración de los pigmentos retinianos accesorios.

Estos autores encuentran la presencia de microtubulos longitudinales en las células retinulares y en sus axones. En estos experimentos al inyectar colchicina, en tallos oculares de accosiles, no se provocó la migración de los pigmentos hacia un estado de adaptación a la luz, contrario a lo que sucede cuando la colchicina se inyecta en los tallos oculares de Limulus en donde se provocó que los pigmentos retinianos se movilizan hacia un estado de adaptación a la luz. (Miller y Cavthon, 1974; Miller, 1975). Por lo tanto, a pesar de que los microtubulos tal vez contribuyen a mantener a los pigmentos retinianos accesorios en un estado de adaptación a la oscuridad, parece ser que existe otro sistema que moviliza los pigmentos, durante la adaptación a la luz. Existe un incremento que induce por la luz en la concentración intracelular de un ion específico, que sirve como eslabon inicial entre la respuesta visual a la luz y la migración

de los pigmentos retinianos accesorios. El sodio y el calcio están involucrados en la respuesta a la luz en las células retinulares (Stieve, 1973; Wulf y Mueller, 1973; Brown y Blinks 1974).

De estos dos iones, el calcio puede ser un candidato adecuado que permita la interacción entre la luz y la migración del pigmento. Se sabe que el calcio sirve como acoplador intracelular en la activación de la motilidad muscular y no muscular.

#### VI. RITMOS CIRCADICOS.

A consecuencia del movimiento de rotación de la tierra, los seres vivos que habitan este planeta están expuestos a fluctuaciones periódicas en las diversas modalidades de la energía ambiental.

Estos ritmos son denominados circádicos o circadianos (circa, alrededor; días, día) (Halberg E. 1959).

Gran parte de las funciones vitales de muchos seres vivos, presentan esta ritmicidad. El significado funcional de estos ritmos es múltiple. En general ejercen una acción adaptativa de índole anticipatoria, que optimiza la relación temporal entre el nivel de la actividad fisiológica y las condiciones energéticas ambientales. Todos los ciclos circádicos presentan características comunes, las cuales se mencionan a continuación:

Son endógenos, esto es, la amplitud de los ciclos persiste durante varios días en condiciones ambientales constantes (Aschoff, 1960).

La duración del período circádico no es exactamente de 24 horas. Varían dentro de una gama de 22 a 27 horas, dependiendo del ritmo estudiado y de las condiciones en las que se realiza el estudio.

En condiciones aperiódicas, la amplitud de las oscilaciones circádicas se emortigua gradualmente y llega a un tope que se mantiene un tiempo determinado, para ir disminuyendo paulatinamente y desaparecer, sin embargo, es posible restablecer un ritmo circádico incluso mediante la aplicación de estímulos breves.

Las variaciones ambientales influyen de manera diferente según la fase del ciclo circádico que presenta la actividad en el momento de recibir el estímulo.

La frecuencia de oscilación es función de las características de la iluminación ambiental. Aschoff postula una relación empírica "Ley circádica", o "Ley de Aschoff", según la cual para los animales de hábitos diurnos, el período de actividad se acorta bajo iluminación constante, y se alarga en oscuridad continua. En animales de hábitos nocturnos ocurre lo contrario.

Dentro de ciertos límites, las oscilaciones circádicas manifiestan la suficiente plasticidad como para adoptar ritmos distintos al nictemeral, obedeciendo a frecuencias impuestas desde el exterior, y que persisten una vez desaparecida la fluctuación externa sincronizante (Aschoff, 1965). La plasticidad es susceptible a la acción de agentes ambientales no fotónicos (sonoros) (Henaker, 1966), (temperatura) (Eskin, 1971).



## VII. RITMO CIRCADICO EN EL ACOCIL.

Welsh (1934-1941) estudió un ritmo en el diámetro de la PP utilizando como índice, la posición de los pigmentos retinianos accesorios, proximal y distal. Estos estudios sugirieron que el ritmo observado podría atribuirse a la variación regular en la actividad de centros nerviosos inhibitorios, los cuales causarían una variación en la cantidad de hormona que lleva los pigmentos a una posición de adaptación a la luz, y la cual es almacenada y liberada por la GS.

Trabajando en acociles replantados con microelectrodos colocados en forma permanente en diferentes elementos del sistema visual, se puede demostrar la existencia de cambios periódicos en la amplitud del ERG y de la frecuencia de descarga de las interneuronas que integran la formación sobre la intensidad luminosa o "fibras de acción sostenida" (Aréchiga y Wierema, 1969). Estos cambios pusieron de manifiesto una mayor sensibilidad a la luz durante la noche que durante el día. Más tarde se comprobó (Aréchiga y cols, 1973b) que los cambios de actitud del ERG correspondían a un verdadero ritmo circádico cuyo periodo dependía de la cantidad de luz que recibiera el animal. Por otra parte (Aréchiga y Fuentes, 1970), se demostró la estrecha correlación que existe entre la posición de los pigmentos retinianos accesorios y la amplitud del ERG a lo largo del nictámero.

Se ha propuesto que las lesiones realizadas en distintas regiones del ganglio cerebroide provocan modificaciones en la amplitud y el periodo del ritmo circádico ERG del acocil

(Barrera-Hera, 1976). Este autor observó que el ritmo persiste, aunque disminuido, después de la destrucción del protocerebro, del deutocerebro o del ganglio cerebroide en su totalidad y que algo comparable se presentaba en el ritmo de la pseudopupila.

Page y Larimer (1975b) encontraron que la sección de las comisuras circunsofágicas no interfería con el ritmo circádico de amplitud electroretinográfica o con su sincronización. Sin embargo, la ritmicidad desaparecía si se seccionaba el nervio óptico. Los resultados sugirieron que el origen de la oscilación circádica se encontraba en el ganglio supraesofágico y que se acopla al ojo a través del nervio óptico. El hecho de que la bisección del ganglio cerebroide abole la ritmicidad circádica en ambos ojos, apoyaba estas suposiciones; por otro lado los resultados obtenidos con registros bilaterales de la amplitud del ERG tanto de animales intactos como lesionados sugirieron que el ritmo en los dos ojos se encuentra acoplado por un mecanismo central de tipo neural. La persistencia del ritmo circádico ERG en tallos oculares seccionados de acocil fue interpretado como el resultado de la actividad periódica se ve influida pero no queda determinada por la acción del sistema nervioso (Sánchez y Fuentes-Pardo, 1977). Los autores observaron sólo algunas modificaciones en el ritmo electroretinográfico del ojo aislado con respecto al que se obtiene de animales integros.

Finalmente, Fuentes-Pardo y Ramos-Carvajal (1983) encuentran que la respuesta eléctrica de los fotorreceptores visuales del acocil Procanbarus bouvieri tiene un ritmo circádico con una duración de 23.5 horas cuando se registra en condiciones de

ocurrido y temperatura constante y que ante la aplicación de un estímulo luminoso único, se presenta un adelanto o un atraso en la fase del ritmo que dependen de la hora circádica en la que se aplica el pulso.

## FUNDAMENTO DE LA HIPOTESIS

El ojo compuesto del acocil está formado por células fotorreceptoras, las cuales captan señales luminosas de diferente intensidad y longitud de onda. Esto es posible ya que el ojo compuesto contiene dos pigmentos fotosensibles: la rodopsina que absorbe longitudes de onda corta (465 nm) como el verde-amarillo y la porfiropsina que absorbe longitudes de onda mayores a (600 nm), como el rojo. La cantidad de luz que llega al rhabdoma está modulada por los pigmentos retinianos accesorios (proximal, distal y reflector).

La movilización pigmentaria ocurre gracias a la liberación de un factor hormonal de la GS y a un reflejo neural que se desencadena directamente por la aplicación de luz.

La posición de los pigmentos retinianos (proximal y distal) se evalúa indirectamente a través del Área de brillo que conforma la PP.

Se sabe que la luz blanca es capaz de inducir la liberación de por lo menos un factor hormonal del sistema OX-GS, que provoca la movilización de los pigmentos retinianos, distal y proximal hacia una posición de adaptación a la luz. La inyección de extracto de tallo ocular produce este mismo efecto.

## HIPOTESIS

Si la luz blanca moviliza los pigmentos hacia una posición de adaptación a la luz, es probable que la luz monocromática provoque un efecto similar.

Si la aplicación de luz blanca estimula la liberación del FIAL contenido en GS, es probable que la luz monocromática provoque un efecto similar.

Si la luz monocromática aplicada sobre el ojo compuesto es capaz de liberar al FIAL contenido en la GS, entonces la inyección de extractos de acociles previamente iluminados con luz monocromática, provocará en un acocil adaptado a la obscuridad, una reducción en el tamaño del área de la PP que dependerá de la longitud de onda utilizada.

Si la concentración de FIAL en la GS varía circádicamente, es probable que los efectos que provoque la aplicación de luz monocromática, dependan de la hora en que se realiza el experimento.

## OBJETIVOS

Para someter a prueba la hipótesis propuesta, se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Determinar la capacidad que tiene la luz monocromática aplicada continuamente sobre el ojo compuesto del acocil para movilizar los pigmentos retinianos accesorios (PRA).
- 2) Estudiar el efecto que provoca la inyección de tallos oculares de acociles adaptados a la oscuridad y a la luz, sobre acociles testigo.
- 3) Determinar la capacidad que tiene la aplicación de luz monocromática para provocar la liberación del FIAL sintetizado y liberado en el sistema OX-GS.
- 4) Observar el efecto de estas maniobras experimentales cuando se efectúan a diferentes horas del día.

## MATERIAL Y METODO

Se trabajó con 175 acociles adultos en etapa de internuda, sin distinción de sexo, procedentes de Uruapan, Michoacán, con un peso aproximado de 30 a 40 grs y un tamaño de 8 a 12 cm.

Durante su estancia en el laboratorio, los acociles se mantuvieron en tinas con agua aerzada a una temperatura de 18°C a 20°C y en condiciones de fotoperiodo de 12 horas de luz (6:30 a 18:30 hs) y 12 horas de oscuridad (18:30 a 6:30 hs).

Los acociles se alimentaron tres veces por semana con zanahorias y lombrices de tierra.

La fase experimental se dividió en cuatro etapas:

En la primera, se midieron los cambios en el número de facetas claras PP (lo que nos permitía conocer, de manera indirecta, la posición de los pigmentos retinianos proximal y distal), cuando a 5 grupos de acociles (n=5) se les aplicó en forma continua, luz blanca o luz monocromática de diferente longitud de onda (445, 555 y 670 nm) con la misma intensidad (400 lux). Una vez que se iniciaba la aplicación de la luz, se hicieron mediciones cada 10 minutos con un microscopio estereoscópico, midiendo el tamaño de la PP. El experimento concluyó cuando el número de facetas claras no mostraba cambios durante 30 minutos. Los experimentos se analizaron, construyendo una gráfica con los valores obtenidos a lo largo del tiempo.

