

Los ojos de los animales

La vida está íntimamente asociada con la luz. Plantas, animales y muchos organismos unicelulares, incluidas las bacterias, tienen moléculas que reaccionan químicamente cuando son expuestas a la luz e inician importantes procesos, como la fotosíntesis en las plantas y la visión en los animales. Las moléculas que permiten la visión se encuentran en células llamadas *fotorreceptores*.

La visión es exclusiva de los animales y les suministra información más o menos detallada del ambiente, desde la posición de una fuente de luz hasta la formación de imágenes. ¿Qué animales tienen órganos que permiten la visión? Los biólogos clasifican a los animales en grandes grupos. Uno de los más generales o de nivel más alto se llama *phylum* (plural *phyla*) y sus integrantes reciben un nombre científico de raíz latina o griega; los principales grupos que le siguen en orden descendente de generalidad son *clase*, *orden*, *familia*, *género* y *especie*. Cada *phylum* —que a veces en castellano se denomina *tipo*— tiene un conjunto único de características, desde morfológicas a moleculares, e incluye desde unas pocas especies hasta más de un millón de ellas.

¿DE QUÉ SE TRATA?

En distintos animales, los ojos tienen estructuras diversas pero responden a principios similares.

Ojo simple con la copa en forma de cámara oscura del molusco de la clase de los cefalópodos *Nautilus pompilus*. Wikiwand





El ojo más grande conocido hasta hoy en una especie viviente es el del calamar gigante *Architeuthis dux*. Mide unos 30cm de diámetro y se destaca en este ejemplar de unos 9m de largo que se conserva plastificado en resinas en el Museo Nacional de Historia Natural de París. Stephane de Sakutin/AFP/Getty images

En 20 de los 33 phyla animales que generalmente se reconocen hoy encontramos algunas o muchas especies que perciben la luz. Otras han perdido esa capacidad en el curso de la evolución como consecuencia de adaptarse a ambientes particulares, mientras sus parientes los conservan. Los integrantes de los 13 phyla restantes, sobre todo animales acuáticos, probablemente nunca la tuvieron. Algunos, como las esponjas, viven adheridos al fondo y no se desplazan; otros son pequeños y a veces de estructura muy simple. Los extraños ctenóforos, parecidos a las medusas, pero distintos de ellas, forman parte de estos 13 grupos.

Los phyla mencionados en este artículo son *Porifera* (esponjas), *Ctenophora* (ctenóforos), *Cnidaria* (corales, anémonas de mar, medusas), *Arthropoda* (insectos, arañas y crustáceos), *Annelida* (lombrices de tierra y mar, sanguijuelas), *Mollusca* (caracoles, almejas, ostras, calamares y pulpos), *Platyhelminthes* (planarias, tenias y muchos otros gusanos parásitos), *Echinodermata* (estrellas y erizos de mar) y *Chordata* (todos los vertebrados y algunas formas afines).

Opsinas

Los pigmentos visuales son principalmente proteínas de la familia de las opsinas que están en la membrana de las células que permiten la visión. Asociados con esas proteínas, además, hay un derivado de la vitamina A llamado *retinal*. Al recibir la luz, este sufre un cambio de forma (técnicamente, una *isomerización*) que provoca una modificación estructural en las opsinas. La secuencia de reacciones bioquímicas (técnicamente, la *transducción*) así originada es muy similar a la que ocurre en células que reaccionan ante otros estímulos, como las moléculas conocidas por *mensajeros químicos*. La consecuencia final es la

producción de una señal eléctrica en el sistema nervioso que, en los animales con cerebro, constituye información en última instancia recibida por este.

Las células animales que actúan como fotorreceptores tienen membranas con abundantes pliegues microscópicos, lo cual les da una gran superficie, capaz de alojar muchas moléculas de opsina. Esos pliegues se originan a partir de dos estructuras celulares: las *cilias*, que poseen estructuras de proteínas capaces de darles cierta rigidez, a modo de un esqueleto interno, y las *microvelosidades*, que carecen de ese esqueleto. En consecuencia, los fotorreceptores se denominan respectivamente *ciliares* y *rabdoméricos*, y las opsinas que posee cada uno, llamadas respectivamente *c-opsina* y *r-opsina*, así como la secuencia de reacciones que tienen lugar hasta generar la señal eléctrica, son algo diferentes.

