

Manuscript Number:

Title: Curiosidades sobre el ojo de algunos invertebrados

Article Type: Revisión

Keywords: a

Corresponding Author: Dr. Julio González-Martín-Moro, Ph.D.

Corresponding Author's Institution: Hospital Universitario del Henares

First Author: Julio González-Martín-Moro, Ph.D.

Order of Authors: Julio González-Martín-Moro, Ph.D.; Jose Luis Hernández Verdejo, Optometrist; Antonio Enrique Jimenez Gahete, Ingeniero aeronáutico

Abstract: a

Suggested Reviewers: Fernando Gomez Sanz

Estimado director de la revista Archivos de la SEO, remito un artículo titulado Curiosidades acerca del ojo de los invertebrados, en la que se recogen varios hechos muy llamativos acerca de los ojos de caracoles e insectos. Esta revisión es producto de la fusión de cuatro artículos que habían sido enviados a la sección histórica, y que fueron rechazados en el proceso de reordenación que está siguiendo la revista.

Algunas de las adaptaciones que se describen ojos podrían tener aplicación en el futuro en el campo de la medicina y la ingeniería y desde luego nos ayudan a entender mejor el funcionamiento del ojo humano al que dedicamos nuestra vida profesional. Esperamos encuentre la revisión de interés para ser publicada en su revista.

Un saludo.

Julio González Martín-Moro

Primera página:

Title: **Curiosidades sobre el ojo de los invertebrados.**

b) Authors:

Julio González-Martín-Moro^{1,2} (MD, PhD)

Jose Luis Hernández Verdejo^{1,2} (Optrometrista)

Antonio Enrique Jiménez Gahete⁴ (Ingeniero aeronáutico)

(1) Department of Ophthalmology. Hospital Universitario del Henares. Coslada.
Madrid. Spain.

(2) Universidad Francisco de Vitoria. Madrid. Spain.

(3) Escuela de Optica. Universidad Complutense de Madrid. España

(4) Airbus military

Autor para correspondencia:

Julio González Martín-Moro

Américo Castro 102 6ºA

28050 Madrid España

juliogmm@yahoo.es; juliogazpeitia@gmail.com

c) Fuente de financiación: No

d) Conflicto de interés: NO

La sorprendente capacidad regenerativa del ojo del caracol y otros modelos de regeneración ocular

No es infrecuente que un paciente afecto de un glaucoma terminal nos pregunte si existe algún método capaz de regenerar su nervio óptico. Aunque actualmente la respuesta a esta pregunta es un contundente no, lo cierto es que existen algunos vertebrados capaces de regenerar buena parte de los tejidos oculares. Esta capacidad es aún más llamativa en los invertebrados, que en algunos casos son capaces de regenerar por completo el órgano de la visión o incluso buena parte de su sistema nervioso central.

Todos los seres vivos son capaces de regenerar en distintos grados sus tejidos. Dentro de los vertebrados, los animales dotados de una mayor capacidad regenerativa son probablemente los anfibios. Desde finales del siglo XIX se sabe que los anfibios caudados (tritones y salamandras), son capaces de regenerar miembros completos e incluso en algunas especies la retina y el cristalino. (1) Este proceso es por completo distinto del que tiene lugar en los mamíferos, pues la regeneración del cristalino, no se produce a partir de las células epiteliales cristaliniánas, sino que se produce a través de un proceso de transdiferenciación a partir de la porción dorsal del iris.(1)

Algunos invertebrados están dotados de capacidades regenerativas, incluso superiores. Los caracoles, no sólo son capaces de regenerar tejidos oculares sino incluso el órgano completo. Poseen ojos situados en el extremo distal de unos apéndices móviles. (Figura 1) Se trata de ojos poco desarrollados, pues el sentido más desarrollado en estos animales es el olfato.. Desde el punto de vista anatómico se trata de órganos relativamente sencillos, pero bastante más evolucionados que los de sus parientes las lapas. Las lapas poseen ojos en

1
2
3
4 foseta, en tanto que los ojos de los caracoles son globos oculares en el sentido estricto del
5
6 término.
7
8

9
10 Cuando se amputa la porción distal del tentáculo superior, se pone en marcha un proceso
11
12 que lleva a la formación de un nuevo ojo, generalmente de menor tamaño que le previo. El
13
14 proceso dura unos 25 días y reproduce la embriogénesis del ojo, pues se inicia con la
15
16 invaginación del epitelio sobre la porción distal del muñón. Estas células epiteliales
17
18 invaginadas, por un proceso de transdiferenciación generan el cristalino y la retina.(2) Una
19
20 vez que la retina ha madurado, emite las prolongaciones nerviosas que constituirán el nuevo
21
22 nervio óptico. Aunque el proceso ha sido estudiado con detalle en los caracoles marinos de
23
24 la familia *Ampullariidae*, (3) todavía se desconoce si el nervio óptico que parte del nuevo
25
26 globo ocular conecta con la porción distal del nervio óptico lesionado o si lo hace
27
28 directamente con el ganglio cerebral. Se cree que es necesaria la presencia del nervio óptico
29
30 para ponerlo en marcha, y que la aparición de una corriente eléctrica gobierna el
31
32 proceso.(4)
33
34
35
36
37
38