La luz monocromática se generó a través de un sistema de iluminación de luz blanca (American Optical, modelo 650), provisto de un filtro Wratten (Kodak 89B) para eliminar la

radiación infrarroja. A este sistema se le acoplaron los filtros correspondientes para la emisión de luz en color: color azul (465 nm), Wratten Kodak CCG; color verde (565 nm), Wratten Kodak CCG; color rojo (630 nm) filtro de interferencia color diel (Edmund Scientific Co.). Para uniformar la intensidad, se usaron filtros Wratten Kodak neutros de densidad variable. La intensidad se calibró con un fotómetro Li-Cor-Inc. (Modelo Li-195E, Q/R/F).

En la segunda etapa de nuestros experimentos, evaluamos el efecto provocado por la aplicación de extractos de talle ocular de acociles expuestos a diferentes condiciones experimentales, sobre acociles previamente adaptados a la oscuridad (acociles testigo).

Los extractos provenían de acociles adaptados a la luz y acociles adaptados a la oscuridad y se elaboraron de la siguiente forma:

Una vez que se extinguió a ambos ojos del acocil, eran macerados en un mortero, agregando acetona y cloroformo; cuando estas sustancias se evaporaban, se añadían 0.2 ml de solución Van Harreveld a temperatura ambiente. Estos extractos (2 tallos oculares en 0.2 ml de solución Van Harreveld) se inyectaban a nivel del cefalotorax por medio de una jeringa para insulina a los acociles testigo.

Los resultados de estos experimentos se analizaron contruyendo gráficas con los valores obtenidos contra el tiempo.



En la tercera etapa se observó el efecto que provocaba la inyección de extractos de tallo ocular de acociles mantenidos durante 12 horas en oscuridad y después irradiados con diferente longitudes de onda (las mencionadas anteriormente), durante 30 segundos, con una intensidad de 650 lux, que fue la misma para los 3 casos.

Los resultados obtenidos se analizaron construyendo gráficas de los valores contra el tiempo.

En la cuarta etapa, se hicieron las mismas maniobras experimentales que en la etapa anterior, pero a diferentes horas del día (12:30, 18:30 y 00:30 horas), y los resultados se analizaron de la misma forma descrita en las etapas anteriores.

## RESULTADOS

### "Curvas de adaptación a la luz monocromática"

Para la realización de estos experimentos, se utilizaron acociles previamente adaptados a la oscuridad. Una vez que los acociles se encontraban en dicha condición, se incidían diferentes longitudes de onda, luz roja (630 nm), luz verde (565 nm), luz azul (465 nm), luz blanca, con una intensidad de 400 lux y una duración de aproximadamente 100 minutos o hasta que el valor de la respuesta no se veía modificado.

La Figura 5 muestra los resultados en el Área de la PP al incidir luz blanca. Se puede observar que durante los primeros 40 minutos, el Área de la PP disminuye considerablemente hasta alcanzar un valor de un 50%; y en los siguientes 10 minutos disminuye hasta un 60%. En este momento el valor del Área de la PP se estabiliza y no hay ningún cambio.

En los experimentos en los que se incidió luz roja, se puede observar que en los primeros 50 minutos, la disminución en el Área de la PP es menos pronunciada que la provocada por la luz blanca, sin embargo, en los siguientes 10 minutos hay una disminución considerable hasta alcanzar un 60% que es donde el valor de la respuesta no se modificó.

Cuando se utilizó luz verde, los resultados observados en el Área de la PP nos indican que hay una disminución considerable los primeros 40 minutos del 23%, luego se puede observar que la disminución es menor en los siguientes 10 minutos. En los siguientes 30 minutos, el valor del Área de la PP permaneció constante en un porcentaje del 26%.

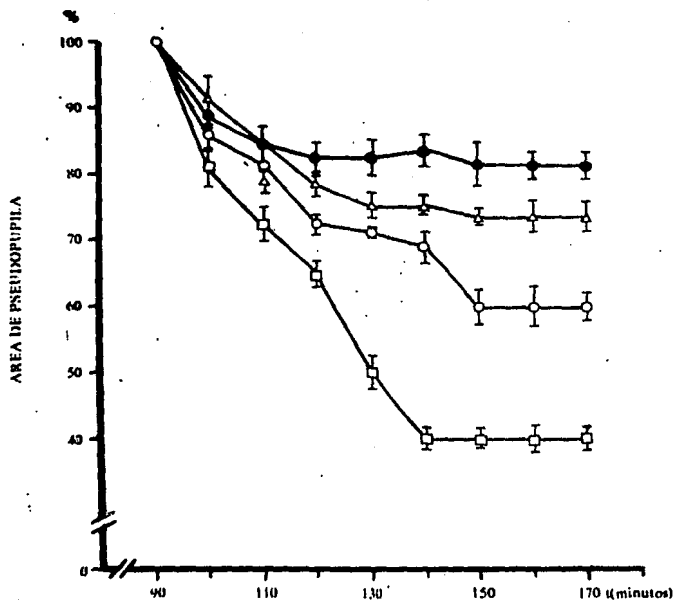


Figura 3. La gráfica muestra los valores obtenidos en el Área de la PP al incidir luz monocromática continua durante 100 minutos.

El trazo inferior indica el efecto provocado al aplicar luz blanca.

El trazo con círculos blancos indica el efecto provocado al incidir luz monocromática roja. El trazo a base de círculos negros indica el efecto al incidir luz azul ( $n=5$ ). La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar.

Al incidir luz azul, se puede observar que el área de la PP se ve disminuida los primeros 30 minutos, llegando a alcanzar un porcentaje del 15%; luego se observa que esta respuesta permanece constante durante 20 minutos. En los siguientes 10 minutos hubo un ligero aumento y luego una disminución hasta llegar al 21%, el cual permanece constante.

### "Curvas de adaptación a la oscuridad"

La Figura 6 muestra los resultados de los experimentos en donde los acociles fueron adaptados a la oscuridad.

Al inicio de cada experimento, los acociles recibieron luz blanca por un lapso de 10 minutos con el objeto de que cada animal estuviera en las mismas condiciones experimentales. Después se mantuvieron en oscuridad.

Durante los primeros 10 minutos, tiempo en que se incidió luz blanca con una intensidad de 100 lux, se observó que la PP se ve disminuida considerablemente, llegando hasta un estado de adaptación a la oscuridad. En el momento en que los acociles eran expuestos a la oscuridad, se observó que el área de la PP aumentó durante los primeros 60 minutos, para luego estabilizarse en los siguientes 40 minutos.

Es importante hacer notar que pasado este lapso, se observa un nuevo aumento en el área de la PP y se vuelve a estabilizar, esto, debido a la curva de adaptación a la oscuridad, presentada por los organismos.

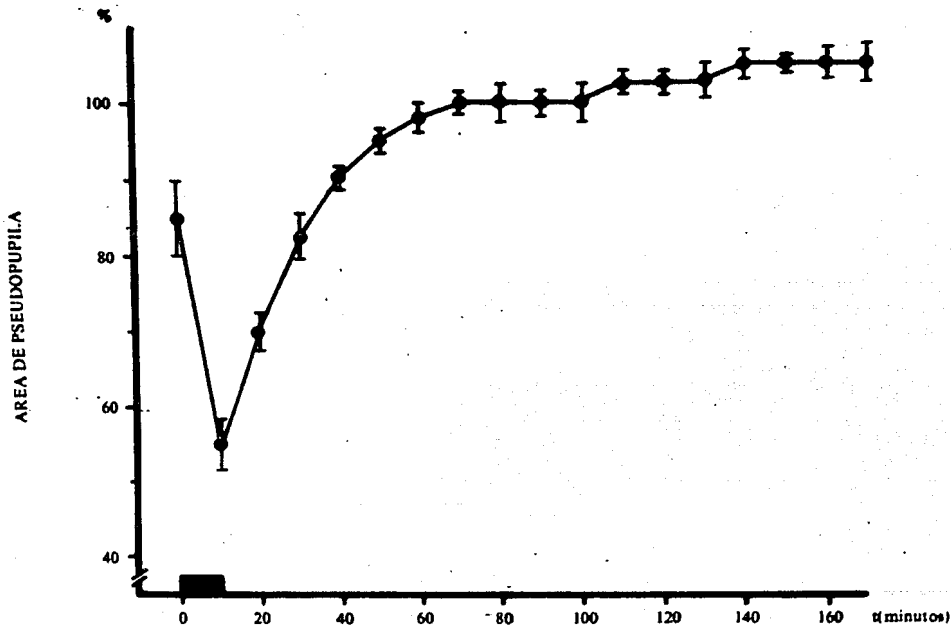


Figura 6. La gráfica muestra los valores obtenidos en el Area de la PP, de un acocil adaptado a la oscuridad. Se observa la cinética que sigue la curva cuando el acocil se está adaptando a la oscuridad. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar y la zona sombreada es el tiempo que se incidió la luz.

### "Efecto provocado por extractos de tallo ocular"

Con estos experimentos se propuso estudiar el efecto provocado por los extractos de tallo ocular de acociles adaptados a la luz y de acociles adaptados a la oscuridad. Estos extractos fueron inyectados a acociles previamente adaptados a la oscuridad, (acociles testigo) con el objeto de observar el cambio que en la PP, provocaba la inyección del extracto.

En la Figura 7 se observan estos resultados. Cuando se aplicó extractos de tallo ocular de acociles expuestos a la luz blanca. Después de cada inyección, se observa un ligero aumento en el área de la PP durante los primeros 30 minutos, después el valor de la respuesta no se modifica. Al aplicar la inyección del extracto de tallo ocular proveniente de acociles adaptados a la oscuridad. Hay una disminución del 39% en los primeros 30 minutos, después la disminución no es tan pronunciada y se observa que en los siguientes 30 minutos el área de la disminución corresponde a 42%.

La Figura 8 muestra los resultados obtenidos en el área de la PP al inyectar extractos de tallo ocular de acociles previamente iluminados con luz azul a diferentes horas del día (00:30, 12:30 y 18:30 horas).

Es importante hacer notar que en los experimentos realizados a las 18:30 horas se observa la mayor disminución en el área de la PP, alcanzando un 48%, en tanto que los experimentos realizados a las 12:30 horas, se provoca una reducción en el área de la PP del 44%. En los experimentos realizados a las 00:30 horas, la reducción provocada fue del 30%.