Por otra parte, como lo explicó Mario Guido en 'Percepción de la luz proporciona más que visión a los animales' (*CIENCIA HOY*, 151: 43-46, septiembre-octubre 2016), existe en estos una fotorrecepción no visual, que permite evaluar esencialmente la intensidad de la luz en el ambiente. No se basa en fotorreceptores ciliares ni rabdoméricos sino en células aisladas o reunidas en grupos, tanto distribuidas sobre la superficie del cuerpo como confinadas al sistema nervioso. Estos receptores no permiten guiar un comportamiento, pero sí detectar, por ejemplo, los ciclos ambientales de luz y oscuridad y regular así el funcionamiento de órganos o sistemas. Las moléculas dotadas de este tipo de fotorrecepción son los *criptocromos*, también presentes en las plantas, y algunas opsinas, como la *melanopsina*, exclusivas de los animales.

De lo simple a lo complejo

La aparición de células fotorreceptoras ciliares o rabdoméricas, que es el primer requisito para percibir luz, debe haber ocurrido tempranamente en la historia de la evolución animal. La capacidad de reconocer el punto de origen de la luz se habría alcanzado cuando los fotorreceptores incorporaron pigmentos que bloquean la que proviene de ciertas direcciones o cuando se asociaron con células pigmentadas. La unidad formada por la célula fotorreceptora y el pigmento suele llamarse *ocelo* (del latín *ocellus*, ojito): esta sería la forma más rudimentaria de un ojo. Típicamente, los ocelos tienen uno o unos pocos receptores, se ven externamente como una mancha coloreada debido al pigmento, y son el único mecanismo visual de 11 phyla.

La sensibilidad direccional mejora cuando muchos fotorreceptores comparten una única capa de pigmento hundida en la superficie corporal y forman una ca-

vidad que semejante a una copa. Los ocelos con forma de copa se denominan *ojos simples* y se encuentran en algunos platelmintos, anélidos, moluscos y sus larvas, o como ojos adicionales en adultos de varios phyla.

Cuando la cavidad presenta un orificio estrecho (como una copa de cognac), aumenta la capacidad de restringir las direcciones desde donde provienen los rayos de luz que llegan a los fotorreceptores y mejora la percepción. Pero hay casos más extremos, por ejemplo, con la cavidad grande y el orificio ínfimo. Como se sabe, en el fondo de una caja cerrada con un orificio del tamaño de un alfiler, la llamada cámara oscura, se forma



Una planaria, uno de los tantos platelmintos o gusanos chatos. Tiene ojos simples en forma de copa, con un amplio orificio por el que entra la luz. Muchas de sus numerosas especies están presentes en buena parte de los hábitats del mundo. Es un invertebrado de uso frecuente en laboratorios de enseñanza e investigación. La imagen lo muestra unas seis veces su tamaño natural, pues suele medir alrededor de 2cm de largo.



El caracol terrestre europeo (*Helix pomatia*), una especie comestible a menudo llamada *escargot* en jerga culinaria, tiene una caparazón de unos 5cm y ojos con cristalino esférico en el extremo de dos largos tentáculos. Wikimedia Commons

una imagen. El *Nautilus*, un pariente de los calamares con una hermosa conchilla en espiral, tiene un par de ojos de este tipo, de 1 cm de diámetro. También los tienen las almejas gigantes, numerosos, pequeños, ubicados justo debajo del borde de la conchilla.