39
40 Aunque el caracol posee un ojo en cámara, anatómicamente similar al humano lo cierto es
41
42 que su origen embriológico es completamente diferente. El ojo de los moluscos se genera a
43
44 partir del ectodermo externo, que se invagina hasta formar la copa óptica. Esta diferencia
45
46 condiciona que el ojo del caracol no sea un derivado neuroectodérmico y hace difícilmente
47
48 exportable este modelo al ser humano.
49
50

51
52
53 A pesar de todas estas limitaciones los caracoles constituyen uno de los modelos de
54
55 regeneración ocular más intensamente estudiados. De hecho recientemente en la misión
56
57 espacial, los astronautas rusos comprobaron que la falta de gravedad no influye de forma
58
59

1
2
3
4 notable en la capacidad del caracol común (*Helix lucorum*) para regenerar el globo
5
6 ocular.(5)
7
8
9

10 **¿Por qué los ojos de los insectos voladores no son esféricos? Forward flight** 11 12 **pattern.** 13 14

15
16 Los ojos compuestos de los invertebrados ofrecen una variedad morfológica mucho mayor
17 que la que podemos encontrar en los ojos de los vertebrados. Existen tres tipos básicos de
18 ojos compuestos, los ojos compuestos por aposición, por superposición y por superposición
19 neural. Pero incluso dentro de cada uno de estos grupos la variedad de diseños es
20 sorprendente.(6-8)
21
22
23
24
25
26
27

28
29 Por poner un ejemplo, a pesar de tratarse de animales similares, los ojos de los grillos y
30 saltamontes son totalmente distintos. Los grillos tienen ojos compuestos por aposición de
31 forma más o menos esférica, o en todo caso elongados en sentido horizontal (Figura 1), en
32 tanto que langostas y saltamontes están dotados de ojos compuestos por aposición de forma
33 elíptica (Figura 1).
34
35
36
37
38
39
40
41

42 El ojo de los grillos es alargado en sentido horizontal porque de este modo es capaz de
43 incrementar la resolución en el plano horizontal, en el que tiene lugar toda su actividad.
44
45

46 Sería una solución análoga al desarrollo de la estría visual presente en los vertebrados que
47 viven en espacios abiertos. Esta estructura se debe a la presencia de una mayor densidad de
48 células ganglionares en el meridiano horizontal. Es por lo tanto una especie de fovea lineal,
49 y está presente en la retina de aquellos animales que viven en espacios abiertos, en los que
50 por lo general los estímulos visuales de interés se centran en el horizonte.(9, 10)
51
52
53
54
55
56
57
58
59

1
2
3
4 Este diseño no es universal. Las libélulas que cazan en vuelo a gran velocidad, presentan
5
6 ojos esféricos, muy voluminosos y orientados hacia adelante con un amplio campo visual
7
8 binocular. Sin embargo en abejas, avispas y mariposas es común encontrar ojos compuestos
9
10 elongados en sentido vertical.(Figura 2) Esta forma se cree que está relacionado con el
11
12 vuelo. Es el denominado “forward flight pattern”.(6) Se sabe que la velocidad a la que un
13
14 objeto se desplaza en la retina no sólo es proporcional a la velocidad a la que se desplaza el
15
16 animal, sino que depende de la distancia a la que el objeto está situado (los objetos distantes
17
18 se desplazan más lentamente que los cercanos) y de su posición (los objetos situados en los
19
20 laterales se desplazan más rápidamente que los situados delante). Esto tiene especial
21
22 trascendencia si tenemos en cuenta que los insectos se desplazan a velocidades muy altas en
23
24 relación con su tamaño. Por ello, cuando el insecto vuela, el desplazamiento de la imagen a
25
26 lo largo del eje horizontal es tan rápido que los mecanismos neuronales no son capaces de
27
28 proporcionar la frecuencia de fusión temporal necesaria para generar una imagen nítida.(6)..
29
30 Esta es la razón por la que la evolución ha optado por reducir el volumen del ojo,
31
32 eliminando omatidios inútiles en el eje horizontal, reduciendo la resolución en ese plano y
33
34 consiguiendo una imagen más estable (Figura 3).(6) En el caso de las avispas y avispones,
35
36 el ojo tiene forma arriñonada.(Figura 2) presentando una pequeña bahía superior. Aunque
37
38 no hemos encontrado literatura que lo avale, resulta bastante intuitivo que, en el afán por
39
40 compactar el ojo y eliminar aquellos receptores menos útiles, se han eliminado aquellos
41
42 omatidios situados por detrás de las grandes antenas (Figura 2).
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Los ocelos de los insectos voladores: las virtudes de un ojo extremadamente amétrope.

Los insectos poseen habitualmente dos ojos compuestos, situados en la porción anterior o lateral de la cabeza. Además, en muchos casos están presentes tres pequeños “ojos en cámara” en la porción superior de la misma. Estos coexisten con los ojos compuestos constituyendo un sistema funcional y anatómicamente independiente. Su función se desconoce pero se creen relacionados con la orientación y la estabilización del insecto durante el vuelo.(11)

La presencia de ocelos está descrita en insectos no voladores como hormigas,(12) grillos(13) y cucarachas(14) e incluso en algunos cangrejos(15). En estos animales se ha demostrado que pueden ayudar a la navegación extrayendo información de la bóveda celeste.(12, 16) Sin embargo, lo cierto es que los ocelos están especialmente representados en aquellos insectos que vuelan,(17-21) lo que hace suponer que tienen alguna función relacionada con la estabilización del insecto durante el vuelo.