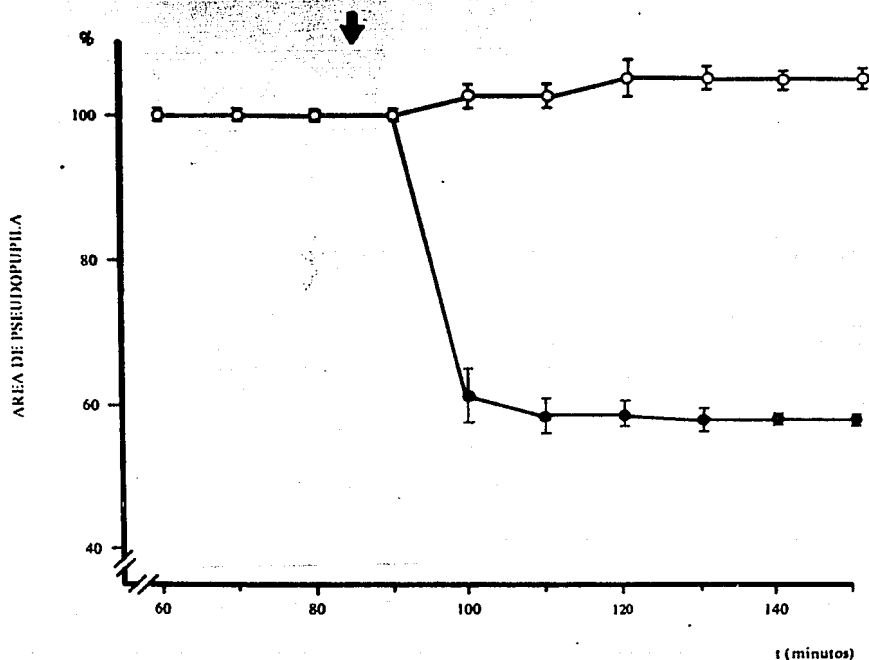


Figura 7. En la gráfica se observan los valores obtenidos en el Área de la PP al inyectar extracto de tallos oculares de acociles previamente adaptados a la luz y a la oscuridad. La flecha indica el momento de la inyección, el trazo inferior corresponde al efecto que provoca la inyección de extracto proveniente de acociles adaptados a la oscuridad; el trazo superior corresponde al extracto de tallos oculares acociles expuestos a la luz blanca (n=5). La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

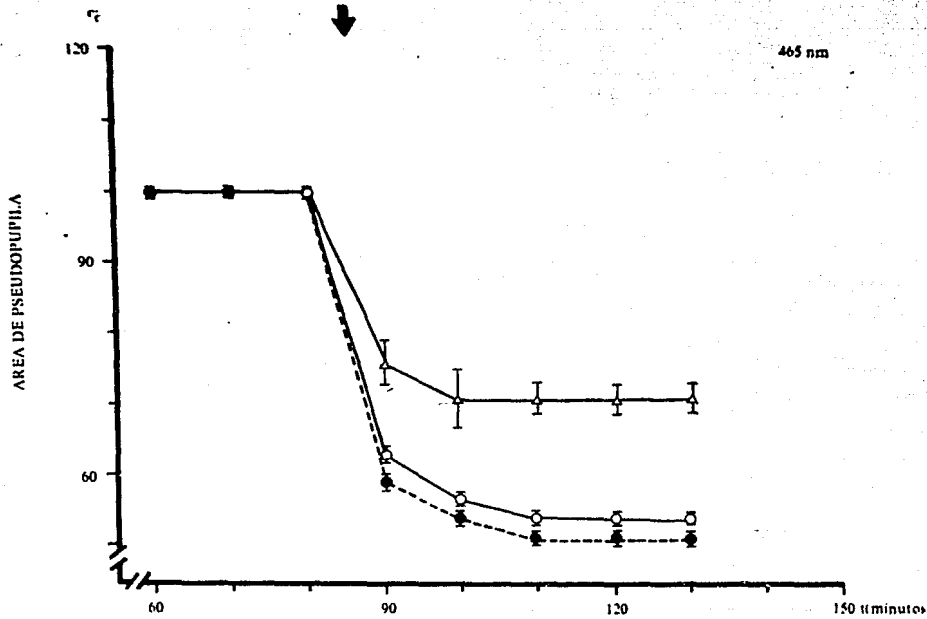


Figura 3. Esta gráfica muestra el efecto provocado por la inyección de extracto de tallo ocular de adociles irradiados con luz azul. La flecha indica el momento de la aplicación del extracto. El trazo superior corresponde a los experimentos realizados a las 00:30 horas; el trazo medio, a los experimentos realizados a las 12:30 horas; y el trazo inferior, a los realizados a las 18:30 horas. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar (n=5).



En la Figura 9, se puede observar los resultados obtenidos en el Área de la PP, al inyectar extractos de tallo ocular de acociles expuestos a luz verde, a diferentes horas del día. El extracto que provocó mayor reducción en el Área de la PP, fue el que se elaboró a las 18:30 horas. Dicho extracto provoca en los primeros 10 minutos, una reducción del 25%, para después seguir disminuyendo, pero en menor proporción que los primeros 10 minutos hasta alcanzar una disminución del 32%.

Por otra parte, en los experimentos realizados a las 12:30 horas, la reducción provocada en el Área de la PP al aplicar el extracto de tallo ocular, fue del 25% en los primeros 30 minutos. En los siguientes 40 minutos se observó que el Área de la PP se mantenía constante con una reducción del 30%.

En los experimentos realizados a las 00:00 horas, la reducción en el Área de la PP alcanza un porcentaje del 23% en los primeros 30 minutos; después se observa que la reducción en el Área de la PP llega a un porcentaje del 22% permaneciendo constante.

En la Figura 10 se observa la reducción en el Área de la PP al inyectar extractos de tallo ocular a diferentes horas del día. Estos extractos fueron preparados con tallos oculares de acociles que estuvieron expuestos a la luz roja. Cuando la aplicación del extracto se realizó a las 00:30 horas, no se observó ningún cambio en el Área de la PP. En los experimentos realizados a las 18:30 horas y a las 12:30 horas, se observó un ligero aumento el Área de la PP. Esto no fue por acción del extracto, sino por la cinética que tiene el ojo al adaptarse a la oscuridad.

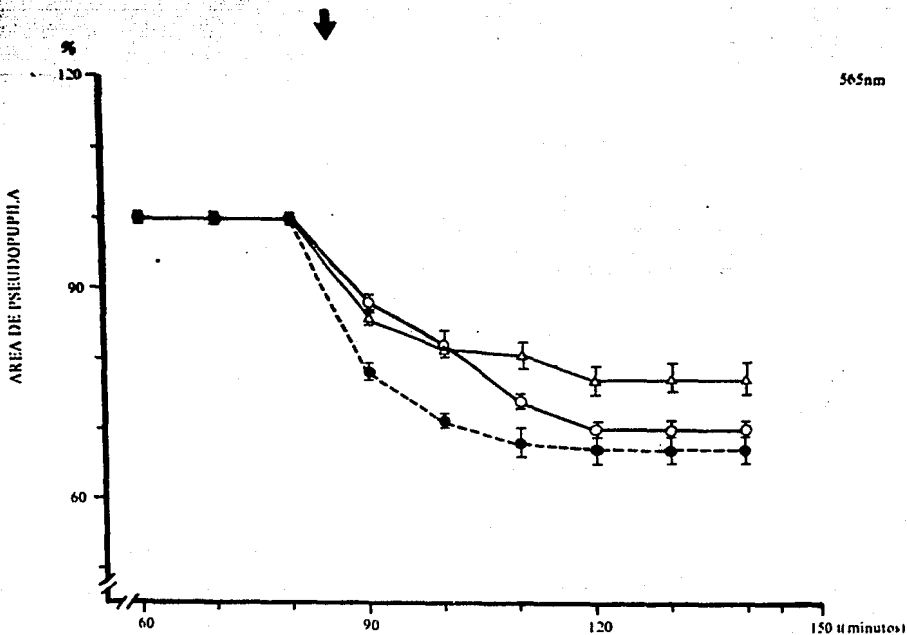


Figura 9. La gráfica muestra el efecto provocado por la inyección de extracto de tallo ocular de aedeos sometidos a iluminación con luz verde. La flecha indica el momento de la aplicación del extracto. El trazo superior corresponde a los experimentos realizados a 00:30 horas. El trazo medio corresponde a experimentos realizados a las 12:30 horas; y el trazo inferior, a los realizados a las 18:30 horas. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar ( $\sigma$ ).

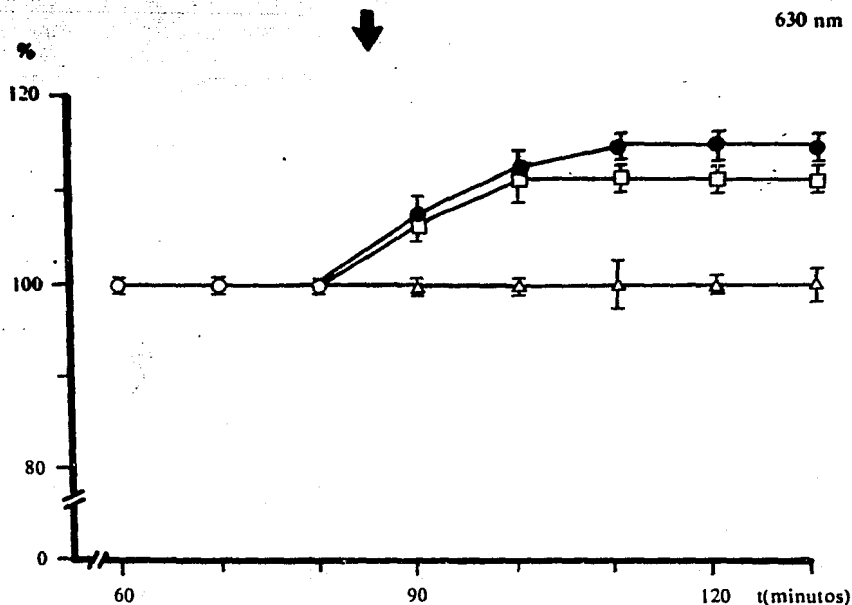


Figura 10. En esta gráfica se muestra el efecto provocado por la inyección de extracto de bala ocular de accediles sometidos a iluminación con luz roja. La flecha indica el momento de aplicación del extracto. El trazo superior corresponde a los experimentos realizados a las 18:30 horas. El trazo medio, a los experimentos realizados a las 12:30 horas; y el trazo inferior corresponde a los realizados a las 00:30 horas. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar ( $\sigma$ ).

En los experimentos donde se inyectaron extractos de tallos oculares de acociles expuestos a diferentes longitudes de onda (465, 565 y 630 nm). A las 12:30 horas se pudo observar (Figura 11) que al aplicar el extracto preparado con tallos oculares que recibieron la luz azul, hubo una reducción en el área de la PP, del 38% y después llega alcanzar una reducción del 48%, en donde se estabiliza.