Los ojos como cámaras fotográficas

Los ojos más complejos forman mejores imágenes debido a la adición de una lente al orificio de la copa, y a la presencia de un mayor número de fotorreceptores, lo que aumenta la percepción de la luz. Estos son los *ojos complejos*, que contienen los mismos dos elementos básicos que las cámaras fotográficas, a saber:

- una lente —el cristalino o la córnea— que permite concentrar los rayos luminosos y enfocarlos en determinado sitio, y
- una superficie sensible a la luz —la retina— que recibe la luz y contiene los fotorreceptores y las células con pigmentos,

Hay 9 phyla en los que existen especies con ojos complejos, dotados de lente. En general, aunque no siempre, tienen un par, ubicados en la cabeza y relacionados con cerebros cada vez más perfeccionados.

En la mayoría de los casos, la lente está constituida por proteínas transparentes. Los cristalinos de animales acuáticos, como peces, pulpos, calamares, algunos caracoles, anélidos, crustáceos y también algunas medusas muy particulares, son de forma esférica.

La córnea, que en los peces es una simple lámina que protege las estructuras internas del ojo, en los vertebrados terrestres se convierte en una lente que contribuye a la formación de imágenes, pero la mayoría de esos vertebrados también poseen cristalino, que, en las aves y los mamíferos, realiza la acomodación del ojo, es decir, su enfoque correcto a diferentes distancias. La existencia de múscu-



Las arañas saltadoras son veloces predadores que tienen excelente visión, una de las más agudas de los invertebrados. La imagen corresponde a un macho de la especie *Phidippus audax*, común en América del Norte, que mide unos 2 cm y puede saltar entre 20 cm y 1 m. Tiene 8 ojos, dos pares en la frente (el central muy grande, con una lente corneal, y el lateral más chico) y otros dos en el dorso (uno de tamaño intermedio y otro muy pequeño). Los ojos más grandes tienen una alta resolución, pero estrecho campo visual; lo contrario ocurre con los 6 ojos restantes. Las franjas verde iridiscentes en la boca son *quelíceros*, órganos con los que el animal sujeta el alimento e inyecta veneno en sus presas o atacantes. Foto Alejandro Santillana. UTexas. Wikimedia Commons



Las vieiras son moluscos con dos valvas de forma conocida por ser símbolo de una de las grandes empresas petroleras multinacionales. La imagen corresponde a un ejemplar de la especie *Argopecten irradians*, del Atlántico Norte, que alcanza un ancho de hasta 7,5cm. En la foto tiene las valvas algo separadas y sobre el borde de cada una de ellas se advierten sus numerosos ojos como puntos azules que se destacan entre numerosos tentáculos. En cada ojo, la luz se refleja en un espejo ubicado debajo de la retina, como en los grandes telescopios. Foto Universidad de Florida

los que modifican la forma del cristalino y la de diafragmas como el iris respectivamente mejoran la posibilidad de enfocar y regulan la entrada de luz. Otro ejemplo de ojo corneal carente de cristalino se encuentra en las arañas, en particular las saltadoras.

Por último, hay ojos que llevan dos o más lentes en serie, como el ocular y el objetivo de un microscopio, en tanto que unos pocos animales tienen espejos cóncavos en lugar de lentes, como en un telescopio. Lo último caracteriza los numerosos ojos del borde de la conchilla de las vieiras.

No dos sino muchos ojos

Los vertebrados tienen un único par de ojos, aunque nunca se puede generalizar en biología: el pez *Ana-*

