

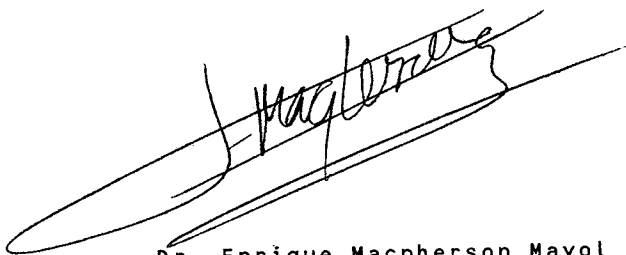
**DESARROLLO Y ADAPTACIONES AL HABITAT
DE LA ESTRUCTURA DEL SISTEMA VISUAL EN
TELEOSTEOS MARINOS**

Josep Mas Riera

Memoria redactada para aspirar al
grado de Doctor en Ciencias Biológicas
por la Universidad de Barcelona, por

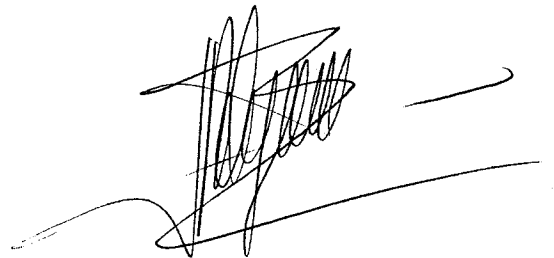
Josep Mas Riera

Vº Bº del Director
de la Tesis

A handwritten signature in black ink, written in a cursive style, slanted upwards to the right. The signature appears to be 'E. Macpherson Mayol'.

Dr. Enrique Macpherson Mayol
Prof. de Investigación
C.S.I.C.

Vº Bº del Ponente

A handwritten signature in black ink, written in a cursive style, slanted upwards to the right. The signature appears to be 'J.D. Rodríguez-Teijeiro'.

Dr. J.D. Rodríguez-Teijeiro
Profesor Titular
Universidad de Barcelona

Als de casa, és clar.

Este trabajo se ha desarrollado dentro de las actividades investigadoras realizadas por el programa "Estudio de las pesquerías en las aguas de Namibia", en el Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona.

Para empezar, quiero agradecer al Dr. E. Macpherson, como Director de este Programa de Investigación y a su vez como Director de esta Tesis, su ayuda, colaboración y confianza.

A todos los miembros que forman el equipo de este Programa les agradezco su colaboración en la obtención de las muestras y su apoyo en la realización de esta memoria.

Tengo que agradecer la ayuda aportada por el Ministerio de Educación y Ciencia a través de la Beca del Plan de Formación del Personal Investigador.

Quiero mostrar mi agradecimiento a las personas del Instituto de Ciencias del Mar que me han ayudado y animado, especialmente a Manuel Barangé, Roger Villanueva, Balbina Molí, Ana Gordo, Mercedes Masó, Montse Demestre, Antoni Lombarte, Pilar Olivar, Pere Abelló, Paloma Martín, Begoña Campos y Mario Manríquez.

Deseo expresar mi agradecimiento a Ron H. Douglas (City University, London) y a J.H.S. Blaxter (Dunstaffnage Marine Research Lab.), por sus inestimables sugerencias, críticas y comentarios.

A Mercé Durfort (Unitat de Biologia Cel.lular, Dep. Bioquím. Fisiol., Universitat de Barcelona), le agradezco todo su tiempo, sus sugerencias, sus correcciones y su ayuda desde el inicio hasta la fase final de este trabajo.

La elaboración final de esta memoria no hubiese sido posible sin el trabajo de Roger, Mac, Balbi, Memé, Pilili, Montse, Ana, Francesc y Batis. A ellos tengo que agradecerles su capacidad de trabajo olvidándose del reloj y el calendario.

To suppose that the eye with all its inimitable contrivances for adjusting the focus to different distances, for admitting different amounts of light, and for the correction of spherical and chromatic aberration, could have been formed by natural selection, seems, I freely confess, absurd in the highest degree.

Charles Darwin, *The Origin of Species* (1859)

[New American Library Edition (1958), p.187]

INDICE

1. INTRODUCCION	2
2. ESTRUCTURA DEL SISTEMA VISUAL EN LOS TELEOSTEOS. ADAPTACIONES AL MEDIO ACUATICO.	8
2.1. El sistema visual de los teleósteos. Estructura general del ojo.	8
2.1.1. Córnea. Cristalino.	11
2.1.2. Estructura de la retina.	17
2.1.3. Organización espacial de los fotorreceptores.	19
2.1.4. Pigmentos visuales.	21
2.1.5. Movimientos retinomotores.	24
2.2. Transmisión de la luz en el agua.	30
2.2.1. Cambios diarios en la transmisión de la luz.	30
2.2.2. Efectos de la dispersión de la luz en la visibilidad.	31
2.3. Variaciones de la morfología del sistema visual. Adaptaciones al medio acuático.	33
2.3.1. Pigmentos visuales y medio ambiente.	35
2.4. Diferencias del sistema visual entre teleósteos y vertebrados superiores.	35
2.4.1. Crecimiento continuo del ojo. Crecimiento del tejido de la retina.	
3. MATERIAL	38
3.1. Areas de recolección del material.	39
3.2. Especies estudiadas.	
4. METODOLOGIA	57
4.1. Obtención del material. Fijación y conservación. Procesado de las muestras.	57
4.1.1. Fijación y conservación.	58
4.1.2. Trabajo en el laboratorio. Obtención de cortes para microscopia óptica.	59
4.2. Observación al microscopio. Obtención de medidas y densidades.	61
4.2.1. Secciones tangenciales.	61
4.2.2. Secciones transversales.	62
4.3. Transformación de los datos.	63
4.3.1. Corrección de la contracción.	64
4.3.2. Obtención de densidades.	66
4.3.3. Estimación de la longitud focal, agudeza visual, sensibilidad fotópica y sensibilidad escotópica.	66
4.3.3.1. Distancia focal.	66
4.3.3.2. Agudeza visual.	68

4.3.3.3. Sensibilidad fotópica.	70
4.3.3.4. Sensibilidad escotópica.	71
5. GENERO <u>Merluccius</u>	74
5.1. Resultados.	74
5.1.1. Tamaño del globo ocular.	74
5.1.2. Retina: Componentes. Organización.	75
5.1.3. Sistema fotópico. Variación durante el crecimiento. Diferencias interespecíficas. Agudeza visual.	77
5.1.3.1. Densidad de conos.	77
5.1.3.2. Tamaño de los conos.	78
5.1.4. Sistema escotópico.	79
5.1.4.1. Densidad de bastones.	79
5.1.4.2. Longitud de los segmentos externos de los bastones.	80
5.1.5. Sistema fotópico vs. sistema escotópico. Número de fotorreceptores y superficie retiniana ocupada.	80
5.1.6. Densidad de neuronas secundarias.	81
5.1.7. Densidad de células ganglionares.	82
5.1.8. Sumación.	82
5.1.9. Diferencias entre las regiones de la retina.	83
5.1.10. Movimientos retinomotores.	86
5.2. Comparación con otras especies del género <u>Merluccius</u>.	94
5.3. Discusión.	96
5.4. Conclusiones.	105
6. GENERO <u>Chelidonichthys</u>	115
6.1. Resultados.	115
6.1.1. Tamaño del globo ocular.	116
6.1.2. Retina: Componentes. Organización.	116
6.1.3. Sistema fotópico. Variación durante el crecimiento. Diferencias intraespecíficas.	117
6.1.3.1. Densidad de conos.	117
6.1.3.2. Tamaño de los conos.	119
6.1.4. Sistema escotópico.	120
6.1.4.1. Densidad de bastones.	120
6.1.4.2. Longitud de los segmentos externos de los bastones.	121

6.1.5. Sistema fotópico vs. sistema escotópico. Número de fotorreceptores y superficie retiniana ocupada.	121
6.1.6. Densidad de neuronas secundarias.	121
6.1.7. Densidad de células ganglionares.	122
6.1.8. Sumación.	122
6.1.9. Diferencias interespecíficas. <u>Chelidonichthys capensis</u> y <u>C. queketti</u> .	123
6.1.10. Movimientos retinomotores.	125
6.2. Comparación con otras especies de <u>Chelidonichthys</u> .	138
6.3. Discusión.	138
6.4. Conclusiones.	143
7. GENERO <u>Lophius</u>	155
7.1. Resultados.	155
7.1.1. Tamaño del globo ocular.	155
7.1.2. Retina: Componentes. Organización.	155
7.2. Comparación con otras especies de <u>Lophius</u> .	156
7.3. Discusión.	157
7.4. Conclusiones.	158
8. GENERO <u>Helicolenus</u>	161
8.1. Resultados.	161
8.1.1. Tamaño del globo ocular.	161
8.1.2. Retina: Componentes. Organización.	161
8.2. Discusión y conclusiones.	163
9. GENERO <u>Zeus</u>	166
9.1. Resultados.	166
9.1.1. Tamaño del globo ocular.	166
9.1.2. Retina: Componentes. Organización.	166
9.2. Discusión y conclusiones.	167
10. GENERO <u>Trachurus</u>	171
10.1. Resultados.	171
10.1.1. Tamaño del globo ocular.	171
10.1.2. Retina: Componentes. Organización.	171
10.2. Discusión y conclusiones.	173

11. DISCUSION	176
11.1. Crecimiento de la retina.	176
11.2. Relación entre la estructura de la retina y la distribución batimétrica.	
11.2.1. Variaciones intraespecíficas.	183
11.2.2. Diferencias interespecíficas.	186
11.3. Relación entre la estructura de la retina y el comportamiento alimentario.	
11.3.1. Variaciones intraespecíficas.	188
11.3.2. Diferencias interespecíficas.	190
12. CONCLUSIONES	196
13. BIBLIOGRAFIA	200
14. LAMINAS	211

1. INTRODUCCION

1. Introducción

El estudio de la morfología de los vertebrados se ha concentrado, desde sus inicios, en la anatomía descriptiva y comparada, asociada esta última a estudios de clasificación animal. Los conceptos y objetivos de los estudios morfológicos en vertebrados han cambiado y se han desarrollado con la aparición de nuevas teorías y técnicas.

La teoría del origen de las especies de Darwin muestra que la comprensión de las estructuras anatómicas ha de basarse en el análisis de cómo éstas interactúan con las condiciones del medio ambiente.

La obra de Darwin (1859) puede considerarse el inicio de la relación entre morfología y ambiente, aunque como verdadero campo unificado, la ecomorfología no se ha desarrollado hasta la década de los cincuenta.

La ecología, la etología y la morfología descriptiva y funcional constituyen las principales bases para el establecimiento de la ecomorfología (Bock, 1990).

Los órganos visuales de los vertebrados han sido objeto de estudio desde finales del siglo pasado (Matthiessen, 1882). Este interés tuvo su origen tanto por la compleja estructura sensorial como por la gran diversidad de adaptaciones que presentan las diferentes especies (Walls, 1942).

El sistema visual de los teleósteos ofrece un amplio campo de estudio inusualmente variado para el planteamiento de cuestiones sobre la relación morfología-función con el ambiente y el comportamiento.

Los teleósteos constituyen el mayor grupo de vertebrados y ocupan una gran diversidad de hábitats. Esta diversidad de ambientes y comportamientos (profundidad, alimentación, actividad diaria) proporciona un extenso campo en el que se puede relacionar la morfología y, en concreto, la estructura del sistema visual, con las condiciones ambientales.

El interés del estudio de la morfología del sistema visual en el grupo zoológico de los teleósteos reside también en que, a diferencia de los vertebrados superiores, el sistema visual se desarrolla durante toda la vida del organismo (Fernald, 1985). La generación continua de células nerviosas implica la recomposición de las estructuras existentes (Powers & Raymond, 1990). Así, pueden esperarse cambios en la estructura del sistema visual tanto a nivel interespecífico como a nivel intraespecífico (ontogenético).

Los trabajos sobre el desarrollo del sistema visual durante el crecimiento se han llevado a cabo principalmente en los últimos años, limitándose la mayor parte a trabajos de laboratorio con un reducido número de especies de agua dulce (ciprínidos) (p. ej. Northmore, 1977).

En especies marinas, los estudios sobre el desarrollo del sistema visual durante el crecimiento son muy escasos (Boehlert, 1978; Kawamura et al., 1984; Pankhurst, 1987; Munk, 1990). Por otro lado, los estudios de las diferencias interespecíficas y su relación con factores ambientales se han estudiado principalmente en especies pelágicas y de hábitats litorales poco profundos (Anctil, 1969, Ali, 1981; Meyer-Rochow & Klyne, 1982; Collin & Pettigrew, 1989; Pankhurst, 1989).

Ante estos antecedentes, el presente trabajo se planteó como el estudio de la morfología del sistema visual, durante el crecimiento, y su relación con las diversas condiciones ambientales en teleósteos marinos de hábitos demersales y bentónicos .

Con la interpretación de la función de las características morfológicas y su relación con el ambiente se aporta un nuevo punto de vista para explicar las diferencias de distribución batimétrica, comportamiento y alimentación.

Objetivos y estructura de trabajo

El objetivo general de esta memoria es estudiar si las diferencias intra e interespecíficas de distribución batimétrica, período de actividad diaria, y tipo de alimentación de algunas especies de teleósteos marinos se

corresponden con una adaptación continua de su sistema visual.

Para ello se han seleccionado nueve especies demersales, que se distribuyen en ambientes que presentan una gran variabilidad en las condiciones lumínicas, desde niveles altos de luz hasta condiciones en las que la intensidad lumínica es el factor limitante para el funcionamiento del sistema visual. El interés de este estudio radica en que estos cambios del ambiente se presentan también, e incluso en mayor grado, dentro de cada especie durante su crecimiento (diferencias intraespecíficas).

El estudio de las diferencias interespecíficas se basa principalmente en el análisis de las diferencias entre especies de un mismo género, ya que en estos casos podemos atribuirles en su mayoría a adaptaciones al medio ambiente. Para ello, se han estudiado tres especies pertenecientes al género Merluccius (M. capensis, M. paradoxus y M. merluccius), y dos del género Chelidonichthys (C. capensis y C. queketti). Por otro lado, la comparación con las otras especies (Lophius upsicephalus, Helicolenus dactylopterus, Zeus capensis y Trachurus trachurus) permitirá estudiar las adaptaciones del sistema visual partiendo de diferentes bases filogenéticas.

Así, esta memoria se estructura de forma que cada capítulo corresponde a un género y en cada uno de ellos se han seguido los siguientes pasos:

- 1) Estudio de las diferentes variables que caracterizan la estructura de la retina.
- 2) Variación de la estructura de la retina con el crecimiento del individuo.
- 3) Estimación de una determinada función del sistema visual a partir de variables morfológicas.
- 4) Discusión de la relación de las diferentes estructuras con las distintas condiciones del ambiente y los diferentes tipos de alimentación.

La comparación de los resultados obtenidos entre los distintos géneros se presenta en un capítulo posterior de Discusión general, donde se discuten los patrones generales de adaptaciones del sistema visual al medio ambiente.

**2. ESTRUCTURA DEL SISTEMA VISUAL DE LOS
PECES TELEOSTEOS.**

ADAPTACIONES AL MEDIO ACUATICO.

2.1. EL SISTEMA VISUAL DE LOS TELEOSTEOS. ESTRUCTURA GENERAL DEL GLOBO OCULAR.

La estructura de los ojos de los peces teleósteos es similar a la de los vertebrados terrestres, ya que en ambos casos deben afrontar las mismas exigencias ópticas para la formación de imágenes.

La retina de los teleósteos presenta la morfología tisular común a todos los vertebrados, con variaciones dentro de su estructura celular para afrontar las condiciones lumínicas del medio acuático.

La morfología e importancia funcional de las estructuras que participan en la formación de imágenes en la retina, como la córnea y el cristalino, varía claramente entre los sistemas visuales de vertebrados terrestres y acuáticos debido a las diferentes características del medio en que viven (Fig. 1).

2.1.1. Córnea. Cristalino

Córnea

La córnea de los teleósteos es simplemente la prolongación transparente de la esclerótica en la región anterior del globo ocular, y es una superficie más plana que el resto del mismo.

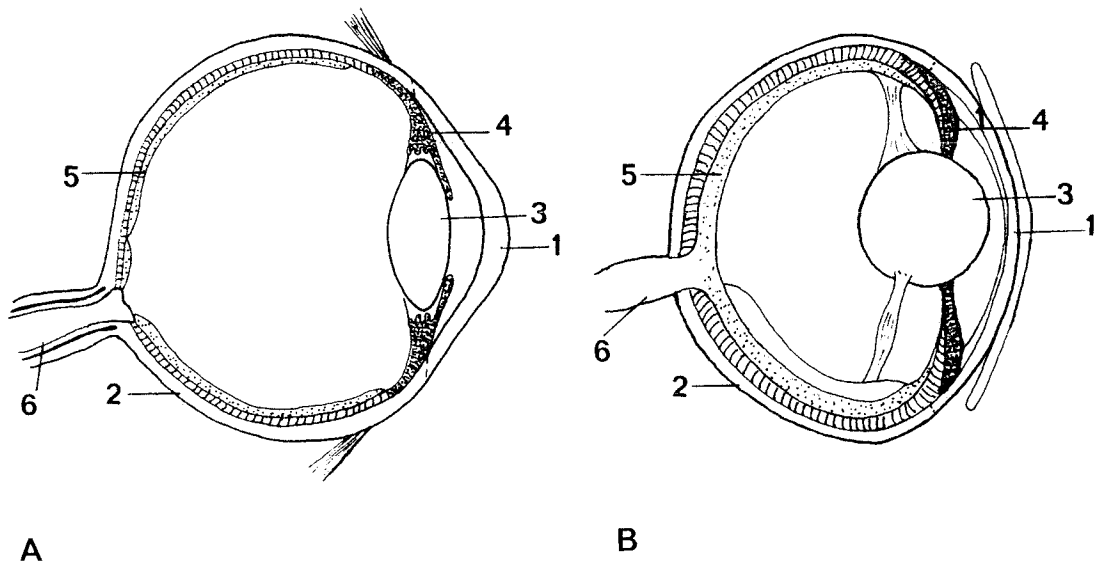


Fig. 1. Corte sagital esquemático del globo ocular humano (A) y del globo ocular de un teleósteo (B). 1: córnea; 2: esclerótica; 3: cristalino; 4: iris; 5: retina; 6: nervio óptico. Modificado de Pirlot (1976).

La córnea es el elemento refractivo más importante en los vertebrados terrestres, debido al cambio de índice de refracción en el paso aire-córnea. Bajo el agua, en cambio, con un índice de refracción parecido al del medio que la rodea, el papel de la córnea en la formación de imágenes es prácticamente nulo (Fernald, 1988) (Fig. 1).

Cristalino

En el medio acuático la refracción de la luz y la formación de imágenes en la retina corren a cargo del cristalino, que se extiende a través de la pupila y sobresale de la silueta general del cuerpo en muchas especies (Fig. 1), proporcionando un campo de visión de unos 180° (Fernald, 1988).

El cristalino de los teleósteos es una lente esférica que presenta un gradiente en su índice de refracción: el máximo índice de refracción se encuentra en el centro de la lente y va disminuyendo constante y simétricamente hacia la periferia (Fernald & Wright, 1983). Con este gradiente del índice de refracción se corrige gran parte de la aberración esférica, que sería el factor limitante de la calidad de imagen si la lente tuviese un índice de refracción uniforme (Fernald, 1985, 1988).

La calidad del cristalino es muy uniforme en todas sus partes y ello es de gran importancia ya que, debido a su ubicación, el iris no puede restringir la entrada de luz a la zona central del cristalino como ocurre en los vertebrados de visión aérea. La alta calidad del cristalino le confiere una resolución óptica próxima al límite de difracción teórico de la luz (Fernald, 1990).

La resolución óptica del cristalino es unas diez veces mayor que el poder de resolución de la retina (Fernald &

Wright, 1985). Sólo en los cristalinos de tamaño muy pequeño (estadios larvarios) la resolución teórica del cristalino alcanza niveles similares a la resolución de la retina. Así pues, el crecimiento del ojo incrementa la resolución óptica y la estructura de la retina es normalmente el factor limitante del poder de resolución del sistema visual (Fernald, 1988).

2.1.2. Estructura de la retina.

La retina es una proyección del cerebro y está compuesta por diferentes tipos de células clasificados tradicionalmente por su distribución en 10 estratos (Ramón y Cajal, 1955). Del exterior (esclerótica) al interior (humor vítreo) del globo ocular, las capas de la retina son (Fig. 2):

a) Epitelio pigmentario

Formado por células con un área basal, un cuerpo celular (generalmente de forma hexagonal) que contiene el núcleo y prolongaciones digitiformes (microvillis) (Lám. 8 B). Estas digitaciones se extienden entre los segmentos externos de los fotorreceptores. Las células pigmentarias poseen gránulos de melanina y/o material reflectante. En general, la disposición de este pigmento responde al nivel de luz del ambiente. Esta movilidad de los gránulos de pigmento es debida a la presencia de un bien desarrollado citoesqueleto microtubular. A niveles altos de luz el pigmento se extiende por las

digitaciones de la célula epitelial, y a niveles de luz débil el pigmento se concentra en el cuerpo celular formando una capa exterior muy densa.

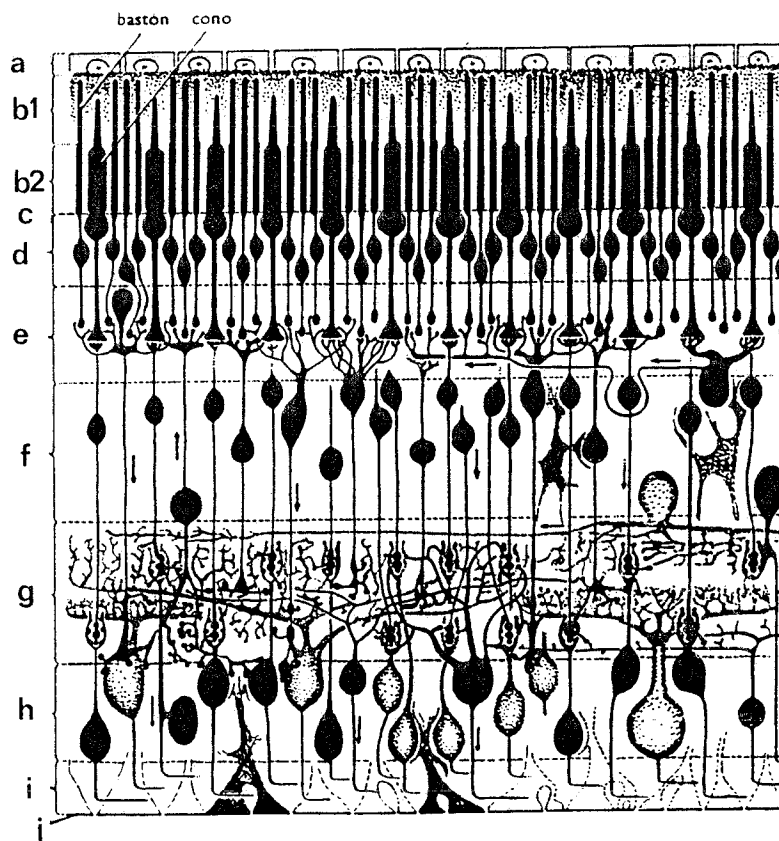


Fig. 2. Diagrama de la retina. a-j: estratos sucesivos, del exterior al interior del globo ocular. a: epitelio pigmentario; b1: segmentos externos de los fotorreceptores; b2: segmentos internos de los mismos; c: membrana limitante externa; d: capa nuclear externa; e: capa plexiforme externa; f: capa nuclear interna; g: capa plexiforme interna; h: capa de células ganglionares; i: capa de fibras nerviosas; j: membrana limitante interna. A partir de Polyak (1941).

b) Capa de células fotorreceptoras

Se distinguen dos tipos de células fotorreceptoras: **bastones** (sistema escotópico, principalmente funcional a niveles bajos de luz) y **conos** (sistema fotópico, eminentemente funcional a niveles altos de luz). Las células fotorreceptoras tienen estructura alargada, están dispuestas paralelamente a la trayectoria de la luz incidente y se subdividen en dos regiones bien diferenciadas.

La parte del fotorreceptor más próxima al epitelio pigmentario es el **segmento externo**, que contiene los pigmentos fotosensibles dispuestos en discos perpendiculares al ángulo de incidencia de los rayos lumínicos. La morfología de dicho segmento externo es en forma de cono truncado en los conos, mientras que en los bastones los segmentos externos son cilíndricos, más delgados y alargados (Fig. 3).

Conectado al segmento externo y dirigido hacia el interior del globo ocular se encuentra el **segmento interno**. El elipsoide es la región de este segmento que se encuentra a continuación del segmento externo; tiene forma elíptica y en él se encuentran una gran cantidad de mitocondrias. La parte más interna es el mioide, caracterizado por la presencia de microtúbulos y filamentos de actina y miosina, dispuestos paralelamente al eje mayor de la célula; estos elementos son los responsables de los movimientos retinomotores (Fig. 3) (Sección 2.1.5.).

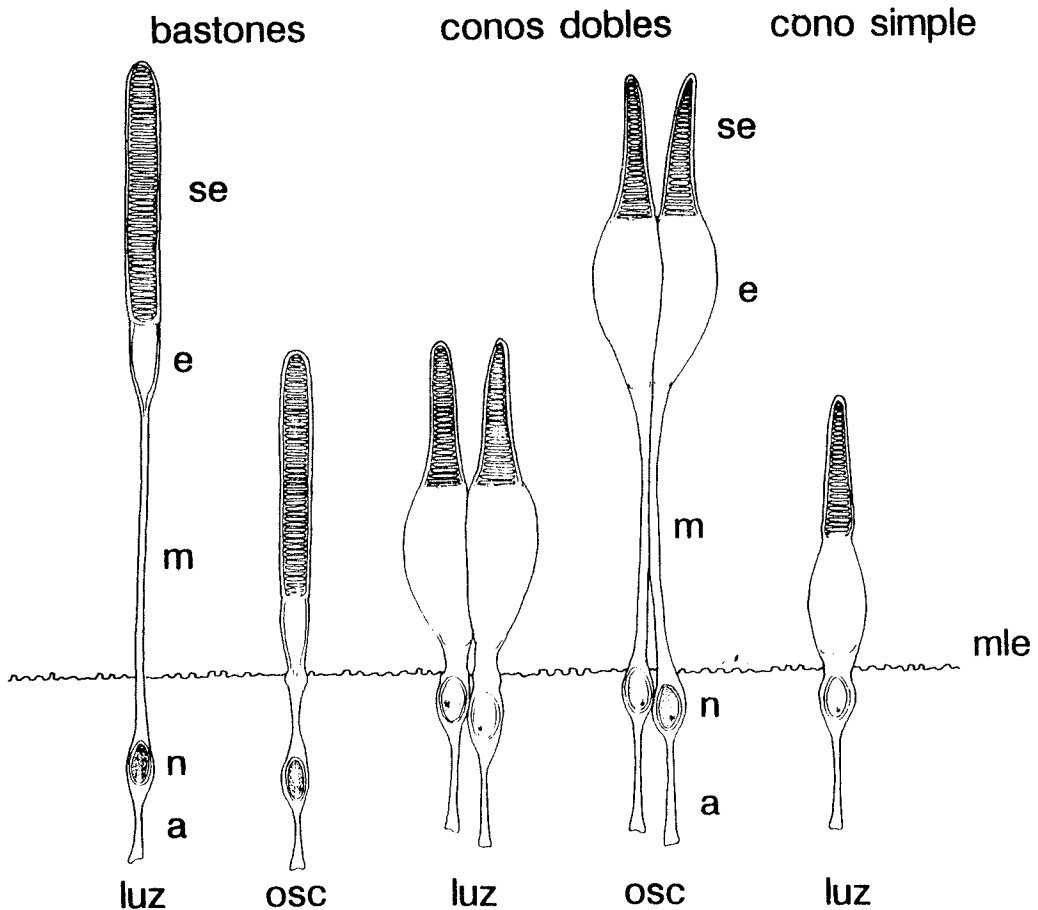


Fig. 3. Representación esquemática de los dos tipos de células fotorreceptoras: **conos** (funcionales a niveles altos de luz, visión fotópica) y **bastones** (funcionales a niveles bajos de luz, visión escotópica). **se:** segmento externo; **e:** elipsoide; **m:** mioide; **mle:** membrana limitante externa; **n:** núcleo; **a:** axón. Movimientos retinomotores (Sección 2.1.5.). **luz:** posición de los fotorreceptores en situaciones con niveles altos de luz (visión fotópica); **osc:** posición con niveles bajos de luz (visión escotópica).

Los bastones son normalmente más numerosos que los conos. Los conos pueden ser de diferentes tipos, encontrándose normalmente conos simples y dobles, aunque también pueden aparecer conos triples y cuádruples. Los conos dobles pueden

tener los dos componentes iguales o desiguales en tamaño, forma y composición (pigmento visual).

c) Membrana limitante externa

Está constituida por los extremos exteriores de las células de Müller, que son las principales células de soporte del tejido retiniano. Normalmente se sitúa en la zona limítrofe entre los mioides y los núcleos de las células fotorreceptoras (Figs. 2, 3).

d) Capa nuclear externa

Contiene los núcleos de las células fotorreceptoras, que normalmente pueden diferenciarse. Los núcleos de los conos son mayores y están situados muy cerca de la membrana limitante externa o incluso en ella, mientras que los núcleos de los bastones suelen ser de menor tamaño y se distribuyen más hacia el interior que los anteriores (Fig. 3).

e) Capa plexiforme externa

Compuesta por los extremos internos de las células fotorreceptoras (fibras internas y pedículos) y por las dendritas de las células horizontales y bipolares que tienen sinapsis con ellas (Fig. 2).

f) Capa nuclear interna

Compuesta por tres tipos de neuronas, distribuidas en subcapas. La subcapa más externa es la compuesta por las

células horizontales, la siguiente por las células bipolares y la interna por las células amacrinas. Estas tres subcapas pueden a su vez subdividirse e interdigitarse entre ellas. Las células horizontales son normalmente planas o de forma cúbica, con grandes núcleos. Las células bipolares tienen un cuerpo celular delgado y núcleo redondeado. Las células amacrinas son mayores que las bipolares.

g) Capa plexiforme interna

En ella se encuentran los axones y terminaciones de las células bipolares y amacrinas (neuronas secundarias) y las ramificaciones dendríticas de las células ganglionares que establecen sinapsis con estas neuronas secundarias (Fig. 2).

h) Capa de células ganglionares

Los cuerpos celulares de las células ganglionares se encuentran al lado de la capa plexiforme interna (Fig. 2).

i) Capa de fibras nerviosas

Formada por los axones de las células ganglionares. Estos axones convergen en la región del disco óptico para formar el nervio óptico.

j) Membrana limitante interna

Separa la capa de fibras nerviosas de los vasos sanguíneos y del humor vítreo. Está formada por la expansión de los

extremos internos de las células de Müller.

2.1.3. Organización espacial de los conos.

En muchas especies de teleósteos los conos están distribuidos formando mosaicos muy precisos y regulares. En las especies estudiadas se han encontrado dos tipos básicos de mosaicos, el modelo de disposición en filas y el de distribución en cuadrados (Fig. 4; Láms. 4A, 11B, 18B).

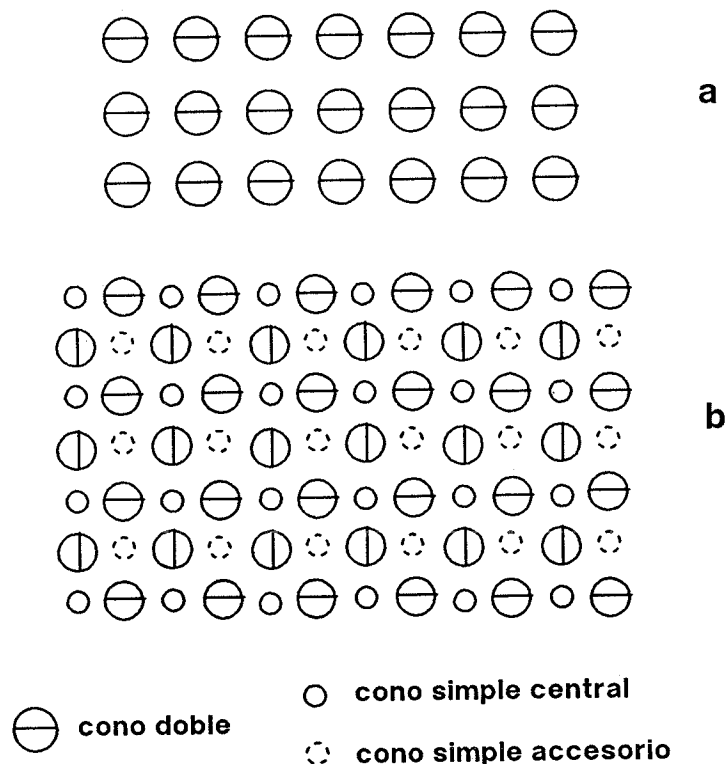


Fig. 4. Esquema de la disposición de los conos en mosaicos regulares observados en las preparaciones de cortes paralelos a la superficie de la retina de las distintas especies estudiadas.