Al aplicar extractos de tallos oculares de acociles expuestos a la luz verde (565 nm), la reducción en el área de la PP durante los primeros 10 minutos es del 11%, esta reducción sigue hasta llegar al 30% en donde se estabiliza. Por otro lado, al inyectar el extracto de tallo ocular de acociles expuestos a la luz roja (630 nm), se observa un ligero aumento en el Área de la PP, pero no por efecto del extracto, sino por la diálisis que sigue el ojo al adaptarse a la oscuridad.

En los experimentos realizados a las 18:30 horas, encontramos un comportamiento similar a los descritos en los experimentos realizados a las 12:30 horas. Sin embargo, al aplicar el extracto de tallo ocular de acociles expuestos a la luz azul, se pudo ver que la reducción en el área de la PP fue más pronunciada. Durante los primeros 10 minutos, dicha reducción fue del 42% y la reducción final del 59%.

Al aplicar los extractos de tallo ocular de acociles expuestos a la luz verde, se provocó una reducción final del 30% (Figura 12).

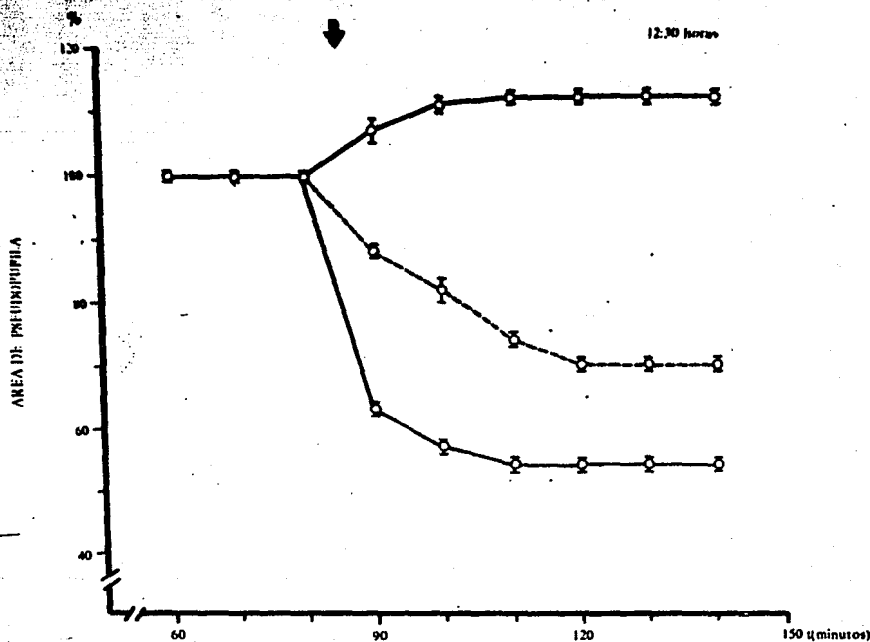


Figura 11. La gráfica muestra los valores obtenidos en el Área de la PP al inyectar extractos de tallo ocular de acociles previamente expuestos a luz monocromática. La flecha indica el efecto provocado por los extractos de acociles que recibieron luz azul. El trazo medio, de los extractos de acociles expuestos a luz roja. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar, (n=5).

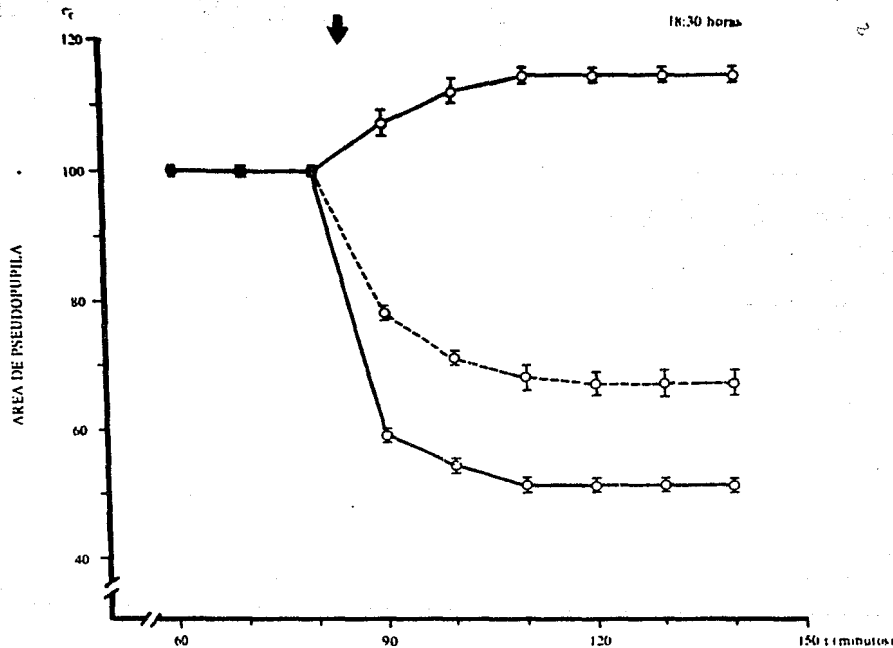


Figura 12. La gráfica muestra los valores obtenidos en el Área de la PP al inyectar extractos de tallo ocular de acciciles previamente expuestos a luz monocromática. La flecha indica el momento de la inyección del extracto. El trazo inferior muestra el efecto provocado por los extractos de tallos oculares de acciciles que recibieron luz azul. El trazo medio, el efecto provocado por los extractos de tallo ocular de acciciles expuestos a luz verde; y el trazo superior, al efecto de los extractos de tallos oculares de acciciles expuestos a luz roja. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar. (mS)

En los experimentos realizados a las 00:30 horas, los extractos de tallo ocular de acociles expuestos a luz roja (630 nm) no provocaron ningún efecto en el área de la PP. Sin embargo, los extractos de tallo ocular de acociles expuestos a luz Verde (565 nm) provocan una reducción en el área de la PP del 23%.

Los extractos de tallos oculares de acociles expuestos a luz azul, fueron los que más redujeron el Área de la PP hasta alcanzar un reducción del 30%.

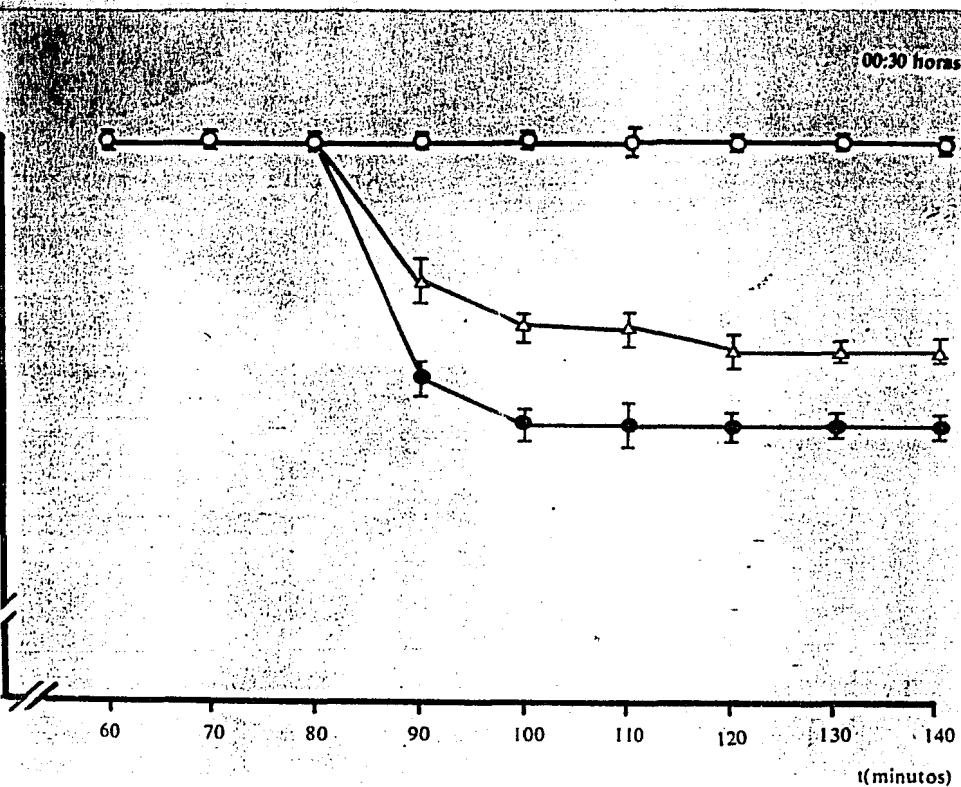


Figura 13. La gráfica muestra los valores obtenidos en el Área de la RR al inyectar extractos de tallo ocular de adociles previamente a puestos a luz monocromática. La flecha indica el momento de la aplicación del extracto de tallo ocular de adociles expuestos a luz azul. El trazo medio muestra el efecto provocado al utilizarse luz verde, y el trazo superior muestra el efecto al utilizar luz roja. La línea vertical corresponde al valor de la desviación estándar. (n=3)



## DISCUSION

En los mecanismos involucrados en la captación de luz en el ojo compuesto del acocil, intervienen una gran cantidad de elementos tanto de naturaleza neural como hormonal.

Dentro del tallo ocular existen múltiples estructuras que participan en el proceso visual destacándose como fundamentales: el cono cristalino, el cual se proyecta hacia la capa de las células fotorreceptoras, adelgazándose en su trayectoria para terminar en punta en la membrana basal, esta estructura permite el paso de una mayor o menor cantidad de luz; ocho células fotorreceptoras, en cuyo interior se lleva a cabo el proceso de fototransducción para longitudes de onda de 510 a 640 nm. De las ocho células fotorreceptoras R0 y R1 son más sensibles al violeta que al amarillo en comparación con las otras cinco células, R2, R3 y R6 son las sensibles al violeta como al amarillo y las células R4 y R7 son más sensibles al amarillo que al violeta (Egami y cols. 1973).

Otras estructuras que participan en el proceso visual son los pigmentos visuales: conos distal, proximal y reflector; la posición de los pigmentos en los conos de los crustáceos cambia de acuerdo con el estado de adaptación en el que se encuentre el ojo. Recordemos que en el acocil, la luz incide a la superficie de los pigmentos proximal y distal de tal manera que ocupan el mayor espacio posible en el eje longitudinal del cono. En condiciones de adaptación a la oscuridad, ambos pigmentos se retraen, el pigmento distal hacia la región cercana a la cornea y el pigmento proximal por debajo de la membrana basal.

Desde 1932 Bennit, describió la migración diurna de los pigmentos retinianos accesorios en los ojos de los crustáceos, y Welsh (1941), caracterizó la naturaleza circádica de estemovimiento. Asociado a éste, en los insectos y crustáceos la luz que se incide sobre el ojo es reflejada en el pigmento reflector y da lugar a una zona brillante en la córnea conocida como PP, cuya área es proporcional a la distancia que guardan el pigmento proximal y distal entre si (Aréchiga 1974; Arechiga y cols. 1974).