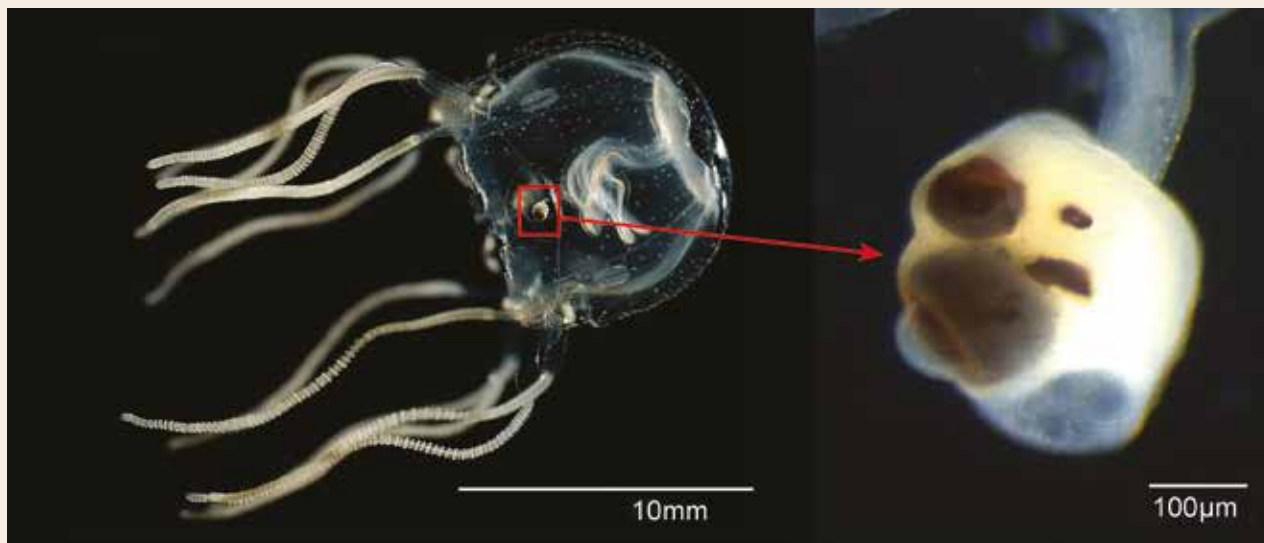
bleps anableps, natural del norte de Sudamérica, posee dos ojos dobles, cada uno con dos lóbulos divididos por una banda horizontal. Se puede así decir que tiene dos pares de ojos, adaptados respectivamente a la visión aérea y la acuática. En cambio, muchos invertebrados pertenecientes a diversos phyla tienen múltiples superficies fotorreceptoras, aisladas o juntas, a veces con pigmentos y lentes individuales. Se dan dos casos bien diferentes:

- que existan decenas, cientos o miles de ojos pequeños distribuidos sobre la superficie del cuerpo, como ocurre en muchas medusas, los equinodermos, los gusanos abanico (que son anélidos) y varios tipos de moluscos (arcas, almejas gigantes, vieiras y quitones). Los quitones viven adheridos a las rocas marinas y tienen el cuerpo protegido por 8 placas; entre ellos hay una especie muy interesante, *Acanthopleura granulata*, cuyos ojos tienen

LA PARADOJA DE LAS AVISPAS DE MAR

Los cnidarios o medusas de la clase *Cubozoa*, vulgarmente avispa de mar, cuyo veneno es mortal hasta para humanos, tienen 4 grupos de 6 ojos cada uno, pero carecen de cerebro para procesar la información que producen. Los de la especie

Tripedalia cystophora tienen 4 ojos simples y 2 comparables a los de vertebrados, pero se comprobó que producen visión borrosa porque la retina está fuera de foco. Su función es una cuestión no resuelta.



Tripedalia cystophora. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098870.g001>

OJOS DE EQUINODERMOS

En una famosa serie de dibujos animados protagonizada por animales marinos, Bob Esponja y su amigo Patricio Estrella tienen dos grandes ojos: el segundo, además, es de escasa inteligencia. Ello no es correcto: las esponjas no tienen ojos y la mayoría de las estrellas de mar tienen ojos compuestos, similares a los de artrópodos, en el extremo de cada brazo. Se demostró que muchas especies de esas estrellas se guían por la visión en la búsqueda de alimento y refugio, y se sabe que una de ellas, *Linckia laevigata*, es capaz de formar imágenes, aunque de baja resolución. Hace poco se encontraron estrellas de mar con ojos en aguas profundas del ártico, donde no hay luz. Algunas emiten luz por bioluminiscencia, por lo que se puede suponer que la visión interviene en el comportamiento reproductivo.