(a): mosaico de filas paralelas. **(b):** mosaico de distribución en cuadrados.

En el mosaico de filas, los conos dobles están dispuestos de manera que los conectivos de unión entre los dos elementos del cono doble son paralelos unos con otros. En el mosaico cuadrado, los conos dobles tienen sus comisuras de unión formando ángulo recto. Ambos tipos de mosaico pueden tener conos simples. En el mosaico de cuadrados, el cono simple se sitúa en el centro de la unidad, donde convergen las comisuras de los conos dobles de un cuadrado. Además de estos conos simples centrales, también pueden presentarse conos simples accesorios situados en las esquinas de los cuadrados (Wagner, 1975, 1990).

Un determinado tipo de mosaico no supone una característica morfológica permanente en una retina. La estructura del mosaico puede variar con el crecimiento, pasando de distribución en filas a cuadrados (Lyall, 1957), de cuadrados a filas (Boehlert, 1978), o de un mosaico regular a una disposición no regular (Ahlbert, 1969). Los cambios en la estructura de los mosaicos de conos también pueden ser cíclicos, ocurriendo asociados a los movimientos retinomotores diarios (Kunz, 1983).

Los mosaicos regulares se hallan sólo en teleósteos con alta capacidad visual. Los mosaicos cuadrados se encuentran, frecuentemente, en especies predadoras altamente dependientes de la visión mientras que el mosaico de filas es más común en especies que forman cardúmenes (Wagner, 1990).

Cada pigmento visual se caracteriza por tener una longitud de onda de máxima absorción de luz. La adaptación del sistema visual de los teleósteos a la luz del ambiente en que viven se refleja en los pigmentos visuales que poseen (Loew & Lythgoe, 1978).

Cuando una molécula de pigmento visual absorbe un fotón se produce una isomerización del grupo retinal (vitamina A₁) y empieza la cadena de reacciones que termina en la producción de la señal visual por parte del fotorreceptor.

La temperatura puede también causar la isomerización de las moléculas de pigmento visual (Lythgoe, 1988). Estas isomerizaciones térmicas al azar entre el conjunto de moléculas de pigmento producen un ruido retiniano; este ruido limita la sensibilidad: no se puede detectar la isomerización causada por un fotón individual, es necesario un número mínimo de fotones que produzcan un estímulo superior al ruido de fondo. La sensibilidad visual está en último término limitada por procesos condicionados por la temperatura: cuando ésta desciende la sensibilidad aumenta. Los vertebrados poiquiloterms que viven a bajas temperaturas pueden detectar intensidades de luz inalcanzables para los homeoterms con un sistema visual de las mismas características ópticas (Aho et al., 1988; Barlow, 1988).

2.1.5. Movimientos retinomotores.

En muchas especies de vertebrados inferiores, las células fotorreceptoras y el epitelio pigmentario de la retina presentan movimientos radiales en respuesta a cambios de la luz en el medio. Se trata de los movimientos retinomotores o fotomecánicos.

En los teleósteos, con los dos sistemas fotorreceptores en la retina (fotópico y escotópico), es donde se producen los movimientos retinomotores de mayor envergadura (Ali & Wagner, 1975).

En ambientes con luz suficiente para el funcionamiento del sistema fotópico, los mioides de los conos se contraen moviendo a los conos (los segmentos externo e interno) hasta que sus segmentos internos se encuentran con la membrana limitante externa. Al mismo tiempo, los mioides de los bastones se alargan desplazando a estos fotorreceptores de la membrana limitante externa hacia el epitelio pigmentario (Fig. 3). Los gránulos de pigmento de este epitelio se dispersan de manera que los segmentos externos de los bastones quedan inmersos en la oscuridad del pigmento epitelial.

Cuando la luz disminuye estos movimientos se producen a la inversa: el pigmento se agrega en el epitelio pigmentario para permitir la exposición de los segmentos externos de los

bastones a la luz. Los mioides de los conos se alargan desplazando a estos fotorreceptores lejos de la membrana limitante externa, en tanto que los mioides de los bastones se contraen acercando a estos fotorreceptores hacia la membrana (Fig. 3).

Los principales elementos responsables de los movimientos retinomotores son los microtúbulos y filamentos de actina y miosina del citoesqueleto de las células pigmentarias (Wagner, 1990).

Función

Las ventajas adaptativas de los movimientos retinomotores (Ali, 1971; Fernald, 1988; Douglas & Hawryshyn, 1990) se centran en tres puntos:

a) la facultad de modificar la posición de los segmentos fotosensibles de los fotorreceptores permite que éstos ocupen toda el área posible para la máxima captura de fotones en diferentes niveles de iluminación. Así, a bajos niveles de iluminación, la captura de suficientes fotones para iniciar el proceso visual corre a cargo del sistema escotópico, con alta sensibilidad. Cuando aumenta la luz ambiental, la captura de suficientes fotones deja de ser un problema y el sistema fotópico puede funcionar, con lo que la agudeza visual espacial mejora.

b) en ambientes con niveles altos de luz el epitelio pigmentario extendido puede contribuir a mejorar la agudeza visual al absorber los fotones dispersos que no han sido capturados por los segmentos externos de los conos.

c) el epitelio pigmentario extendido protege de la excesiva luz a los segmentos externos de los bastones, impidiendo la isomerización total de su pigmento visual en condiciones de luz inadecuadas para el sistema escotópico.

2.2. TRANSMISION DE LA LUZ EN EL AGUA.

La radiación solar que llega a la superficie del mar, a una latitud media, en un mediodía claro es del orden de $11.6 \times 10^4 \mu\text{W cm}^{-2}$ (Jerlov, 1970). Esta energía corresponde a un espectro de longitudes de onda con rango entre 290 y 3000 nm, con un máximo de energía alrededor de los 480 nm. El intervalo de longitudes de onda entre 400 y 780 nm forma el llamado espectro visible, con una intensidad alrededor de $5 \times 10^4 \mu\text{W cm}^{-2}$ (Nicol, 1989).

Parte de la luz que llega a la superficie del mar es reflejada: una pequeña proporción cuando el ángulo de incidencia es mayor de 45° , pero llegando a valores cercanos al 100% cuando se alcanza el ángulo crítico. El resto entra en el mar modificando su trayectoria debido a los diferentes índices de refracción de aire y agua.

Al pasar a través de un medio, la luz es atenuada por procesos de absorción y dispersión, en diferente medida dependiendo de su longitud de onda. La intensidad de la luz que penetra en el medio decrece exponencialmente con la distancia recorrida.

En el mar, la absorción y dispersión actúan sobre la luz en mayor grado que en la atmósfera, debido a las mismas moléculas de agua y a la presencia de fitoplancton, materia en suspensión y materia disuelta en el agua. En su camino por

la columna de agua, gran parte de la radiación solar, incluyendo el espectro visible, es absorbida en los primeros 100 m de su recorrido.

El mar actúa como un filtro de longitudes de onda, absorbiendo una gran parte de la radiación ultravioleta en los primeros centímetros de la superficie y, prácticamente, todo el infrarrojo y parte de las longitudes de onda largas del espectro visible en el primer metro de agua. El agua es relativamente transparente al espectro lumínico que va del violeta al azul-verde (Jerlov, 1970; Nicol, 1978). En las áreas donde se encuentra fitoplancton, la luz es atenuada en mayor grado en las capas superficiales por la acción de la clorofila, que absorbe gran parte de las longitudes de onda por debajo de los 435 nm (Jerlov, 1976).

A mayor profundidad, la luz es progresivamente más monocromática. La longitud de onda con máxima transmisión que caracteriza estos niveles profundos viene determinada por las características de la materia orgánica y el material que se encuentra en el agua (Levine & MacNichol, 1982). En aguas oceánicas, con poca materia orgánica, la longitud de onda con transmisión máxima se encuentra alrededor de los 475 nm; en aguas costeras, con el aumento de fitoplancton y materia orgánica disuelta y en suspensión, la luz de todo el espectro se absorbe con mayor intensidad y la longitud de onda de máxima transmisión pasa a longitudes progresivamente mayores (500-525 nm) (Tabla 1).

Tabla 1. Características ópticas de diferentes tipos de aguas según la clasificación de Jerlov (1976, 1977). Las columnas 2^a, 3^a y 4^a corresponden a la longitud de onda de máxima transmisión, su porcentaje de penetración con la profundidad y el correspondiente coeficiente de extinción. Las columnas restantes muestran las profundidades a las que se transmite el espectro de radiación de 350 a 700 nm.

Tipo	Transmisión		Coeficiente de extinción (k) (para λ max)	Profundidades (m) alcanzadas por diferentes porcentajes de la luz de superficie (350-700 nm)			
	max (nm)	% m ⁻¹		30%	10%	3%	1%
Oceánica							
I	475	98.2	0.018	19	49	79	103
IA	475	97.5	0.025	16.5	41	66	87
IB	475	96.8	0.032	14	33	54	70
II	475	93.8	0.062	10.5	24	39	52
III	475-500	88.2	0.118	6.5	14	23	31
Costera							
1	500	88	0.120	5.3	12	20	27
3	500-525	80.2	0.198	3.7	8.5	14	19
5	525	68.5	0.315				
7	500-575	54	0.460				
9	575	47.5	0.525				

La transmisión de la luz a través de la columna de agua se puede describir con el coeficiente de absorción o extinción de la luz (k) característico del tipo de agua.

La intensidad lumínica que llega a una determinada profundidad (z) puede calcularse:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-kz}$$

donde (I_0) es la intensidad que atraviesa la superficie del agua y (k) el coeficiente de extinción. En aguas oceánicas muy claras el coeficiente de extinción (k) se encuentra entre 0.02 y 0.03 y la transmisión de la luz es de 97 % m^{-1} . En aguas costeras la transmisión de la luz es más reducida, llegándose a valores de (k) superiores a 0.30 (transmisión menor de 70 % m^{-1}) (Jerlov, 1976).

Jerlov (1976), basándose en medidas de la variación de la irradiación lumínica con la profundidad, clasificó las aguas marinas en 12 tipos, 3 oceánicas y 9 costeras. Cada una de estas aguas se caracteriza por unos determinados niveles de absorción y dispersión del espectro lumínico, que dependen de la cantidad y el tipo de materiales que se encuentren en el agua (Tabla 1).

El aumento de la absorción y la dispersión supone un aumento del coeficiente de extinción (k), por lo que la penetración de la luz también variará para cada tipo de agua (Margalef, 1974) (Tabla 1, Fig. 6).

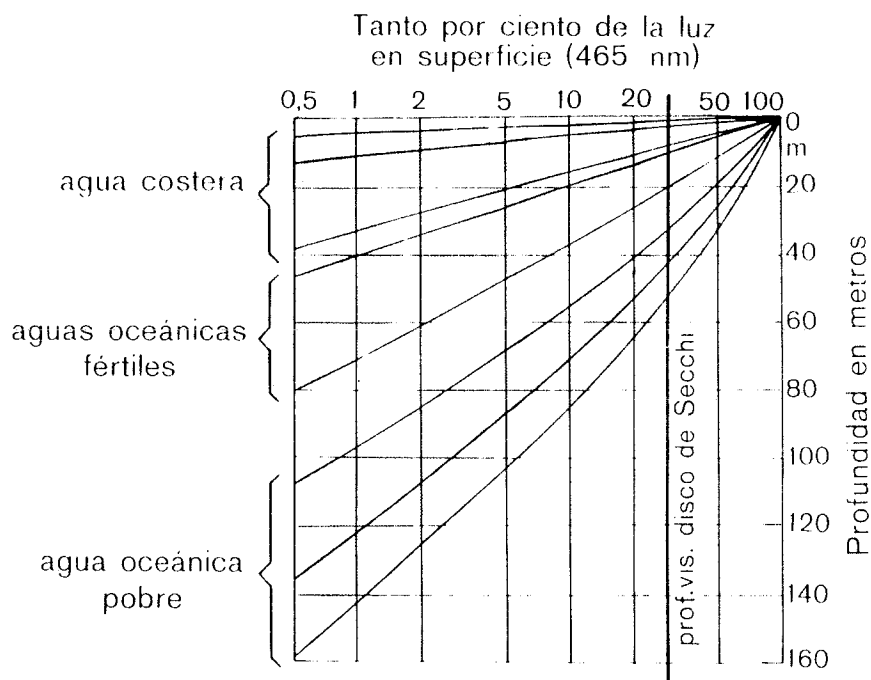


Fig. 6. Transmisión de la luz (para valores de longitud de onda alrededor de 465 nm) en función de la profundidad para las distintas transparencias que corresponden a diferentes tipos de aguas según su proximidad a la costa, la cantidad de materia disuelta y en suspensión y el desarrollo del plancton. De Margalef (1974).

En base a medidas de la extinción de la luz con la profundidad en la columna de agua (Jerlov, 1977; Estrada & Marrasé, 1987), las aguas de la plataforma-talud de Namibia muestran un rango de penetración de la luz que las sitúa entre los tipos II y 5 de Jerlov, con una transmisión media alrededor de los tipos III y 1. Las aguas del Mediterráneo son más claras y presentan un rango entre los tipos IB y III, con una media entre los tipos II-III (Tabla 1, Fig. 7).

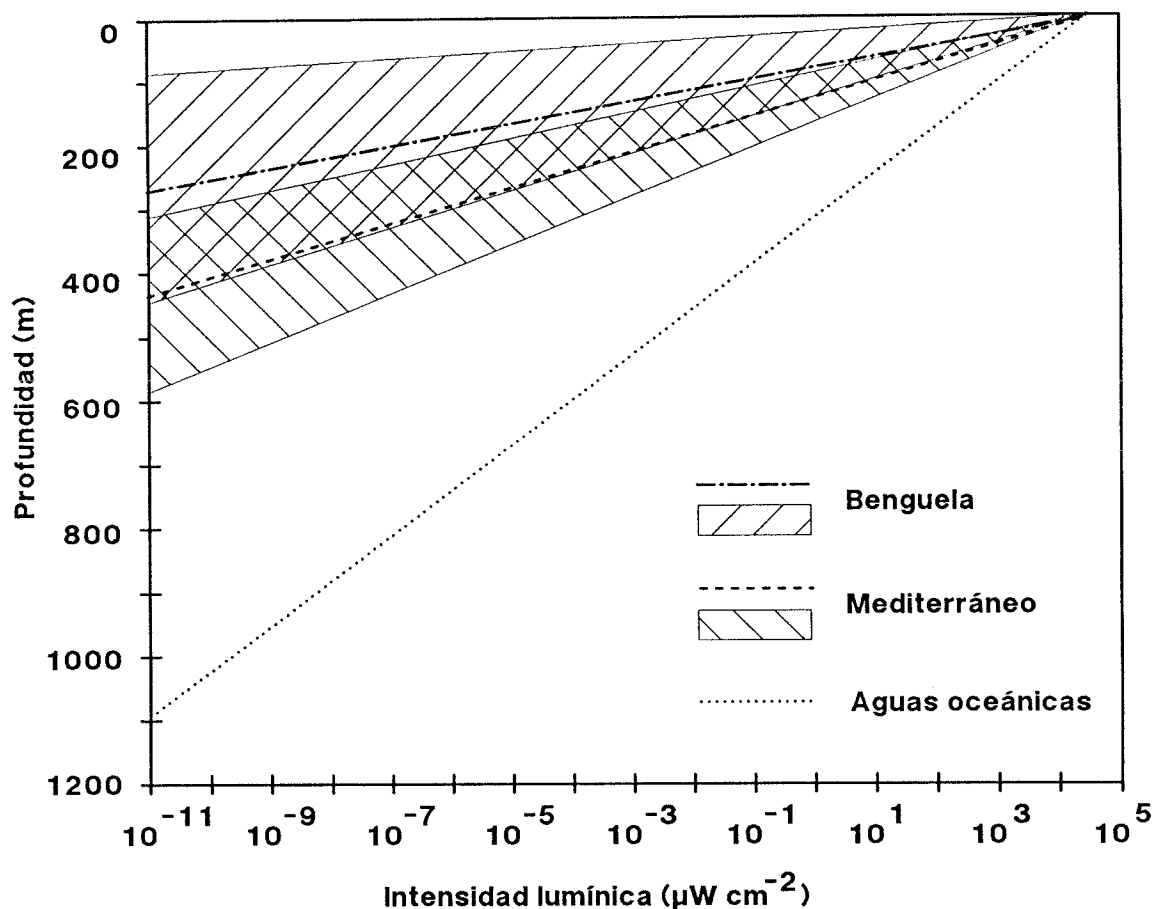


Fig. 7. Transmisión de la luz solar a través de las aguas de la plataforma continental de Namibia (Atlántico sudeste, afloramiento de Benguela), en aguas de la plataforma del Mediterráneo occidental y en aguas oceánicas, en condiciones de cielo claro y sol alto. Las líneas corresponden a la transmisión media. Las áreas indicadas representan los intervalos entre la penetración mínima y máxima de la luz, que depende fundamentalmente de la cantidad de materia orgánica en el agua. A partir de Clarke & Denton (1962), Jerlov (1977) y Estrada y Marrasé (1987).

Las aguas de la plataforma continental de Namibia, afectadas por el afloramiento costero de Benguela, tienen elevadas concentraciones de materia en suspensión y

fitoplancton. En comparación con las aguas del Mediterráneo, la penetración de la luz es menor y la longitud de onda de máxima transmisión es más larga.

2.2.1. Cambios diarios en la transmisión de la luz.

El espectro de la luz bajo el agua varía a lo largo del día, desplazándose hacia el azul durante los periodos crepusculares. Cuando la luz del día se desvanece, pierde más rápidamente fotones entre 550 y 700 nm que entre 400 y 550 nm, aumentando así la proporción de fotones de longitudes de onda corta. También en estos periodos de cambio día-noche, la intensidad de la radiación lumínica presenta grandes cambios de nivel (Hobson et al., 1981; Loew & McFarland, 1990).

2.2.2. Efectos de la dispersión de la luz en la visibilidad

La dispersión limita la penetración de la luz a través del agua y reduce la direccionalidad de los rayos de luz solar de manera que a cierta profundidad, determinada por el coeficiente de dispersión, los fotones que llegan a un punto de la columna de agua provienen de todas direcciones en igual número.

Los efectos más importantes de la dispersión de la luz para la visión suceden a lo largo del recorrido de la luz entre el objeto y el receptor. En este recorrido, la dispersión de los fotones provenientes del objeto puede

llevarlos fuera del haz, reduciendo el brillo de la imagen, o alterar su trayectoria, disminuyendo así la información proporcionada por la imagen. Además, la entrada en este camino de fotones no correspondientes a la imagen reduce el contraste del objeto con el fondo (Lythgoe, 1988; Loew & McFarland, 1990).

2.3. VARIACIONES DE LA MORFOLOGIA DEL SISTEMA VISUAL. ADAPTACIONES AL MEDIO ACUATICO.

El sistema visual desarrolla adaptaciones para optimizar dos principales funciones visuales: la sensibilidad y la agudeza visual. En los peces, la visión ha evolucionado desarrollando diferentes soluciones para hacer frente a las características del medio acuático.

Las adaptaciones más obvias del sistema visual de los peces son las que corresponden a los cambios de la luz con la profundidad: la disminución de la intensidad y la progresiva monocromatización.

La disminución de la intensidad de la luz con la profundidad es un factor limitante para la visión en el agua. Es necesario captar suficientes fotones para establecer una evaluación fiable sobre la naturaleza de la imagen proyectada en la retina. Al igual que en un problema estadístico, cuanto más similares sean dos poblaciones mayor tendrá que ser la muestra analizada para poder distinguirlas; en términos

visuales, la resolución o discriminación de color y detalles de contraste sólo puede hacerse con altos niveles de luz.

El aumento de sensibilidad que permite captar la mayor cantidad de fotones se consigue con diferentes procesos adaptativos:

- incremento del tamaño del globo ocular
- aumento de la densidad de los fotorreceptores
- aumento de la capacidad de captar fotones de la célula fotorreceptora mediante (1) incremento de la cantidad de pigmento visual, (2) pigmento visual con máxima absorción en la longitud de onda predominante en el ambiente (Sección 2.3.1), y (3) incremento del número de orgánulos celulares.
- aumento de la convergencia (proporción de células fotorreceptoras / células ganglionares).

Las adaptaciones que suponen un incremento de sensibilidad limitan la otra función del sistema visual, la agudeza visual. Así, factores que contribuyen al aumento de sensibilidad como el incremento de la sección de los fotorreceptores (mayor superficie para captar fotones) y el aumento de número de células fotorreceptoras que componen una unidad funcional (asociadas a una misma célula ganglionar), suponen una disminución de la agudeza visual (Lythgoe, 1980).

La agudeza visual o poder de resolución viene determinada por el número de unidades funcionales de la retina por unidad de ángulo visual; cuantas más señales independientes obtengamos de una determinada área visual, más detallada será la información que obtengamos de ella. Así pues, los mecanismos que permiten una mayor sensibilidad conllevan una disminución en la capacidad de resolución visual.

Es de esperar que estas dos funciones encuentren un equilibrio en el sistema visual. También cabe esperar que este compromiso entre sensibilidad y agudeza visual varíe con el crecimiento del pez teleósteo: en individuos mayores, con ojos grandes, hay más espacio para los fotorreceptores (bastones), con lo que puede aumentar su sensibilidad.

2.3.1. Pigmentos visuales y medio ambiente.

La alta diversidad de pigmentos visuales que se hallan en los teleósteos puede agruparse según el ambiente lumínico en que se encuentran.

Aguas mesopelágicas

En peces de la zona mesopelágica, con distribución batimétrica profunda, el sistema escotópico es el más desarrollado y en la mayoría de los casos el único presente. Los pigmentos visuales tienen máxima absorción a longitudes

de onda corta (470-490 nm), que es la longitud de onda de la radiación solar que penetra a mayor profundidad en aguas oceánicas (Sección 2.2.) (Partridge, 1989; Bowmaker, 1990). En estos ambientes con luz muy limitada, los fotorreceptores maximizan su sensibilidad al coincidir el espectro de absorción del pigmento visual con el espectro de irradiación del ambiente (Partridge, 1990).

Aguas de la plataforma continental

La mayoría de los teleósteos que habitan estas aguas, con niveles más altos de luz que las anteriores, presentan los dos sistemas de fotorreceptores (escotópico y fotópico).

En estas zonas menos profundas, los pigmentos escotópicos no siguen el mismo modelo de sensibilidad máxima a la luz ambiental; las absorciones máximas de los pigmentos (alrededor de los 500 nm) son a longitudes más cortas que la luz azul-verde (500-550 nm) que caracteriza a este tipo de aguas (Sección 2.2). Aunque no se consigue la máxima sensibilidad, el contraste de la imagen es normalmente mayor en estos pigmentos visuales con absorción no idéntica a la longitud de onda predominante en la luz del ambiente (Lythgoe, 1988).

Los diferentes tipos celulares del sistema fotópico presentan pigmentos de distinta absorción. Así, los conos simples tienen pigmentos visuales con absorción máxima entre

440-460 nm, y los conos dobles alrededor de 520-540 nm (Lythgoe, 1984).

La presencia de pigmentos con diferentes longitudes de onda de absorción en una misma retina supone tanto una adaptación para explotar el espectro lumínico disponible como para la posible visión en color al poder diferenciar distintas longitudes de onda en una imagen (Levine & MacNichol, 1982; Partridge, 1990).

2.4. DIFERENCIAS DEL SISTEMA VISUAL ENTRE TELEOSTEOS Y VERTEBRADOS SUPERIORES.

2.4.1. Crecimiento continuo del ojo. Crecimiento del tejido de la retina.

La retina de los teleósteos crece de manera continua durante toda la vida del animal, lo que supone una diferencia fundamental con la retina de otros vertebrados.

En la mayoría de vertebrados, el crecimiento del ojo después del nacimiento se limita únicamente a la extensión del tejido retiniano existente, y sólo en algunas especies de aves y mamíferos se ha detectado la formación de nuevo tejido retiniano durante un período limitado inmediatamente postnatal (Fernald, 1988).

En los teleósteos, en cambio, el tejido retiniano crece a lo largo de toda la vida del individuo (Powers & Raymond, 1990) como consecuencia de la acción de dos mecanismos:

- la extensión del tejido ya existente (expansión del tejido como la superficie de un globo al hincharse) (Johns & Easter, 1977)

- la adición de nuevas células nerviosas (Johns, 1977; Johns & Easter, 1977). Las nuevas células se forman en los márgenes de la retina, añadiéndose al tejido existente como anillos de células (Powers & Raymond, 1990). Sólo los nuevos bastones se forman e incorporan al tejido tanto en esas regiones marginales como en el tejido retiniano ya existente, con la consecuente extensión del tejido ya formado (Johns & Fernald, 1981).

3. MATERIAL

3. MATERIAL

3.1. AREAS DE RECOLECCION DEL MATERIAL.

La mayor parte del material corresponde a especies de teleósteos procedentes de la plataforma continental y talud de Namibia (Atlántico sudoriental). El área de la que se obtuvieron las muestras es la comprendida entre los paralelos 23° S y 30° S, con un rango de profundidades entre 80 y 900 m.

Los ejemplares se recolectaron en tres campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros en las costas de Namibia: Benguela X (Agosto, 1986), Benguela XI (Septiembre, 1987), y Benguela XII (Enero, 1988). Las pescas se realizaron con arte de arrastre de fondo en el buque de pesca B/C "Chicha Touza".

La identificación de las especies se efectuó a partir de los trabajos sistemáticos de la Ictiofauna de Namibia y Sudáfrica (Lloris, 1986; Smith & Heemstra, 1986).

Los ejemplares de la especie Merluccius merluccius se obtuvieron en la plataforma y el talud continental del Mediterráneo noroccidental, y se capturaron a partir de pescas en barcos arrastreros y palangreros comerciales entre los años 1986 y 1989 en aguas de la costa catalana.

3.2. ESPECIES ESTUDIADAS.

Género Merluccius

(O.Gadiformes, Fam.Merlucciidae)

Merluccius capensis y M. paradoxus se distribuyen por el Atlántico sudoriental (Fig.1) (Cohen, 1986; Mas-Riera et al., 1990), mientras que M. merluccius es la especie que se halla en el Atlántico nordoriental y el Mediterráneo (Svetovidov, 1986).

Las tres son especies demersales que habitan la plataforma y el inicio del talud continental. Con el crecimiento, los individuos ocupan progresivamente profundidades mayores (Doumenge, 1968; Martín, 1989; Gordo & Duarte, 1990).

Estas especies son buenos nadadores y predadores activos, y mientras los ejemplares jóvenes se alimentan principalmente de crustáceos, a medida que el pez crece la composición de la dieta cambia y aumenta progresivamente la proporción de peces y cefalópodos (Macpherson, 1981, Roel & Macpherson, 1988).

La morfología externa de las tres especies es muy similar (M. capensis y M. paradoxus son prácticamente idénticas y se diferencian tan solo por la pigmentación de las branquias [Cohen, 1986]). Son especies filogenéticamente muy cercanas, formando parte de una misma línea evolutiva dentro del género Merluccius (Inada, 1981; Ho, 1990; Lombarte, 1990).

Merluccius capensis (Castelnau, 1861)

Esta especie se encuentra al sur del paralelo 10° S; se distribuye desde aguas costeras (menos de 100 m de profundidad.) hasta profundidades de unos 400 m (Fig. 1) (Mas-Riera et al., 1990), presentando una clara relación talla - profundidad (Fig. 2).

Merluccius paradoxus (Franca, 1960)

Se encuentra a partir del 18° S. Su distribución batimétrica es más profunda que M. capensis, hallándose hasta profundidades alrededor de los 1000 m (Fig. 1) (Mas-Riera et al., 1990). Como la especie anterior, los individuos ocupan niveles más profundos al aumentar de tamaño (Fig. 2). Así, aunque las distribuciones de ambas especies se solapan, la profundidad en que se encuentra una determinada clase de talla de M. paradoxus es siempre mayor que para la misma talla en M. capensis (Fig. 2, 3).

M. merluccius (Linnaeus, 1758)

Esta especie se encuentra desde aguas costeras poco profundas hasta fondos de unos 500 m, principalmente entre 100 y 300 m (Svetovidov, 1986), hallándose también las mayores tallas a más profundidad (Martín, 1989).

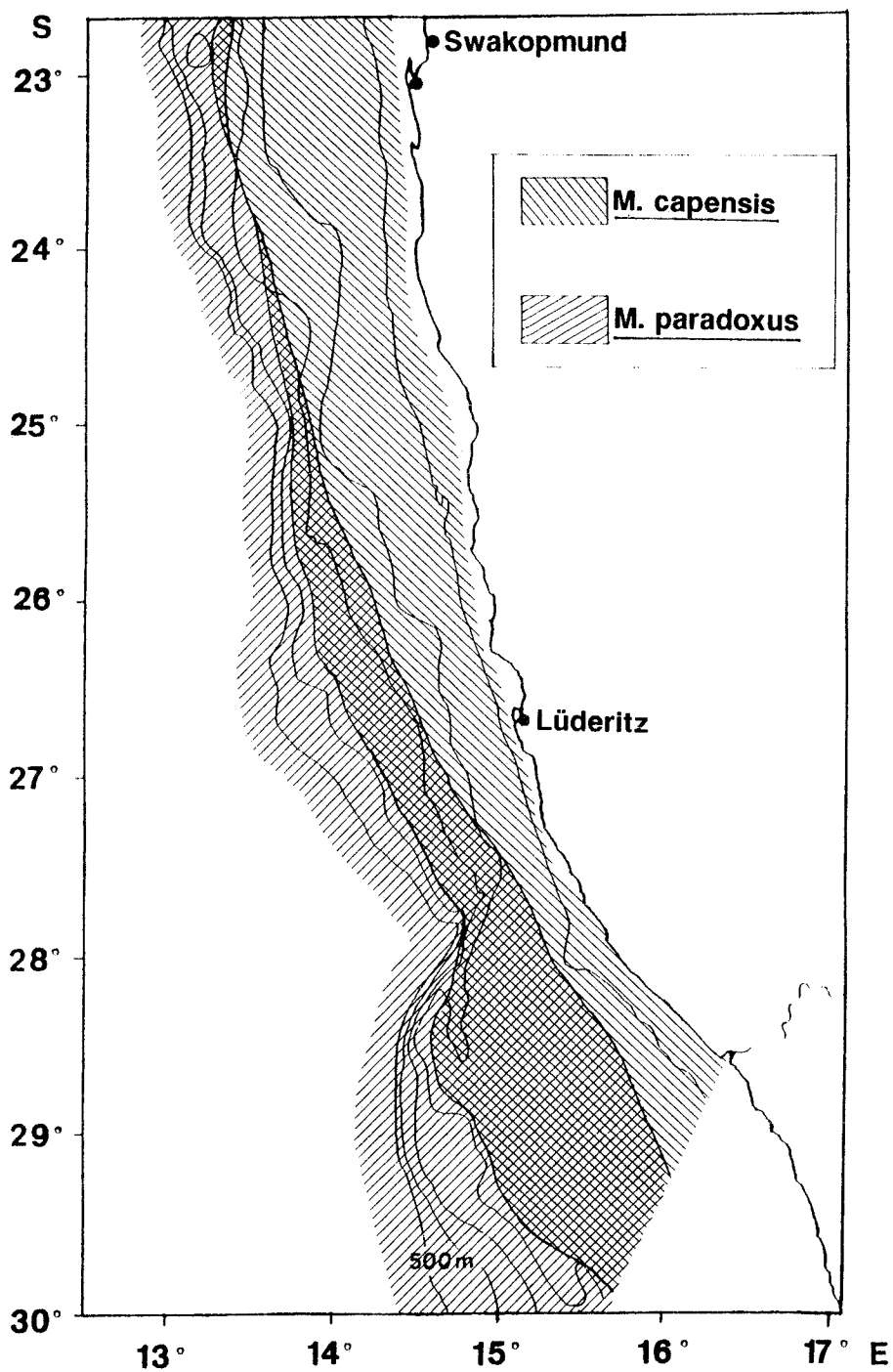


Fig. 1. Distribución geográfica de las especies *Merluccius capensis* y *M. paradoxus* en aguas de Namibia, desde el paralelo 23° S hasta el 30° S. Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.