Algunos insectos terrestres poseen dos ocelos. Sin embargo, en los insectos voladores habitualmente constituyen un triplete y se disponen formando un triángulo casi equilátero de vértice anterior (Figura 1, Figura 2, Figura 3). Se trata de “ojos en cámara”, por lo tanto similares a los de los vertebrados y con un diseño radicalmente distinto al de los “ojos principales”, aunque en algunos casos se ha demostrado que expresan opsinas similares a las de los ojos compuestos.(15, 19)

Algunos trabajos han comparado el tamaño de los ocelos en abejas, avispas y hormigas diurnas con el de sus parientes más cercanas pero de actividad predominantemente nocturna o selvática, demostrando diferencias muy importantes en el volumen de los mismos.(20)

1
2
3
4 Todo ello habla a favor de que no se trata de vestigios del pasado, sino que estos ojos
5
6 soportan funciones importantes. Aunque numerosas publicaciones han abordado diversos
7
8 aspectos de la anatomía e histología de los ocelos, lo cierto es que su función sigue siendo
9
10 un misterio porque desde el punto de vista óptico se trata de ojos extremadamente
11
12 amétropes. Habitualmente la longitud axial del ocelo es muy corta y ello lo hace altamente
13
14 hipermetrope. Aunque ópticamente el ojo pudiera ofrecer una imagen más nítida, se sabe
15
16 que la sumación espacial en la retina es muy alta porque son muchos los receptores que
17
18 convergen en una sola neurona. De hecho, los axones de estas neuronas se encuentran entre
19
20 los de mayor diámetro de los insectos (22) Por todo ello, aunque la resolución espacial es
21
22 muy baja, pueden ofrecer las rápidas respuestas que se precisan para estabilizar la cabeza
23
24 durante el vuelo.
25
26
27
28
29

30
31
32 Algunos autores piensan que una imagen borrosa resultaría de mayor utilidad para ofrecer
33
34 al insecto una información promediada de los niveles de luz y para impedir que formas más
35
36 pequeñas interfirieran con la detección del horizonte.(11) En definitiva, un ojo desenfocado
37
38 evitaría que los arboles impidan ver el bosque. Cómo el sistema nervioso combina la
39
40 información de estos tres ojos sigue siendo un misterio pero probablemente, en lo que a la
41
42 detección del movimiento se refiere, sitúa al insecto en un plano que para nosotros al ser
43
44 “animales binoculares”, es difícil de imaginar en lo que podríamos llamar visión trinocular.
45
46
47
48

49
50 Sin embargo, esta consideración de los ocelos como ojos extremadamente amétropes
51
52 incapaces de construir una imagen probablemente es un tanto simplista. En algunas
53
54 libélulas se ha demostrado que el ocelo central es altamente astigmata, ofreciendo un mayor
55
56 contraste en el plano horizontal y de este modo favoreciendo la detección del horizonte.(21,
57
58
59

1
2
3
4 23) En estos insectos un potente mecanismo de este tipo es especialmente importante
5
6 porque se trata de los insectos que vuelan a gran velocidad. En las abejas domésticas, cuyos
7
8 ocelos se cuentan entre los más estudiados, recientemente se ha demostrado la presencia de
9
10 cierta especialización en la retina. Una cornea bipartita con dos curvaturas distintas,
11
12 proyecta luz sobre dos regiones claramente diferenciadas en la retina.(22) La porción
13
14 anterior está orientada hacia al cielo y es altamente hipermetrope, en tanto que la porción
15
16 posterior es emétrope y está orientada hacia delante lo que le favorecería percibir de forma
17
18 nítida el horizonte. Además, en esta misma especie se ha demostrado la presencia de dos
19
20 orientaciones diferentes en los rhabdomeros de los fotorreceptores, lo que permitiría a estos
21
22 ojos ser sensibles a la luz polarizada.(22)

23
24
25
26
27
28
29 Un instrumento de navegación esencial en los aviones es horizonte artificial. Resulta
30
31 imprescindible para conocer la actitud del avión con respecto al horizonte.(24) Los ocelos
32
33 podrían desempeñar precisamente esa función. De hecho un dispositivo inspirado en los
34
35 ocelos ha demostrado ser capaz de medir de forma precisa la velocidad angular y ofrecer la
36
37 retroalimentación necesaria para ordenar las maniobras necesarias para la estabilización de
38
39 un robot durante el vuelo.(25)

40
41
42
43
44
45
46
47 ***Polifenismo y percepción de la luz polarizada en el ojo compuesto de la***
48
49 ***langosta terrestre.***

50
51
52
53 Uno de los invertebrados cuyo sistema visual ha sido más investigado es la langosta. El
54
55 hecho de que estos animales sean fáciles de reproducir y estén dotados de grandes ojos
56
57 compuestos los convierte en un modelo animal muy apropiado.
58
59

1
2
3
4 Lo primero que llama la atención es la forma elongada y no esférica del ojo. Este diseño es
5
6 común a otros insectos voladores. Como ya se ha comentado es el llamado “forward flight
7
8 pattern”.(6) que contribuye a estabilizar la imagen. (Figura 1). Junto a los dos grandes ojos
9
10 compuestos, existen otros ojos más pequeños u ocelos, probablemente relacionados con la
11
12 estabilización del insecto durante el vuelo (Figura xx)
13
14