Linckia laevigata. <http://effegua.myphotos.cc/Fotosub/Molluschi/Linckia%20laevigata%20-%20%20Filippine.jpg>

LUZ Y COLOR

Los fotorreceptores de los animales tienen moléculas sensibles a distintas longitudes de onda del espectro luminoso, o distintos colores. Los vertebrados tienen células que detectan toda luz llegada a ellas independientemente de su color, llamadas *bastones*, y otras que detectan luz de determinado color, llamadas *conos*. El sistema nervioso procesa las señales de los distintos tipos de conos para establecer el color de la luz llegada. Los primates tenemos tres tipos de conos, sensibles respectivamente al rojo, verde y azul, lo cual nos permite distinguir muchos colores. Los ojos de aposición del crustáceo *Haptosquilla trispinosa* tienen doce tipos de fotorreceptores sensibles a diferentes colores, con una precisa organización espacial, pero no necesitarían complejos procesos neurales, de los que carecen, para su interpretación. Los extraordinarios ojos de los pulpos, en cambio, no detectan los colores.



Haptosquilla trispinosa. Foto Dariush Shemtoob

lentes formados por el mineral que compone las placas, la aragonita, y

- que muchos ocelos se agrupan ordenadamente en dos grandes ojos. Esta alternativa al ojo cámara, que se conoce como ojo compuesto, está presente en la mayoría de los integrantes del inmenso phylum *Arthropoda*, sobre todo en insectos y crustáceos; pero no en arañas).

¿Qué ven las moscas y sus parientes?

En los artrópodos, el tipo más común de ojo compuesto es el ojo de aposición, que ya tenían los trilobites hace más de 500 millones de años. Si bien el grupo se extinguió hace 200 millones de años sus lentes, constituidas por calcita, persistieron en los fósiles.

En los ojos de aposición, cada fotorreceptor, o cada grupo con unos pocos de ellos, tiene una lente y una zona pigmentada formando una estructura que se denomina *ommatidium* (plural *ommatidia*) y constituye el elemento básico de la resolución espacial de los ojos compuestos. Cada ojo incluye entre 20 y 30.000 ommatidias, y su aspecto exterior es facetado, pues consiste en una superficie curva con estructuras hexagonales en mosaico. La integración de la información generada por las ommatidias tiene lugar en el cerebro. Un clásico del cine de ciencia ficción de 1958, titulado *La mosca*, incluye el accidental intercambio de la cabeza entre una mosca y un científico. La película contiene un error, pues el hombre-mosca ve muchas caras de su horrorizada esposa.

Para mejorar la resolución de un ojo de aposición sería necesario que aumentara el número de sus ommatidias y del diámetro de cada lente, lo cual impone un límite máximo a esa capacidad. Hay insectos cuyos ojos ocupan buena parte de la cabeza, como las libélulas o las moscas de la familia *Pipunculidae*. Si los ojos humanos fueran compuestos, deberían medir 1m de diámetro para alcanzar la misma resolución y nitidez que proveen nuestros ojos cámara.

Un cambio estructural permite un aumento de la sensibilidad de los ojos de los artrópodos, de modo que la luz llegue a los receptores desde muchos lentes. Es el ojo de superposición, que se encuentra en distintos insectos nocturnos y muchos crustáceos. Consta de una sola retina separada de los lentes cilíndricos por una región transparente. Con esto, no están tan obviamente divididos en ommatidias.

Evolución de los ojos

Existe consenso acerca del hecho de que todos los animales descienden de un ancestro común, y que se

fueron diferenciando a lo largo de cientos de millones de años. Las relaciones de parentesco entre ellos suelen representarse en forma de árbol genealógico, llamado en este caso árbol filogenético, un tema del que nos ocupamos en esta revista hace 13 años ('El árbol de la vida', *CIENCIA HOY*, 91: 10-24, febrero-marzo 2006). Es razonable pensar que ese ancestro común no tuviera ojos, ya que los animales que están en ramas más basales del árbol, como las esponjas y los ctenóforos, no los tienen. Curiosamente, las larvas nadadoras de algunas esponjas poseen fotorreceptores con los cuales se orientan en la búsqueda de un sustrato al cual adherirse, pero en ellas la molécula sensible a la luz parece ser citocromo-c-oxidasa y no una opsina.