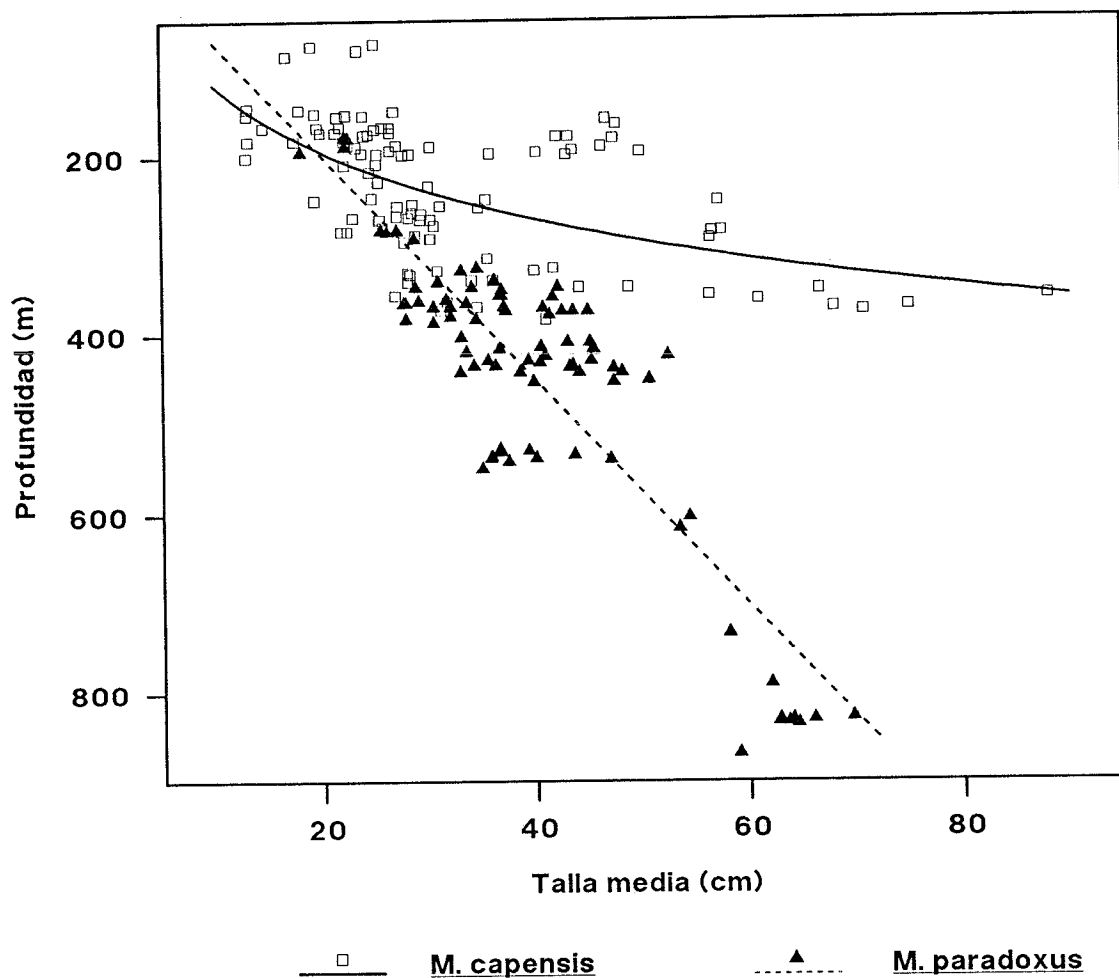


Fig. 2. Relación de la Longitud total de los individuos de Merluccius capensis y M. paradoxus con su distribución en profundidad. Cada punto corresponde a la talla media de los ejemplares capturados en una pesca. Confeccionado a partir de los datos obtenidos para toda el área de estudio (23° S - 30° S) en las campañas de investigación de recursos pesqueros 'Benguela 15' (Julio, 1989) y 'Benguela 16' (Febrero, 1990) (Macpherson et al., 1990).

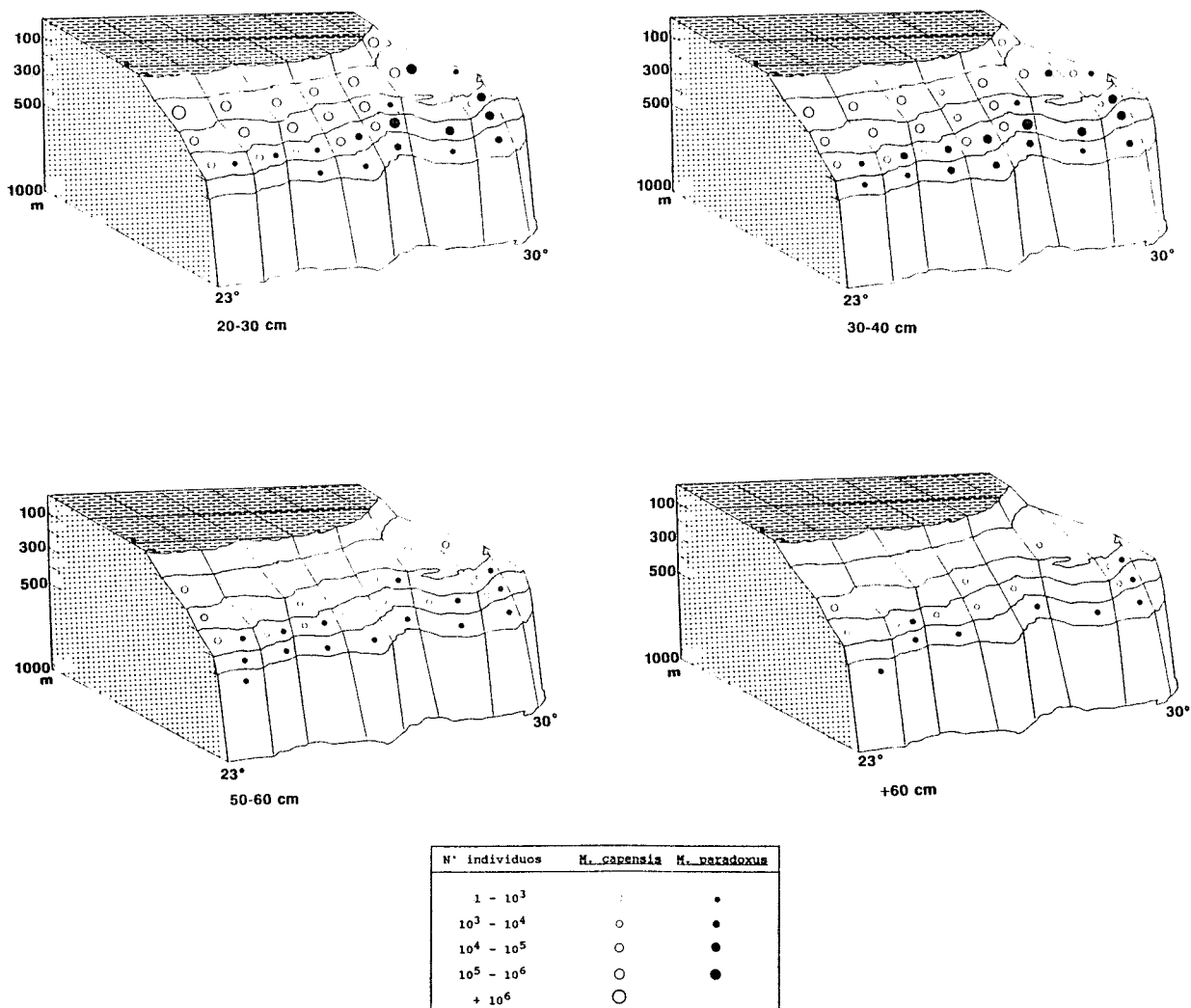


Fig. 3. Distribución batimétrica y abundancia de diferentes clases de talla (intervalos de 10 cm de Longitud total) de *Merluccius capensis* y *M. paradoxus* en aguas de Namibia (23° S - 30° S).

La abundancia corresponde a la media del número de individuos por estrato (áreas definidas por la latitud y intervalos de profundidad de 100 m).

Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas 'Benguela 15' (Julio, 1989) y 'Benguela 16' (Febrero, 1990) (Macpherson et al, 1990).

Género Chelidonichthys

(O.Scorpaeniformes, Fam.Triglidae)

Chelidonichthys capensis (Cuvier, 1829)

Se distribuye en el Atlántico sudoriental al sur del paralelo 18° S (Heemstra, 1986), y en el área de Namibia ocupa desde aguas muy costeras hasta profundidades de unos 350-400 m (Macpherson & Mas-Riera, 1987) (Fig. 4), alcanzando tallas alrededor de los 50 cm LT.

Es un predador activo que captura presas en el fondo. Su dieta se compone de crustáceos y peces, representando éstos últimos un mayor porcentaje del total a medida que el predador crece y ocupa progresivamente fondos más profundos (Fig. 5) (Macpherson & Mas-Riera, 1987, 1990).

Chelidonichthys queketti (Regan, 1904)

En el Atlántico tiene una distribución muy limitada, por debajo de los 28°S (Fig. 4). Es una especie de aguas poco profundas (menos de 250 m), y nunca alcanza tallas como C. capensis, limitándose a unos 30 cm LT.

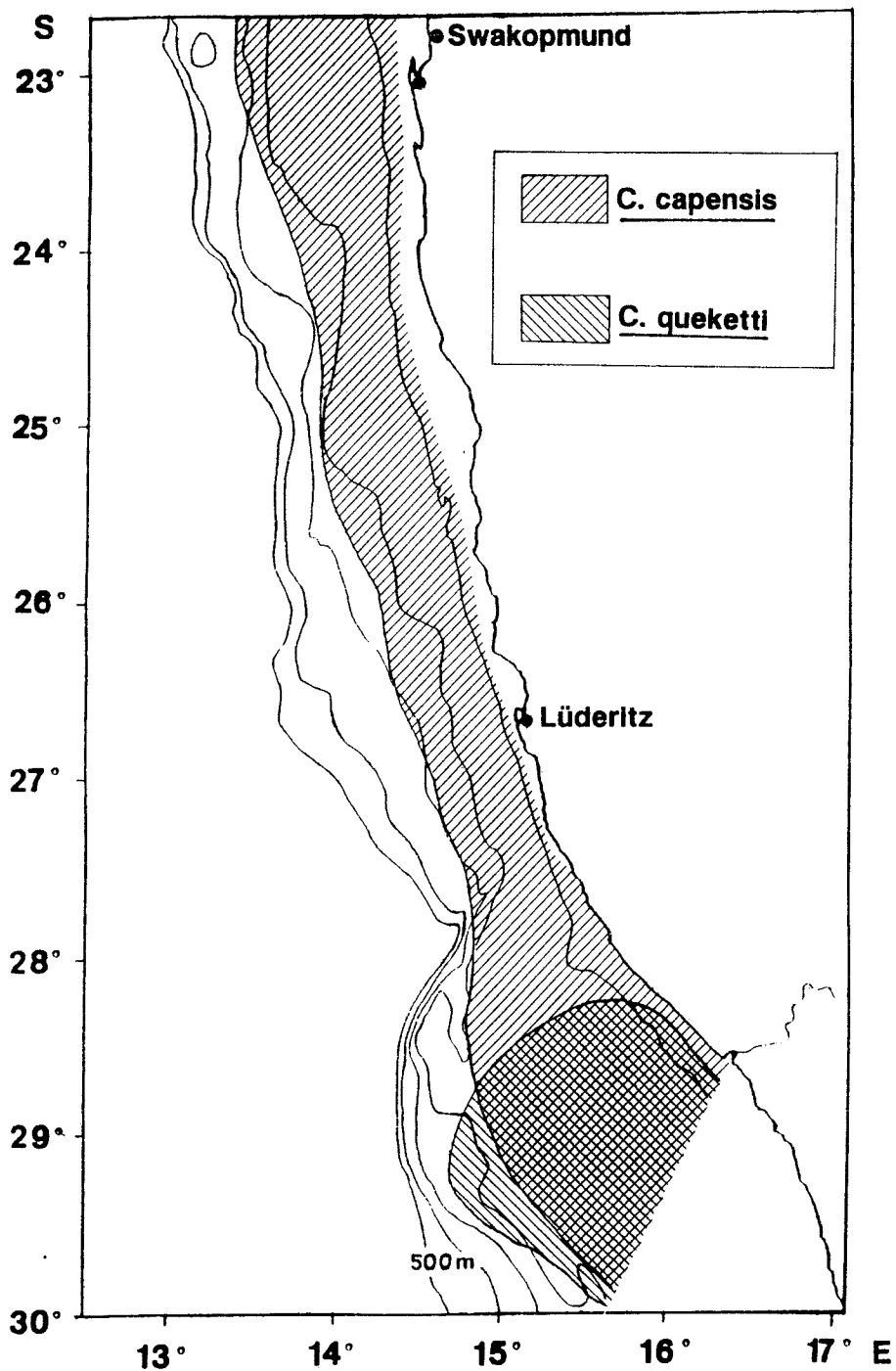


Fig. 4. Distribución geográfica de las especies *Chelidonichthys capensis* y *C. queketti* en aguas de Namibia. Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.

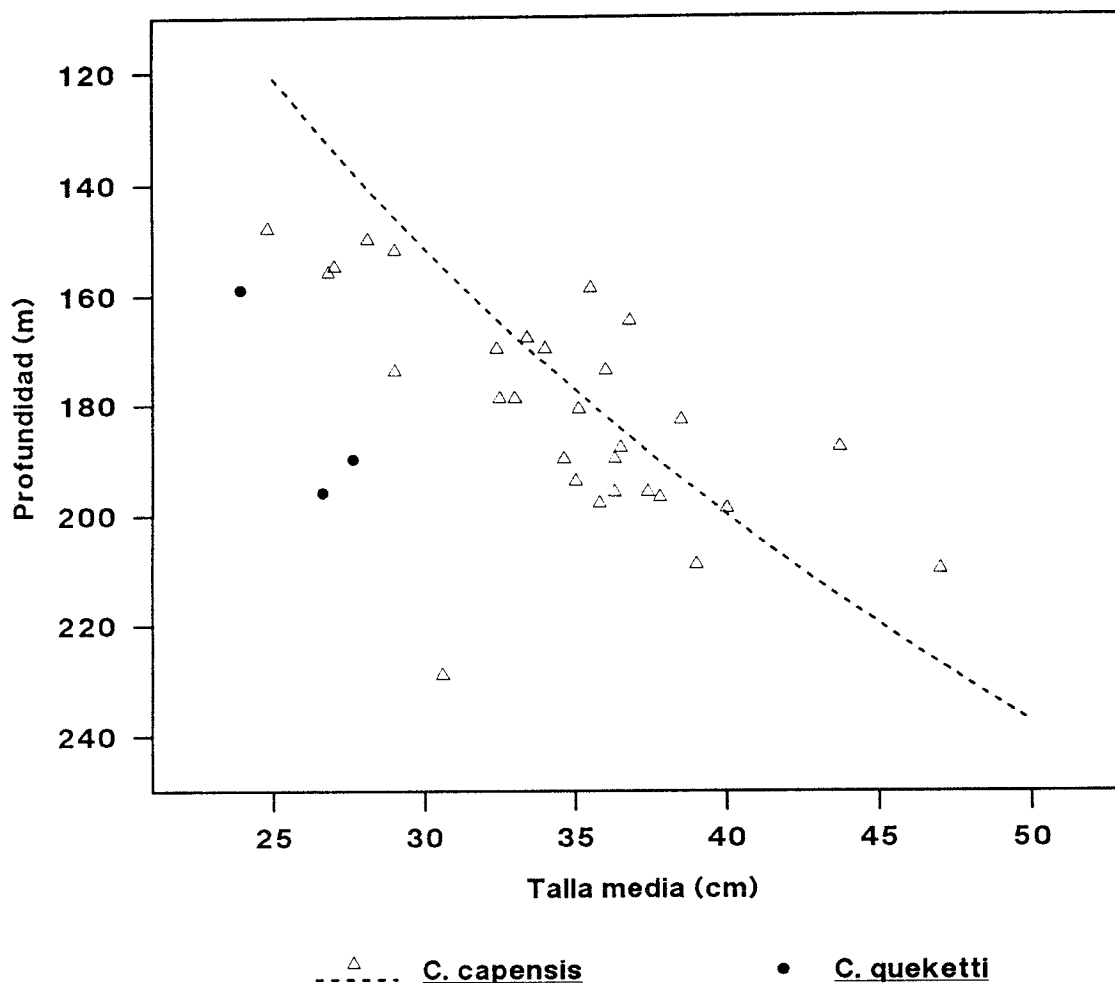


Fig. 5. Relación de la Longitud total de los individuos de Chelidonichthys capensis con su distribución en profundidad. Cada punto corresponde a la talla media de los ejemplares capturados en una pesca. Confeccionado a partir de los datos obtenidos para toda el área de estudio (23° S - 30° S) en las campañas de investigación de recursos pesqueros 'Benguela 15' (Julio, 1989) y 'Benguela 16' (Febrero, 1990) (Macpherson et al., 1990).

Género Lophius

(O. Lophiiformes, Fam. Lophiidae)

Lophius upsicephalus (Smith, 1841)

Se distribuye por el Atlántico sudoriental y el Indico sudoccidental (Caruso, 1986). En el área de Namibia, habita fondos hasta unos 450 m de profundidad (Fig. 6), mostrando una relación talla - profundidad similar a las especies descritas anteriormente (Fig. 7).

Se alimenta de crustáceos y peces. Es un predador estático que captura sus presas al acecho (Macpherson, 1983; Gordo & Macpherson, 1990).

Género Helicolenus

(O. Scorpaeniformes, Fam. Scorpaenidae)

Helicolenus dactylopterus (Delaroche, 1809)

Distribuida por todo el Atlántico (Eschmeyer, 1986), esta especie ocupa un rango batimétrico entre 50 y 500 m (Fig. 8), ocupando mayores profundidades con el crecimiento (Fig. 9).

La dieta de esta especie está compuesta mayoritariamente por crustáceos y peces. En las clases de talla mayores, los pequeños crustáceos disminuyen ostensiblemente en la composición de la dieta, mientras que las especies de crustáceos de cierto tamaño junto con cefalópodos y peces incrementan su proporción en la dieta (Macpherson, 1983).

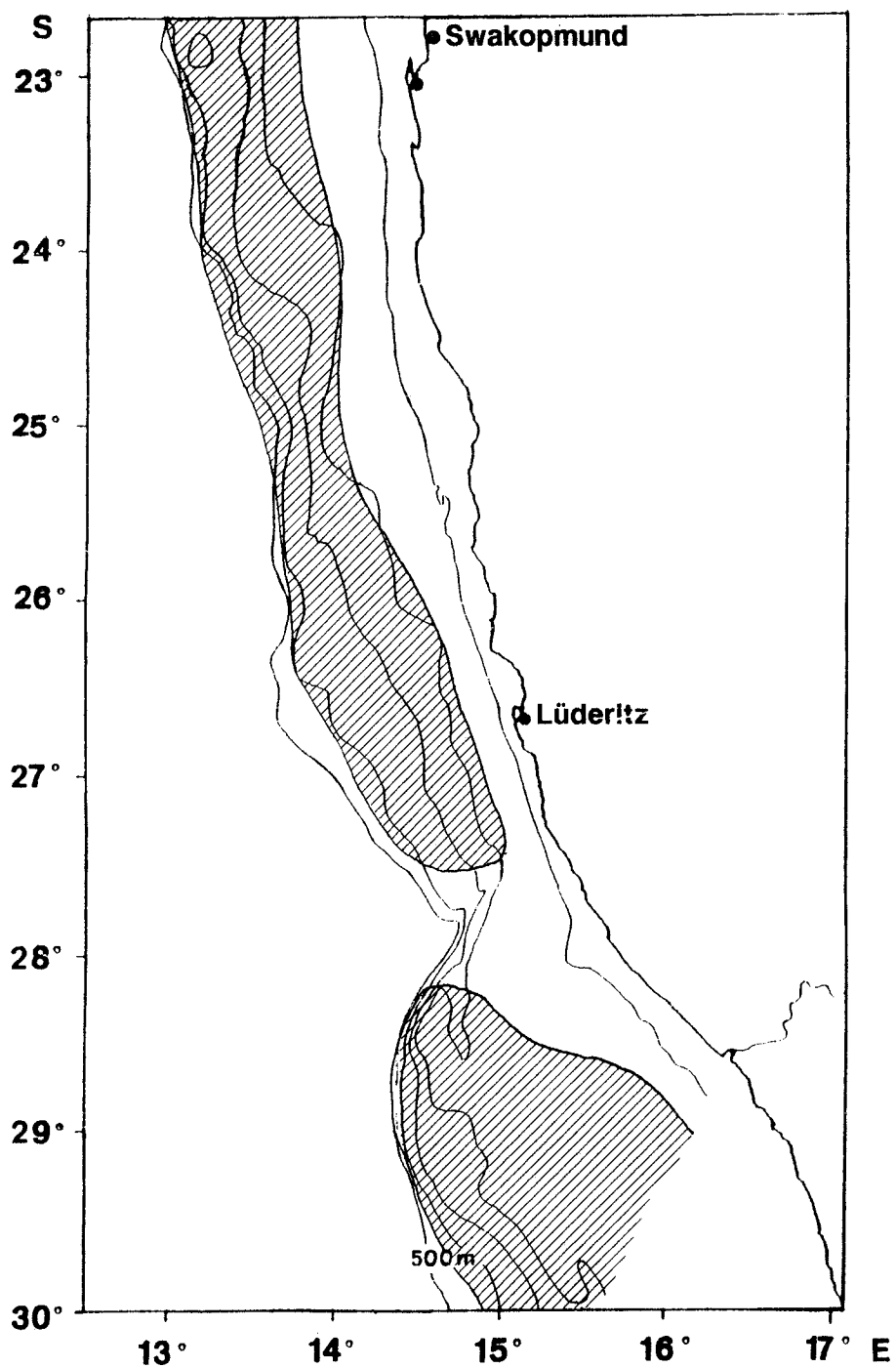


Fig. 6. Distribución geográfica de *Lophius upsicephalus* en aguas de Namibia. Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.

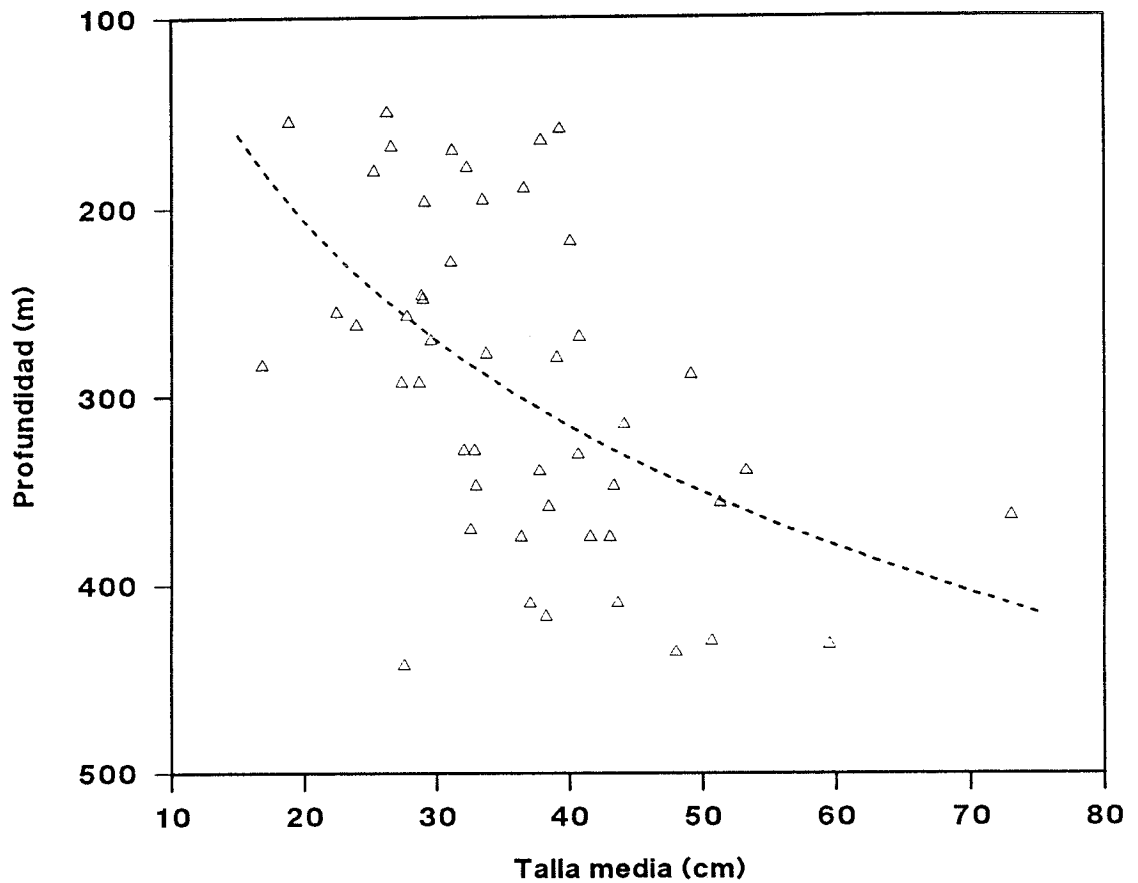


Fig. 7. Relación de la Longitud total de los individuos de Lophius upsicephalus con su distribución en profundidad. Cada punto corresponde a la talla media de los ejemplares capturados en una pesca. Confeccionado a partir de los datos obtenidos para toda el área de estudio (23° S - 30° S) en las campañas de investigación de recursos pesqueros 'Benguela 15' (Julio, 1989) y 'Benguela 16' (Febrero, 1990) (Macpherson et al., 1990).

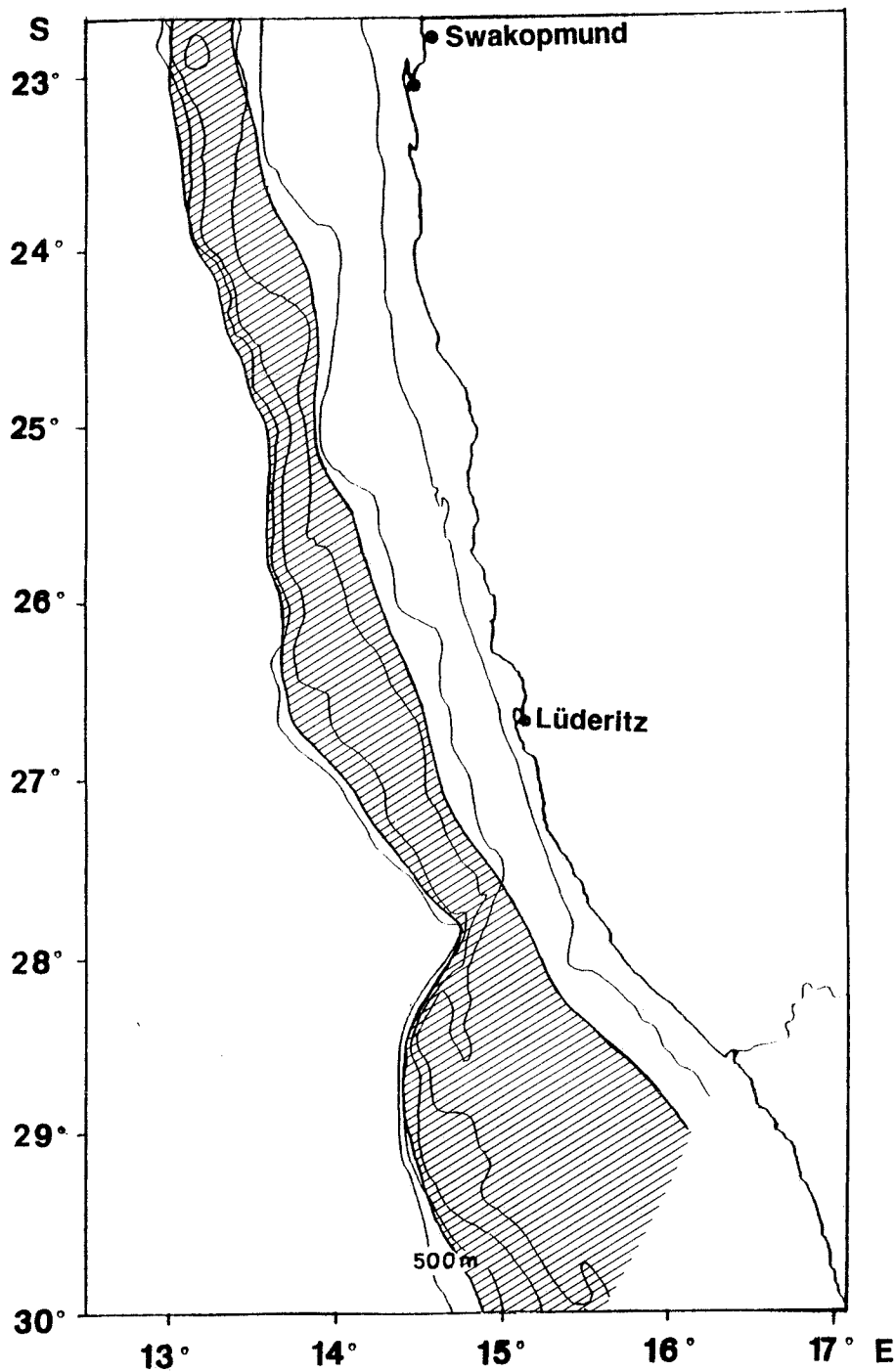
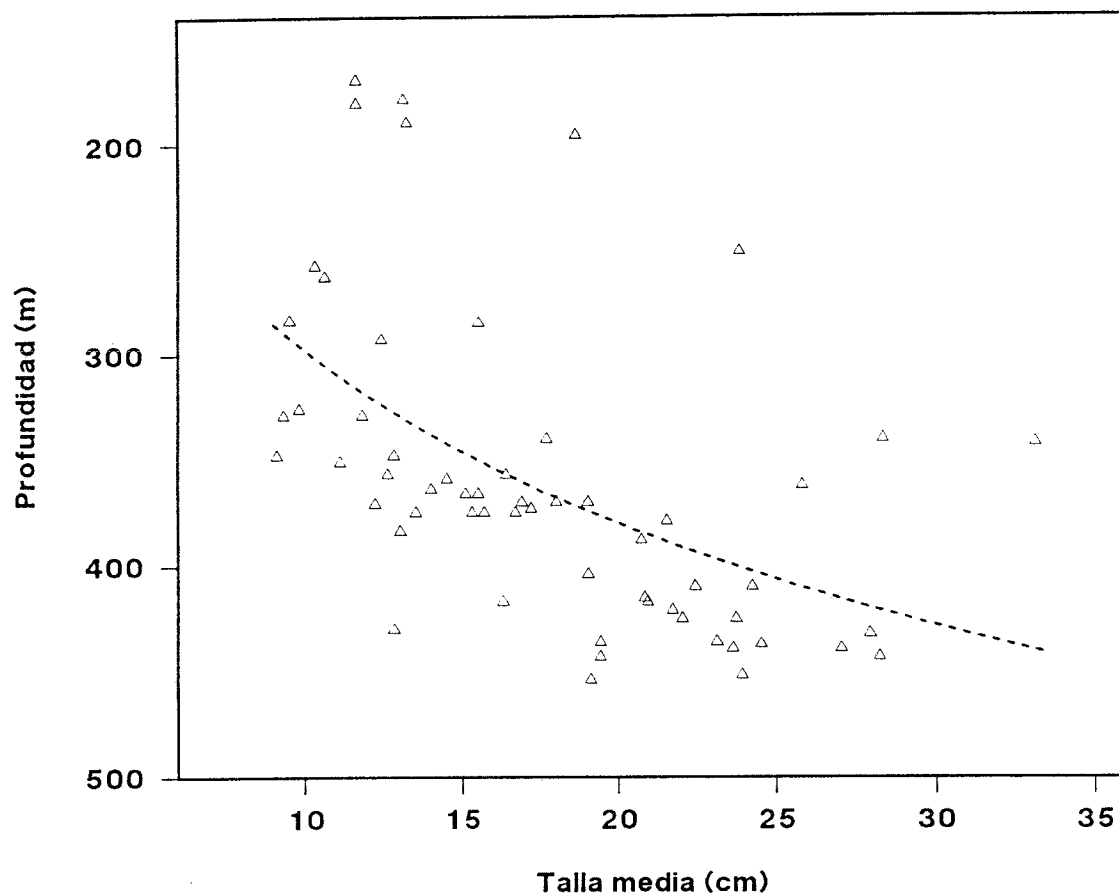


Fig. 8. Distribución geográfica de la especie *Helicolenus dactylopterus* en aguas de Namibia.

Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.



Género Zeus

(O. Zeiformes, Fam. Zeidae)

Zeus capensis (Valenciennes, 1835)

Especie endémica de la región sudafricana (Heemstra, 1986) que se distribuye al sur de los 28°S. Se encuentra en profundidades desde los 150 m hasta 400 m (Fig. 10). Los individuos de mayor talla se encuentran en las profundidades mayores (Fig. 11).

Las especies de ésta familia son depredadores muy activos y eficaces, que se alimentan principalmente de peces (Macpherson, 1983).

Género Trachurus

(O. Perciformes, Fam. Carangidae)

Trachurus trachurus (Linnaeus, 1758)

Esta especie pelágica también se captura en pescas de arrastre. Tiene una amplia distribución, hallándose en las aguas de plataforma de todo el Atlántico oriental, desde Sudáfrica hasta Noruega (Smith-Vaniz, 1986) (Fig. 12).

La dieta de esta especie se compone casi exclusivamente de especies de crustáceos y peces de hábitos mesopelágicos (especies poco vinculadas al fondo). Los peces están escasamente representados antes de los 30 cm LT, llegando a suponer más del 35% de la dieta en las tallas mayores (40-49 cm LT) (Macpherson, 1983).

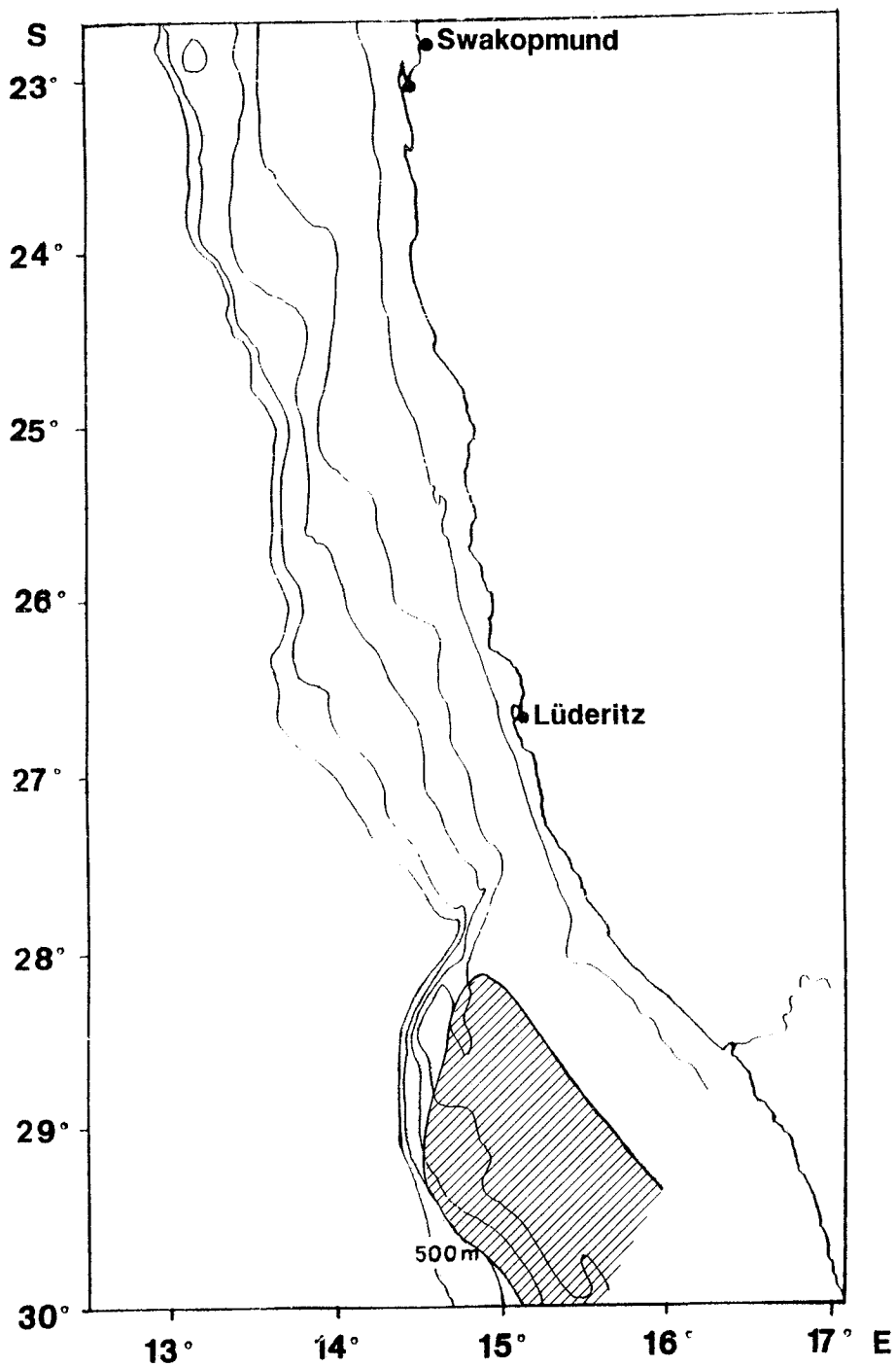


Fig. 10. Distribución geográfica de *Zeus capensis* en aguas de Namibia. Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.

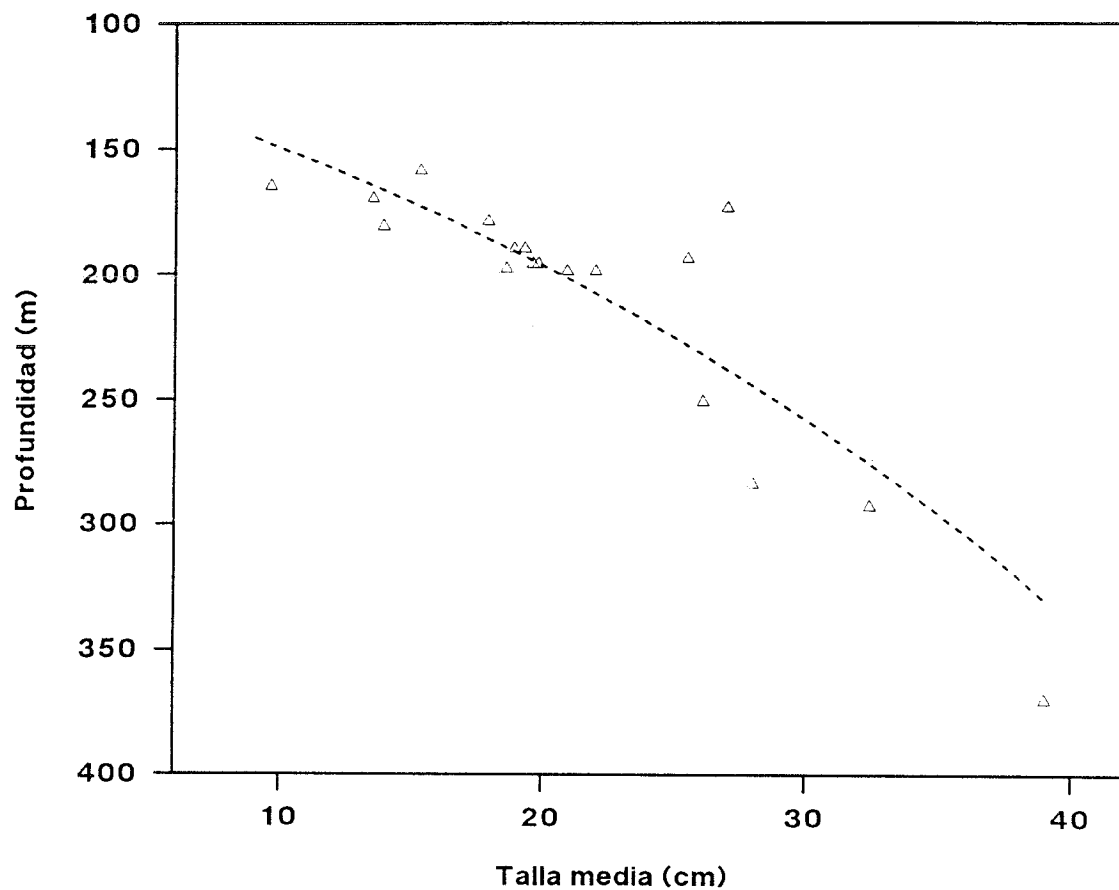


Fig. 11. Relación de la Longitud total de los individuos de *Zeus capensis* con su distribución en profundidad. Cada punto corresponde a la talla media de los ejemplares capturados en una pesca.

Confeccionado a partir de los datos obtenidos para toda el área de estudio (23° S - 30° S) en las campañas de investigación de recursos pesqueros 'Benguela 15' (Julio, 1989) y 'Benguela 16' (Febrero, 1990) (Macpherson et al., 1990).

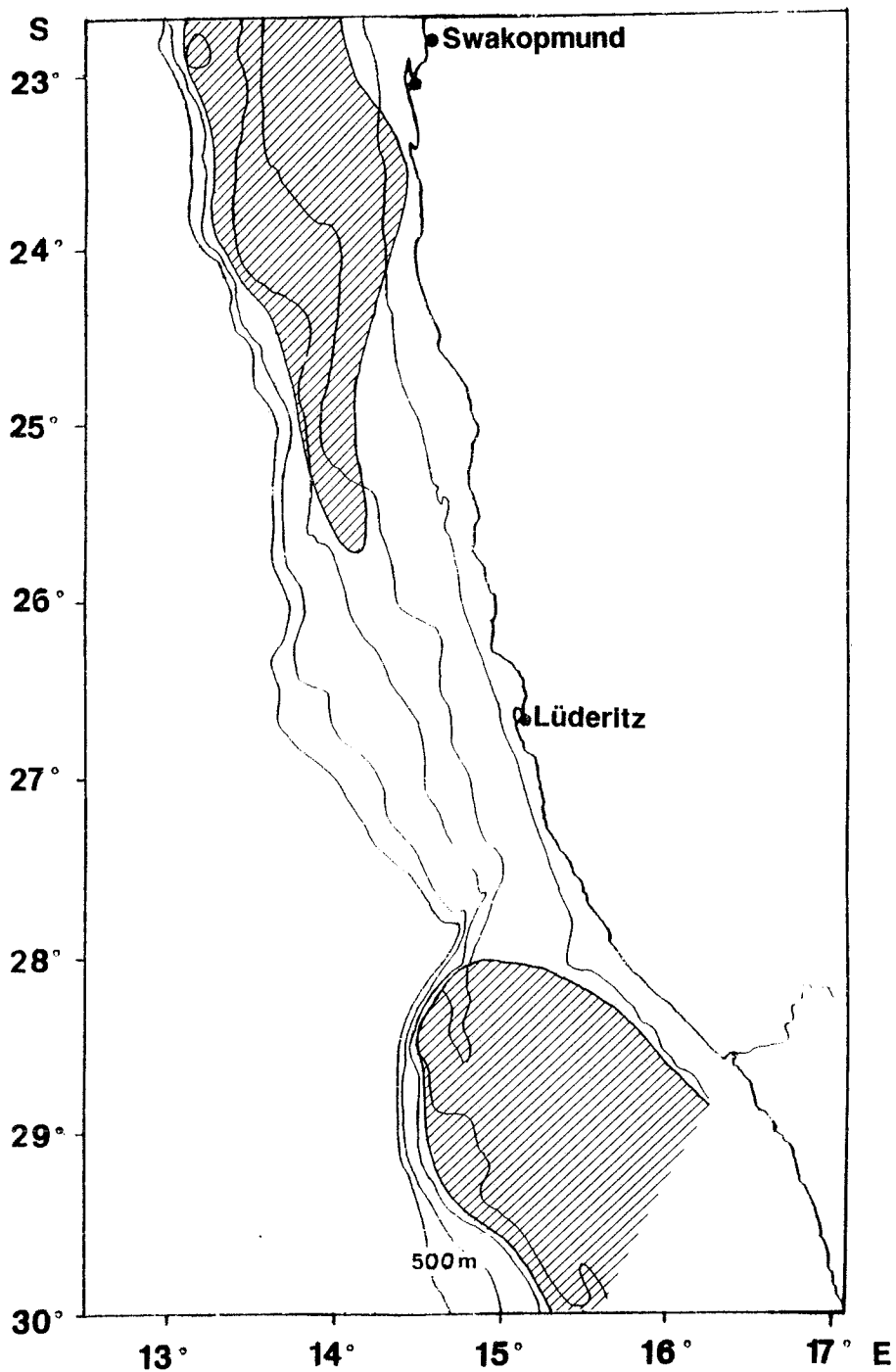


Fig. 12. Distribución geográfica de *Trachurus trachurus* en aguas de Namibia. Confeccionado a partir de los datos obtenidos en las campañas de investigación y seguimiento de recursos pesqueros de 1986 a 1989.

4. METODOLOGIA

4. METODOLOGIA

La metodología se ha subdividido en distintos apartados, desde la obtención del material en el barco, su tratamiento y el posterior trabajo de laboratorio hasta la realización de cortes histológicos del tejido de la retina y su observación al microscopio. De esta observación proceden las variables morfológicas que caracterizan la estructura de la retina, de las que se obtienen las variables que representan la funcionalidad del sistema visual, como la longitud focal, agudeza visual, sensibilidad fotópica y escotópica.

Los métodos utilizados son básicamente los empleados por otros autores en estudios similares (Boehlert, 1978; Hairston et al., 1982; Guma'a, 1982; Meer & Anker, 1984; Neave, 1984; Pankhurst, 1987; Williamson & Keast, 1988; Pankhurst, 1989).

4.1. Obtención del material. Fijación y conservación. Procesado de las muestras.

En ejemplares recién capturados, se obtuvieron medidas de su Longitud Total y del diámetro ocular, que se midió horizontal (temporo-nasal) y verticalmente (dorso-ventral) (Fig. 1 A). Cada diámetro corresponde a la media de tres medidas con una precisión de 0.05 mm. Se extrajeron los globos oculares y se pasaron al fijador.

4.1.1. Fijación y conservación del globo ocular.

Se utilizaron dos tipos de fijador:

- Bouin: 75% solución acuosa saturada de ácido pícrico, 20% formol, 5% ácido acético.
- Formol al 10% en disolución salina tamponada (tampón fosfato monosódico, fosfato dipotásico).

Las muestras permanecieron en el fijador un mínimo de 48 horas. Para permitir una buena penetración del fijador se realizaron previamente pequeños cortes o agujeros en la córnea. Tras la fijación se pasaron las muestras a alcohol etílico 70%, donde se conservaron hasta su posterior tratamiento en el laboratorio.



Fig. 1.A. Medidas horizontal (H) y vertical (V) del diámetro del ojo.

B. Segmentos en que se dividía cada retina, en un ojo orientado como el de la Fig.1.A.: central (c), dorsal (d), ventral (v), anterior (a) posterior (p).

4.1.2. Trabajo en el laboratorio. Obtención de cortes para microscopia óptica.

Se efectuó el siguiente proceso:

a) Disección del globo ocular y separación de parte de la córnea para permitir una buena deshidratación en sus primeras etapas.

b) Deshidratación en una serie ascendente de alcoholes etílicos (80%, 12h; 90%, 1h; 96%, 4 x 1h30). En la etapa del alcohol 96%, se obtuvo nuevamente el diámetro ocular (horizontal y vertical), y se midió el diámetro del cristalino (media de tres medidas con precisión 0.05 mm). También en esta etapa del proceso de deshidratación se fragmentó el ojo en cinco segmentos, correspondientes a las regiones central (Fundus), dorsal, ventral, anterior o nasal y posterior o temporal (Fig. 1 B).

c) Alcohol iso-propílico absoluto. Tres baños sucesivos (2h, 10h, 3h) a 40°C de temperatura. En esta etapa, se separó la retina de la esclerótica, continuando el proceso únicamente con el tejido retiniano. Los diferentes segmentos se dividieron para obtener fragmentos de medida apropiada para su inclusión.

d) Inclusión en parafina (a 60°C). Se inició el procesado con un baño intermediario (50% Alc. iso-propílico, 50% Parafina, 3h), y se pasó por tres baños de parafina pura (2h, 10h, 3h).

e) Confección del bloque de parafina. Cada bloque de cada una de las regiones en que se dividió la retina contenía dos fragmentos de tejido, situados en posiciones diferentes para permitir la posterior obtención de cortes tangenciales y transversales.

f) Obtención de cortes. Los cortes de los bloques de parafina se realizaron con un micrótomo de rotación (Reichert-Jung, Autocut 2040). De cada segmento de la retina se obtuvieron:

- Cortes tangenciales seriados (paralelos a la superficie de la retina), desde la capa de células nerviosas ganglionares hasta la capa exterior de pigmento (grosor del corte 6 μm).
- Cortes transversales (perpendiculares), efectuados en diferentes zonas del segmento incluido (grosor del corte 5 μm).

g) Tinción. La tinción rutinaria de los cortes obtenidos se realizó con Hematoxilina de Delafield - Eosina, y se montaron tras deshidratación con resina sintética (DPX).

4.2. Observación al microscopio. Obtención de medidas y densidades.

En la observación de los cortes al microscopio, hay que diferenciar entre los datos obtenidos de las secciones tangenciales y los obtenidos de las transversales. Los datos obtenidos en ambos casos se complementan para disponer de una información más completa de la organización de la retina.

4.2.1. Secciones tangenciales.

En las secciones tangenciales ($6\mu\text{m}$ de espesor), las observaciones se realizaron en el nivel de los elipsoides de los conos, determinado a partir de los cortes seriados.

Se registraron los distintos tipos de conos (simples, dobles, triples) y su organización en distribuciones regulares (mosaicos de filas paralelas y cuadrados) en la superficie de la retina. Las variables registradas fueron:

a) Densidad de conos: número de los diferentes tipos de conos por unidad de área. La densidad de células se contó mediante una cámara clara, a 750 aumentos, en cuadrados de $120\ \mu\text{m} \times 120\ \mu\text{m}$. Para cada región de cada retina, la densidad se contó en cinco partes diferentes del corte.

b) Dimensiones de los conos: la longitud de la sección de los elipsoides de los conos se midió a 1250 aumentos. En los conos simples, de sección circular, se midió su diámetro. En

los conos dobles, con una sección más parecida a una elipse, se tomó su longitud y anchura. En cada muestra se obtuvieron cinco medidas de cada longitud.

4.2.2. Secciones transversales.

En estas secciones se estudiaron las siguientes variables:

- Grosor de la capa pigmentaria y de la capa de los segmentos externos (x 750).
- Medida de la dispersión del pigmento del epitelio en la capa de segmentos externos (x 750).
- Posición de los elipsoides de los conos en la capa de segmentos externos de la retina (x 750).
- Número de núcleos de la capa nuclear externa, que corresponden a los núcleos de los fotorreceptores (conos y bastones) (x 750).
- Número de núcleos de la capa nuclear interna (células nerviosas secundarias: células horizontales, bipolares y amacrinas) (x 750).
- Número de núcleos de células ganglionares (x 750).
- Diámetros de los núcleos de las distintas células estudiadas (bastones, células nerviosas secundarias y células ganglionares) (x 1250).

Los núcleos se contaron en segmentos de 120 μm de longitud, y se obtuvieron datos de cinco a diez segmentos para cada muestra.

4.3. Transformación de datos.

4.3.1. Corrección de la contracción.

En la fijación, conservación y deshidratación de las muestras se produce una inevitable contracción del tejido. Los datos cuantitativos obtenidos se corrigieron para compensar este efecto de contracción que se produce durante el proceso de obtención de cortes.

El factor utilizado para la corrección del diámetro ocular se obtuvo de la relación entre las medidas en fresco y las medidas realizadas en los estadios finales de la deshidratación. La medida de la disminución del diámetro del cristalino y del tejido retiniano se obtuvo a partir de muestras diseccionadas en fresco especialmente para ello.

Los factores de corrección utilizados son:

- 10% para el diámetro ocular y el diámetro del cristalino.
- 12% para el tejido retiniano.

Los factores utilizados por otros autores son parecidos: Neave (1984) utiliza una corrección del 10% para la retracción del tejido de la retina, al igual que Williamson & Keast (1988).

4.3.2. Obtención de densidades.

A partir de las cantidades de núcleos registradas con el microscopio se obtuvieron las densidades de células por milímetro cuadrado.

Cortes tangenciales

El paso es una simple conversión ya que las cantidades registradas al microscopio ya corresponden a número de células (conos) por unidad de área (120 x 120 μm).

Cortes transversales

En un corte transversal el número de núcleos contados incluye tanto núcleos completos como fragmentos de núcleos que están entre el corte examinado y el corte adyacente. Si se extrapola directamente el número aparente de núcleos de una sección a número de núcleos por unidad de área se sobreestima la densidad.

Así, para estimar la densidad de núcleos por mm^2 a partir del número medio de núcleos en secciones de grosor (g) y longitud (l), se utilizó (Munk, 1965):

$$\text{Densidad} = 10^6 \cdot m \cdot ((g+d-2 \cdot f) \cdot l)^{-1} \text{ células} \cdot \text{mm}^{-2}$$

donde (m) es la media del número de núcleos contados, (d) es el diámetro de los núcleos (medido en los cortes transversales a 1250 aumentos) y (f) es el grosor de los fragmentos más pequeños de núcleos que son contabilizados.

Munk (1965) tomaba como valor arbitrario para el grosor de los fragmentos más pequeños identificados el de $f = 1 \mu\text{m}$. En este estudio se empleó un valor de (f) en función del diámetro del núcleo, $f = 0.1 \cdot d$ (Meer & Anker, 1984), estimando que los fragmentos más pequeños identificados y contados (fd) corresponden aproximadamente a la mitad del diámetro total del núcleo ($fd = 0.6 \cdot d$) (Fig. 2).

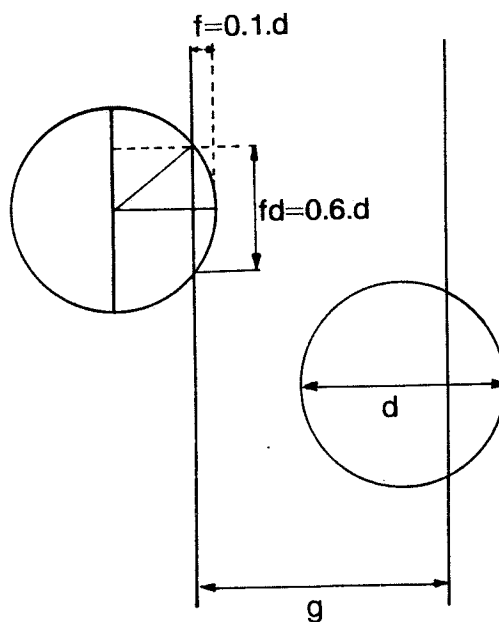


Fig. 2. Estimación de la densidad de núcleos por unidad de área a partir de cortes transversales. (g): grosor de la sección; (d): diámetro del núcleo; (f) y (fd): grosor y diámetro de los fragmentos más pequeños identificados y contados en los cortes.

De esta manera se obtuvieron las densidades por mm^2 para las diferentes células en los cortes transversales (bastones, células nerviosas secundarias y células ganglionares).

4.3.3. Estimación de la longitud focal, agudeza visual, sensibilidad fotópica y sensibilidad escotópica.

A partir de las medidas y densidades obtenidas se estimaron las variables que proporcionan información sobre la función de la estructura de la retina.

4.3.3.1. Distancia focal

Es la distancia entre la capa de fotorreceptores de la retina y el centro del cristalino. Matthiessen (1882) halló que la relación entre la distancia focal (F) y el radio del cristalino (r) era un valor constante (m) (Fig.3).

Así, la distancia focal (F) se calculó en función del radio del cristalino (r), con la proporción de Matthiessen:

$$F = m \cdot r$$

Matthiessen dio un valor de $m = 2.55$, estando sus medidas entre 2.40 y 2.82. La relación m ha sido estudiada posteriormente en otras especies de teleósteos, ofreciendo valores con una variación interespecífica de aproximadamente un 30% (Fernald, 1990). De estas referencias, queda patente que el valor de m varía entre especies alrededor del valor

dado por Matthiessen ($m=2.55$), manteniéndose bastante constante dentro de una especie (Fernald & Wright, 1983), aunque también presenta variaciones intraespecíficas y variaciones dependientes de la longitud de onda (Sivak, 1990).

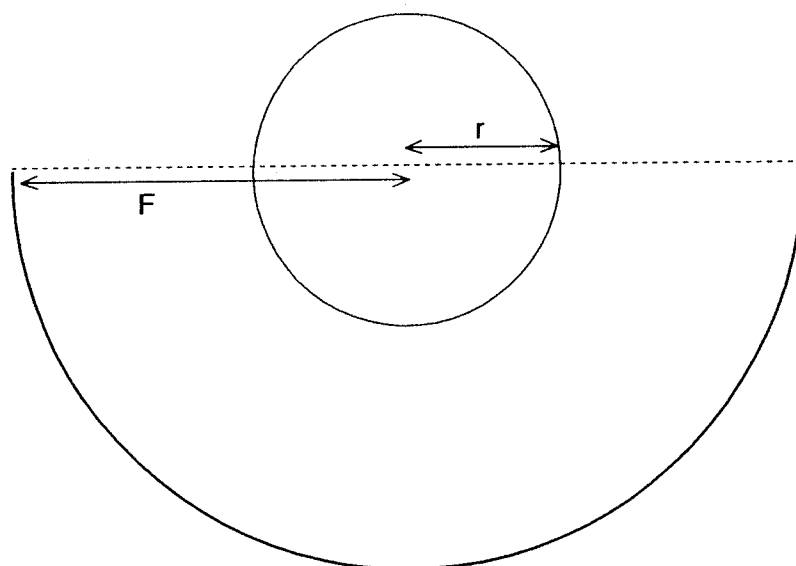


Fig. 3. Esquema de un ojo de teleosteo. La retina forma un semicírculo de radio F concéntrico al cristalino de radio r . La proporción de Matthiessen es la relación entre estos dos radios ($m=F/r$).

Así pues, la proporción de Matthiessen ($m=2.55$) usada en este estudio y en la mayoría de estudios sobre la estructura de la retina como proporción constante (Otten, 1981; Neave, 1984; Meer & Anker, 1984, 1986; Williamson & Keast, 1988;

Pankhurst, 1989), tiene que considerarse como valor representativo y útil a nivel comparativo.

4.3.3.2. Agudeza visual

La agudeza visual, o poder de resolución, hace referencia al ángulo visual mínimo que es capaz de discriminar el sistema fotópico de la retina. Para su estimación se utilizaron diferentes métodos según el tipo de mosaico de conos de la retina.

Conos dobles distribuidos en filas regulares

El método utilizado es el de Tamura & Wisby (1963). Si se asume que la retina puede discriminar dos líneas paralelas de una imagen cuando éstas son captadas por conos dobles separados por al menos un cono doble no estimulado, el ángulo mínimo separable puede calcularse a partir de:

$$\sin \alpha = \frac{2 \cdot d}{F}$$

donde d es la distancia media entre conos dobles y F la distancia focal estimada por $F=2.55 \cdot r$, siendo r el radio del cristalino. La distancia entre conos dobles q se calcula a partir de la densidad de conos dobles p , siendo $q=p^{-1/2}$.

Conos simples y dobles organizados en cuadrados

En mosaicos de conos en que un cono simple está rodeado de cuatro conos dobles se considera que éste conjunto constituye una unidad funcional. Esta unidad funcional corresponde al campo receptivo de una célula ganglionar y tiene su propia vía de transmisión al cerebro (Otten, 1981) (Fig. 4).

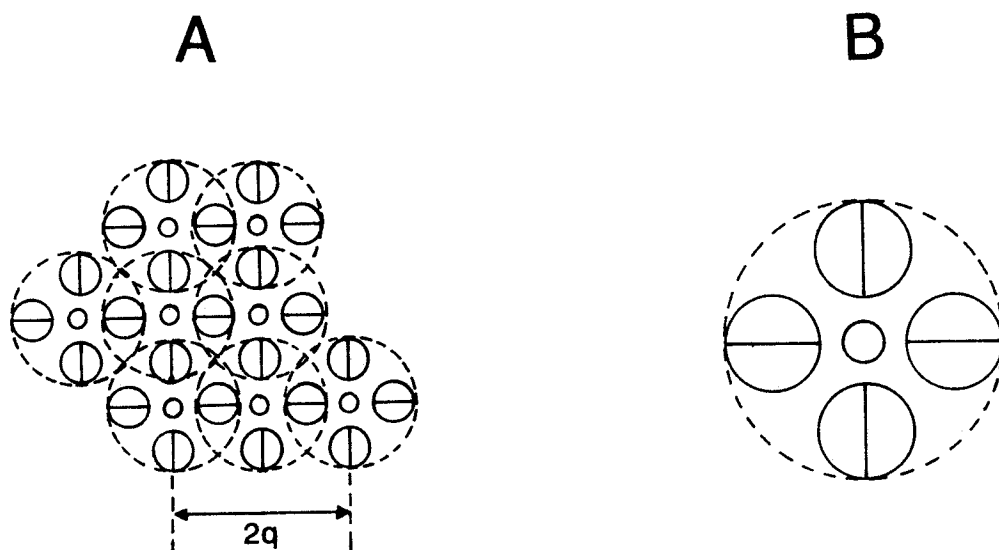


Fig. 4. A. Mosaico de conos simples y dobles organizados en cuadrados; q : distancia entre dos conos simples. **B.** Unidad funcional de 4 conos dobles y un cono simple que corresponde al campo receptivo de una célula ganglionar.

Así, el sistema visual es capaz de discriminar entre dos puntos de una imagen proyectada en la retina cuando éstos son

captados por dos unidades funcionales diferentes separadas por al menos otra unidad no estimulada.

El ángulo mínimo separable puede calcularse:

$$\alpha = \frac{2 \cdot q}{F} \cdot \frac{180}{\pi} \quad (\text{en grados})$$

donde q es la distancia media entre dos conos simples (dos unidades funcionales, Fig. 4 A), y F es la distancia focal (distancia del centro del cristalino a la capa fotorreceptora de la retina). q se obtiene a partir de la densidad de conos simples (s), $q=s^{-1/2}$. F se obtiene a partir de la proporción de Matthiessen (apartado anterior).

4.3.3.3. Sensibilidad fotópica

El nivel de sensibilidad del sistema fotópico está asociado al tamaño de los conos (Meer & Anker, 1984). El tamaño de los conos se estableció a partir de la superficie del cono estimada en las secciones tangenciales de la retina.

Al crecer un cono aumentan las dimensiones del segmento externo de éste y el número de orgánulos celulares implicados en la fotorrecepción (mitocondrias, membranas con el pigmento fotosensitivo). Así, un cono de mayores dimensiones que otro ocupará más superficie de la retina y, en retinas que reciban

la misma cantidad de luz, los conos grandes captarán más fotones por unidad de tiempo que los de menor tamaño.

Si la intensidad lumínica se reduce, los conos con mayor superficie podrán continuar su función visual cuando la de los menores haya cesado. La superficie ocupada por un cono es pues una medida de su sensibilidad (Meer & Anker, 1984).

La superficie de los conos simples, con una sección circular, se calculó a partir del diámetro medido.

La superficie de los conos dobles, con una sección elíptica, se calculó a partir de los diámetros mayor (a) y menor (b) medidos:

$$\text{superficie} = 0.25 \cdot \pi \cdot a \cdot b$$

y se expresaba en micras cuadradas.

4.3.3.4. Sensibilidad escotópica

La sensibilidad del sistema escotópico depende de la densidad de los bastones, de la longitud de los segmentos externos de estos fotorreceptores y del grado de sumación (n° de bastones asociados a una misma célula ganglionar).

La longitud de los segmentos externos de los bastones se media en los cortes transversales (grosor de la capa de segmentos externos).

El grado de sumación se calculó a partir de las densidades de los bastones y células ganglionares.