15
16
17 El ojo compuesto de las langostas alberga como el de muchos insectos, una región
18
19 especializada en la percepción de la luz polarizada. La luz solar, al entrar en contacto con la
20
21 atmósfera terrestre experimenta un fenómeno conocido como polarización por dispersión.
22
23 El grado de dispersión depende de la longitud de onda siendo en condiciones normales, con
24
25 cielo despejado mucho mayor para la longitud de onda corta, (la correspondiente con el
26
27 violeta y el azul).(26)
28
29

30
31 En la langosta la región encargada de la percepción de la luz polarizada, es fácilmente
32
33 diferenciable porque se encuentra densamente pigmentada (Figura 2)(27) y recibe el
34
35 nombre de dorsal rim área (DRA).(27) Contiene fotorreceptores que son sensibles al azul
36
37 (recordemos que la longitud de onda corta es la que más se polariza) y está situada en la
38
39 parte posterior del ojo y orientada hacia el cielo.(27)
40
41
42
43

44 Las abejas domésticas se cuentan entre los animales cuya visión ha sido más estudiada.
45
46 Desde los años cuarenta se sabe que son capaces de percibir la luz polarizada. Esta
47
48 capacidad está especialmente desarrollada en los artrópodos, pero animales pertenecientes
49
50 a otros grupos como los pulpos y las aves son también capaces de percibirla.(28) En el caso
51
52 de las aves, algunos experimentos apuntan a que es la percepción del patrón de polarización
53
54 durante los días previos al inicio de la migración lo que permite recalibrar su brújula
55
56
57
58
59

1
2
3
4 magnética.(29) Los mecanismos bioquímicos y neuronales que lo hacen posible no se
5
6 conocen, pero está claro que se precisa un ordenamiento preciso de las moléculas de
7
8 opsina.(28) (dicroísmo)
9

10
11 El gran tamaño del ojo de la langosta y el hecho de que el área sensible a la luz polarizada
12
13 sea fácilmente identificable convierten a la langosta en modelo animal muy apropiado para
14
15 el estudio de esta capacidad sensorial. Pruebas empíricas demuestran la importancia de esta
16
17 porción del ojo en la orientación, porque cuando se ocluye con pintura, el animal pierde la
18
19 polarotaxis.(27) Asimismo, los estudios histológicos demuestran que los omatidios de esta
20
21 región tienen sus microvellosidades orientadas ortogonalmente, de tal modo que su
22
23 sensibilidad es máxima para vectores de polarización opuestos. Este sistema cartesiano,
24
25 sería similar al que rige el funcionamiento de los canales semicirculares en el oído humano.
26
27 Se cree que de este modo estos insectos podrían volar orientados, no sólo por el azimut
28
29 solar sino también por el “vector e” del cielo. Este mecanismo de orientación sería más
30
31 robusto que el basado únicamente en la posición del sol porque el vector e del cielo es
32
33 mucho más estable que la posición del sol.
34
35
36
37
38
39
40
41

42 Los humanos somos incapaces de detectar esta propiedad de la luz, pero utilizando un filtro
43
44 polarizador (presente en muchas gafas de sol) podemos comprobar fácilmente que la mayor
45
46 parte de la luz polarizada proviene de una zona del cielo que se encuentra perpendicular a la
47
48 posición del sol. Si este se encuentra cerca del horizonte la zona de polarización se
49
50 concentra en una franja de unos 30° de anchura que se distribuye de horizonte a horizonte
51
52 pasando por el cenit. Por el contrario, si el Sol se encuentra alto en el cielo la zona de
53
54 polarización se sitúa cercana al horizonte a lo largo de éste. Por tanto, estas referencias
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 asociadas a la polarización son cambiantes a lo largo del día en función de la posición del
5
6 sol y de la misma forma lo serán para cada estación en la que nos encontremos a lo largo
7
8 del año.(26) Por ello esta brújula precisaría además del concurso de un reloj interno.
9

10
11
12 1. Ocelos

13
14
15 2. Polifenismo ocular

16
17
18 En el caso de la variante gregaria el ojo tiene una coloración homogénea. Sin embargo el
19
20 individuo que aparece en las fotografías de este artículo el ojo presenta un patrón rayado
21
22 por tratarse de un individuo perteneciente a la variante solitaria. (Figura 4).(30) En esta
23
24 variante, en estado adulto, el ojo contiene habitualmente un total de siete franjas
25
26 pigmentadas. Cada franja pigmentada, tiene una coloración chocolate, contiene una
27
28 columna de 4-7 omatidios de ancho, y alterna con una franja de color crema. Se sabe que
29
30 las franjas no aparecen sólo cuando el animal crece en un entorno en el que existe una alta
31
32 densidad de individuos y que en cada muda aparece una nueva banda pigmentada.
33
34
35