Stavenga (1979), observó que el tamaño del área de brillo de la PP, indica el movimiento relativo de los pigmentos retinianos accesorios a lo largo del eje omatidial.

La luz blanca moviliza los pigmentos retinianos accesorios a través de un reflejo desencadenado por la luz o por la liberación del FIAL. Se ha demostrado que la liberación de las hormonas contenidas en la GS es proporcional a la intensidad de luz que se aplica. En los resultados que obtuvimos cuando adaptamos al ojo a la luz monocromática y que mostramos en la figura 5, se puede observar: que la aplicación de luz blanca provoca la mayor reducción en el área de brillo que conforma la PP, esto es debido a que la luz blanca es capaz de liberar todo el FIAL contenido en la GS. Estos resultados son similares a los expuestos por algunos autores (Welsh 1941; Aréchiga y cols. 1974), quienes mencionan que cuando el ojo se encuentra adaptado a la luz se observa una PP pequeña y cuando se encuentra adaptado a la oscuridad se observa una PP grande. En los experimentos donde incidíamos luz monocromática roja (630 nm) la reducción en el área de brillo de la

PP fue menos pronunciada en los primeros minutos en comparación al efecto provocado cuando incidíamos luz blanca. En los siguientes 10 minutos, la reducción fue más rápida, pero sin llegar a alcanzar el valor provocado por la luz blanca. Esto probablemente es debido a que la luz roja no solamente llega a los fotorreceptores sino que una parte de ella es absorbida por los pigmentos retinianos accesorios, en tanto que la luz blanca no se absorbe.

Cuando nosotros irradiamos a los acociles con luz verde (565 nm) ó luz azul (465 nm) la reducción del área de brillo es menos pronunciada a las que se provocan por la aplicación de luz blanca y de luz roja, esto es debido probablemente a que las longitudes de onda corta provocan la liberación del FIAL de la GS en cantidades mínimas y la movilización de los pigmentos es menor que cuando se inciden longitudes de onda larga. Se sabe que la respuesta de la PP a longitudes de onda como el azul y el verde, esta acoplada a los fotorreceptores (Olivo y Chrismer 1979), sin embargo, el hecho de que la magnitud en la disminución sea menor que la que se presenta por la luz blanca y roja hace suponer que los mecanismos de control involucrados sean diferentes. En el año de 1988, Fanjul y cols. estudiaron la sensibilidad espectral del sistema visual del acocil durante las primeras semanas (4-12) de desarrollo observando, que los acociles en sus primeras etapas de crecimiento tienen mayor sensibilidad a la luz ultravioleta, esta sensibilidad va disminuyendo con la edad perdiéndose al llegar a la edad adulta. La respuesta a longitudes de onda larga (verde-rojo) aparece en las etapas tardías de

desarrollo incrementandose progresivamente el verde, alcanzando su máximo en la etapa adulta. Estos descubrimientos han sido interpretados como resultado de un desarrollo asimétrico de dos tipos de poblaciones celulares una responsable de la sensibilidad a longitudes de onda corta, y otra relacionada con la respuesta de longitudes de onda larga.

La sensibilidad espectral está afectada por los estados de adaptación a la luz y a la oscuridad. Solo en un estado de adaptación a la oscuridad los animales adultos presentan sensibilidad a la luz ultravioleta, mientras que en adaptación a la luz ocurre un cambio a la luz roja. Estos cambios de sensibilidad visual son atribuidos tanto a las modificaciones que se presentan en el sistema dióptrico como a los pigmentos retinianos accesorios.

Los resultados que encontramos para las curvas de adaptación a la luz monocromática nos plantearon la posible intervención del sistema OX-GS en las modificaciones presentadas en los pigmentos retinianos accesorios ante la incidencia de luz, por lo que nos propusimos comprobar directamente su participación. Para esto utilizamos acociles testigo, esto es, acociles que se encontraban adaptados a la oscuridad tal y como fue descrito para el acocil Procambarus (Aréchiga 1974) y las especies Lepidoptera (Bernhad, 1960; Posp 1965), es necesario que los organismos que se van a adaptar reciban 10 minutos de luz continua de tal forma que se pueda uniformar el estado inicial de los experimentos. despues, el acocil permanece en la oscuridad cuando menos 60 minutos, hasta que no haya modificaciones en la amplitud de la respuesta por lo

menos durante 30 minutos. Es importante señalar que la pendiente en la curva de adaptación es muy grande los primeros 20 minutos donde se sintetiza el fotopigmento. Esta etapa esta seguida por otra de una velocidad menor que corresponde a la migración de los pigmentos retinianos accesorios.

En escorpiones adaptados a la oscuridad se presenta un incremento gradual de sensibilidad a la luz paralelo a la retracción de los pigmentos retinianos accesorios (Machan, 1968).

Por otra parte se ha observado que en el acocil Orconectes en adaptación a la oscuridad el cambio de sensibilidad a la luz es gradual y se extiende por un periodo de varias horas.

Aréchiga y cols. (1974), correlacionan los resultados desus experimentos al medir el área de la PP y la amplitud del ERG en el ojo compuesto del acocil en un estado de adaptación a la oscuridad observando que dicha área se expande gradualmente y la respuesta eléctrica de las células fotorreceptoras presenta mayor amplitud. En condiciones experimentales de iluminación el área de la PP disminuye mas rápidamente que como lo hace la amplitud del ERG.

Nosotros realizamos experimentos en donde los acociles eran llevados a un estado de adaptación a la oscuridad los resultados son muy similares a los descritos por Aréchiga (1974). Esta maniobra experimental la llevamos a cabo para que los pigmentos retinianos accesorios se encontraran en posición polar a la omatidia y poder observar claramente cualquier cambio a un estado de adaptación a la luz.

En la figura 6 los resultados nos indican una

clara disminución en el área de la PP en los primeros 10 minutos, esto es debido a la aplicación de luz. Después estos organismos fueron mantenidos en oscuridad constante hasta lograr su adaptación.

El papel que desempeñan los pigmentos retinianos accesorios en la fisiología del ojo compuesto de los crustáceos, ha sido motivo de estudio desde finales del siglo pasado. Exner (1891) describió que los pigmentos accesorios en posición de adaptación a la luz aumentaban la agudeza visual y disminuía la fotosensibilidad. El autor menciona que sucedería lo opuesto cuando los pigmentos se encontraran en posición de adaptación a la oscuridad. Conviene señalar que el trabajo de Exner arriba citado ha servido como marco de referencia para investigaciones posteriores en este campo. De Bruin y Crisp, (1957) estudiando diversas especies de crustáceos decapodos, concluyeron que el pigmento distal no participaba en la modulación de la agudeza visual, sólo la migración del pigmento proximal hacia la posición de adaptación a la luz sería paralela al incremento de la sensibilidad.

Aréchiga y cols. (1974) mostraron que las dos fases que muestran los fotorreceptores para adaptarse a la oscuridad se debían a la migración del pigmento distal. Estos autores estudiaron también la adaptación a la oscuridad en otro nivel de la vía óptica y encontraron que las interneuronas visuales se expanden los campos sensoriales una vez que hubiera migrado el pigmento distal. Por otra parte existe una marcada diferencia en el curso temporal de los movimientos inducidos por la iluminación

en cada uno de los pigmentos retinianos accesorios del ojo compuesto de los crustáceos, esta diferencia fue descrita por De Bruin y Crips (1957), en especies marinas como Pandalus montaqui y Leander serratus. Durante la adaptación a la luz el pigmento proximal migra más rápido que el pigmento distal, esta misma característica se ha observado en el acocil de agua dulce Procambarus bouvieri. (Aréchiga y cols. 1973). Otra diferencia se manifiesta en la intensidad luminosa que se requiere para inducir el movimiento del pigmento distal, ya que se requiere de intensidades más elevadas que la requerida para el pigmento proximal esta característica ha sido documentada en el acocil Procambarus bouvieri. (Aréchiga y cols. 1977). Los mecanismos que promueven la migración de los pigmentos retinianos accesorios son muy diferentes. En los primeros estudios que se hicieron al respecto se trató de discernir entre una respuesta refleja del sistema nervioso o bien que se tratara de efectores independientes (Kleinholz, 1966).

Villanueva y cols. (1977), han descrito que en preparaciones aisladas el pigmento distal no responde a los cambios de iluminación lo que descarta toda posibilidad para considerarlo como un efector independiente. Los datos experimentales que indica la naturaleza del control hormonal que se ejerce en los movimientos del pigmento distal son los siguientes: Los movimientos bidireccionales del pigmento distal son mayores que las del pigmento proximal por efecto de iluminación. (Fernlund 1971; Fernández y cols. 1977)

Sin embargo, otros trabajos mencionan que en el acocil, al

seccionar el nervio óptico, se ocasiona la parálisis del pigmento distal en la posición de adaptación de la luz (Page y Larimer, 1975), con base en esta observación se ha postulado que el control del movimiento distal se realiza por vía neural.

Sin embargo, este resultado también se podría explicar como una consecuencia del déficit de abastecimiento hormonal que requiere este efector pigmentario, ya sea por una interrupción de la circulación en la región, ó bien, una interferencia con el transporte axoplasmático en el tallo ocular (Aréchiga 1977). El movimiento del pigmento proximal está controlado por un reflejo activado por la presencia de luz. Esto pudo postularse cuando se midió el cambio del valor en el potencial de membrana de las células retinulares (Olivo y Chrismer, 1980; Ludolph y cols. 1973).

Otra observación, es que en el tallo ocular aislado la iluminación induce los movimientos fotomecánicos en forma similar a como se efectúan in situ, por que el pigmento proximal se comporta como un efector independiente.

Aréchiga (1977) probó que la inyección de extracto de GSen el acocil Procambarus bolivieri no produce efecto alguno sobre la posición del pigmento proximal, lo que estaría en contra de una posible influencia del sistema neuroendócrino sobre este pigmento retiniano.

De acuerdo con las observaciones hechas por Welsh (1939), Arechiga y Fuentes, (1974); Arechiga y cols. (1974), la inyección de extracto de tallo ocular sobre un acocil adaptado a la oscuridad (nosotros le llamamos testigo), provoca una



disminución en el área de la PP que puede alcanzar valores de hasta 60%.

El valor en la disminución en el área de la PP depende de la cantidad de extracto que se inyecte, así como de la posición de los pigmentos retinianos accesorios en el acocil que recibe el extracto. Si el acocil testigo recibe el extracto a las 24 horas la disminución será mayor que si el extracto se aplica a las 12 horas. Esto se relaciona directamente con el ritmo circádico que determina que durante el día exista una liberación del FIAL que lleva a los pigmentos a un estado de adaptación a la luz, en tanto que a partir de las 18 horas se inicia un aumento en el área de la PP como resultado de una adaptación a la oscuridad. Estos cambios cíclicos se llevan a cabo diariamente con una duración aproximada de 24 horas.