Cuanto mayor sea el número de fotorreceptores asociados a una misma célula ganglionar, menor será la intensidad lumínica necesaria para que ésta célula ganglionar mantenga su función visual.

5. Género Merluccius

5. Género Merluccius

5. Género Merluccius

5.1. Resultados

Se estudiaron tres especies del género Merluccius: M. capensis y M. paradoxus del Atlántico sudoriental y M. merluccius del Mediterráneo. Para el análisis de las distintas variables se agruparon los datos de cada especie en 7 clases de talla por intervalos de 10 cm (1: 10-19 cm LT, 2: 20-29 cm LT, hasta 7: 70-79 cm LT). Se aplicó Análisis de la Varianza para dos factores, **Longitud Total** (Clase de talla) y **Especie**.

5.1.1. Tamaño del globo ocular

En las tres especies el globo ocular tiene forma casi circular, con el diámetro vertical ligeramente menor que el horizontal. El porcentaje del diámetro vertical respecto al horizontal no presenta diferencias interespecíficas significativas (M. capensis: $97.28\% \pm 0.57$; M. paradoxus: $97.63\% \pm 1.01$; M. merluccius: $97.18\% \pm 0.96$). Así, al tratarse de globos oculares de las mismas proporciones, la variable tamaño del globo ocular que se utilizó en el análisis corresponde a la media de los diámetros horizontal y vertical medidos.

El tamaño del globo ocular es significativamente diferente entre las tres especies y entre las diferentes clases de talla ($n= 167$, ANOVA $P < 0.01$).

El crecimiento del globo ocular es diferente en las tres especies (Fig. 1). La comparación de las pendientes estimadas por regresión (Tabla 1) muestra que el crecimiento es significativamente menor en M. capensis que en las otras dos especies (t-test, $P < 0.001$). Las pendientes de las curvas de M. merluccius y M. paradoxus no son significativamente diferentes (t-test, $P > 0.1$).

El aumento del tamaño del globo ocular durante el crecimiento y las diferencias interespecíficas se muestran aún más evidentes si representamos el aumento de la superficie de la retina (superficie de una hemisfera calculada a partir de los diámetros) con la talla (Fig.2). En el caso de una Longitud Total de 45 cm, la superficie de la retina en un individuo de M. merluccius es un 2.5 % mayor que la de un M. capensis, mientras que un M. paradoxus de la misma talla tiene una superficie de la retina un 23 % mayor.

5.1.2. Retina: Componentes. Organización.

En las tres especies del género Merluccius la retina presenta conos (visión fotópica) y bastones (visión escotópica) en todas las clases de talla observadas.

Los fotorreceptores que componen el sistema fotópico son mayoritariamente conos dobles (pares de conos con los dos componentes morfológicamente idénticos, del mismo tamaño).

En las tres especies y en todas las tallas observadas los conos dobles están distribuidos en la superficie de la retina en una estructura regular, formando filas paralelas (Lám. 4, 7).

Sólo en los individuos mayores (más de 70 cm Longitud Total) se observa una alteración de ésta estructura regular (Lám. 4). En estos individuos, el aumento de la distancia entre los conos dobles va acompañado de una progresiva pérdida del modelo regular de filas paralelas de conos dobles. También en las tallas mayores (a partir de las clases de tallas 5-6) se observa la aparición de conos triples. Esta presencia de conos triples está ligada con la progresiva, aunque ligera, pérdida de la distribución regular en filas (Lám. 4). La proporción de estos conos triples con respecto a los conos dobles es en todos los casos insignificante (en general menor del 1%, y siempre menor del 3.5%)

En los individuos jóvenes también se observan conos aparentemente individuales aunque, al igual que los triples, en ningún caso suponen una proporción considerable del total. Aunque la distribución general observada en toda la superficie de la retina es la de conos dobles dispuestos en filas paralelas, en los márgenes exteriores de las regiones periféricas (Capítulo 2, Fig. 4) se observa la presencia de conos simples y dobles que forman una distribución regular en mosaico cuadrado. A medida que nos alejamos de la periferia,

el mosaico de conos pasa a ser el de filas paralelas de conos dobles, con la progresiva desaparición de la mayoría de los conos simples.

El sistema escotópico está compuesto en las tres especies por una sola capa de bastones (Lám. 2, 6, 9).

5.1.3. Sistema fotópico. Variación durante el crecimiento. Diferencias interespecíficas.

Los resultados que se exponen a continuación corresponden a la región central de la retina. Las dos variables estudiadas (densidad de conos dobles y su diámetro en sección) presentan el mismo modelo de variación con el crecimiento para las demás regiones de la retina. Las diferencias encontradas entre la región central y las regiones periféricas se detallan en la Sección 5.1.9.

5.1.3.1. Densidad de conos. Agudeza visual.

La densidad de los conos dobles disminuye durante el crecimiento de una manera parecida en las tres especies (Fig. 3) (Tabla 5). No se observan diferencias significativas (t-test, $P > 0.1$) entre las pendientes de las tres líneas de regresión estimadas (Tabla 1).

La densidad de conos dobles disminuye significativamente con el aumento de la talla y, en cuanto a las diferencias interespecíficas, no presenta diferencias significativas

entre M. capensis y M. merluccius, mientras que es significativamente menor en M. paradoxus (ANOVA, $P < 0.001$) (Fig. 3).

Agudeza visual

El ángulo mínimo separable, estimado a partir de la distancia entre los conos dobles, disminuye con el crecimiento en las tres especies (Fig. 4) (Tabla 6). En los tres casos se alcanza un valor parecido, que se encuentra alrededor de 9-11 minutos de ángulo en los ejemplares de mayor talla (a partir de 40-50 cm de Longitud Total). Los parámetros de las curvas de regresión estimadas para cada especie están en la Tabla 1.

5.1.3.2. Tamaño de los conos.

La superficie de la sección de los conos dobles aumenta a medida que el pez crece en las tres especies de Merluccius (Fig. 5) (Lám. 4,7), encontrándose diferencias significativas entre clases de talla (ANOVA, $P < 0.001$) (Tabla 7).

Las diferencias del tamaño de los conos dobles presentan un alto nivel de interacción entre los dos factores considerados en el análisis (Longitud Total y Especie), lo que hace suponer que las diferencias interespecíficas en el tamaño de los conos varían durante el crecimiento (Fig. 5). Esto se comprueba al comparar las pendientes de las curvas de

regresión estimadas: mientras M. capensis y M. merluccius no presentan diferencias significativas (t-test, $P > 0.1$), el crecimiento de los conos en M. paradoxus es significativamente menor (t-test, $P < 0.01$) (Tabla 1).

5.1.4. Sistema escotópico.

Al igual que en la Sección anterior, los resultados que se exponen a continuación corresponden a la región central de la retina. Las dos variables estudiadas (densidad de bastones y longitud de su segmento externo) presentan el mismo modelo de variación con el crecimiento en la región central que en las demás regiones de la retina. Las diferencias encontradas entre la región central y las regiones periféricas se detallan en la Sección 5.1.9.

5.1.4.1. Densidad de bastones.

En el análisis de la densidad de bastones se encuentran diferencias significativas entre las especies (ANOVA, $P < 0.01$), siendo M. paradoxus la que presenta mayores densidades (Fig. 6) (Tabla 8).

La variación de la densidad de los bastones con la talla es ligeramente diferente entre las especies. M. paradoxus presenta una densidad más uniforme que las otras especies a lo largo de todas las clases de talla. M. capensis presenta una pauta similar a M. merluccius, que consiste en una etapa

de incremento de la densidad de los bastones a la que sigue una fase en que la densidad decrece (Fig.6). Las tallas a las que se alcanza la máxima densidad de bastones están entre los 35 y 45 cm de Longitud total.

5.1.4.2. Longitud de los segmentos externos de los bastones.

Los segmentos externos de los bastones están dispuestos en una única capa. El espesor de la capa formada por los segmentos externos aumenta con el crecimiento (ANOVA, $P < 0.01$) (Tabla 9).

Entre las tres especies, la longitud de los segmentos externos no presenta diferencias significativas (ANOVA, $P > 0.05$) (Fig. 7).

5.1.5. Sistema fotópico vs. sistema escotópico. Número de fotorreceptores y superficie retiniana ocupada.

Con el estudio conjunto de los datos obtenidos para los dos sistemas de fotorreceptores se obtiene una visión global de la importancia de cada uno de éstos para cada especie durante el crecimiento.

La proporción entre número de bastones y número de conos durante el crecimiento muestra un aumento en las tres especies (Fig. 8). M. paradoxus es la que presenta una mayor proporción n° bastones/ n° conos. La comparación de las

pendientes de las rectas de regresión la diferencia de las otras dos especies (t-test, $P < 0.001$).

La interacción y el crecimiento de los dos sistemas de fotorreceptores no sólo depende del número de células, sino también de su tamaño. La estimación del porcentaje de la superficie de la retina que pueden ocupar los conos valora la importancia del sistema fotópico (Fig. 9).

En las tres especies, la superficie de la retina que ocupan los conos disminuye con el crecimiento, diferenciándose claramente M. capensis en el límite superior y M. paradoxus en el inferior, llegando los conos de éste último a ocupar una superficie menor al 20% de la retina.

5.1.6. Densidad de neuronas secundarias.

La densidad de neuronas con núcleos en la capa nuclear interna (células horizontales, bipolares y amacrinas) disminuye significativamente con el aumento de talla (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig.10) (Tabla 10).

Las diferencias interespecíficas separan a M. merluccius de las otras dos especies, que tienen una menor densidad de células nerviosas secundarias (ANOVA, $P < 0.01$).

Al comparar las pendientes de las regresiones (Tabla 1), M. capensis es la que se diferencia significativamente de las

otras dos especies, con un ritmo menor de disminución de densidad de células con el crecimiento (t-test, $P < 0.05$).

5.1.7. Densidad de células ganglionares.

La densidad de las células ganglionares disminuye con el aumento de talla (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig.11) (Tabla 11).

Entre las tres especies, la densidad de células ganglionares también muestra diferencias significativas, diferenciándose M. merluccius de las dos especies del Atlántico sudoriental (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig.11).

Al comparar las pendientes estimadas por regresión (Tabla 1), es otra vez M. capensis, como en el caso de las neuronas secundarias, la que se diferencia significativamente de las otras dos (t-test, $P < 0.01$).

5.1.8. Sumación.

El índice de sumación (número de células fotorreceptoras asociadas a una célula ganglionar) aumenta con el crecimiento en las tres especies (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig.12) (Tabla 12).

Las diferencias interespecíficas también son significativas (ANOVA, $P < 0.01$), diferenciándose claramente M. paradoxus de las otras dos especies a partir de una cierta talla (Fig.12).

El alto nivel de interacción entre dos factores (talla y especie) es una indicación de que el comportamiento de la variable durante el crecimiento es diferente entre las especies, lo que queda patente al comparar las pendientes de regresión. M. capensis es la especie en la que el aumento de la sumación es menor, mientras que M. paradoxus es la que muestra un mayor crecimiento de éste índice (t-test, $P < 0.01$; Tabla 1) (Fig.12).

En las tallas grandes (más de 40-50 cm de Longitud Total), la sumación alcanza en M. paradoxus niveles claramente superiores a las otras dos especies: en individuos de 60 cm LT, por ejemplo, M. paradoxus presenta valores del índice de sumación un 43.5% mayores que M. capensis y un 39.5% mayores que M. merluccius.

5.1.9. Diferencias entre las regiones de la retina.

Para el estudio de las diferencias intraespecíficas entre las cinco regiones en que se dividió la superficie de la retina, se emplearon los datos correspondientes a las cuatro clases de talla que comprenden desde los 20 cm hasta los 60 cm de Longitud total. Para cada una de las tres especies se aplicó Análisis de la varianza con dos factores, **Longitud Total** (por clases de talla) y **Región retiniana**.

Las variables que caracterizan la estructura de la retina presentan las mismas pautas durante el crecimiento en las

regiones periféricas como en la región central, a la cual corresponden los resultados mostrados en los apartados anteriores: disminución de la densidad de conos y aumento de su tamaño, mantenimiento más o menos regular de la densidad de bastones y aumento de su tamaño.

Las diferencias encontradas entre las distintas regiones de la retina que se describen a continuación corresponden, pues, a diferencias cuantitativas.

Densidad de conos dobles

En las tres especies, la densidad de los conos dobles presenta diferencias significativas entre las diferentes regiones (ANOVA, $P < 0.01$).

Las regiones con menor densidad son la Dorsal y la Anterior, mientras que la región posterior es la que presenta una mayor densidad de conos. Aunque las diferencias entre regiones son significativas, la densidad de los conos no presenta grandes diferencias en la superficie de la retina: la menor densidad (región Dorsal), es un 64 % de la máxima (región Posterior).

Tamaño de los conos dobles

La superficie de los conos en sección es diferente entre las regiones (ANOVA, $P < 0.01$), diferenciándose claramente, con

unos conos mayores, la región Central de las regiones periféricas.

En las regiones Ventral y Posterior se hallan los conos con menor superficie (74 % del tamaño de los conos de la región Central), y los de las regiones Dorsal y Anterior son mayores (78 % del tamaño de los conos de la región Central).

Densidad de bastones

Las diferencias en la densidad de los bastones para las distintas regiones son significativas (ANOVA, $P < 0.01$).

Las regiones Central, Ventral y Posterior forman un grupo homogéneo, del que se diferencian la región Anterior con una densidad menor (84 %), y la región Dorsal con la mayor densidad de bastones (14 % mayor a la del grupo Central-Ventral-Posterior).

Longitud de los segmentos externos de los bastones

Las diferencias regionales en la longitud de los segmentos externos separan el grupo formado por la región Dorsal y Ventral, con segmentos externos de menor longitud (84 %), del grupo compuesto por las tres regiones restantes (Anterior, Central y Posterior) (ANOVA, $P < 0.01$).

5.1.10. Movimientos retinomotores.

Las tres especies del género Merluccius estudiadas presentan movimientos retinomotores, tanto del pigmento de la capa de epitelio pigmentario como de los conos. La existencia de movimientos retinomotores queda patente en las diferentes disposiciones observadas en las preparaciones de tejido retiniano de diferentes individuos (Lám. 1,2,5,6,9).

En los ejemplares de tallas menores de unos 25 cm LT, los movimientos retinomotores de los conos están acompañados por los movimientos del pigmento de la capa epitelial. En los ejemplares mayores, los movimientos de los conos siguen manteniéndose, mientras que el desplazamiento de la capa de epitelio pigmentario queda muy reducido, observándose en todos los casos una disposición muy uniforme y concentrada.

Tabla. 1. Valores de los parámetros de las regresiones entre las variables del sistema visual y la longitud total. Todos los parámetros corresponden al modelo potencial ($y=a \cdot x^b$), excepto (*), modelo exponencial ($y=e^{a+b \cdot x}$) para la densidad de células nerviosas secundarias y células ganglionares, y (**), modelo lineal ($y=a+b \cdot x$) para el índice de sumación en M. paradoxus.

Variable	<u>M. capensis</u>			<u>M. paradoxus</u>			<u>M. merluccius</u>		
	a	b	r ²	a	b	r ²	a	b	r ²
Diámetro ocular	1.3825	0.701465	0.981	1.0089	0.816037	0.988	0.8846	0.822033	0.977
Densidad conos dobles	121006.555	-0.947872	0.885	131386.679	-1.05729	0.804	138441.066	-0.995868	0.937
Angulo mínimo discriminable	22.7037	-0.193342	0.646	30.0358	-0.251737	0.860	36.3767	-0.304014	0.821
Tamaño de conos dobles	14.2517	0.670339	0.879	31.8084	0.392776	0.711	6.9960	0.782256	0.826
Longitud segmentos externos	51.2399	0.225622	0.739	43.1253	0.286901	0.853	36.0674	0.317762	0.742
Densidad neuronas secundarias (*)	11.509	-0.023217	0.834	11.672	-0.036085	0.944	12.049	-0.030578	0.864
Densidad células ganglionares (*)	8.4287	-0.020574	0.920	8.5853	-0.028169	0.944	9.0058	-0.031823	0.935
Índice de sumación	23.6095	0.751534	0.902	-9.3947	11.8572	0.918 (**)	3.4528	1.21945	0.965

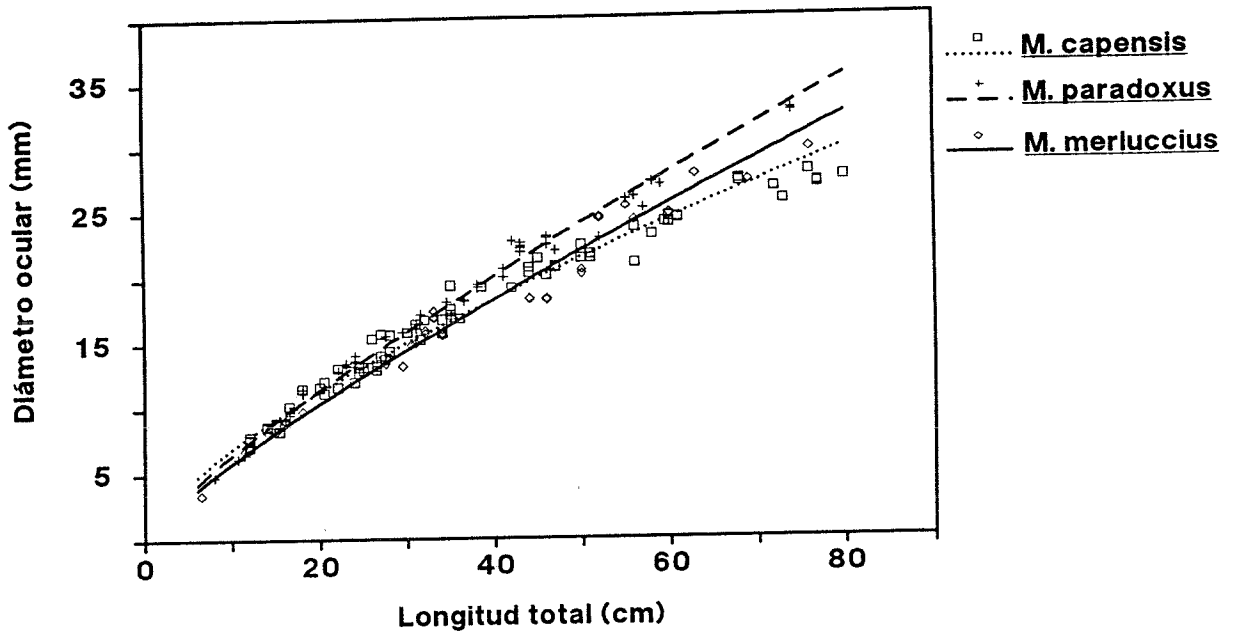


Fig. 1. Diámetro del globo ocular respecto a la Longitud total del individuo para las tres especies del género Merluccius (parámetros de las regresiones en Tabla 1).

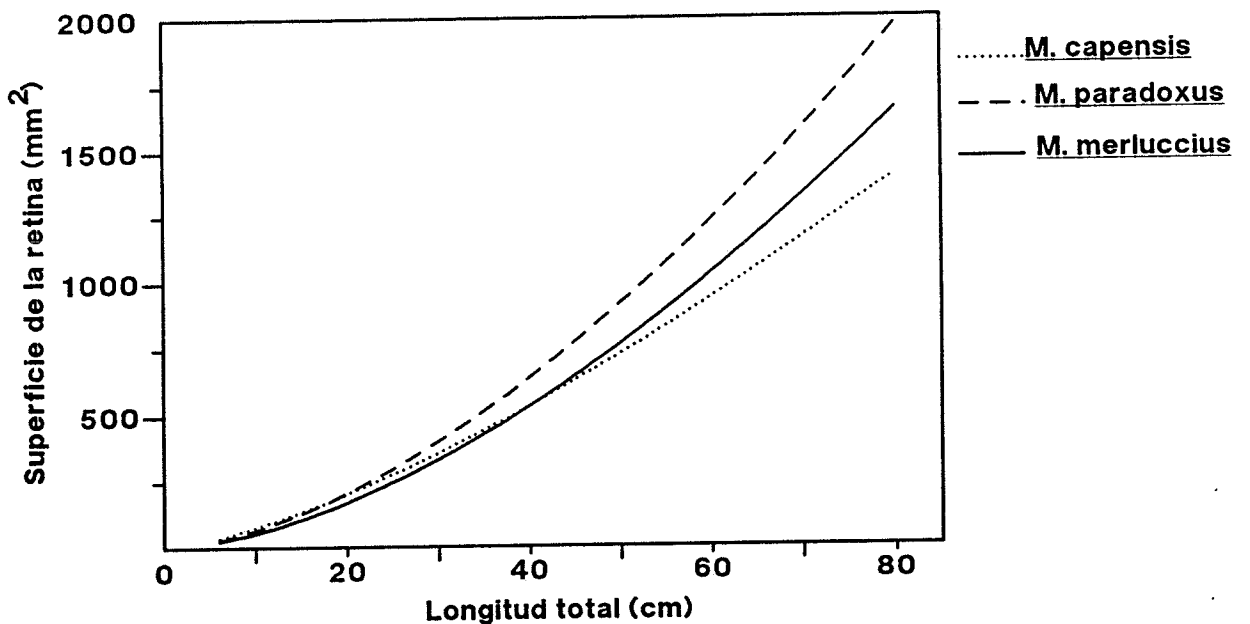


Fig. 2. Crecimiento de la superficie de la retina respecto a la Longitud total en las tres especies de Merluccius. La superficie de la retina se calculó como el área de una hemisfera a partir de los diámetros oculares medidos.

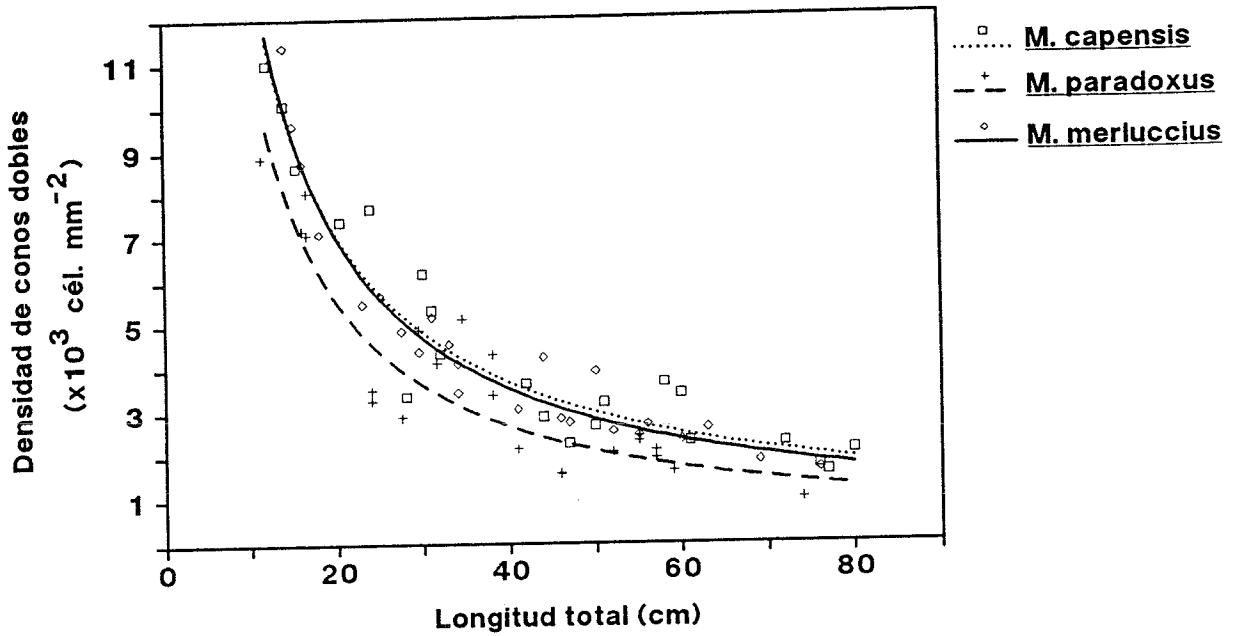


Fig. 3. Densidad de conos dobles (n° conos dobles mm^{-2}) durante el crecimiento de las tres especies de Merluccius.

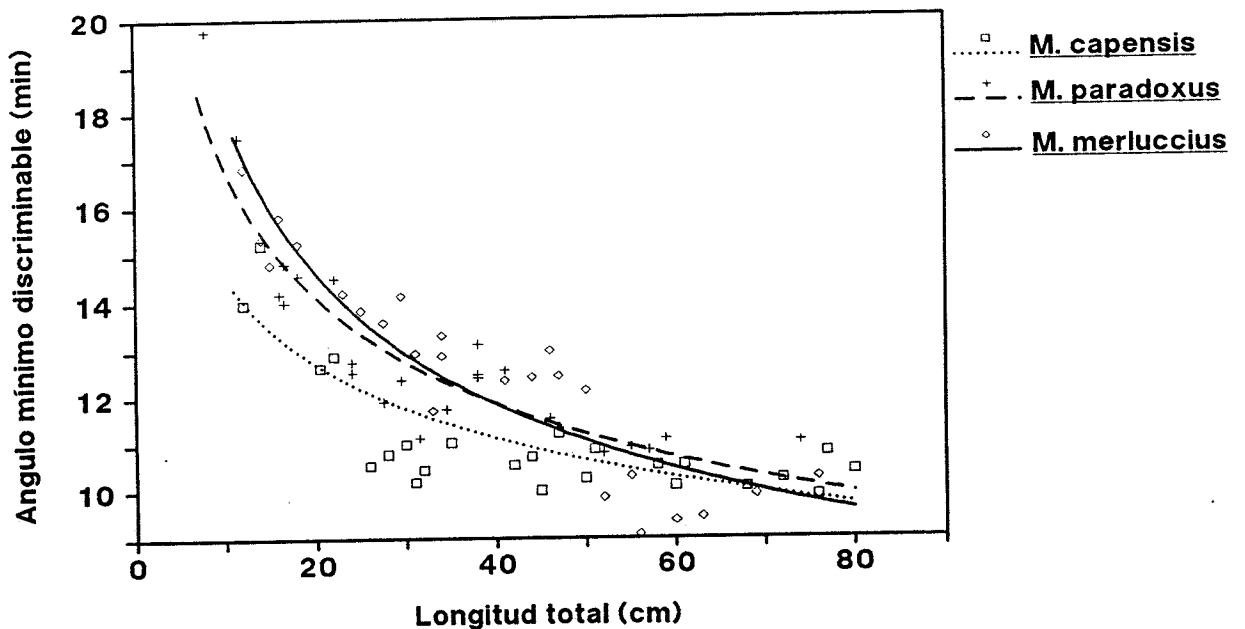


Fig. 4. Variación del ángulo mínimo discriminable por la retina (en minutos de ángulo visual), estimado a partir de la distancia entre conos dobles, en las tres especies de Merluccius.

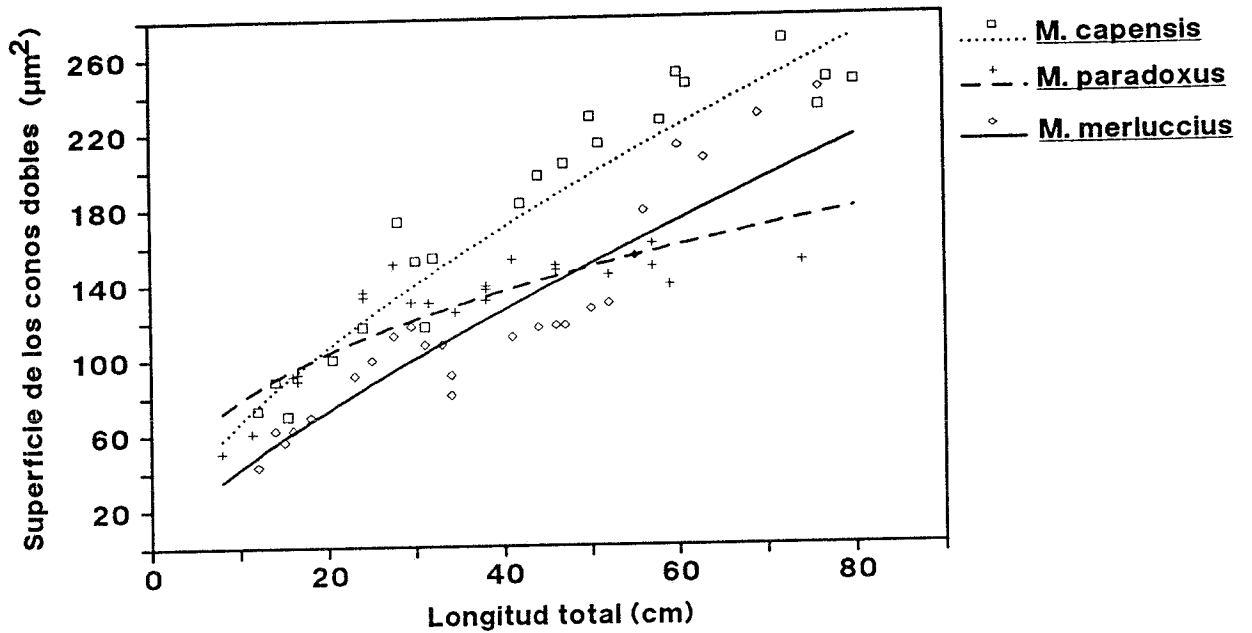


Fig. 5. Aumento del tamaño de los conos dobles (superficie de la sección del cono doble medida en los cortes transversales) con el crecimiento, en las tres especies del género Merluccius.

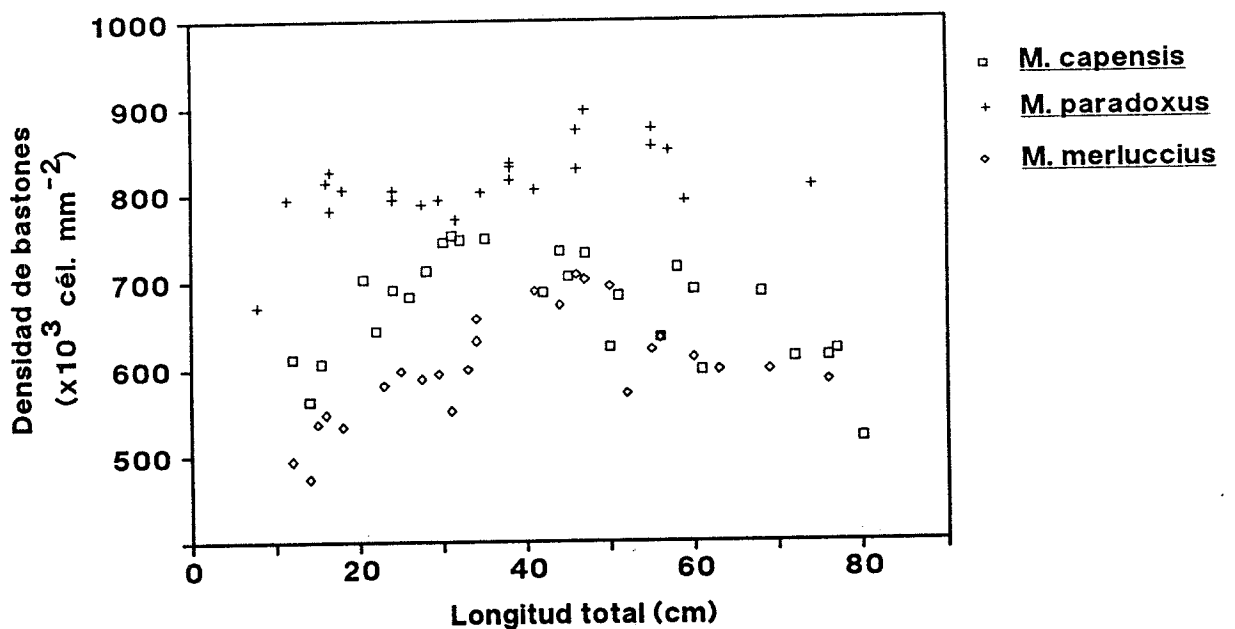


Fig. 6. Densidad de los bastones (n° células mm^{-2}) respecto a la longitud total, para las tres especies del género Merluccius.