36
37
38 Se considera un insecto polimórfico ya que transforma enormemente su aspecto y su
39
40 comportamiento bajo los efectos de la superpoblación; en efecto, esta especie presenta dos
41
42 fases muy distintas, la fase solitaria y la fase gregaria. La existencia de dos fenotipos
43
44 diferentes en una especie recibe el nombre de polifenismo. El polifenismo es extremo en la
45
46 langosta del desierto (*Schistocerca gregaria*), que habita el norte de África. Las dos
47
48 variantes son tan distintas que durante mucho tiempo se pensó que se trataba de dos
49
50 especies diferentes. Cuando aumenta su población la langosta pasa progresivamente de la
51
52 fase solitaria (*Schistocerca solitaria*) a la gregaria (*Schistocerca gregaria*). En el caso de
53
54 las langostas del desierto el polifenismo es extremo porque las dos variantes tienen no sólo
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 una coloración y morfología distinta, sino que también la fisiología e incluso el
5
6 comportamiento son diferentes. Cuando la densidad de la población es baja el insecto lleva
7
8 una vida discreta y sedentaria. Por el contrario cuando el individuo se expone a una
9
10 densidad de población alta, en cuestión de una hora pierde su timidez, incrementa su
11
12 actividad, y tiende a agruparse con otros individuos y a viajar grandes distancias.
13
14

15
16
17 Por su impacto económico, la langosta migratoria es un insecto muy estudiado. De hecho la
18
19 Organización de Agricultura y Alimentación (FAO), monitoriza continuamente sus
20
21 poblaciones. Conocer los mecanismos que inducen este cambio tiene un gran interés y son
22
23 numerosos los trabajos que abordan el tema. Se cree que la transformación de la media una
24
25 subida de los niveles de serotonina(31). Los estímulos que la inician difieren en las distintas
26
27 especies. En concreto en la langosta del desierto (*Schistocerca*) está mediada por estímulos
28
29 visuales, químicos y la estimulación de las patas traseras, en tanto que en la langosta
30
31 australiana (*Chortoicetes terminifera*) está mediada exclusivamente por la estimulación de
32
33 las antenas.(32)
34
35
36
37
38

39
40 La función del polifenismo ocular no se conoce. Podrían deberse a que los requerimientos
41
42 visuales de las dos fases son diferentes, o más probablemente el desarrollo de este patrón
43
44 rayado que aparece en la fase solitaria, tenga por misión mimetizar el ojo y ayudar a
45
46 camuflar al insecto. En la forma gregaria no sería necesaria tal mimetización pues el propio
47
48 grupo contribuiría a proteger al individuo.
49
50
51

52 ***El sistema visual de las arañas: tantos ojos como patas.***

53
54 Las arañas, al contrario que la mayor parte de los invertebrados, no están dotadas
55
56 de ojos compuestos, sino de ojos en cámara. Habitualmente presentan cuatro
57
58
59

1
2
3
4 pares de ojos salvo en aquellos casos en los que se ha producido una reducción
5
6 parcial (arañas haploginas, con sólo seis ojos) o total (algunas arañas
7
8 cavernícolas). Se encuentran formando dos líneas transversales, si bien en
9
10 algunas familias su disposición se ha alterado con la evolución y presentan tres o
11
12 incluso cuatro líneas. (33, 34)
13
14
15

16
17 Los arácnidos son de los pocos invertebrados dotados de músculos capaces de
18
19 movilizar la retina a modo de músculos extraoculares. Esto es así porque la
20
21 cornea está integrada en el exoesqueleto, imposibilitando el movimiento del ojo.
22
23 Se considera que los cuatro pares de ojos se organizan en dos sistemas de visión
24
25 diferentes: los ojos antero-medianos (ojos principales) los cuales presentan una
26
27 retina evertida y tienen alta resolución espacial pero campos visuales muy
28
29 estrechos que permiten ver los detalles (se encargarían de la "visión foveal"), en
30
31 tanto que los restantes, llamados ojos secundarios (antero-laterales, postero-
32
33 laterales y postero-medianos), contienen una retina invertida, y están dotados de
34
35 amplios campos visuales y adaptados a la percepción del movimiento y la
36
37 orientación. (35-37)
38
39
40
41
42
43
44

45 El sistema visual está especialmente desarrollado en aquellas arañas que no
46
47 construyen telas, sino que persiguen de forma activa a sus presas. Este es el caso
48
49 de las arañas pertenecientes a la familia *Lycosidae* (arañas lobo), conocidas como
50
51 tarántulas (Figura 1). Probablemente la mejor agudeza visual (AV) de este grupo
52
53 de animales las tienen las arañas saltadoras (*Portia fimbriata*). (36) Esta especie
54
55 está dotada de ojos tubulares similares a los de los halcones. Su AV se estima en
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 2,4' arc. Esta AV, aunque baja si la comparamos con la del ser humano, es muy
5
6 superior a la de otros animales de tamaño similar (por ejemplo, es unas cinco
7
8 veces superior a la de las libélulas).(6)
9

10
11
12 En las arañas nocturnas está documentada la existencia de *tapetum lucidum*, por
13
14 ello cuando son fotografiadas utilizando flash, es habitual evidenciar la presencia
15
16 de un vivo reflejo. La presencia de esta estructura, potencia la sensibilidad del ojo,
17
18 al duplicar la probabilidad de que un fotón sea captado. Su composición se
19
20 desconoce, pero como en otros animales, se cree compuesta por cristales de
21
22 guanina.(6, 36) (Figura 2)
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44