Hoy se postula que ese árbol tiene dos ramas principales: los cnidarios y los bilaterios. Estos, animales con simetría bilateral, son la mayoría e incluyen dos ramas secundarias: *protostomados* y *deuterostomados*. En un principio, parecía que había fotorreceptores ciliares en cnidarios y deuterostomados, y rhabdoméricos en protostomados. Pero luego se encontró que algunos protostomados (moluscos y anélidos) y deuterostomados (el anfibio) tienen los dos tipos de fotorreceptores. En conclusión, el antecesor de los bilaterios debía tener por lo menos la capacidad de producir ambos.

Por otra parte, unos genes llamados Pax6 contienen, metafóricamente hablando, las instrucciones bioquímicas para la construcción de los ojos durante el desarrollo de todos los animales, desde medusas hasta mamíferos, como se explica en otra nota aparecida en la revista (*Parodi A y Kornblihtt A, 'Tres genes con historia', CIENCIA HOY*, 135: 61-63, octubre-noviembre 2013). Se puede esperar, por lo tanto, que el ancestro de cnidarios y bilaterios haya tenido ese gen.

Esas instrucciones, sin embargo, operan en cada grupo de animales con los materiales disponibles, ya que la



Eudorylas ruralis, mosca cabezona de la familia *Pipunculidae* cuyos ojos compuestos cubren toda su cabeza. Si tuvieran esa proporción, los ojos humanos medirían alrededor de un metro. Foto Dick Belgers, Wikimedia Commons.



evolución es oportunista o, como sostiene el gran biólogo y premio Nobel François Jacob, es chapucera: un constructor puede edificar una casa con diferentes materiales, como ladrillos comunes, huecos, bloques, madera, chapa, etcétera. Y recurriendo a distintos materiales, se puede diseñar un edificio con 20 departamentos o 20 casas aisladas.

En síntesis, distintos animales fabrican ojos —similares o diferentes— a partir de distintos grupos de células del embrión, pero los genes que organizan el trabajo suelen ser los mismos. La variedad de estructuras que median la visión en el reino animal y la uniformidad de los procesos genéticos en los que se basan las etapas iniciales de su desarrollo son una cabal ilustración de una característica fundamental de la vida: su unidad y su diversidad. **CH**

La mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), utilizada en cientos de laboratorios de todo el mundo para estudios de genética, embriología y comportamiento, posee un par de ojos *compuestos de aposición*, cada uno con 760 unidades llamadas *omatiidas*. Una omatidia consiste de un lente, 8 células fotorreceptoras, muchas células pigmentarias y algunas células de soporte. La imagen percibida por el insecto resulta de la integración de los datos que su cerebro recibe de omatidias que apuntan en direcciones levemente distintas. Comparados con ojos de apertura única, los compuestos proporcionan imágenes de baja resolución, pero tienen un ángulo de visión muy grande y alta capacidad de detectar movimiento. En la fotografía magnificada de uno de los ojos se advierten las facetas de las omatidias. Foto Sanjay Acharya, Wikimedia Commons.



LECTURAS SUGERIDAS

- ARENDD D**, 2003, 'Evolution of eyes and photoreceptor cell types', *International Journal of Developmental Biology*, 47: 563-571.
- GARCÍA-BELLIDO D**, 2011, 'Un ojo fósil de más de 500 millones de años', *Investigación y Ciencia*, 420: 34-41.
- JORDÁN MONTÉS F**, 2013, 'La visión de los insectos', *Investigación y Ciencia*, 444.
- LAMB TD**, 2011, 'La evolución del ojo', *Investigación y Ciencia*, 420: 33-41.
- LAND MF**, 2005, 'The optical structures of animal eyes', *Current Biology*, 15, 9: 319-323.
- NILSSON DE**, 2009, 'The evolution of eyes and visually guided behaviour', *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B, 364: 2833-2847.
- ZAMORA S**, 2017, 'Equinodermos con visión', *Investigación y Ciencia*, 493.



Eduardo Spivak

Doctor en ciencias biológicas, UBA.
Investigador principal jubilado, Conicet.
Profesor titular jubilado, UNMDP.
espivak@mdp.edu.ar