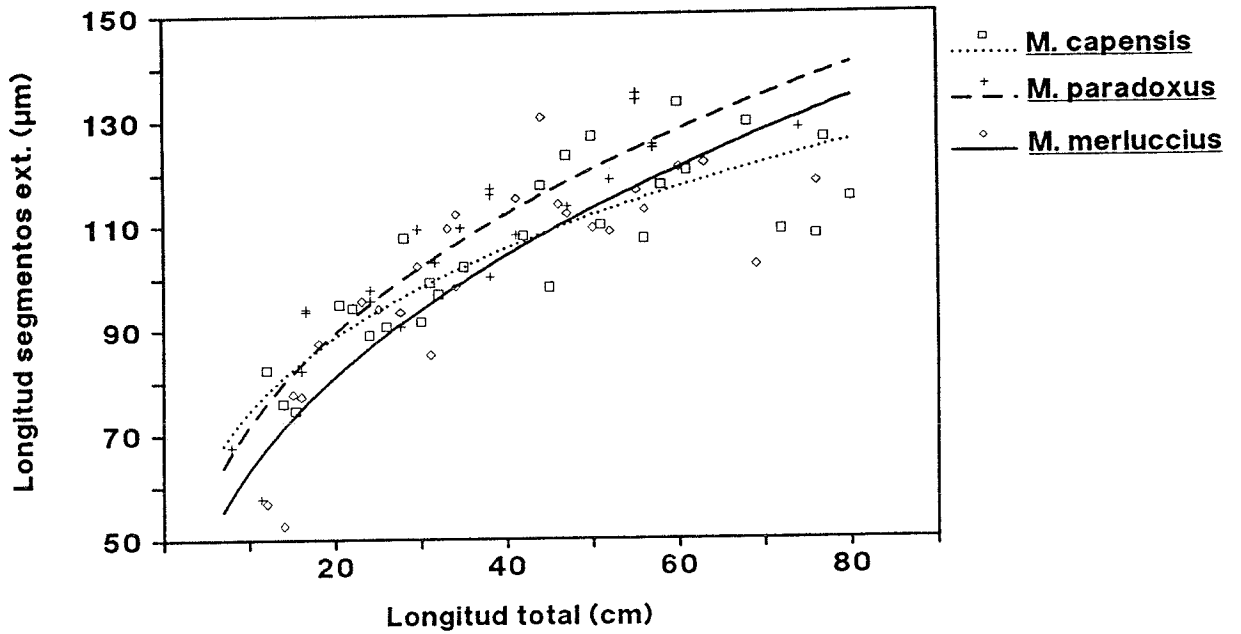


Fig. 7. Longitud de los segmentos externos de los bastones (espesor de la capa de segmentos externos) durante el crecimiento en las tres especies del género Merluccius.

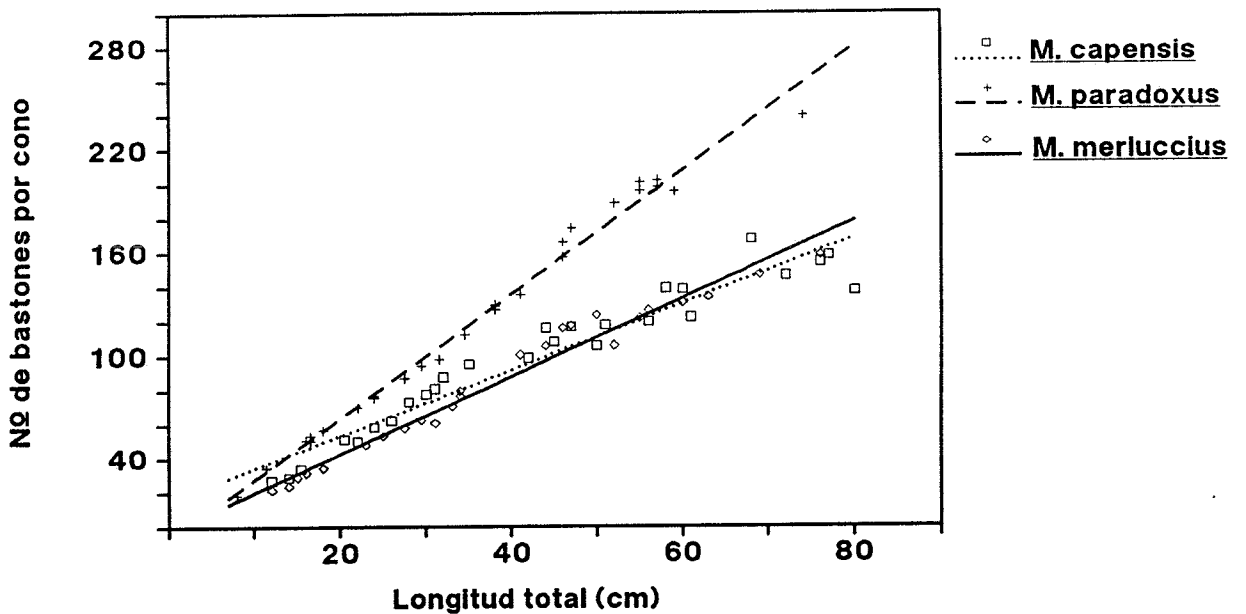


Fig. 8. Variación de la proporción nº bastones / nº conos durante el crecimiento en las tres especies de Merluccius (a partir de las densidades de los dos tipos de fotorreceptores).

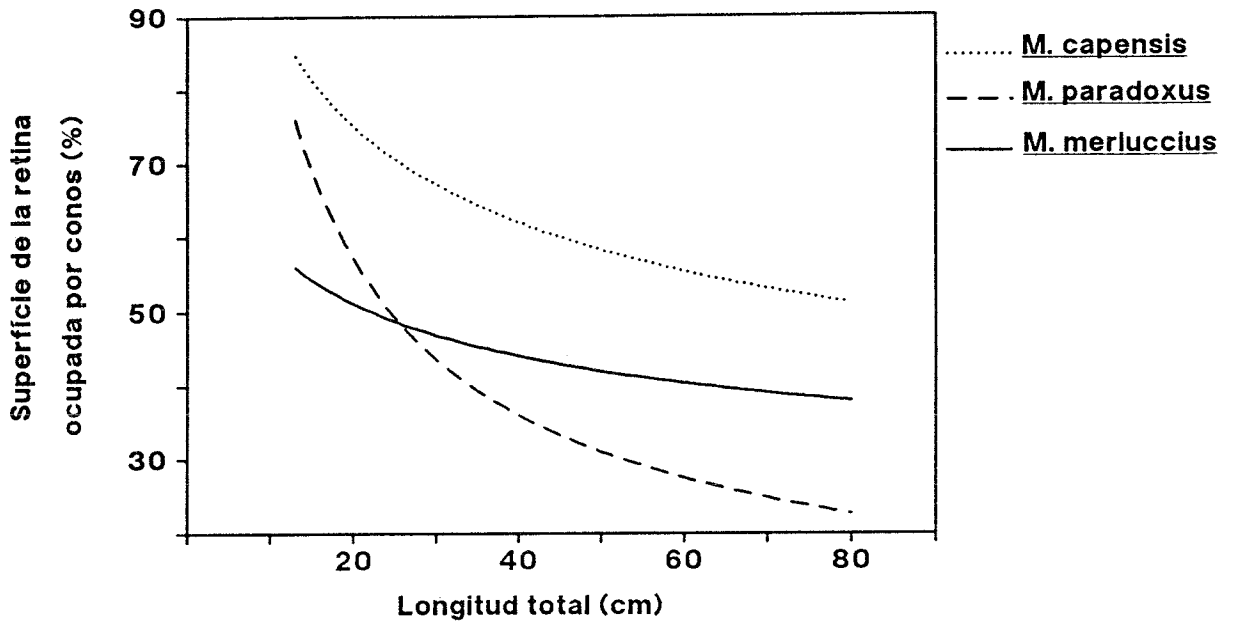


Fig. 9. Superficie relativa de la retina ocupada por los conos en relación con la longitud total en los tres Merluccius (a partir de la densidad y tamaño de los conos).

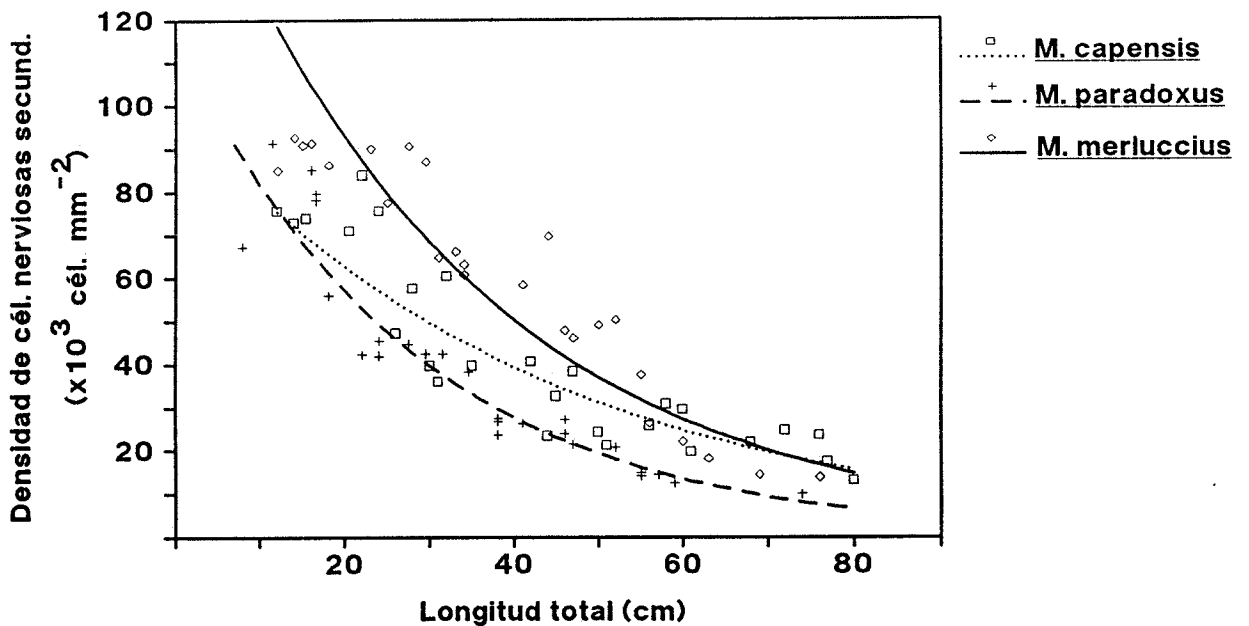


Fig. 10. Variación de la densidad de las células nerviosas secundarias (células horizontales, bipolares y amacrinas) con el crecimiento en las tres especies del género Merluccius.

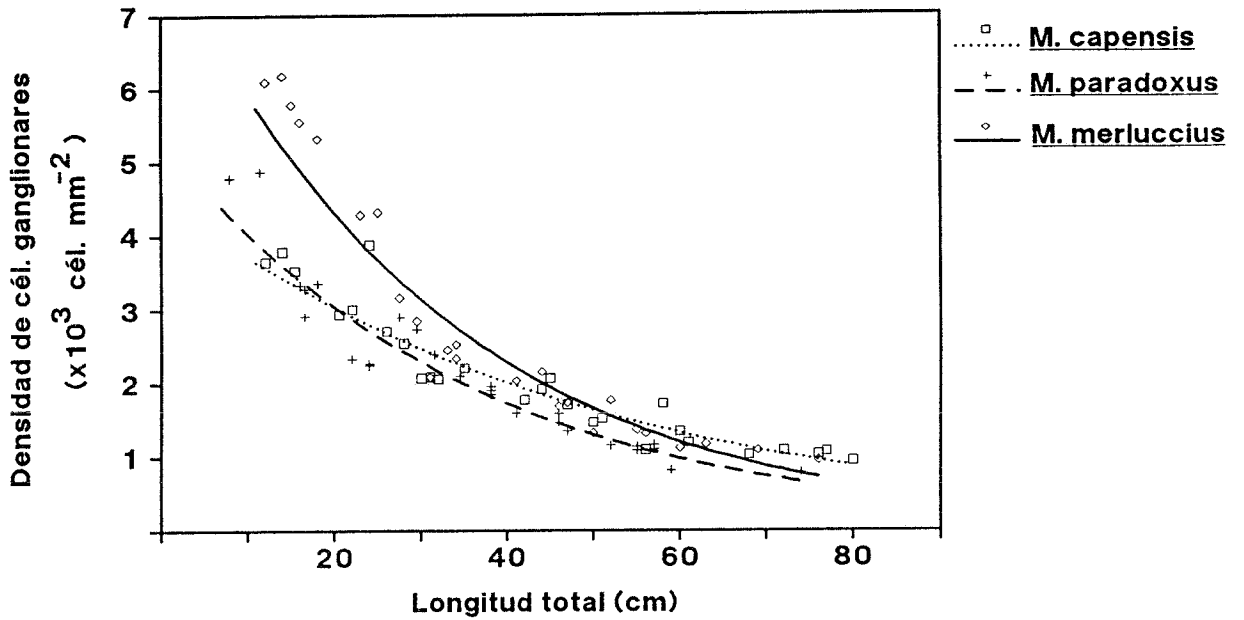


Fig. 11. Densidad de células ganglionares con respecto a la talla para las tres especies de Merluccius.

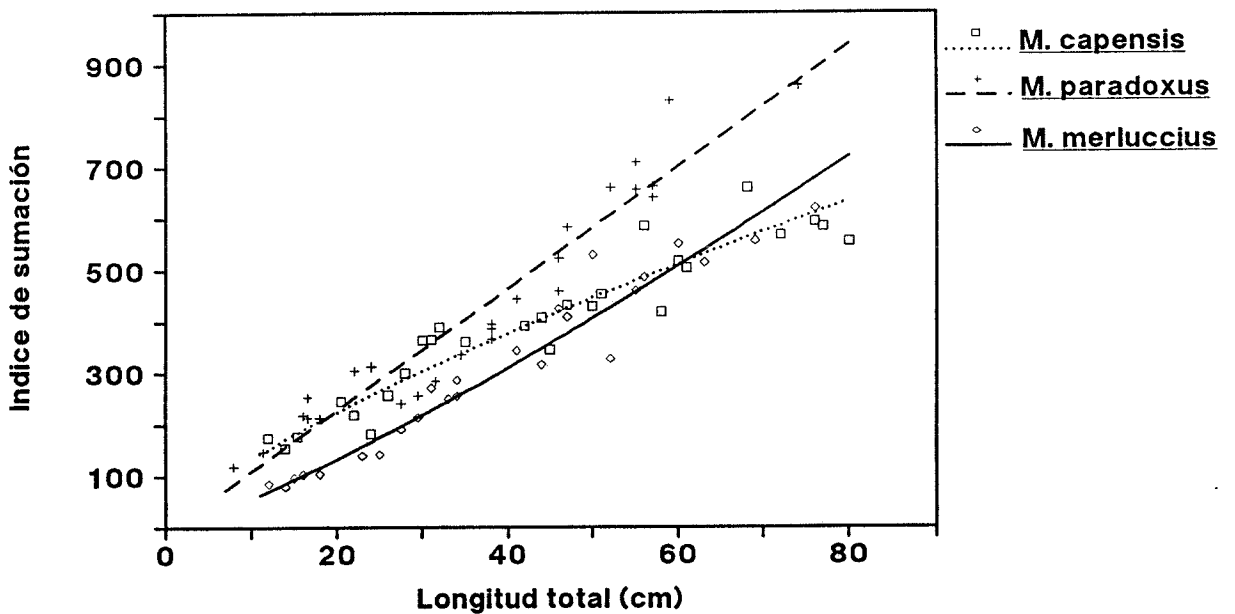


Fig. 12. Incremento de la sumación (número de fotorreceptores asociados a una célula ganglionar) durante el crecimiento en las tres especies de Merluccius.

5.2. Comparación con otras especies del género Merluccius

Los datos publicados sobre la estructura de la retina en este género se limitan a las especies M. merluccius, M. bilinearis, y M. australis.

Los tres estudios están realizados con un número bajo de individuos (2, 1 y 3, respectivamente), por lo que los resultados son útiles esencialmente a nivel de descripción cualitativa.

Merluccius merluccius L.

Engström (1961) estudió la morfología de los conos y su distribución en esta especie con la observación de dos ejemplares (40 y 41 cm) del Atlántico.

Engström describió la presencia de conos dobles, con los dos componentes idénticos, distribuidos en un mosaico muy regular de filas paralelas. También señaló la presencia de algunos conos simples y triples distribuidos de forma irregular y en cantidades muy inferiores a los conos dobles.

En su estudio, no encontró diferencias de consideración entre las distintas regiones de la retina (trabajó con las mismas cinco regiones utilizadas en el presente estudio). La descripción de la morfología de los conos de M. merluccius por Engström está pues totalmente de acuerdo con las

características encontradas en este estudio en los ejemplares del Mediterráneo.

Merluccius bilinearis (Mitchill)

Ali et al. (1968) describieron la presencia de conos y bastones en M. bilinearis. El estudio se realizó a partir de cortes transversales (100 μm de longitud) de un ejemplar de talla no especificada. Las variables descritas para el ejemplar de M. bilinearis (densidad de conos, densidad de células ganglionares y longitud de la capa de segmentos externos) presentan valores del mismo orden que en las especies estudiadas aquí (Tabla 2). Las diferencias entre regiones (central y ventral) también son poco pronunciadas.

Tabla. 2. Características de la retina de Merluccius bilinearis y M. australis. A partir de Ali et al. (1968) (datos transformados a densidades celulares por mm^{-2}) y Pankhurst (1987), respectivamente.

Especie	Longitud total (cm)	Diámetro ocular (mm)	Grosor capa de segmentos externos (μm)	Densidad conos (cél. mm^{-2})	Densidad bastones ($\times 10^3 \text{cél. mm}^{-2}$)	Densidad cél. ganglionares (cél. mm^{-2})
<u>M. bilinearis</u>	--		90	6071	--	2857
<u>M. australis</u>	2.5	0.9	36	--	403.1	6534
	93	32	87	--	3742	309.8

Merluccius australis (Hutton)

La retina de M. australis, descrita en el trabajo de Pankhurst (1987), también presenta conos dobles, conos simples y bastones.

Algunos de los datos de la estructura de la retina de esta especie difieren sensiblemente de los obtenidos en el presente estudio para las tres especies, concretamente los referentes a la densidad de bastones en el individuo de 93 cm LT (Tabla. 2). La gran densidad de bastones registrada por Pankhurst puede ser un error en la observación, ya que implicaría que el diámetro de los bastones tendría que ser mucho menor al diámetro mínimo funcional para la captación de la luz (Fernald, 1990; ver Sección 11.1., Crecimiento de la retina, Restricciones espaciales en el desarrollo).

5.3. DiscusiónTamaño del globo ocular

Entre las tres especies estudiadas en la presente memoria, Merluccius paradoxus es la especie que posee el globo ocular de mayor tamaño en todas las tallas observadas (Fig. 1,2). Esto sugiere que M. paradoxus es la especie más adaptada a niveles bajos de luz: un ojo de gran tamaño tiene mayor sensibilidad que uno pequeño en condiciones bajas de iluminación ya que, al tener un cristalino mayor,

interceptará más fotones de una fuente de luz puntual (Lockett, 1977; Fernald, 1990).

Sistema fotópico

Las tres especies presentan conos dobles organizados en mosaicos de filas paralelas. Esta estructura de filas de conos se mantiene durante el crecimiento y sólo en los individuos de gran tamaño muestra una alteración de esta regularidad.

Los mosaicos regulares de distribución de conos se encuentran sólo en teleósteos con alta capacidad visual: los mosaicos de filas se hallan frecuentemente en especies que forman cardúmenes (Wagner, 1990). En nuestras tres especies, la estructura regular puede contribuir en el comportamiento de agregación encontrado en M. capensis y M. paradoxus (Gordoa & Duarte, 1990).

La agudeza visual mejora con el crecimiento en las tres especies (Fig. 4) (Tabla 3), decreciendo el ángulo mínimo separable hasta niveles similares en las tres especies. Como se ha observado en otras especies de teleósteos (Otten, 1981; Neave, 1984; Li et al., 1985), los individuos mayores, con una mayor agudeza visual, serán capaces de detectar objetos de un determinado tamaño cada vez a mayor distancia.

Tabla. 3. Cambios en la profundidad habitual de aparición, en la dieta y en el sistema visual durante el crecimiento de las tres especies de merluza. El aumento de las capacidades visuales de la retina está expresado en incremento relativo respecto a M. capensis (10-19 cm TL). Las frecuencias de presencia de las presas en el contenido estomacal para M. capensis y M. paradoxus se han extraído de Roel & Macpherson (1988), y para M. merluccius de Macpherson (1977). Distribución batimétrica de M. capensis y M. paradoxus a partir de Gordo & Duarte (1990), y de M. merluccius a partir de datos de pescas comerciales (Leonart et al., 1990).

Especie	Longitud total (cm)	Profund. aparición (m)	Dieta (%)		Sistema visual		
			Crustáceos	Peces + Cefalópodos	Agudeza visual	Sensibilidad fotópica	Sensibilidad escotópica
<u>M. capensis</u>							
	10-19	75-150			1	1	1
	20-29	100-250	69.8	30.2	1.10	1.41	1.31
	30-39	175-325	60.7	39.3	1.18	1.76	1.61
	40-49	225-350	45.4	54.6	1.24	2.09	1.92
	50-59	250-350	24	76	1.29	2.39	2.22
	60-69	300-425	23.4	76.6	1.33	2.67	2.53
	70-79	350-450	2.5	97.5	1.36	2.94	2.83
<u>M. paradoxus</u>							
	10-19	150-200			0.88	1.05	0.82
	20-29	175-400	59.1	40.9	1.01	1.29	1.39
	30-39	300-450	60.1	39.9	1.10	1.47	1.97
	40-49	350-500	47.6	52.4	1.17	1.62	2.54
	50-59	425-700	31.4	68.6	1.23	1.75	3.12
	60-69	500-900	21.7	78.3	1.28	1.87	3.69
	70-79	600-900	4.1	95.9	1.33	1.98	4.27
<u>M. merluccius</u>							
	10-19	75-175	64.4	35.6	0.84	0.67	0.44
	20-29	100-250	53.5	46.5	0.98	0.99	0.89
	30-39	150-350	38.9	61.1	1.09	1.29	1.33
	40-49	200-375			1.18	1.57	1.78
	50-59	200-450			1.25	1.84	2.22
	60-69	300-700			1.32	2.09	2.66
	70-79	350-700			1.37	2.34	3.10

Este aumento de la agudeza visual con el crecimiento está asociado a un cambio de dieta. Con el crecimiento, los individuos pasan de predar mayoritariamente sobre crustáceos a capturar presas más móviles, especialmente peces (Tabla 3) (Macpherson, 1981; Roel & Macpherson, 1988).

El incremento de agudeza visual durante el crecimiento va acompañado del aumento del tamaño de los conos (Fig. 5); esto supone un incremento de la sensibilidad del sistema fotópico (Meer & Anker, 1984).

En las tres especies estudiadas, la sensibilidad aumenta con el crecimiento, lo que está asociado tanto con el progresivo aumento de la profundidad del hábitat como con el cambio de alimentación y la mejora de la agudeza visual: la capacidad de discriminar objetos progresivamente a mayor distancia debe ir acompañada de la capacidad de captar suficientes fotones para mantener la función visual (Tabla 3).

La sensibilidad del sistema visual sigue el mismo tipo de incremento en M. capensis y M. merluccius, que habitan en profundidades similares (Fig. 5). M. capensis presenta una sensibilidad más alta, y esto se relaciona con las diferentes características del ambiente en que se encuentran: M. capensis habita en aguas del Atlántico SE, ricas en fitoplancton y materia en suspensión debido al afloramiento de Benguela y, en consecuencia, la luz que recibe es menor

que la que pude utilizar M. merluccius a la misma profundidad en el Mediterráneo.

Siguiendo este modelo de incremento de sensibilidad fotópica con la profundidad, M. paradoxus, con una distribución batimétrica más profunda, debería presentar el mayor tamaño de conos. En cambio, en M. paradoxus el incremento del tamaño de los conos es significativamente menor al de las otras dos especies (Fig. 5; Tabla 1). Este diferente tipo de crecimiento se asocia al hábitat más profundo de M. paradoxus. Con el crecimiento, M. paradoxus pasa a ocupar niveles batimétricos en los que las condiciones de iluminación hacen que el sistema fotópico pierda funcionalidad, y se dé paso al mayor desarrollo del sistema escotópico.

A pesar del menor desarrollo del sistema fotópico, M. paradoxus presenta una estructura regular en mosaico de los conos. El mosaico de conos puede asociarse con la contribución del sistema fotópico al mantenimiento de las agregaciones de individuos mencionados anteriormente (Gordoa & Duarte, 1990). La estructura organizada del sistema de conos también puede ser una ventaja para el mantenimiento de la actividad predadora de M. paradoxus durante la noche (Gordoa & Macpherson 1990).

Pankhurst (1987), también encontró conos en la retina de Merluccius australis (93 cm LT, capturado a 790 m de

profundidad), y los relacionó con las migraciones verticales. Se ha sugerido que la función de los conos en especies de profundidad puede ser la captación de longitudes de onda fuera del rango de la luz del ambiente, captada por el sistema escotópico, como pueden ser las longitudes de onda correspondientes a bioluminiscencia.

Sistema escotópico

M. paradoxus es la especie con el sistema escotópico más desarrollado. M. paradoxus tiene siempre una mayor densidad de bastones (Fig. 6), y esta densidad se mantiene muy constante a lo largo del crecimiento. En las otras dos especies, la densidad de bastones llega a un máximo en unas tallas determinadas (alrededor de 35-45 cm LT) y decrece ligeramente en las tallas mayores.

Las tres especies incrementan su sensibilidad escotópica con el crecimiento, lo que se corresponde nuevamente con el aumento de profundidad de hábitat. El incremento de sensibilidad escotópica se manifiesta en el aumento de la longitud de los segmentos externos de los bastones (Fig. 7), y en el aumento del número de fotorreceptores asociados a una célula ganglionar (Fig. 12).

M. paradoxus se diferencia claramente de las otras dos especies, mostrando su adaptación a niveles más bajos de iluminación, lo que se relaciona tanto con su distribución

batimétrica como a su actividad trófica durante la noche.

Comportamiento alimentario. Canibalismo

En las secciones anteriores de esta discusión se han relacionado las características de la morfología del sistema óptico con la distribución batimétrica y con los hábitos alimentarios de las tres especies estudiadas. El aumento de la capacidad visual con el crecimiento puede contribuir al cambio de dieta observado en las tres especies (Tabla 3), facilitando la detección de presas más móviles y a más distancia.

En este apartado se discute una parte concreta de la dieta de estas especies, el canibalismo, y su relación con el desarrollo del sistema óptico con el crecimiento.

La disponibilidad de alimento, la densidad de individuos y la coexistencia de un rango suficientemente amplio de tallas son las causas principales que inducen al canibalismo en poblaciones naturales (Fox, 1975).

De las dos especies de Merluccius estudiadas en el Atlántico SE, M. capensis es la que se acerca más a esa situación: (1) el grado de coexistencia entre tallas pequeñas (posibles presas) y tallas grandes (posibles caníbales) es mayor en M. capensis que en M. paradoxus (Capítulo 3, Fig. 2) (Payne et al., 1987); (2) las densidades de M. capensis son

más altas que las de M. paradoxus (Capítulo 3, Fig. 3). Todos estos factores originan que el canibalismo en M. capensis sea muy superior (Tabla 4) (Roel & Macpherson, 1988).

El canibalismo constituye una parte considerable de la dieta de M. capensis en las clases de talla superiores (a partir de 50-59 cm). M. paradoxus presenta un comportamiento similar, aunque nunca alcanza los niveles de canibalismo de M. capensis (Tabla 4). El comportamiento canibal de las grandes tallas se desarrolla preferentemente sobre individuos menores de 30 cm LT (Macpherson, 1980; Prenski, 1980).

Tabla 4. Porcentaje de ocurrencia de presas del género Merluccius en los estómagos de M. capensis y M. paradoxus por diferentes clases de talla del predador (a partir de Roel & Macpherson, 1988).

Clase de talla (cm)	% ocurrencia en <u>M. capensis</u>	% ocurrencia en <u>M. paradoxus</u>
20-29	0	0
30-39	6	1.4
40-49	14	3.9
50-59	27	11.2
60-69	40.4	26.6
+70	55	32.3

A partir de estos datos, podemos relacionar la capacidad visual de los individuos con su comportamiento. La capacidad visual (agudeza y sensibilidad) aumenta con la talla del individuo. El incremento de esta capacidad sensorial supone una mejor percepción visual del entorno por los especímenes grandes frente a los individuos de menor tamaño.

Un ejemplar de M. capensis de 60-69 cm LT tiene una agudeza visual 1.21 veces mayor que un ejemplar de su misma especie de 20-29 cm LT, y una sensibilidad del sistema fotópico 1.89 veces mayor. Estas diferencias se acentúan entre un M. capensis de 60-69 cm LT y un M. paradoxus de 10-19 cm LT, llegando la agudeza visual a ser 1.31 veces mayor y la sensibilidad fotópica 2.07 veces mayor. Los ejemplares de gran talla, pueden detectar visualmente a sus congéneres de tallas pequeñas a mayor distancia de la que éstas pueden verlos.

En condiciones en las que la intensidad lumínica es el factor limitante del sistema visual, una mayor sensibilidad permite a los individuos de mayor talla seguir recibiendo información mediante ese sistema sensorial.

M. capensis es un predador que se alimenta preferentemente durante el día (Roel & Macpherson, 1988; Gordo & Macpherson, 1990). Una mayor sensibilidad del sistema visual en los individuos grandes les permite ampliar su período de actividad trófica. Así, la posibilidad de canibalismo se acentúa en períodos como el inicio del día, en los que grandes cambios en el nivel lumínico del ambiente ocurren en un intervalo corto de tiempo, siendo más vulnerables los individuos con menor capacidad visual (Hobson et al., 1981; Potts, 1990).

5.4. Conclusiones

La estructura de la retina es similar en las tres especies: sistema escotópico con una sola capa de segmentos externos de bastones y sistema fotópico con conos dobles dispuestos en mosaicos regulares de filas paralelas.

El sistema fotópico mantiene su distribución regular excepto en las tallas mayores. Tanto la agudeza visual como la sensibilidad de este sistema aumentan con el crecimiento en las tres especies. M. capensis y M. merluccius tienen un desarrollo parecido y claramente mayor que M. paradoxus; las dos primeras tienen una distribución batimétrica similar y menos profunda que M. paradoxus.

En las tres especies, el sistema escotópico aumenta su sensibilidad con el crecimiento. M. paradoxus es la que tiene este sistema más desarrollado. Esta especie tiene la distribución batimétrica más profunda de las tres estudiadas y es un depredador activo durante la noche.

Tabla 5. Género Merluccius. Densidad media de los conos dobles (cél. / mm²), por especie y clase de talla.

Densidad de conos dobles				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error std.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	9875.8	686.84
	20-29	4	6123.3	985.11
	30-39	2	4805.2	497.47
	40-49	3	2902.3	396.74
	50-59	3	3151.5	281.32
	60-69	2	2830.8	539.82
	70-79	4	1913.7	153.09
<u>M. paradoxus</u>	10-19	4	7781.3	450.20
	20-29	4	3618.0	435.23
	30-39	4	4214.6	360.01
	40-49	3	1754.1	187.82
	50-59	6	2070.5	115.95
	60-69	1	1737.5	0.00
	70-79	1	1651.0	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	4	9190.9	891.30
	20-29	4	5086.0	296.57
	30-39	4	4298.8	364.78
	40-49	5	3342.6	301.52
	50-59	4	2495.8	74.06
	60-69	2	2220.3	381.03
	70-79	1	1651.1	0.00

Tabla 6. Género Merluccius. Agudeza visual: ángulo mínimo discernible medio (min.), por especie y clase de talla.

Angulo mínimo discernible				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error std.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	15.03	0.58
	20-29	5	12.07	0.60
	30-39	4	10.65	0.21
	40-49	4	10.60	0.25
	50-59	4	10.78	0.27
	60-69	3	10.22	0.15
	70-79	4	10.32	0.19
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	15.82	0.96
	20-29	5	12.81	0.44
	30-39	5	12.18	0.34
	40-49	4	11.75	0.27
	50-59	5	10.87	0.02
	60-69	1	11.10	0.00
	70-79	1	11.04	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	15.60	0.35
	20-29	4	13.94	0.14
	30-39	4	12.71	0.35
	40-49	4	12.55	0.15
	50-59	4	10.33	0.65
	60-69	3	9.57	0.17
	70-79	1	10.26	0.00

Tabla 7. Género Merluccius. Superficie media en sección de los conos dobles (μm^2), por especie y clase de talla.