45 46 Reference List

- 47
48
49 1. Call MK, Grogg MW, Tsonis PA. Eye on regeneration. *Anat Rec B New Anat.*
50 2005;287(1):42-8.
51 2. Del Rio-Tsonis K, Tsonis PA. Eye regeneration at the molecular age. *Dev Dyn.*
52 2003;226(2):211-24.
53 3. Bever MM, Borgens RB. Eye regeneration in the mystery snail. *J Exp Zool.* 1988;245(1):33-
54 42.
55 4. Bever MM, Borgens RB. Electrical responses to amputation of the eye in the mystery snail.
56 *J Exp Zool.* 1988;245(1):43-52.
57
58
59

5. Gorgiladze GI. Regenerative capacity of the eye of *Helix lucorum* in a 163-day orbital flight aboard the International Space Station. *Dokl Biol Sci.* 2011;440:316-9.
6. Land MF, Nilsson DE. *Animal Eyes.* Croydon: Oxford University Press; 2012.
7. Schwab IR. *Evolution's witness: how eyes evolved.* New York: Oxford University Press; 2013. 306 p.
8. Land MF. Visual acuity in insects. *Annu Rev Entomol.* 1997;42:147-77.
9. Lisney TJ, Iwaniuk AN, Bandet MV, Wylie DR. Eye shape and retinal topography in owls (Aves: Strigiformes). *Brain Behav Evol.* 2012;79(4):218-36.
10. Lisney TJ, Iwaniuk AN, Kolominsky J, Bandet MV, Corfield JR, Wylie DR. Interspecific variation in eye shape and retinal topography in seven species of galliform bird (Aves: Galliformes: Phasianidae). *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.* 2012;198(10):717-31.
11. Krapp HG. Ocelli. *Curr Biol.* 2009;19(11):R435-7.
12. Schwarz S, Albert L, Wystrach A, Cheng K. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *J Exp Biol.* 2011;214(Pt 6):901-6.
13. Henze MJ, Dannenhauer K, Kohler M, Labhart T, Gesemann M. Opsin evolution and expression in arthropod compound eyes and ocelli: insights from the cricket *Gryllus bimaculatus*. *BMC Evol Biol.* 2012;12:163.
14. Mizunami M. Nonlinear signal transmission between second- and third-order neurons of cockroach ocelli. *J Gen Physiol.* 1990;95(2):297-317.
15. Smith WC, Price DA, Greenberg RM, Battelle BA. Opsins from the lateral eyes and ocelli of the horseshoe crab, *Limulus polyphemus*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1993;90(13):6150-4.
16. Schwarz S, Wystrach A, Cheng K. A new navigational mechanism mediated by ant ocelli. *Biol Lett.* 2011;7(6):856-8.
17. Wellington WG. Bumblebee ocelli and navigation at dusk. *Science.* 1974;183(4124):550-1.
18. Berry RP, Warrant EJ, Stange G. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the Locust Ocelli. *Vision Res.* 2007;47(10):1382-93.
19. Sontag C. Spectral sensitivity studies on the visual system of the praying mantis, *Tenodera sinensis*. *J Gen Physiol.* 1971;57(1):93-112.
20. Warrant EJ, Kelber A, Wallen R, Wcislo WT. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. *Arthropod Struct Dev.* 2006;35(4):293-305.
21. Berry RP, Stange G, Warrant EJ. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the dragonfly median ocellus. *Vision Res.* 2007;47(10):1394-409.
22. Ribí W, Warrant E, Zeil J. The organization of honeybee ocelli: Regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod Struct Dev.* 2011;40(6):509-20.
23. Warrant EJ, Kelber A, Gislen A, Greiner B, Ribí W, Wcislo WT. Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. *Curr Biol.* 2004;14(15):1309-18.
24. https://en.wikipedia.org/wiki/Attitude_indicator [14-09-2014].
25. Fuller SB, Karpelson M, Censi A, Ma KY, Wood RJ. Controlling free flight of a robotic fly using an onboard vision sensor inspired by insect ocelli. *J R Soc Interface.* 2014;11(97):20140281.
26. Casado JC. *Fotografía astronómica y atmosférica. Teoría y técnica.* S.A EO, editor. Spain2011.
27. Homberg U. In search of the sky compass in the insect brain. *Naturwissenschaften.* 2004;91(5):199-208.
28. Roberts NW, Porter ML, Cronin TW. The molecular basis of mechanisms underlying polarization vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2011;366(1565):627-37.

- 1
2
3
4 29. Muheim R, Moore FR, Phillips JB. Calibration of magnetic and celestial compass cues in
5 migratory birds--a review of cue-conflict experiments. *J Exp Biol.* 2006;209(Pt 1):2-17.
6 30. Roonwal ML. Variation and structure of the eyes in the desert locust, *Schistocerca gregaria*
7 (Forsk.). *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 1947;134(875):245-72.
8 31. Anstey ML, Rogers SM, Ott SR, Burrows M, Simpson SJ. Serotonin mediates behavioral
9 gregarization underlying swarm formation in desert locusts. *Science.* 2009;323(5914):627-30.
10 32. Cullen DA, Sword GA, Dodgson T, Simpson SJ. Behavioural phase change in the Australian
11 plague locust, *Chortoicetes terminifera*, is triggered by tactile stimulation of the antennae. *J Insect*
12 *Physiol.* 2010;56(8):937-42.
13 33. Duke-Elder. *System of Ophthalmology. The eye in evolution.* London: Henry Kimpton;
14 1958.
15 34. Martínez Pérez FD, Baz Ramos A. CUADERNOS DEL CAMPUS NATURALEZA Y MEDIO
16 AMBIENTE N^o 6 Madrid: Universidad de Alcalá 2010.
17 35. Land MF. Movements of the retinae of jumping spiders (Salticidae: dendryphantinae) in
18 response to visual stimuli. *J Exp Biol.* 1969;51(2):471-93.
19 36. Land MF. Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae:
20 dendryphantinae) in relation to visual optics. *J Exp Biol.* 1969;51(2):443-70.
21 37. Zurek DB, Taylor AJ, Evans CS, Nelson XJ. The role of the anterior lateral eyes in the vision-
22 based behaviour of jumping spiders. *J Exp Biol.* 2010;213(Pt 14):2372-8.
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36