En los experimentos en donde nos propusimos estudiar el efecto provocado por extracto de tallo ocular de acociles previamente adaptados a la luz y de acociles adaptados a la oscuridad sobre acociles testigo, figura 7. observamos que la inyección de tallo ocular de acociles expuestos a la luz, no provoca reducción en el área de la PP, nuestros resultados son contrarios a lo que encontró Kleinholz (1976), quien menciona que cuando se aplica extracto de tallo ocular sobre acociles adaptados a la oscuridad el ojo muestra una reducción del área de la PP, ya que esto promueve la migración de los pigmentos retinianos accesorios hacia una posición de adaptación a la luz.

En el acocil Cambarus adaptado a la oscuridad la inyección de extracto de tallo ocular provoca la migración de

los pigmentos hacia una posición de adaptación a la luz (Crocier 1939), sin embargo, algunos autores mencionan que la inyección de extracto ocular y de GS induce el movimiento del pigmento distal en ambas direcciones (Aréchiga y Fuentes 1974; Aréchiga y cols. 1974; Fingerman y cols. 1971; Welsh 1939).

En forma proporsional a la dosis administrada (Fingerman y cols. 1971). En nuestros experimentos la inyección de extracto que se administraba eran : 2 tallos oculares en 0.2 ml. de solución Van Harreveld a los acociles testigo previamente canulados.

En base a nuestros resultados podemos proponer que en los acociles que estuvieron expuestos a la luz, el FIAL fue completamente liberado de la GS por tanto, cuando nosotros elaboramos los extractos, la GS se encontraba sin FIAL y una vez que se aplicó este, no provocó ningún efecto en el área de la PP.

En los experimentos en donde aplicamos inyecciones de tallo ocular de acociles adaptados a la oscuridad sobre acociles testigo observamos que los primeros minutos hay una reducción rápida en el área de brillo de la PP, después podemos observar que la reducción es más lenta, hasta llegar a una reducción final del 42% (figura 7).

La reducción observada en el área de la PP probablemente es debido a que cuando un acocil se encuentra adaptado a la oscuridad, el FIAL que provoca la migración de los pigmentos retinianos accesorios, se encuentra contenido en la GS. Así

podemos afirmar, que cuando elaboramos el extracto, el FIAL estaba contenido en la GS y al ser inyectado a los acociles testigo, provocó una reducción considerable en el área de la PP.

En los crustáceos decápodos se conocía la existencia de un sistema visual dicromático cuando se evaluaron las funciones de sensibilidad espectral a través de la respuesta ERG (Wald 1968, Goldsmith y Fernandez 1968). Los resultados mostraron dos picos de sensibilidad espectral: uno correspondiente al amarillo-verde (565 nm) y otro cercano al azul (440 nm). No fue sino hasta 1984 cuando Suzuki y cols. mostraron que el ojo compuesto del acocil Procambarus clarkii poseía porfiropsina pigmento visual capaz de absorber longitudes de onda mayores a 600 nm.

El 11-cis dehidrorretinal es el cromóforo de la porfiropsina (Suzuki y cols. 1984) cuya concentración varía dependiendo de las estaciones del año. La temperatura parece ser el factor inductor más importante en estos cambios estacionales (Suzuki y cols. 1985). Una gran cantidad de vertebrados de agua dulce también poseen un sistema visual a base de rodopsina-porfiropsina (Bridges, 1972; Knowles y Dartnall, 1977). En el epitelio de estos animales existe 2-dehidrorretinol en forma de éster de ácido graso, este compuesto es el precursor del cromóforo de la porfiropsina (Bridges 1975; Tsin y cols. 1984). Es muy probable que exista una utilización específica de 2-dehidrorretinal para formar el cromóforo de la porfiropsina en la retina del acocil (Suzuki

y cols. 1988).

Suzuki y cols. (1985), mostraron que el 3-dehidroretinal aparece en la retina del acocil si la temperatura es de 10°C y desaparece rápidamente a 25 C en presencia de la luz. Tanto el retinal como el 3-dehidroretinal (ésteres precursores) se localizan en fracciones del rabadomo.

Igual que como ocurre en el sistema visual de la rana toro (Makino y cols. 1983), los niveles de la porfiropsina en el acocil son muy bajos durante el mes de julio, apartir del cual ocurre un incremento gradual desde septiembre hasta diciembre, las concentraciones mas elevadas se detectan desde enero a junio en donde se observa un incremento gradual que culmina en el mes de julio.

Cuando Suzuki y cols. (1985). Analizaron los factores involucrados en las síntesis y concentración del cromóforo encontraron lo siguiente:

(a) la cantidad total del cromóforo disminuye en forma considerable cuando los acociles se encuentran en condiciones de cautiverio. La concentración de 3- dehidro retinal se encuentra en un 61.2% al momento de la captura de los acociles, ocho semanas despues en condiciones del laboratorio los valores encontrados sólo son de un 3.6% esto evidenciá claramente que la porfiropsina disminuye en forma marcada en condiciones de laboratorio.

(b) cuando el ojo se encuentra sometido a condiciones de fotoperiodo (12:12) o a iluminacion constante el contenido de 3-dehidrirretinal disminuye considerablemente. El

descenso es mayor a 25°C que a 10°C.

(c) a 25 °C los niveles de porfiropsina disminuyen en presencia de la luz, pero no con la oscuridad, lo mismo ocurre a 10°C.

Al analizar los factores involucrados en la síntesis de porfiropsina los autores observan que el 3-dehidrorretinal reaparece cuando se realiza el tratamiento a 10 °C, independientemente del estado de iluminación, a 25°C nunca se observó síntesis de porfiropsina.

En la figura 13, se muestra lo que ocurre cuando a un acocil testigo le inyectamos extracto de tallo ocular de acocil que estuvo expuesto a iluminación con luz roja. Como puede observarse, no se presenta ninguna disminución en el área de la PP como resultado de la inyección del extracto, esto es contrario a lo que ocurre cuando se aplican extractos de tallo ocular de acociles expuestos a iluminación con luz verde y luz azul.

Los resultados encontrados sugieren una falta del FIAL en los extractos aplicados, lo que podría deberse a algunos de los siguientes factores: Utilizamos acociles recién capturados, los que se trabajaron a 20±1°C, con 12 horas de adaptación a la oscuridad previas al experimento. Estas condiciones de acuerdo con lo propuesto por Suzuki (1985), aseguran niveles óptimos en la concentración de porfiropsina, lo que nos permite proponer una situación óptima para que el ojo iluminado capte luz roja. Este hecho está apoyado por la importante disminución que muestra la PP cuando el ojo se

adapta a la luz roja durante varios minutos (figura 5), provocando una disminución del 40% en el área de la PP, lo que indica un claro efecto sobre los pigmentos retinianos accesorios los cuales son llevados a un claro estado de adaptación a la luz, observándose una PP pequeña. De ser esto correcto y de acuerdo con lo citado en la literatura, el FIAL actuaría principalmente sobre el pigmento distal, sin embargo, también existe la posibilidad de que la luz roja sea captada por la porfiropsina y a través de un reflejo mediado por las células fotorreceptoras, se logrará rápidamente un estado de adaptación a la luz propiciado en forma fundamental a expensas del pigmento proximal (Olivo y Chrismer 1978; Olivo y Larsen 1979).

Es posible que la incidencia de los 630 nm provocara la liberación total del FIAL de la GS, de tal forma que al elaborarse los extractos con estos tallos oculares, el FIAL no se encontrara presente por lo cual al ser inyectado a los acociles testigo, el estado de adaptación a la oscuridad no se viera modificado, sin embargo llama la atención el hecho de que el área de la PP se observa ligeramente aumentada, esto es debido probablemente a que el ojo del acocil testigo seguía la cinética de adaptación a la oscuridad propia de la hora del día.

En los experimentos en donde inyectamos extractos de tallo ocular de acociles que estuvieron iluminados con luz verde, se provocaron reducciones considerables en el área de PP. (Figura 12), en este caso, podemos suponer que la luz de

longitud de onda corta no provoca depleción del FIAL que se encuentra presente en la GS del tallo ocular, y cuando se inyecta el extracto correspondiente, provoca la movilización de los pigmentos accesorios a un estado de adaptación a la luz, con la consecuente disminución en el área de la PP.

Cuando se inyectaron extractos de tallo ocular de acociles que se iluminaron con luz azul, se provocó la mayor reducción en el área de la PP, en comparación con las otras longitudes de onda utilizadas.

En base a estos resultados podemos suponer que las longitudes de onda corta no provocan la liberación del FIAL de la GS, ya que al momento de la preparación del extracto, el FIAL se encuentra presente y al ser inyectado a los acociles testigo se provoca una reducción en el área de la PP debido a la movilización de los pigmentos retinianos accesorios ya que existe una gran cantidad de FIAL en los extractos probados. (Figura 13).

Se sabe que el tamaño del área de la PP en el ojo del acocil muestra variaciones periódicas disminuyendo durante el día y aumentando en la noche, este ciclo dura aproximadamente 24 horas. Estos hechos han sido interpretados como una expresión de ritmo diurno (Welsh, 1939, 1941; Smith 1948), en el cual se sugiere un ritmo endógeno en la PP.

Hernández-Falcón y cols. 1987, al realizar estudios con acociles Procambarus clarkii, en donde inyectaron extractos de tallo ocular a diferentes horas del día, describieron que la hormona de adaptación a la luz contenida en la GS,

presenta un patrón de síntesis de tipo circádico, estos autores se encuentran que el efecto de la inyección de este extracto es máximo a las 12 horas y mínimo a las 24 horas.

En la última etapa de nuestros experimentos se probaron extractos de tallo ocular de acociles irradiados con las mismas longitudes de onda descritas anteriormente pero a diferentes horas del día.

La inyección de extractos de tallo ocular de acociles que recibieron luz azul aplicados a las 18:30 horas provocaron la mayor disminución en el área de la PP, la disminución observada en el área de la PP en los experimentos realizados a las 12:30 horas y los realizados a las 00:30 horas, fueron diferentes a los experimentos realizados por la noche, 18:30 horas. (figura 8).

Cuando los extractos se elaboraron con tallos oculares de acociles que habían recibido luz verde se provocó la mayor reducción en el área de la PP en los experimentos realizados a las 18:30 horas. (figura 9)

Los extractos que se elaboraron con tallos oculares de acociles expuestos a luz roja, no provocaron ningún efecto en el área de la PP, a ninguna de las diferentes del día en las que fueron probados. Es importante mencionar que en esta última etapa, nuestros resultados no mostraron diferencias significativas. (figura 10).