Superficie de conos dobles				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error std.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	77.2	5.74
	20-29	4	135.3	16.48
	30-39	2	135.1	18.26
	40-49	3	193.5	6.15
	50-59	3	221.7	4.43
	60-69	2	247.1	2.84
	70-79	4	229.6	17.77
<u>M. paradoxus</u>	10-19	4	83.0	7.48
	20-29	4	136.9	4.46
	30-39	4	130.6	2.82
	40-49	3	148.9	1.64
	50-59	6	149.2	3.19
	60-69	1	142.5	0.00
	70-79	1	136.3	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	4	62.4	2.65
	20-29	4	104.6	5.96
	30-39	4	96.3	6.60
	40-49	5	113.7	1.77
	50-59	4	167.6	17.63
	60-69	2	229.1	24.67
	70-79	1	274.6	0.00

Tabla 8. Género Merluccius. Densidad media de los bastones (cél. / mm²), por especie y clase de talla.

Densidad de bastones				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error std.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	594112	15489
	20-29	5	686635	11715
	30-39	4	719062	5790
	40-49	4	714659	11210
	50-59	4	664787	20938
	60-69	3	662913	32374
	70-79	4	591842	24025
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	671650	28361
	20-29	5	693082	2861
	30-39	5	705404	10258
	40-49	4	740252	18243
	50-59	5	745978	6887
	60-69	1	688600	0
	70-79	1	663848	0
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	517356	14319
	20-29	4	590826	3590
	30-39	4	610449	22779
	40-49	4	692843	7688
	50-59	4	630597	25261
	60-69	3	603259	4590
	70-79	1	585540	0

Tabla 9. Género Merluccius. Grosor medio de la capa de segmentos externos (μm), por especie y clase de talla.

Longitud segmentos externos				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error std.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	89.6	2.41
	20-29	5	107.4	3.28
	30-39	4	109.4	2.21
	40-49	4	117.2	9.34
	50-59	4	127.4	4.37
	60-69	3	142.2	5.05
	70-79	4	119.6	9.81
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	93.3	6.31
	20-29	5	110.2	3.07
	30-39	5	121.0	3.36
	40-49	4	123.8	1.29
	50-59	5	139.2	3.02
	60-69	1	140.0	0.00
	70-79	1	140.1	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	82.3	6.67
	20-29	4	108.2	2.00
	30-39	4	113.1	6.12
	40-49	4	129.7	4.22
	50-59	4	123.7	1.80
	60-69	3	126.9	6.39
	70-79	1	129.9	0.00

Tabla 10. Género Merluccius. Densidad media de neuronas secundarias (cél. / mm²), por especie y clase de talla.

Densidad de neuronas secundarias				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error stnd.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	73966	810.59
	20-29	5	66346	6775.21
	30-39	4	43871	5557.83
	40-49	4	33634	3839.36
	50-59	4	25412	2022.45
	60-69	3	23648	2984.81
	70-79	4	19588	2715.27
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	76096	5219.00
	20-29	5	43296	721.78
	30-39	5	31619	3666.64
	40-49	4	24634	1297.44
	50-59	5	15624	1263.34
	60-69	1	12427	0.00
	70-79	-	-	-
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	89088	1509.45
	20-29	4	86142	3032.11
	30-39	4	63621	1154.16
	40-49	4	55403	5419.17
	50-59	4	40760	5599.03
	60-69	3	18084	2208.97
	70-79	1	13768	0.00

Tabla 11. Género Merluccius. Densidad media de células ganglionares (cél. / mm²), por especie y clase de talla.

Densidad de células ganglionares				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error stnd.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	3653.72	75.13
	20-29	5	3010.42	230.93
	30-39	4	2102.49	34.51
	40-49	4	1863.40	78.24
	50-59	4	1450.06	130.33
	60-69	3	1188.42	92.36
	70-79	4	1033.78	32.00
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	3752.39	344.50
	20-29	5	2492.46	133.44
	30-39	5	2036.28	97.88
	40-49	4	1495.41	57.85
	50-59	5	1126.76	15.78
	60-69	1	812.88	0.00
	70-79	1	776.73	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	5780.40	164.11
	20-29	4	3646.64	381.40
	30-39	4	2344.30	96.23
	40-49	4	1899.53	113.53
	50-59	4	1441.76	107.47
	60-69	3	1125.95	25.67
	70-79	1	950.94	0.00

Tabla 12. Género Merluccius. Índice de sumación medio (cél. fotorreceptoras / célula ganglionares), por especie y clase de talla.

Índice de sumación				
Especie	Clase de talla (cm)	Nº indiv.	Media	Error stnd.
<u>M. capensis</u>	10-19	3	168.4	7.27
	20-29	5	240.1	19.59
	30-39	4	370.2	6.51
	40-49	4	394.4	18.22
	50-59	4	472.1	38.69
	60-69	3	588.9	78.30
	70-79	4	575.9	8.67
<u>M. paradoxus</u>	10-19	6	192.7	20.52
	20-29	5	284.9	15.50
	30-39	5	353.2	20.25
	40-49	4	501.9	32.10
	50-59	5	666.0	11.39
	60-69	1	851.4	0.00
	70-79	1	858.3	0.00
<u>M. merluccius</u>	10-19	5	93.3	4.70
	20-29	4	170.7	18.34
	30-39	4	264.6	8.28
	40-49	4	372.7	25.88
	50-59	4	450.4	43.48
	60-69	3	540.3	13.12
	70-79	1	619.7	0.00

6. Género Chelidonichthys

6. Género Chelidonichthys

6. Género Chelidonichthys

6.1. Resultados

Se estudiaron dos especies del género Chelidonichthys, C. capensis y C. queketti, ambas distribuidas en aguas del Atlántico sudoriental.

Para el análisis de las distintas variables de la estructura del sistema visual, en el caso de C. capensis, se agruparon los datos por 4 clases de talla (1: 10-19 cm LT, 2: 20-29 cm LT, 3: 30-39 cm LT y 4: 40-49 cm LT) y por las 5 regiones de la retina. Se aplicó Análisis de la Varianza para dos factores: **Longitud total** (4 clases de talla) y **Región retiniana** (5 regiones).

En el caso de C. queketti, al trabajar sólo con una clase de talla (20-29 cm LT), el análisis de la varianza se limitó al factor **Región retiniana**.

La comparación de la estructura de la retina entre las dos especies se realizó pues entre las clases de talla 2 (21 - 30 cm LT) de cada especie. En las siguientes secciones se exponen los resultados correspondientes a la especie C. capensis. Las diferencias encontradas entre ésta y C. queketti se describen en la Sección 6.1.9.

6.1.1. Tamaño del globo ocular

El globo ocular tiene una forma casi circular, con el diámetro vertical algo menor que el horizontal ($95.23\% \pm 1.01$, t-test $P < 0.001$). La proporción entre los diámetros horizontal y vertical no varía durante el crecimiento y no es diferente entre las dos especies. Así, para el análisis se utilizó la media entre ambos diámetros.

El tamaño del globo ocular aumenta significativamente con la talla (ANOVA, $P < 0.001$), y no presenta diferencias significativas entre las dos especies (ANOVA, $P > 0.01$) (Fig. 1,2).

6.1.2. Retina: Componentes. Organización.

Todos los individuos observados en las dos especies poseen los dos tipos de fotorreceptores, conos y bastones. Los conos presentan dos tipos morfológicos: conos dobles (con los dos componentes de igual tamaño), y conos simples. La proporción de ambos tipos de conos es siempre 2 : 1 (dobles/simples), y se disponen en la superficie de la retina formando un mosaico cuadrado (cuatro conos dobles orientados respecto a un cono simple central) (Láms. 11 y 12).

El mosaico de distribución de conos en cuadrados sólo presenta variaciones temporales cíclicas, como consecuencia de los movimientos retinomotores (ver 6.1.10).

6.1.3. Sistema fotópico. Variación durante el crecimiento. Diferencias intraespecíficas.

6.1.3.1. Densidad de conos. Agudeza visual.

La proporción entre conos dobles y simples (2:1) y su distribución en la superficie de la retina es constante en las dos especies, durante el crecimiento y entre las diferentes regiones de la retina, con la excepción del ejemplar de mayor tamaño observado (Chelidonichthys capensis, 49 cm LT).

En este individuo de 49 cm LT, se observó la pérdida de conos simples en determinadas regiones de la retina (disminución no proporcional de la densidad de conos simples respecto a la disminución observada en los conos dobles): la proporción dobles/simples se incrementó desde la relación general 2:1 hasta valores máximos de 4.14:1 para la región Ventral y 3.24:1 para la región Posterior.

La densidad de conos en todas las retinas estudiadas es mayor en las regiones periféricas que en la región Central (ANOVA, $P < 0.01$).

Las regiones Anterior y Posterior son las que presentan mayores densidades en todas las clases de talla, aunque las diferencias entre las cuatro regiones periféricas nunca son superiores a los $2000 \text{ conos} \cdot \text{mm}^{-2}$.

Las mayores diferencias de densidades de conos se encuentran entre la región Central y las regiones Anterior y Posterior en los individuos mayores (a partir de la clase de talla 2, 20-29 cm LT) (Fig. 3) (Tabla 3).

La densidad de los conos disminuye significativamente durante el crecimiento en todas las regiones de la retina (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig. 3).

Agudeza visual

El ángulo mínimo discriminable se estimó a partir de la separación entre conos dobles, siguiendo el método descrito en el Cap. 4 para las estructuras de conos dobles y simples organizadas en cuadrados.

El ángulo mínimo discriminable estimado disminuye significativamente con el crecimiento (ANOVA, $P < 0.01$). Las mayores diferencias se encuentran entre la primera clase de talla (10-19 cm) y la segunda (20-29 cm), disminuyendo más suavemente hasta alcanzar valores alrededor de los 13 minutos de ángulo visual en los individuos de 40-49 cm LT (Fig. 4) (Tabla 4).

Entre las diferentes regiones de la retina el ángulo mínimo discriminable también presenta diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.01$), aunque no del nivel observado en las diferencias con el crecimiento.

Las dos regiones con mayor agudeza visual son la Posterior y la Anterior, mientras que la Central es la que posee menor agudeza (ANOVA, Tukey test $P < 0.05$).

6.1.3.2. Tamaño de los conos.

La superficie de la sección de los conos dobles y simples aumenta con el crecimiento de los individuos (Fig. 5), encontrándose diferencias significativas entre las clases de talla (ANOVA, $P < 0.01$).

Las diferencias interregionales en el tamaño de los conos dobles también son claras (ANOVA, $P < 0.01$). El mayor incremento de tamaño de los conos dobles se produce en la región Central de la retina, donde la superficie en sección de los conos dobles se triplica con el crecimiento del individuo. De una superficie de $70 \mu\text{m}^2$ en un individuo de 15 cm LT, se llegan a valores de $242 \mu\text{m}^2$ en un ejemplar de 49 cm LT (Fig. 5).

Las diferencias del tamaño de los conos dobles entre las regiones periféricas y la región Central se acentúan con el crecimiento (Fig. 5) (Tabla 5).

Los conos simples, en cambio, presentan un tamaño más uniforme en todas las regiones de la retina, no encontrándose diferencias significativas entre las regiones (ANOVA, $P > 0.05$) (Tabla 6).

La superficie de la sección de un cono doble es alrededor de 3.5 veces la superficie de su cono simple adyacente. Esta proporción de tamaños se mantiene en las distintas regiones retinianas a lo largo del crecimiento. En los individuos de mayor talla (> 45 cm LT) es donde se alcanzan los valores más altos de esta proporción.

6.1.4. Sistema escotópico.

6.1.4.1. Densidad de bastones.

La densidad de los bastones varía de forma significativa durante el crecimiento (ANOVA, $P < 0.01$). La densidad de estos fotorreceptores aumenta en las primeras clases de talla para disminuir en las clases de talla mayores (Fig. 6). Este comportamiento de la densidad de los bastones con el crecimiento se repite en las cinco regiones de la retina. Las densidades máximas de bastones se alcanzan en las tallas alrededor de los 30 cm LT (Fig. 6) (Tabla 7).

Las densidades de los bastones también presentan diferencias entre las regiones de la retina (ANOVA, $P < 0.05$). Las densidades más altas corresponden a las regiones Central y Dorsal (valores máximos de 530×10^3 bastones mm^{-2} y 500×10^3 bastones mm^{-2} , respectivamente), mientras que la región Ventral es en la que se encuentran las densidades menores (máximo de 440×10^3 bastones mm^{-2}).

6.1.4.2. Longitud de los segmentos externos de los bastones.

Los segmentos externos de los bastones forman una sola capa en la retina de Chelidonichthys. El espesor de la capa de segmentos externos no presenta cambios significativos durante el crecimiento (ANOVA, $P > 0.05$), ni entre las diferentes regiones de la retina (ANOVA, $P > 0.05$) (Tabla 8).

6.1.5. Sistema fotópico vs. sistema escotópico. Número de fotorreceptores y superficie retiniana ocupada.

El estudio del conjunto de los datos obtenidos para los dos sistemas de fotorreceptores permite una visión global de la importancia y el desarrollo de cada uno de éstos durante el crecimiento.

La proporción entre la densidad de bastones y la de conos aumenta durante el crecimiento, como consecuencia de la disminución de la densidad de conos por unidad de área.

La interacción entre los dos sistemas de fotorreceptores durante el crecimiento depende no sólo de la densidad de células, sino además del tamaño de éstas. Así, al observar el porcentaje de la superficie de la retina que ocupan los conos, se observa un aumento con el crecimiento (Fig. 11).

6.1.6. Densidad de neuronas secundarias.

La densidad de las neuronas que conforman la capa de

núcleos internos disminuye significativamente con el aumento de talla (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig. 7) (Tabla 9).

Las diferencias interregionales también son significativas (ANOVA, $P < 0.01$), encontrándose las densidades mínimas en la región Central y las máximas en la región Posterior (Fig. 7).

6.1.7. Densidad de células ganglionares.

La densidad de las células ganglionares muestra, al igual que las neuronas secundarias, una disminución continua a lo largo del crecimiento (ANOVA, $P < 0.01$) (Fig. 8) (Tabla 10).

Entre regiones retinianas, la densidad de las células ganglionares no presenta variaciones significativas (ANOVA, $P > 0.05$).

6.1.8. Sumación.

La sumación de la señal de las células fotorreceptoras a una misma célula ganglionar se calculó en Chelidonichthys de dos maneras:

- el **índice de sumación**, que es el número de fotorreceptores asociado a una célula ganglionar (es la misma relación utilizada en el caso del género Merluccius, permitiendo la comparación) (Fig. 9) (Tabla 11).

- la **convergencia**, que hace referencia al número de bastones asociados a una célula ganglionar (Fig. 10) (Tabla 12).

En ninguno de los dos casos se presentan diferencias significativas entre regiones de la retina (ANOVA, $P > 0.05$). Por lo que hace referencia a las diferencias con el crecimiento, el análisis de la sumación no presenta diferencias significativas (ANOVA, $P > 0.05$), mientras que en la convergencia sí se encuentran diferencias significativas (ANOVA, $P < 0.01$).

La relación fotorreceptores / cél. ganglionares no presenta grandes diferencias con el crecimiento, diferenciándose claramente sólo la primera clase de talla (Fig. 9,10).

6.1.9. Diferencias interespecíficas. Chelidonichthys capensis y C. queketti.

Los datos de las secciones anteriores corresponden a la especie C. capensis. C. queketti tiene un rango de tallas más limitado y los datos obtenidos corresponden a una sola clase de talla (20-29 cm LT). La estructura de la retina en ambas especies no presenta diferencias cualitativas: C. queketti tiene también bastones y conos dobles y simples organizados en un mosaico cuadrado (2 conos dobles : 1 cono simple) en todas las regiones de la retina (Láms. 11,12).

Las diferencias cuantitativas encontradas entre las dos especies (comparación de las dos clases de talla de 20 a 29 cm LT, región Central) se describen a continuación.

Densidad de conos dobles. Agudeza visual

Chelidonichthys queketti tiene una densidad de conos ligeramente mayor que C. capensis (t-test, $P < 0.05$) (Tabla 1).

La estimación de la agudeza visual no presenta diferencias significativas entre las dos especies (t-test, $P > 0.05$).

Tamaño de los conos

El tamaño de los conos dobles y simples, en clara relación con su densidad, es más grande en Chelidonichthys capensis que en C. queketti (t-test, $P < 0.05$) (Tabla 1).

Densidad de bastones. Longitud de los segmentos externos

La densidad de los bastones no presenta diferencias entre las dos especies (t-test, $P > 0.05$) (Tabla 1).

La longitud de los segmentos externos de los bastones tampoco presenta ninguna diferencia (t-test, $P > 0.05$) (Tabla 1), al igual que durante el crecimiento en Chelidonichthys capensis.

Densidad de células ganglionares

No se encuentran diferencias significativas entre las dos especies (t-test, $P > 0.05$) (Tabla 1).

6.1.10. Movimientos retinomotores.

Las dos especies del género Chelidonichthys estudiadas presentan movimientos retinomotores, tanto del pigmento de la capa de epitelio pigmentario como de los conos (Láms. 10,12).

En la mayoría de los casos la disposición observada es la de adaptación a niveles altos de luz: todos los conos están situados inmediatamente después de la membrana limitante externa y los segmentos externos de los bastones se hallan inmersos en el pigmento del epitelio pigmentario (Láms. 10, 12).

En algunos ejemplares de C. capensis se observa una diferente disposición de los conos, como consecuencia de los movimientos retinomotores.

Los conos simples son los únicos en los que se ha observado un cambio de posición, dejando la posición al mismo nivel de los conos dobles para ocupar un nivel más hacia el epitelio pigmentario. En la observación de un corte tangencial de la retina, puede parecer que sólo hay conos dobles, pero al observar las sucesivas secciones de la serie

se detectan los conos simples manteniendo su posición espacial en la superficie de la retina (en cuadrados).

El movimiento de los conos simples hacia posiciones más cercanas al epitelio pigmentario permite a los conos dobles, que permanecen en su posición, adoptar una disposición diferente a la que presentan en el mosaico de cuadrados habitual. Así, en esos casos, los conos dobles presentan disposiciones más parecidas a los mosaicos de filas paralelas.

Tabla 1. Valores de los parámetros de las regresiones entre las variables del sistema visual y la Longitud Total. Todos los parámetros corresponden al modelo exponencial ($y=e^{a+b \cdot x}$), excepto (*) modelo potencial ($y=a \cdot x^b$) para el ángulo mínimo discriminable (agudeza visual).

Variable	Región Posterior			Región Central		
	a	b	r ²	a	b	r ²
Densidad total de conos	10.139	-0.017456	0.652	10.1725	-0.029419	0.933
Angulo mínimo discriminable (*)	90.3072	-0.550964	0.892	56.5226	-0.360380	0.860
Tamaño de conos dobles	3.7805	0.025037	0.740	3.7838	0.036060	0.943
Tamaño de conos simples	2.3899	0.029398	0.552	2.5205	0.036352	0.912
Densidad neuronas secundarias	11.8167	-0.019249	0.875	11.9756	-0.032914	0.842
Densidad células ganglionares	8.9408	-0.013406	0.853	9.4495	-0.033767	0.937

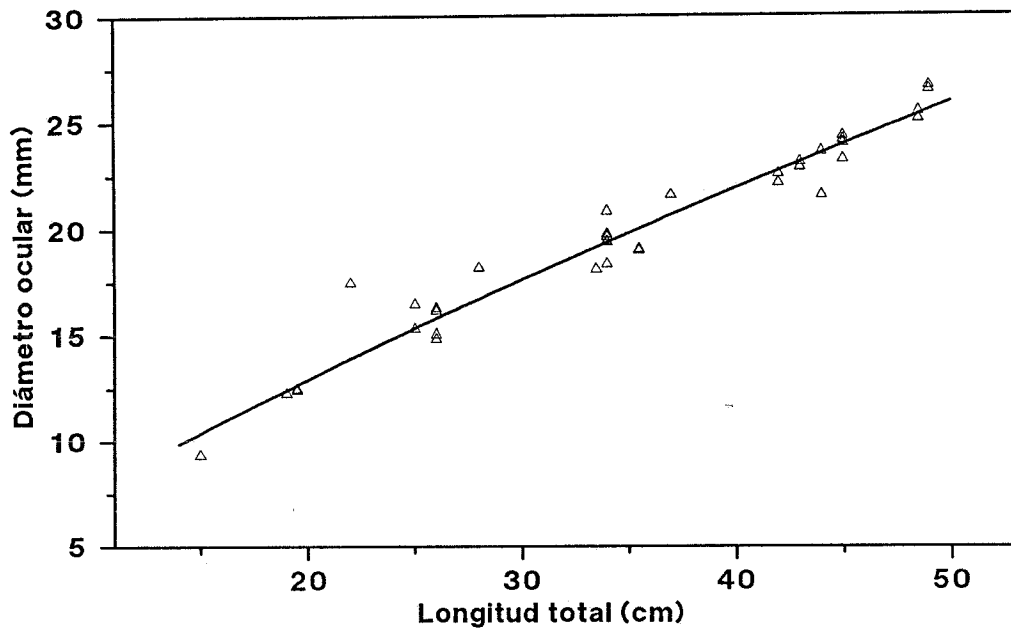


Fig. 1. Diámetro del globo ocular respecto a la Longitud total del individuo para Chelidonichthys capensis.

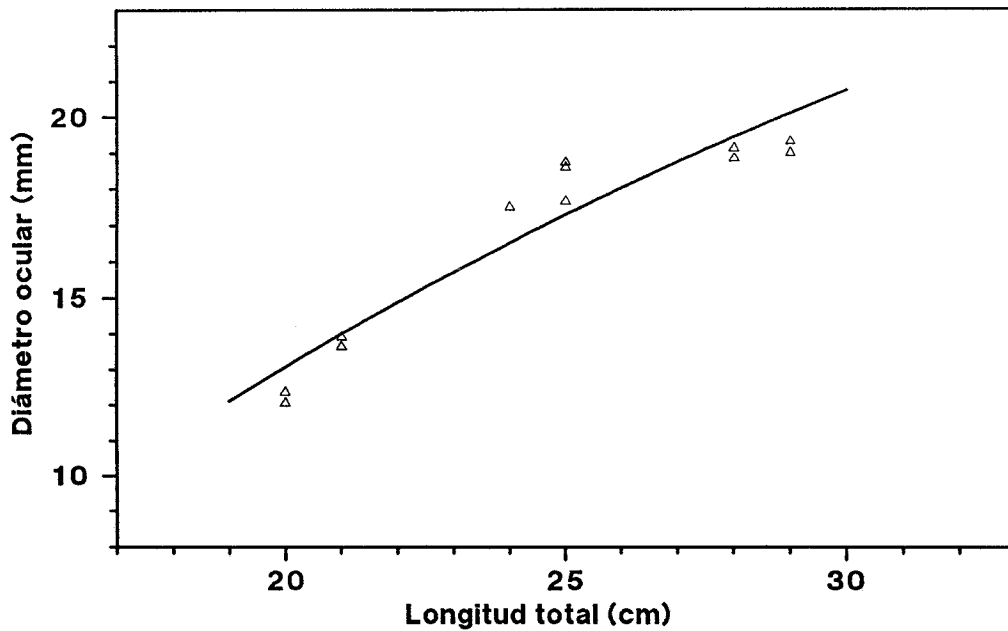


Fig. 2. Diámetro del globo ocular respecto a la Longitud total del individuo para Chelidonichthys queketti.

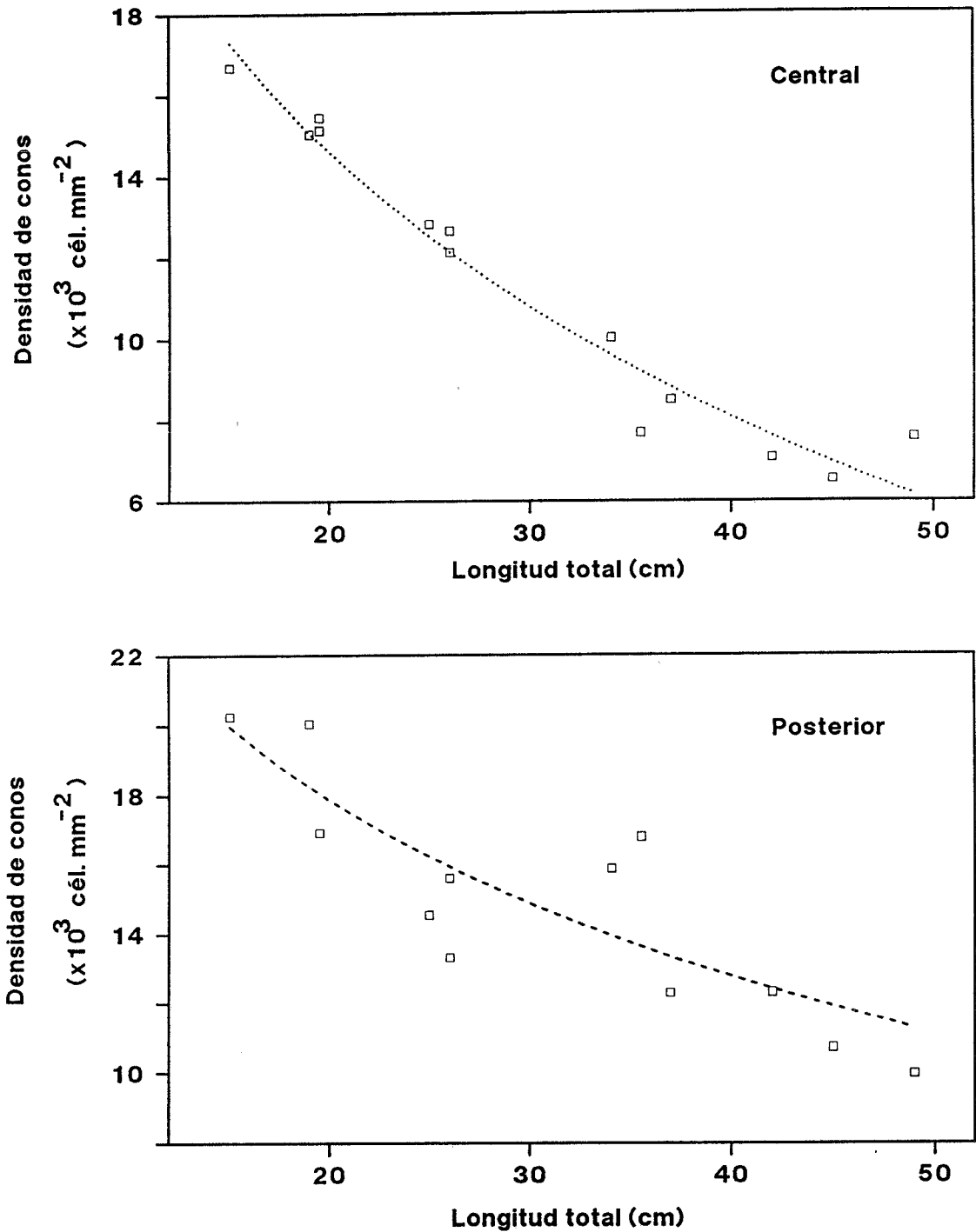


Fig. 3. Densidad de conos dobles (nº conos dobles mm⁻²) durante el crecimiento en las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

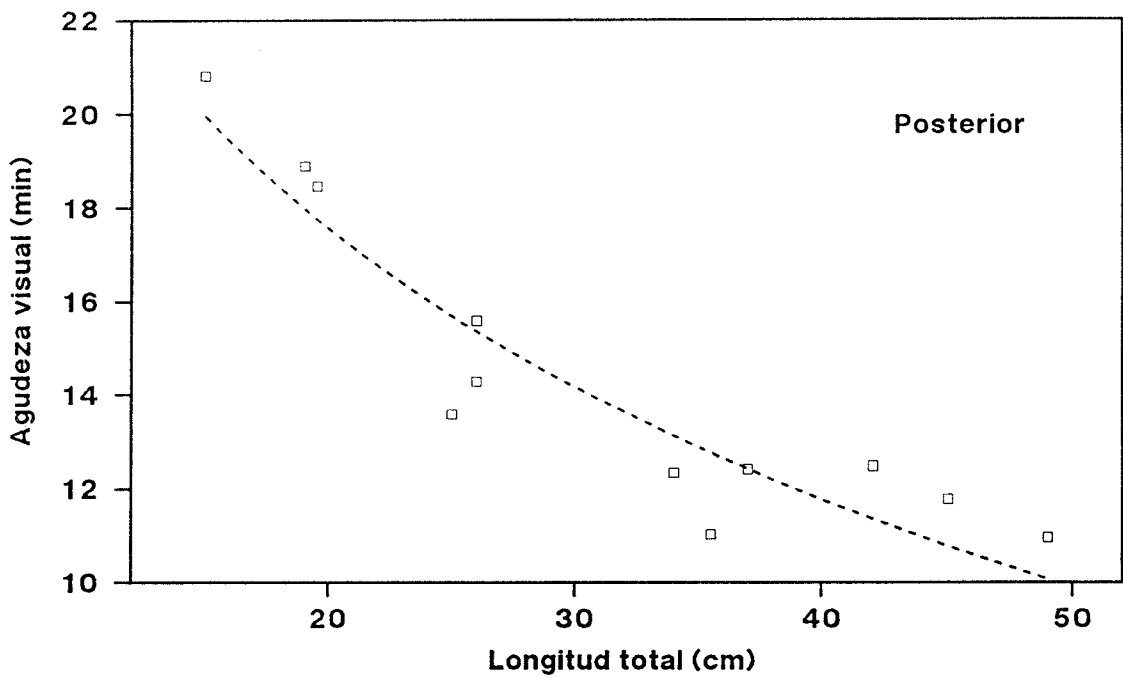
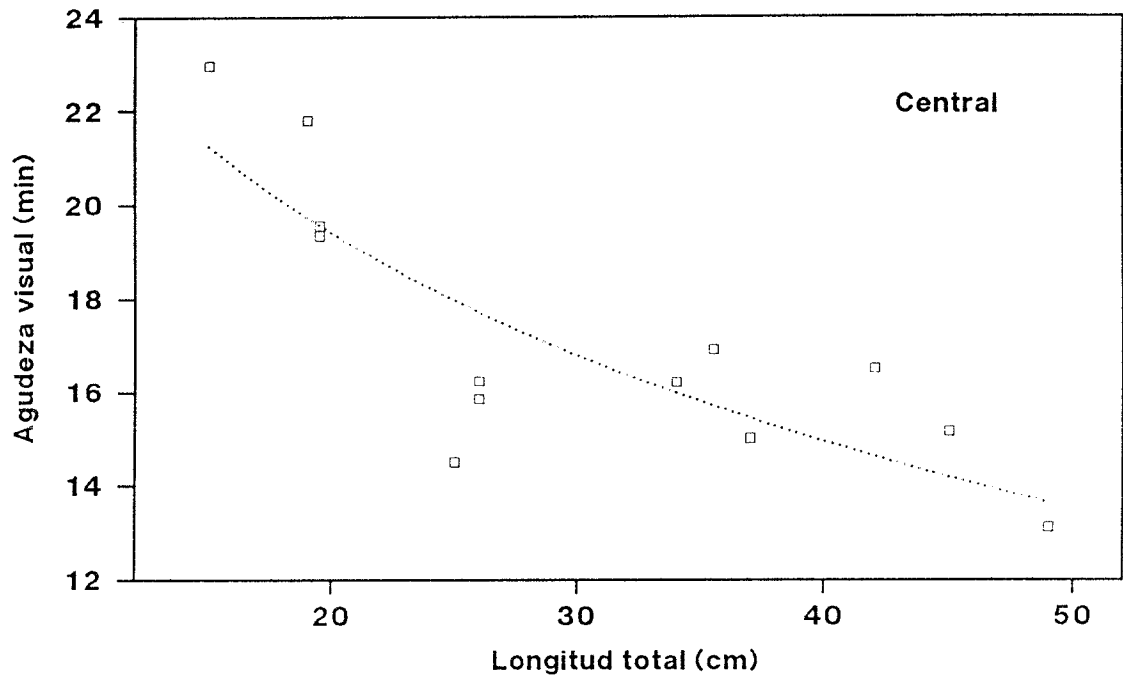


Fig. 4. Variación del ángulo mínimo discriminable por la retina (en minutos de ángulo visual), estimado a partir de la distancia entre conos simples), en las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