37
38 Figura 1. El ojo del caracol se encuentra situado en el extremo distal de los tentáculos
39 superiores.
40

41
42
43 Figura 2. En estas dos imágenes se comparan los ojos de grillos y langostas. A pesar de tratarse de
44 insectos pertenecientes al mismo orden (ortópteros), los grillos tienen ojos casi esféricos en tanto
45 que las langostas tienen ojos alargados.
46
47

48
49 Figura 3. En esta serie se aprecia la forma del ojo de abejorro, abeja doméstica, avispa y avispon.
50 En todos los casos se trata de ojos compuestos por aposición elongados en sentido vertical. En el
51 caso de avispas y avispones, además se puede observa el contorno "arriñonado" de la porción
52 superior del mismo.
53

54
55 Figura 4. Forward flight pattern. Al aumentar la curvatura del ojo en sentido horizontal es posible
56 reducir el número de omatidios en ese ojo y conseguir una imagen más estable cuando el insecto
57 vuela.
58
59

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Figura 5. En abejas y abejorros los ocelos son difíciles de visualizar pues se encuentran parcialmente cubiertos por pelos.

Figura 6. En avispones y avispas los ocelos no están cubiertos de pelos y son fácilmente visualizables.

Figura 7. En las mantis religiosas, insectos menos voladores que los previos, es posible también distinguir también la presencia de tres ocelos de color más pálido, situados entre las antenas.

Figura 8: Reduciendo el número de omatidios ecuatoriales el insecto consigue reducir el volumen y el peso del ojo, consiguiendo una imagen más estable en el plano horizontal mientras vuela.

Figura 9: En la parte superior del ojo, se sitúa una porción capaz de percibir la luz polarizada, que recibe el nombre de dorsal rim area (DRA). En el ojo izquierdo aparece señala de verde.

Figura 10: Además de los dos grandes ojos compuestos, otros tres ojos sencillos u ocelos (flecha) están presentes en muchos insectos. Se cree que son importantes para la estabilización del insecto durante el vuelo.

Figura 11: En la variante solitaria de la langosta del desierto (*Schistocerca solitaria*), están presentes una serie de franjas pigmentadas. En este caso pueden apreciarse siete bandas. Con cada muda aparece una nueva franja. Estas bandas, cuyo significado se desconoce no están presentes en la fase gregaria (*Schistocerca gregaria*).

Figura 13: Detalle de los ojos de una araña perteneciente al género *Lycosa*.

Figura 14: Reflejo ocular, en esta araña de hábitos crepusculares, perteneciente al género *Filistata*, justificable por la probable presencia de *Tapetum lucidum*.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Figura
[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura

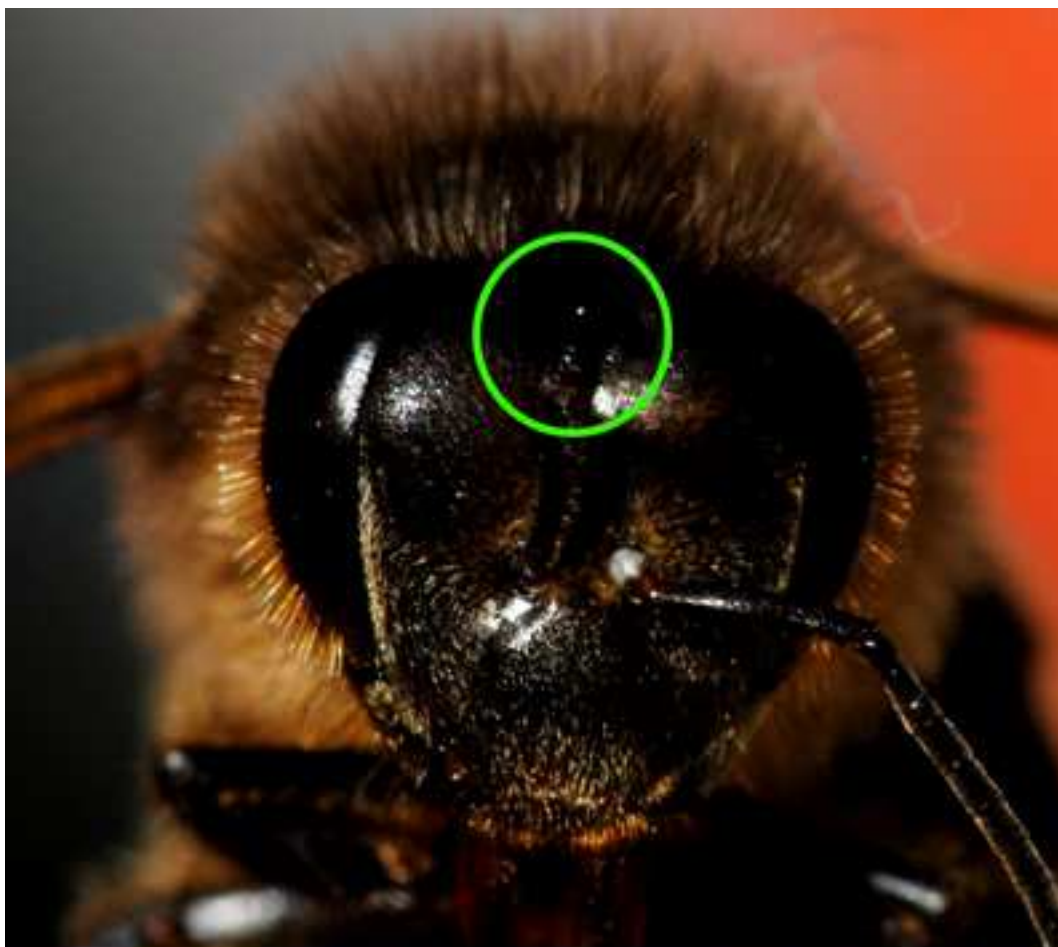
[Click here to download high resolution image](#)