## BIBLIOGRAFIA

- Abramovitz, A.A., Hisaw F.L., Papandrea, D.N. (1944): The occurrence of a diabetogenic factor in the eyestalk of crustaceans. *Biol. Bull.* **86**: 1.
- Adiyodi, K.G. y Adiyodi, R.G. (1970): Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. *Biol. Rev.* **45**: 121.
- Halberg, F. (1959): Physiologic 24-hour periodicity in human being and mice, the lighting regimen and daily routine en: (Ed) Withrow photoperiodicity and related phenomena in plants and animals. Washington. 1959. pp. 803-878.
- Alexandrovic, J. y Carlisle, E. (1953): Some experiments on the function of the pericardial organs in crustacea. *J. Marlon. Biol. Asoc.* **32**: 175.
- Andrew, R. Da., Saleuddin, A.S.M. (1973): Structural and innervation of a crustacean neurosecretory cell. *Canadian J. Zell.* **56**: 423.
- Andrew, R.D. Shivers, R.R. (1974): Ultrastructure of neurosecretory granule exocytosis by crayfish sinus gland, induced with ionic manipulations. *J. Morph.* **150**: 203.
- Andrew, R.D. Orchard, I. y Saleuddin A.S. (1973): Structural reevaluation of the neurosecretory system in the crayfish eyestalk. *Cell and tissue research.* **199**: 203.
- Aréchiga H. Fuentes-Pardo, B; Barrera-Mera, B. (1973): Circadian rhythms of responsiveness in the visual system of crayfish in neurobiology of invertebrates. J. Balazsi, Ed. Publish. Hung. Acad. Sci. Budapest. 403.
- Aréchiga, H. (1977): Circadian Rhythmicity in the nervous system of crustaceans. *Fed. Proc.* **36**: 2016.
- Aréchiga, H. Fuentes, B. Barrera, B. (1974): Influence of retinal shielding pigments on light sensitivity in the crayfish. *Acta fisiológica Latinoamericana XXIV.* 301.
- Aréchiga, H. y Fuentes-Pardo, B. (1973): Correlative changes between retinal shielding pigments position and ERG in crayfish. *The Physiol.* **13**: 137.
- Aréchiga, H. y Wiersma, C.A.B. (1969): Circadian rhythms of responsiveness in crayfish visual units. *J. Neurobiol.* **1**: 71.
- Aréchiga, H. (1977): Modulation of visual input in the crayfish in: Identified neurons and behavior of arthropods. Ed. Hoyle, Plenum publishing corporation. 387.

- Aréchiga H. y Fuentes Pardo. B. (1974): Influencias hormonales sobre el sistema nervioso del invertebrado, en: Problemas actuales de ciencias fisiológicas. Ed. Aréchiga H. Guevara R. y Fuche J. México D.F. 201.
- Aschoff, J. (1945): Circadian rhythms in man science. 149: 1427.
- Aschoff, J. (1960): Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. in: Biological clocks. Cold Spring Harbor. Symposium on quantitative Biology. 29: 11.
- Aschoff, J.. (1967): Adaptive cycles: Their significance for defining environmental hazards. *Int. J. Biomet.* 11: 215.
- Bennet, R.R., Turnstall, J. y Horridge, G. A. (1967). Spectral sensitivity of single retinula cells of the locust. *Z. Vergl. Physiol.* 59: 187.
- Berchad, C.G., Sempe, G. y Seitz, G. (1972): Optical properties of the compound eyes. in: Vision invertebrates, handbook of sensory physiology. Ed. Fourtes, G.A. Springer-Verlag, New York. 6A: 337.
- Bliss, D.E., Durand J. P.; Welch, J. P. (1954) Neurosecretory systems in decapod crustacea. *Biol. Bull.* 103: 157.
- Bliss, D.E. (1951): Metabolic effects of sinus gland or eyestalk removal in the land crab, *Gecarcinus lateralis*. *Anat. Rec.* 111:302.
- Bridges, C.D.B. (1972): The rhodopsin-porphyrin visual system. In handbook of sensory physiology, vol VII. Photochemistry of vision. Ed by H. J. A. Bastnall, Springer, Berlin. 417.
- Brown, F.A. (1961) Retinal pigment in crustacea in: The physiology of crustacea. T.H. Waterman (ed) II New York. Academic press. pp. 401-470
- Bruckmoser, D. (1968): Die spektrale empfindlichkeit einzelner sechszellen des ruckschwimmers. *Z. Verlag. Physiol.* 59: 187.
- Bünning, E.(1967): The Physiological clock. Springer-Verlag. Berlin and New York. Springer Verlag. pp. 75-150.
- Bünning. Z. (1960). Opening Address: Biological clocks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. by Biological clocks. 25: 1.
- Carlisle, D.B., y Knowles, F.G.W. (1951). Neurohemal organs in Crustaceans. *Nature (London)* 172: 404.
- Carlisle, D. y Knowles (1959): Endocrine control in Crustacea. New York: Cambridge University Press. 120.

- Carlisle, D. (1959): Moulting cycles in crustacea. Symp. Zool. Soc. 2: 109.
- Carlisle, D. y Passano, L. (1953): The X-organ of Crustacea. Nature 171: 1070.
- Chaigneau, J. y Chataigner J. P. (1977): The connections of the sensory organ of bellonci with the brain in isopoda (Crustacea). Cell. Tiss. Res. 182: 61.
- Cooke, I.M. (1966): The sites of action of pericardial organ extract and 5-Hydroxytryptamine in the decapod Crustacean heart. AM. Zool. 6: 107.
- Cronin, T.W. y Goldsmith, T. (1984): Dark regeneration of rhodopsin in crayfish photoreceptors. J. Gen. Physiol. 84: 671.
- Cummins, D. y Goldsmith, T.W. (1981). Cellular identification of the violet receptor in the crayfish eye. C. Comp. Physiology. 142: 199.
- Day, E.C. (1911): The effect of colored light on pigment migration in the eye of the crayfish. Bull. Mvs. Comp. Zool. 57: 305.
- De Bruin G.H.P. y D.J. (1957): The influence of pigment migration on vision of higher crustacea. J. Exp. Biol. 34: 447.
- Durand, J. B. (1936): Neurosecretory cell types and their secretory activity in the crayfish. Biol Bull III: 62.
- Eguchi, E. Waterman, T.H. (1967): Changes in retinal fine structure induces in the crab Libinia by light and dark adaptation. Z. Zell. 79: 209.
- Eguchi, E. Waterman, T.H. y Ariama, J. (1973): Localization of the violet receptor cells in the crayfish retina. J. Gen. Physiol. 62: 355.
- Eguchi, E. (1971): Fine structure and spectral sensitivity on retinula cells in the dorsal sector of the compound eyes of Dragonfly aeschna. Z. Ver. 13: 203.
- Enami, M. (1951): The sources and activities of two chromatophorotropic hormones in crabs of the genus Scudella H. Histology of incretory elements. Biol. Bull. 101: 241.
- Eskin, A. (1971): Some properties of the system controlling the circadian activity rhythm of sparrows. En: Menaker (Ed.) Biochronometry. National Academy of Sciences, Washington. pp. 55-78.

- Fanjul-Moles, M. y Fuentes-Pardo, B. (1968): Spectral sensitivity in the course of the ontogeny of the crayfish Procambarus clarkii. Comp. Biochem. Physiol. 91A: 61.
- Fernández, H.R. y Nikel, E.F. (1977): Ultrastructural and molecular characteristics of crayfish photoreceptor membranes. J. Cell. Biol. 69: 721.
- Fernlund, P. Josefsson, L. (1968): Chromactivating hormones of Pandalus borealis: Isolation and purification of the "red-pigment-concentrating hormone". Biochem. Biophys. Acta. 158: 262.
- Fernlund, P. (1976): Structure of a light-adaptative hormone from the shrimp Pandalus borealis. Biochim. Biophys. Acta 17: 439.
- Fernlund, P. (1971): Chromactivating Hormones of Pandalus borealis: Isolation and purification of light adapting hormone. Biochem. Biophys. Acta. 237: S19.
- Fernlund, P. (1974): Structure of the Red-pigment-concentrating hormone of the shrimp Pandalus borealis. Biochim. Biophys. Acta 371: 304.
- Fingerman M. Bartell, C.K. (1974): Comparison of the pigimentary effector tropins in the eyestalks and abdominal nerve cord of the prawn  Palaemonetes vulgaris. Biol. Bull. 144: 276.
- Fingerman, M. Kresnon, R.A. y Fingerman, S.W. (1971): Separation, Assay and properties of the distal retinal pigment light adapting. And dark-adapting. Hormones in the eyestalks of the prawn  Palaemonetes vulgaris. Physiol. Zool. 44: 117.
- Frixione, E. y Aréchiga, H. (1979): Correlation between motor and electroretinographic circadian rhythms in the crayfish Procambarus. Comp. Biochem. Physiol. 88(A): 177.
- Fuentes-Pardo, B. y J. Ramos Carvajal. (1983): The phase response curve of electroretinographic circadian rhythm of crayfish. Comp. Biochem. Physiol. 74 A (3):71.
- Fuentes-Pardo, B. y V. Inclán-rubio. (1981). Correlation between motor and electroretinographic circadian rhythms in the crayfish Procambarus bouvieri (Ortmann). Comp. Biochem. Physiol. 68: 477.
- Gabe, M. (1966): "Neurosecretion". Pergamon Oxford. 372.
- Gersch, M. (1959): Neurohormone bei wirbellosen tieren. Zool. Anz. 22: 40.

- Glantz, R.M. (1968): Light adaptation in the photoreceptor of the crayfish Procambarus clarkii. Vis. Res. 8: 1407.
- Goldsmith, T.H. (1977): The effects of screening pigments on the spectral sensitivity of some crustacea with scotopic (superposition) eyes. Vis. Res. in press.
- Goldsmith, T. H. (1986): Interpreting Transretinal recordings of spectral sensitivity. J. Comp. Physiol. 1A: 159.
- Goldsmith T.H. y Fernández, H.R. (1968). Comparative studies of crustacean spectral sensitivity. Z. Verlag. Physiol. 70:453. (1948). The role of the sinus gland in retinal pigment migration in grapsoid crabs. Biol. Bull. 25: 159.
- Goldsmith, T.H. (1978): The spectral absorption of crayfish rhodopsin: Pigment, photoproduct and pH sensitivity. Vis. Res. 12: 125.
- Goldsmith, T. H. (1965): Do flies have a red receptor? J. Gen. Physiol. 49: 265.
- Hatner, G.S. y Tokarski, T.R. (1978): Evidence for putative photoreceptor axon terminals in the medulla externa of the crayfish. Cell Tissue Res. 125: 331.
- Hastings, J.W. y Sweeney, B. (1968): a persistent diurnal rhythm of luminescence in Sonyulax polydora. Biol. Bull. 115: 449
- Hernández-Falcón, J. Moreno Sáenz E., Marías J.M. y Fuentes-Pardo E. (1987): Role of the sinus gland on crayfish circadian rhythmicity. I. Pseudopupil circadian rhythms. Comp. Biochem. Physiol. 97A: 111.
- Hjaino, S. (1974): The eyestalk neurosecretory cell types in the freshwater prawn Palaeomonetes puerulus. A light microscopical study. J. Fac. Sci. (Ed) Hokkaido Univ, Ser. VI Zool. 10: 503.
- Höglund, G. (1966): Pigment migration and reticular sensitivity. In: The functional organization of the compound eye. (Edited by Bernhard C.G.) Wenner Gren Center Internat. Symp. 2: 77.
- Horridge, G.A. (1969): Unit studies in the retina of dragonflies. Z. Vergl. Physiol. 62: 1
- Inclán-Rubio, V. (1988): Mecanismos involucrados en la sincronización del ritmo circádico electroretinográfico del acocil (sincronización por luz monocromática). Tesis de doctorado en C. Biomédicas. 3-94.
- Jenkins, F.M. (1962): Animal Hormones. (Ed.) Einsford, N.Y. Pergamon. 2:361.

- Johnson, M. (1939): The effect of continuous light on periodic spontaneous activity of white-footed mice. *J. Exp. Zool.* 82: 315.
- Josefsson, L. y Kleinholz, I.H. (1964): Isolation and purification of hormones of the crustacean eyestalk. *Nature* (London) 201: 301.
- Kalmus, H. (1938): Das Aktionsgramm des flusskrebsees und seine beeinflussung durch organextrakte. *Z. Vergl. Physiol.* 25: 789-802.
- Keller, R., Sedlemeyer, D. (1978) Hyperglycemic Hormones in crustaceans in "Comparative Endocrinology". H. Boer (eds) Elsevier, Amsterdam. 437.
- Keller, R. (1977): Comparative electrophoretic studies of crustacean neurosecretory hyperglycemic and melanophore stimulating hormones. From isolated sinus glands. *J. Comp. Physiol.* 122: 359.
- Kennedy, y F. Prung, M. (1961): The spectral sensitivity of crayfish and lobster vision. *J. Gen. Physiol.* 45: 1089.
- Kleinholz, I.H. (1976): Crustacean neurosecretory hormones and physiological specificity. *Amer. Zool.* 16: 181.
- Kleinholz, I.H., Keller, R. (1973): Comparative Studies in Crustacean Neurosecretory Hyperglycemic Hormones. The initial survey. *Gen. Comp. Endocrinol.* 21: 551.
- Kleinholz, I.H. (1964): Pigmentary effectors in: "The Physiology of Crustacea". T.H. Waterman, ed. vol II. Academic press Inc. New York. 134.
- Kleinholz, I. (1975): Purified hormones from the crustacean eyestalk and their physiological specificity. *Nature* 255: 254.
- Kleinholz, I.H. (1954): Crustacean-eyestalk hormone and retinal pigment migration. *Biol. Bull.* 20: 159.
- Kleinholz, I.H. (1966): Separation and purification of crustacean eyestalk hormones. *Amer. Zool.* 6: 161.
- Kleinholz, I.H. (1970): A progress report on the separation and purification of crustacean neurosecretory pigmentary effector hormones. *Gen. Comp. Endocrinol.* 13: 578.
- Knowles, F.G.W. (1950): The control of retinal pigment migration in *Leander serratus*. *Biol. Bull.* 98: 66.
- Knowles, A. y Cartnall M. J. A. (1977). Habitat and visual pigments in "the eye", ed. vol. 2b. The Photobiology of Vision Ed by H. Davidson, Academic press, New York. 581.

- Kong, K.L. y Goldsmith, T.H. (1977): Photosensitivity of reticular cells in white-eyed crayfish. (Procambarus clarkii). J. Comp. Physiol. 122: 273.
- Land, F.M. Burton, F.A. y Meyer-Rochow, V.W. (1979): The optical geometry of euphasid eyes. J. Comp. Physiol. 130: 49.
- Langer, H. y Thorell, B. (1966): Microspectrophotometry of single rhabdomere in the insect eye. Exp. cell. Res. 41: 673.
- Machan, L. (1968): The effect of prolonged dark-adaptation on sensitivity and correlation of shielding pigment position in the median and lateral eyes of the scorpion. Comp. Biochem. Physiol. 26: 365.
- Mancillas, J.R. Leff, S. y Selverston, A. (1980): A neuroactive factor from the lobster sinus gland. Modulates the spontaneous activity of identified neural networks. Neurosci. Abstracts. 6: 793.
- Maynard, D.M. (1961): Thoracic neurosecretory structures in Branchyura. II. Secondary neurons. Gen. Comp. Endocrinol. 1: 93.
- Mazokhin-Porshnyakov, S.A. (1960): Colorimetric study of the properties of colour vision of insects as exemplified by the house fly. Biophysica. 5: 340.
- Mazokhin-Porshnyakov, S.A. (1969): Insect Vision. Plenum press, New York. 1.
- Mepaker, M. y Selvin, S. (1966): entrainment of circadian rhythm by sound in Passer domesticus. Sciences. 152: 1979.
- Menaker, M. (1978). The physiology of circadian pacemakers. Ann. Rev. Physiol. 40. 501.
- Moto, M. y Goldsmith, T.H. (1970): Spectral sensitivity of color receptors in the compound eye of the cockroach Erioplarctus. J. Exp. zool., 172: 137.
- Nässel, D.R. (1974): The retina and retinal projection on the lamina ganglionaris of the crayfish Pacifastacus lenusculus (Dana) J. Comp. Neurol. 167: 341.
- Naylor, E. y Williams, B.G. (1968): The effects of spectral removal on rhythmic locomotor activity in Carcinus. J. Exp. Biol. 42: 107.
- Nosaki, H. (1969): Electrophysiological study of color encoding in the compound eye of crayfish, Procambarus clarkii. Z. Vergl. Physiol. 64: 318.

-Nünemacher, R. y cols. (1962): The fine structure of the crayfish nervous system. 5th. congress elect. microsc. (2), N.H.

-Olivo, F.R. y Chrisner, K. (1980): Spectral sensitivity of screening-pigment migration in retinula cells of the crayfish Procambarus. Comp. Biochem. Physiol. 20: 385.

-Page, T.I. y Lärimer J. I. (1975): Neural control of circadian rhythmicity in the crayfish. The ERG Amplitud Rhythm. J. Comp. Physiol. 97: 61.

-Parker, G.H. (1895): The retina and optic ganglia in decapoda specially in Astacus. Mitt. zool. Muspel. Bd. XII. pp 1-73.

-Passano, I.M. (1951): The x-organ-sinus gland neurosecretory system in crabs. Anat. Rec. 111: 902.

-Roberts. T. (1942): Behavior of organismaecol. Mona 12: 329.

-Sánchez, G. y Fuentes Pardo B. (1977): Circadian rhythm in the amplitude of the electroretinogram in the isolated eyestalk of the crayfish. Comp. Biochem. and Physiol. 52A: 501

-Shivers, R.R. (1949): Release of eye innervation in the crayfish sinus gland. Electron microsc. Am. J. Zool. 17: 150.

-Smith, R.L. (1948): The role of the sinus gland in retinal pigment migration in preparation of the eye. Phil. Mag. 25: 169.

-Snyder, A.M. (1975): Optical properties of invertebrate photoreceptors in: The compound eye and vision of insects. Ed. Hartridge, G.S. Cambridge, pp. 177.

-Stavenga, D.G. (1979): Pseudopupils of compound eye in comparative physiology an evolution of vision in invertebrates. Invertebrate photoreceptors. Handbook of sensory physiology, vol VII/GA Auyroun. H. ed Springer Verlag. Berlin Heidelberg New York. 357.

-Struve, G. Halberg, E. Y. Elowitz, R. 1975. The physical and morphological properties of the pigment screen in the compound eye (Crustacea). J. Comp. Physiol. 92: 257.

-Suzuki T, Makino, M. y Eguchi E. (1984). X-dehydroretinal (vitamin-2-aldehyde). In crayfish eye. Vision Res. 24: 783.

-Suzuki, T., Arikawa, K. y Eguchi, E. (1985): The effects of light and temperature in the rhodopsin-porphyrin visual system of the crayfish, Procambarus clarkii. Zoological Zool. Science 2: 455.



- Suzuki, T., Maeda, Y., Toh, Y. y Eguchi, E. (1988): Retinyl and 3-hydroxyretinyl esters in the crayfish retina. *Vis. Res.* 10: 1061.
- Treviso, D. y Larimer, J. (1970): The response of one class of neurons in the optic tract of crayfish (*Procambarus*) to monochromatic light. *Z. Ver. Physiol.* 69: 139.
- Wald, G. (1963): Single and Multiple visual systems in arthropods. *Fed. Proc.* 22: 519.
- Wald, G. (1962): Visual pigments of the fresh water crayfish. *Fed. Proc.* 21: 344.
- Wald, G. (1968): Single and multiple visual systems in arthropods. *J. Gen. Physiol.* 51: 125.
- Wald, G. (1967): Visual pigments of crayfish. *Nature.* 213: 1131.
- Waterman, T.H. (1961): Light sensitivity and vision in the physiology of crustacean. Vol. II. Waterman T.H. (ed.) Academic Press. New York. pp. 1-64.
- Waterman T.H. y Fernández, M. B. (1970): E-Vector and wavelength discrimination by reticular cells of the crayfish *Procambarus*. *Z. Vergl. Physiol.* 62: 184.
- Waterman, T. H., Wiersma, C.A.G. y Bush, R. (1968): Affluent visual responses in the optic nerve of the crab *portulacastrum*. *J. Cell Comp. Physiol.* 63: 135.
- Waterman, T.H. (1977): The bridge between visual input and central programming in crustaceans. In: Identified neurons and behavior of arthropods. (Ed. G. Hoyle, Ed). New York, Plenum Press. 113.
- Welsh, J. (1930): Chemical mediation in crustaceans. II. The action of acetylcholine and adrenalin on the isolated heart of *Panulirus argus*. *Physiol. Zool.* 12: 231.
- Welsh, J. H. (1930): Diurnal rhythms of the distal pigment cells in the eyes of certain crustaceans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 16: 386.
- Welsh, J. H. (1941): The sinus gland an 24 hour cycles of retinal pigment migration in the crayfish. *J. Exp. Zool.* 86: 36.
- Wiersma, C. y Yamaguchi, T. (1967): Integration of visual stimuli by the crayfish central nervous system. *J. Exp. Biol.* 47: 409.

-Wiersma, C. y Yamaguchi T. (1966): The neural components of the crayfish as studied by single unit analysis. J. Comp Neurol. 128: 333.

-Woodcock A.E. y Goldsmith, T.H. (1970). Spectral responses of sustaining fibers in the optic tracts of crayfish (Procambarus). Z. Vergl. Physiol. 69: 117.