Figura

[Click here to download high resolution image](#)

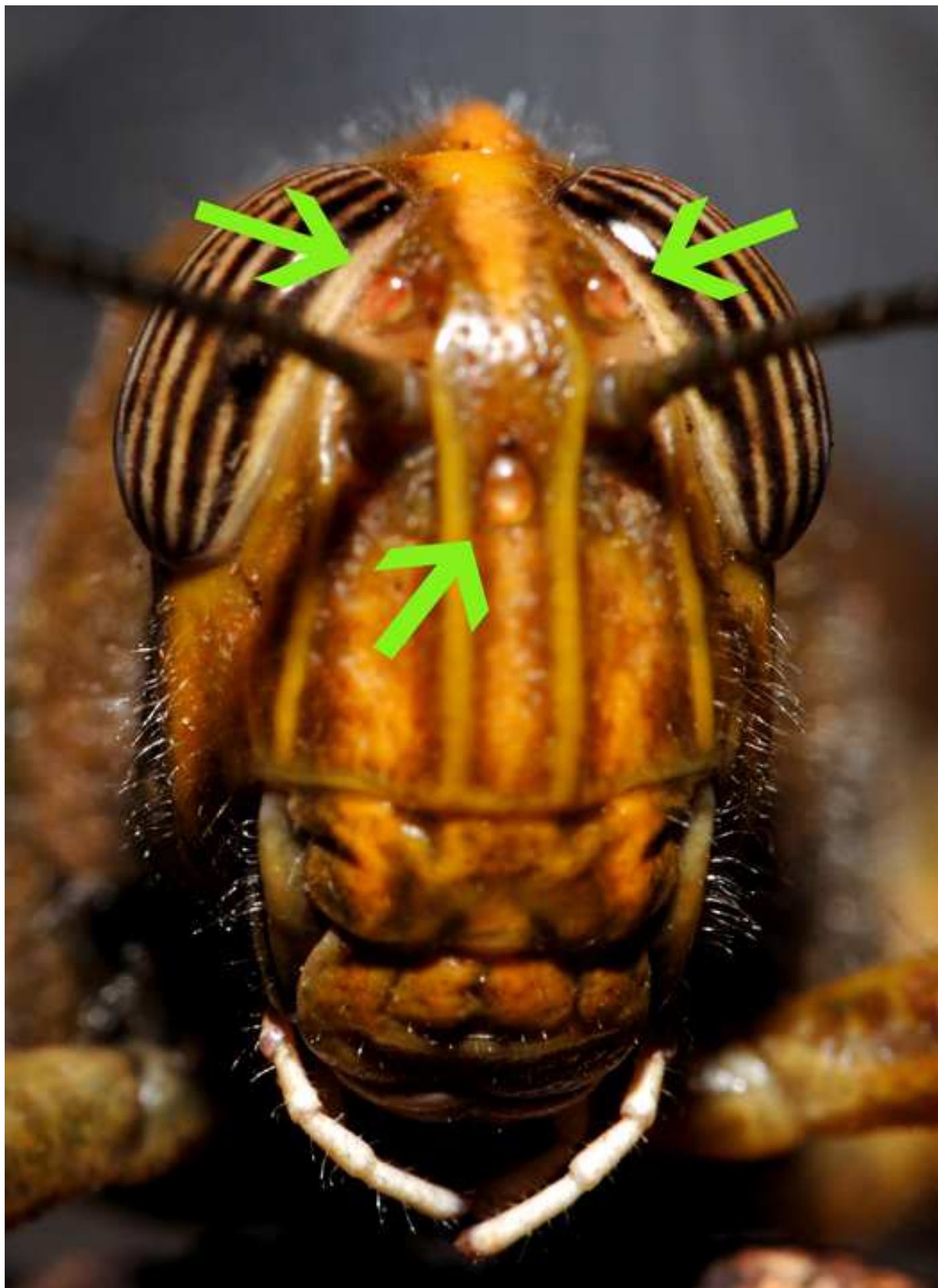


Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura
[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura
[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura
[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)



Figura

[Click here to download high resolution image](#)