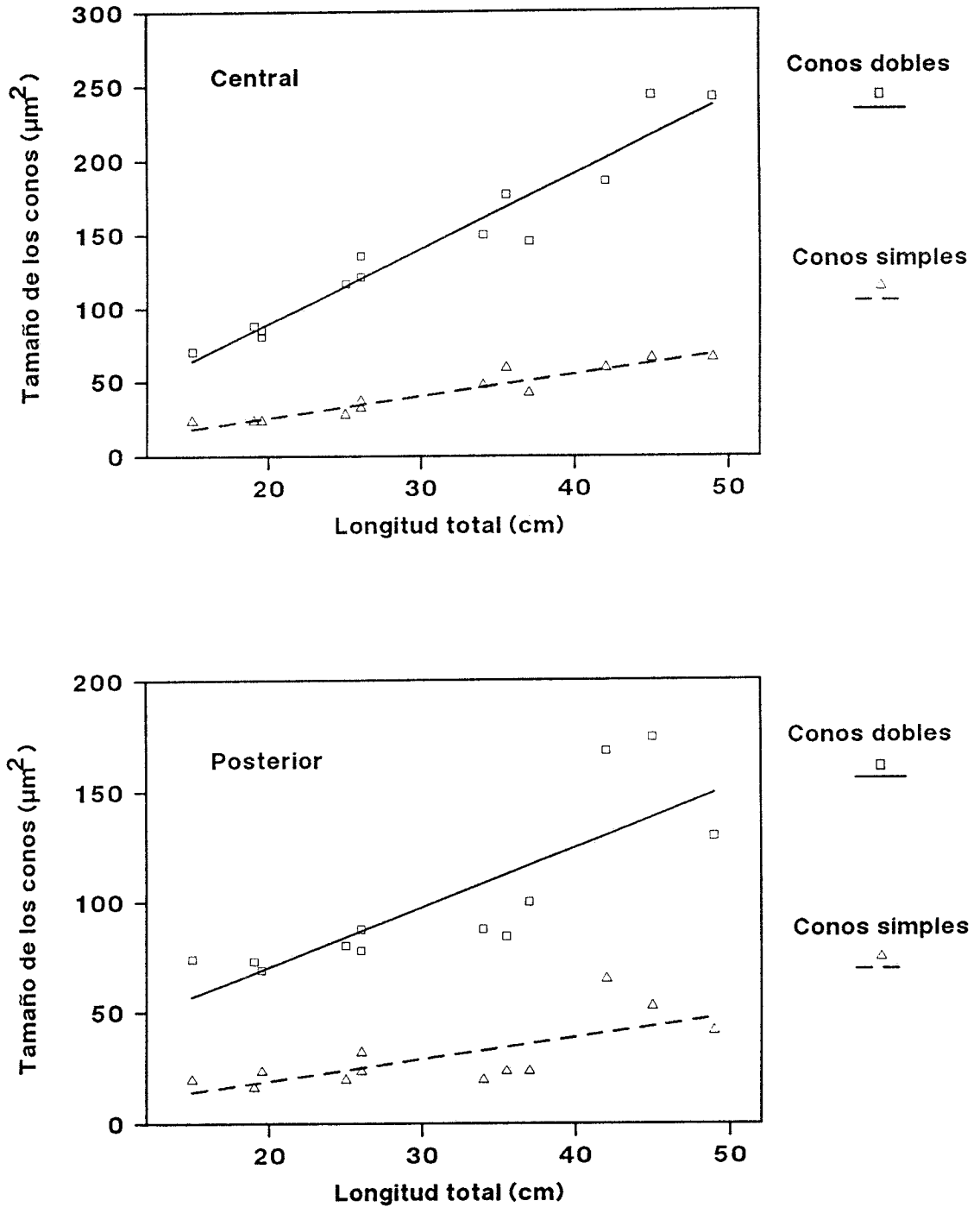


Fig. 5. Aumento del tamaño de los conos dobles y simples (superficie de la sección del cono medida en los cortes transversales) con el crecimiento, en las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

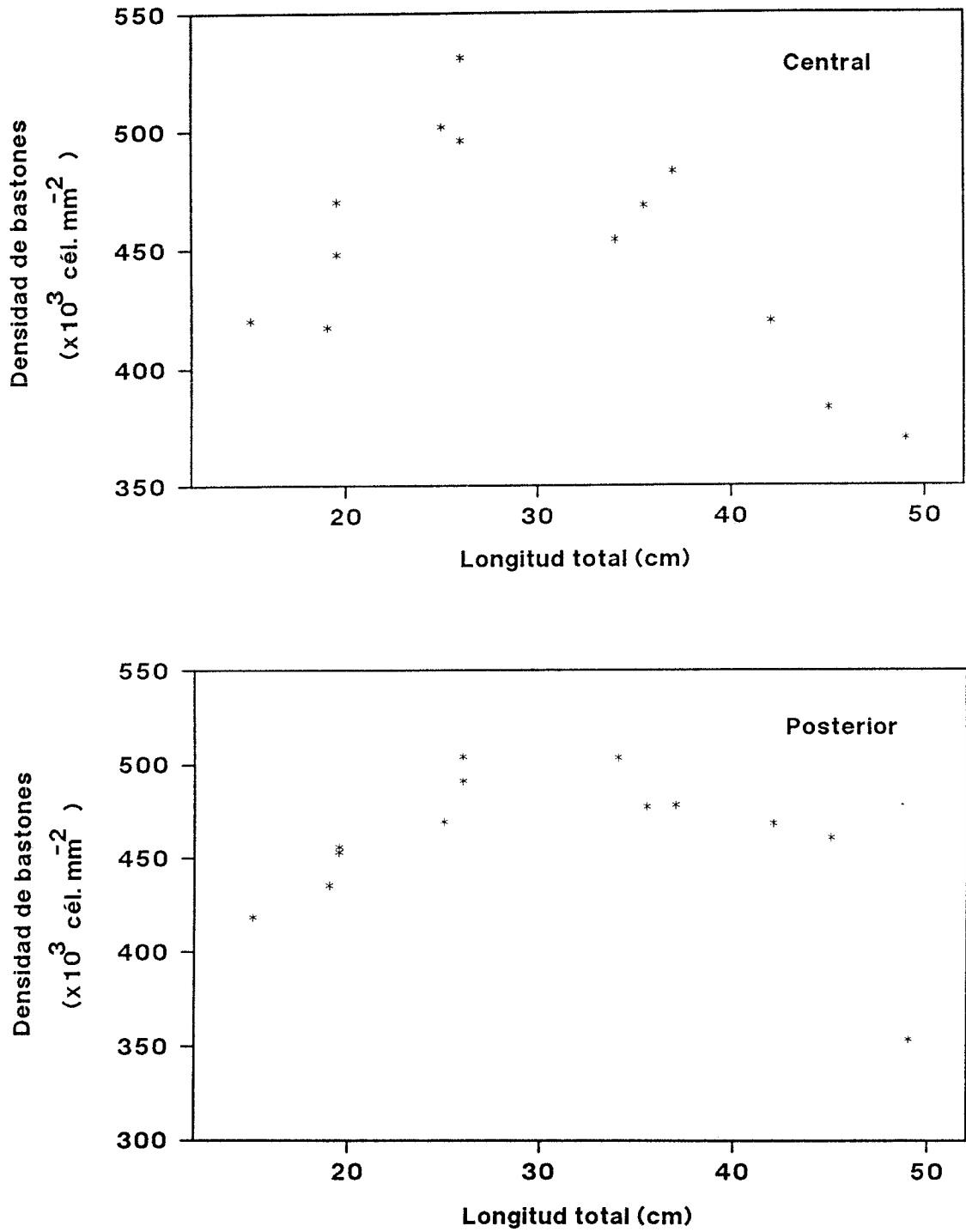


Fig. 6. Densidad de los bastones (n° células mm⁻²) respecto a la longitud total, en las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

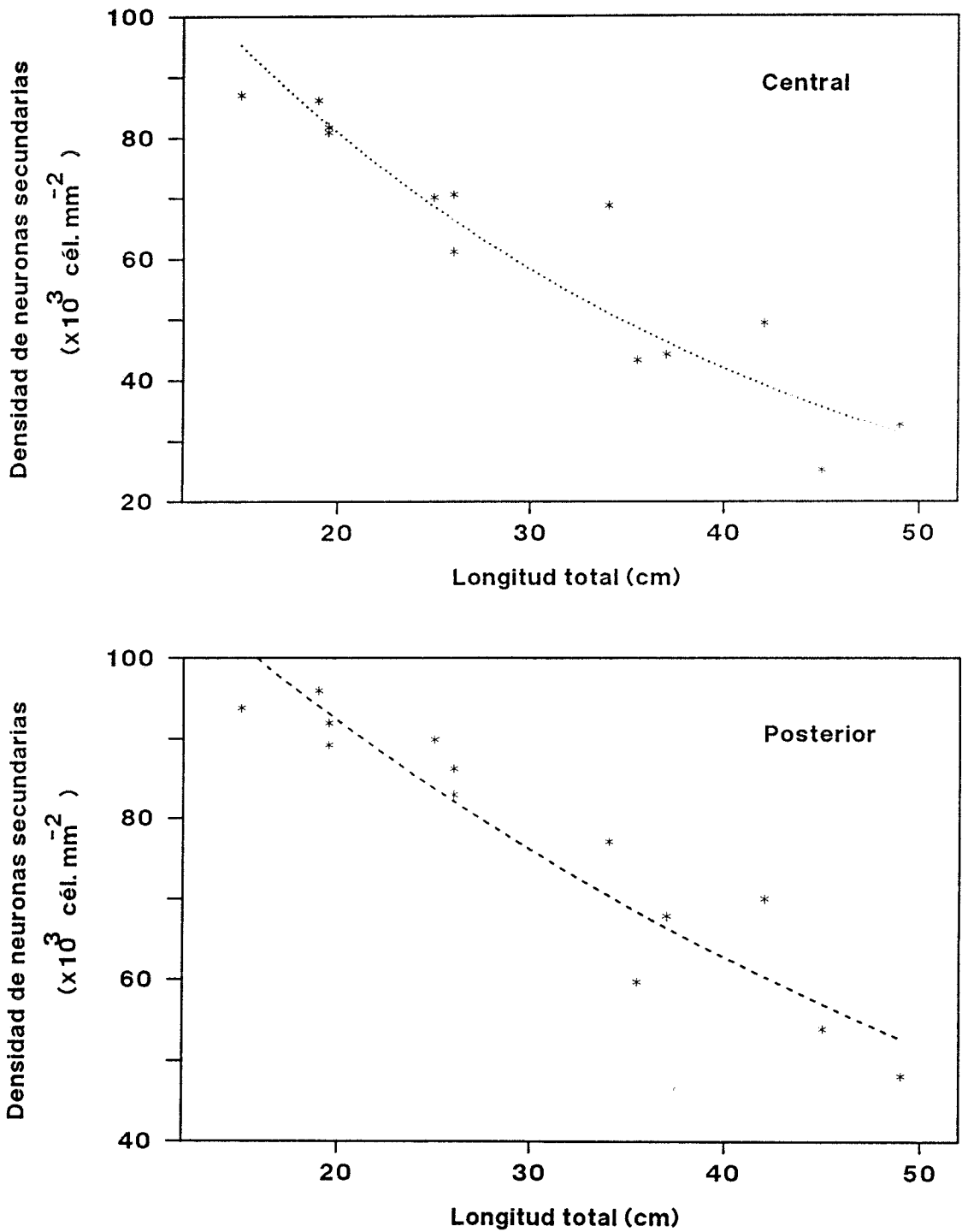


Fig. 7. Variación de la densidad de las células nerviosas secundarias (células horizontales, bipolares y amacrinas) con el crecimiento en las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

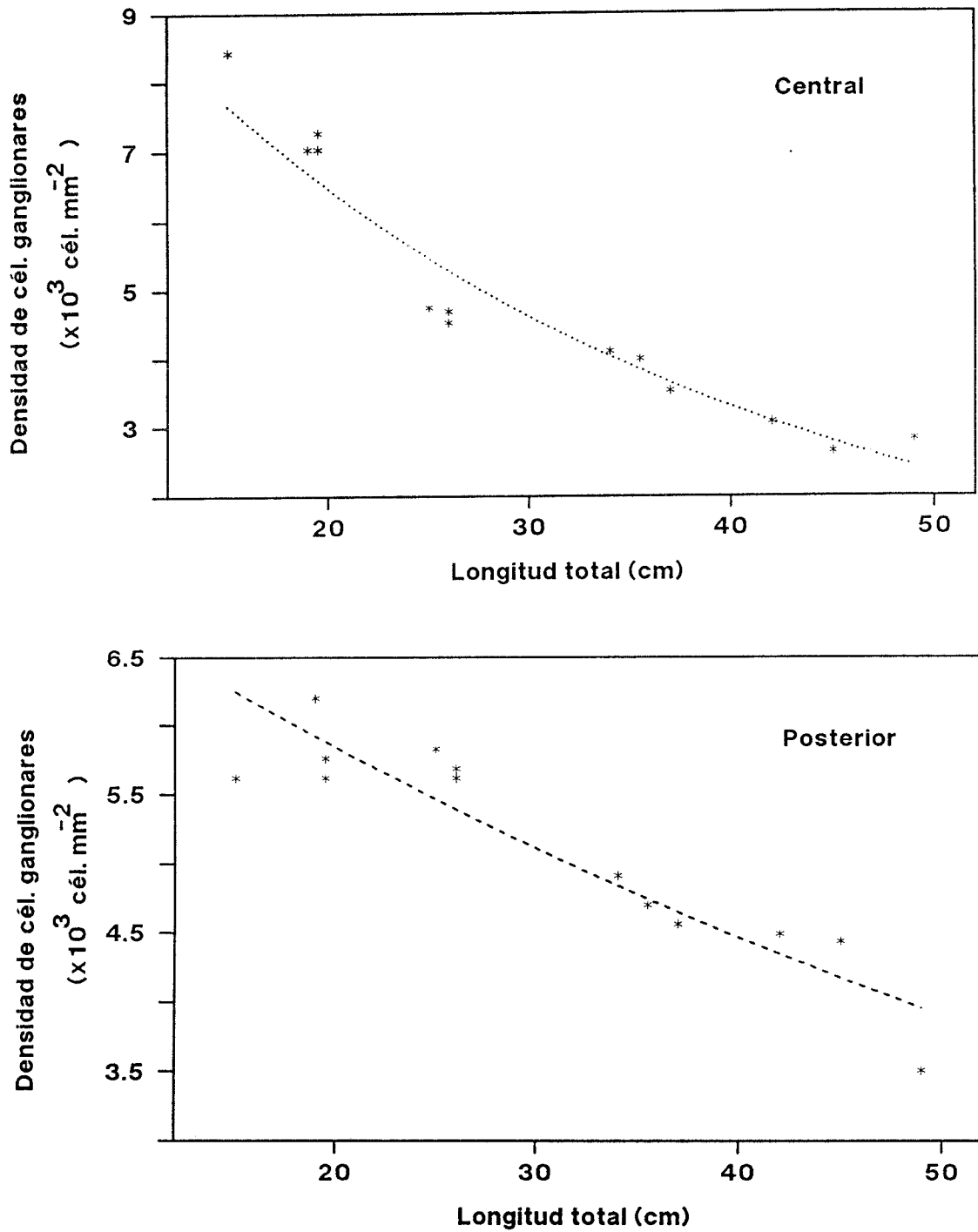


Fig. 8. Densidad de células ganglionares con respecto a la talla para las regiones Central y Posterior de la retina de *Chelidonichthys capensis*.

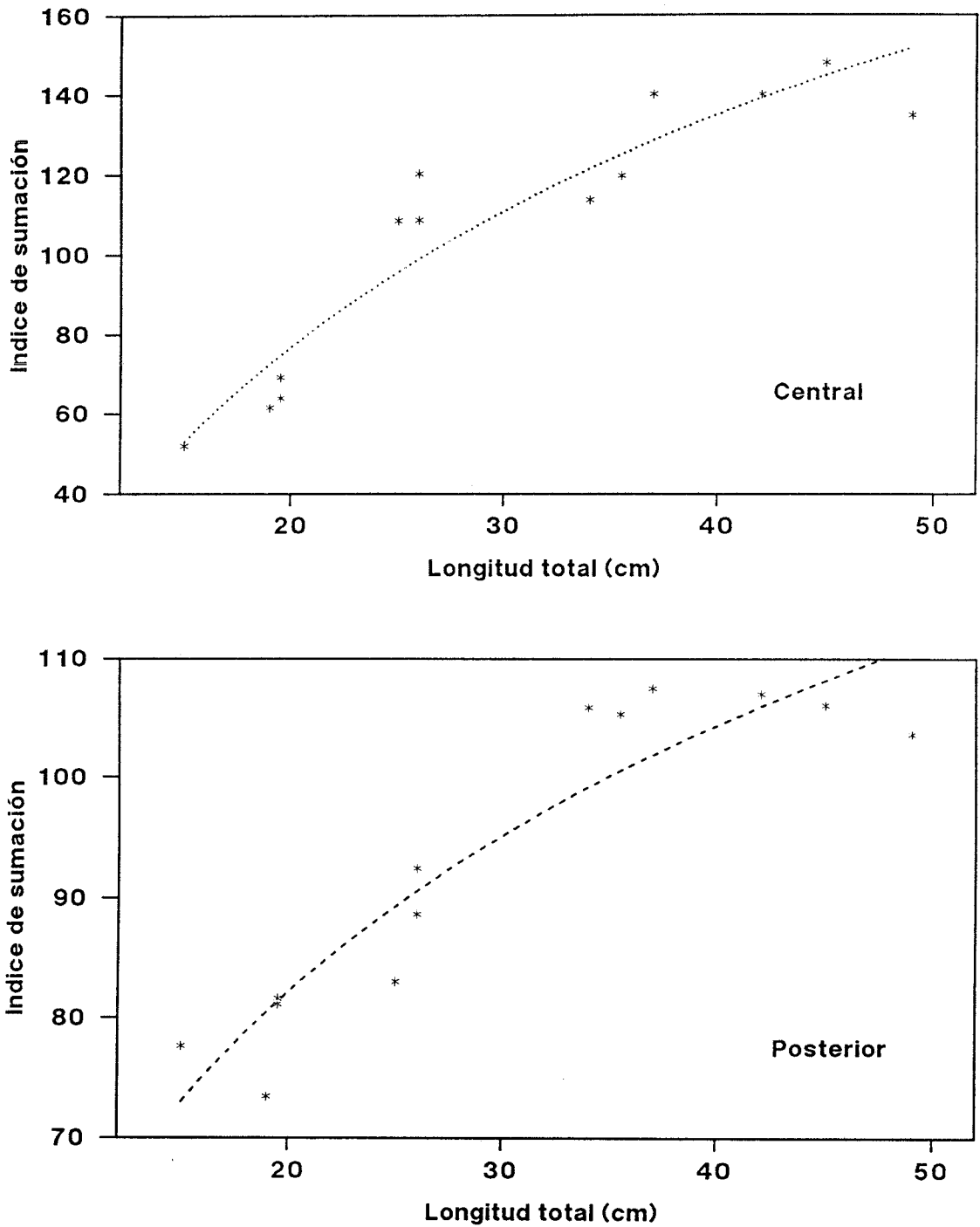


Fig. 9. Incremento de la sumación (número de fotorreceptores asociados a una célula ganglionar) durante el crecimiento en las regiones Central y Posterior de la retina de Chelidonichthys capensis.

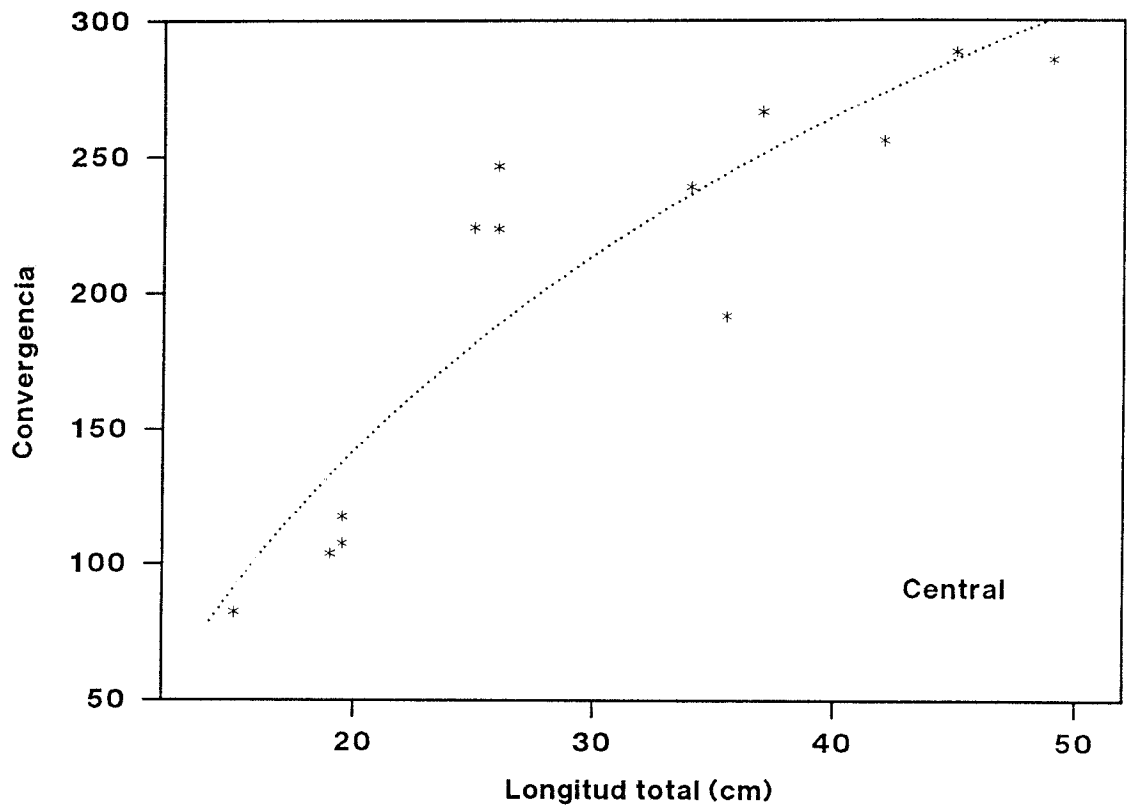


Fig. 10. Incremento de la convergencia durante el crecimiento en las regiones Central y Posterior de la retina de Chelidonichthys capensis (número de bastones asociados a una célula ganglionar, asumiendo que una parte determinada de éstas está asociada a los conos, ver Sección 6.1.8).

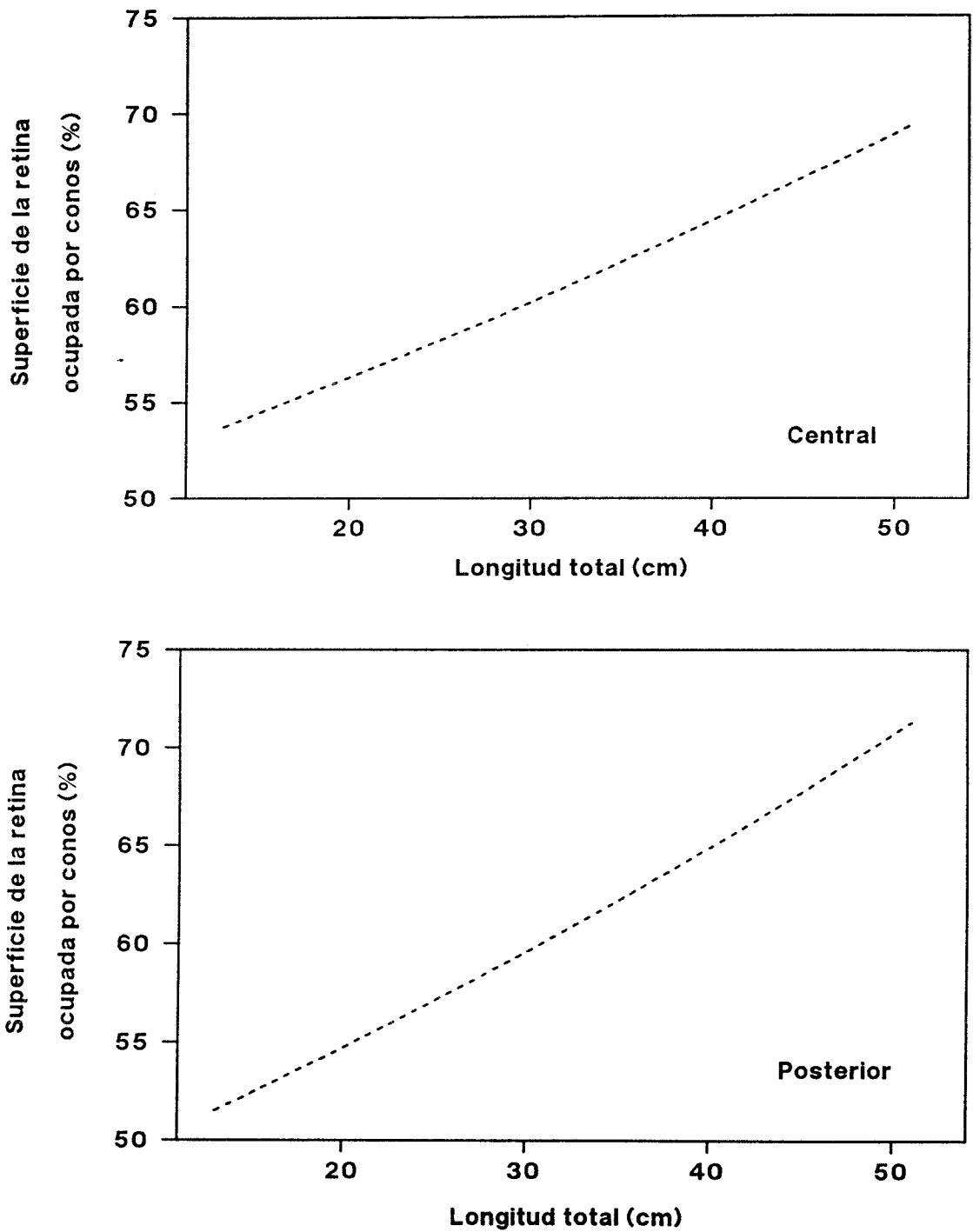


Fig. 11. Superficie relativa de la retina ocupada por los conos durante el crecimiento, en las regiones Central y Posterior de la retina.

6.2. Comparación con otras especies de Chelidonichthys

La única especie de éste género en la que se ha estudiado la morfología del sistema visual es Chelidonichthys kumu (Pankhurst, 1989).

Aunque el autor no proporciona datos sobre qué tallas ha trabajado, ni sobre densidades ni tamaños celulares, los resultados de las estimaciones del mínimo ángulo discriminable (agudeza visual), son similares a los obtenidos en las dos especies de este trabajo.

6.3. Discusión

Sistema fotópico

La densidad de los conos por unidad de área disminuye con el crecimiento, aunque la densidad de conos por unidad de ángulo y la agudeza visual aumentan.

Así, los individuos de mayor talla son capaces de detectar objetos que representen ángulos visuales más pequeños de los que puede discriminar un individuo más joven. Esto significa que un individuo mayor es capaz de detectar presas más pequeñas a una determinada distancia y que, además, puede identificar presas de un determinado tamaño a más distancia que un individuo más joven.

La densidad de los conos no presenta grandes variaciones entre las diferentes regiones dentro de la retina de

Chelidonichthys capensis, siendo las regiones Anterior y Posterior donde se encuentran mayores densidades. Estas regiones son, pues, las que presentan la mayor agudeza visual.

Las ligeras diferencias espaciales encontradas en la retina de C. capensis contrastan con las grandes diferencias entre regiones de la retina encontradas en otros teleósteos, la mayoría pelágicos o de agua dulce, en los que las regiones con altas densidades de conos se relacionan con el ángulo principal de visión para la localización de las posibles presas. (O'Connell, 1963; Meer & Anker, 1984; Browman et al., 1990).

El tamaño de los conos aumenta con el crecimiento. El aumento de tamaño es posible debido a la disminución de densidad de los conos. Los conos de mayor tamaño, con un área en sección mayor, captan más fotones que los conos más pequeños y, así, son funcionales a niveles inferiores de iluminación.

El tamaño de los conos está inversamente relacionado con su densidad: la región Central de la retina es la que tiene menor densidad de conos, pero son los de mayor tamaño. Esta región Central es más sensible que las regiones periféricas y puede funcionar a niveles inferiores de luz. La sensibilidad de las regiones periféricas es menor, aunque tienen una mayor agudeza visual.

El aumento de la agudeza visual y la sensibilidad del sistema fotópico durante el crecimiento permite que los individuos mayores tengan un campo visual mayor, con lo que pueden detectar presas a mayor distancia y depredar sobre especies más móviles.

Los trabajos sobre alimentación y selectividad de Chelidonichthys capensis muestran que con el crecimiento aumenta la proporción de peces en su dieta (Tabla 2) (Macpherson & Mas-Riera, 1987) y que presenta un comportamiento selectivo en su actividad depredadora, seleccionando ciertas especies de peces y crustáceos (Macpherson & Mas-Riera, 1990).

Tabla 2. Cambios en la dieta durante el crecimiento de Chelidonichthys capensis [porcentaje del peso total en el estómago (Macpherson & Mas-Riera, 1987)], y cambios en la agudeza visual y la sensibilidad del sistema fotópico (el aumento de la capacidad visual de la retina está expresado en incremento relativo respecto al valor de la primera clase de talla).

Clase de talla (cm)	Presa (%)		Sistema fotópico	
	Crustáceos	Peces	Agudeza visual	Sensibilidad
10-19	100	--	1	1
20-29	86.6	13.4	1.34	1.32
30-39	47.5	52.5	1.4	1.63
40-49	27.3	72.7	1.5	2.33

Movimientos retinomotores

Los conos simples presentan movimientos retinomotores. A diferencia de los conos dobles se sitúan siempre en la posición más cercana a la luz (junto a la membrana limitante externa).

El movimiento de los conos simples hacia posiciones más cercanas al epitelio pigmentario permite que los conos dobles adopten una disposición parecida a un mosaico de filas paralelas.

El motivo de este desplazamiento de una parte del sistema fotópico y el cambio de disposición de los conos dobles puede explicarse como una adaptación a niveles inferiores de iluminación. Los conos simples tienen una superficie en sección mucho menor a los dobles (Fig. 5), aumentando las diferencias de superficie entre unos y otros con el crecimiento.

Si la sensibilidad de un cono depende de su área de captación de fotones, los conos simples tienen un umbral de sensibilidad más alto que los dobles: cuando el nivel de luz disminuye, los conos simples cesan su actividad fotorreceptora antes que los dobles.

Con esta situación, es de esperar que en ciertas condiciones de baja iluminación los conos simples dejen su lugar a los conos dobles para que éstos, aún funcionales,

adopten una disposición más parecida a la que se observa en las especies de más profundidad, como es el caso de Merluccius (ver Cap. 5).

Sistema escotópico

La densidad de los bastones varía con el crecimiento. Aunque se asume que la densidad de los bastones se mantiene a un nivel parecido durante la fase de individuos adultos, esto no ocurre en Chelidonichthys capensis. La densidad aumenta en las primeras clases de talla observadas hasta alcanzar un nivel máximo, para después pasar a una etapa en la que la densidad disminuye (Fig. 6). Aunque las variaciones con el crecimiento no son de gran magnitud, en todas las regiones se observa un máximo de densidad que se alcanza alrededor de los 30 cm LT.

Las máximas densidades se encuentran en las regiones Central y Dorsal.

La sensibilidad del sistema escotópico (índice de sumación) no aumenta ostensiblemente con el crecimiento. Sólo se observa una diferencia clara entre la clase de edad 1 (11-20 cm LT) y las restantes. Tampoco presenta diferencias entre las diferentes regiones.

6.4. Conclusiones

La retina de Chelidonichthys capensis y C. queketti presenta los dos sistemas de fotorreceptores, con un sistema fotópico muy desarrollado en el que se encuentran conos dobles y simples dispuestos en un mosaico regular cuadrado.

El sistema fotópico mantiene su distribución regular en todas las tallas. La agudeza visual y la sensibilidad de este sistema aumentan con el crecimiento, no presentando ninguna clara diferencia entre las dos especies.

El sistema escotópico aumenta ligeramente su sensibilidad con el crecimiento. La capacidad visual de este sistema también es igual en las dos especies.

En general, las dos especies no presentan ninguna clara diferencia en su sistema visual, como tampoco la presentan en su distribución batimétrica.

La estructura bien desarrollada del sistema fotópico se asocia con el tipo de alimentación de Chelidonichthys capensis, que es un predador activo que selecciona sus presas.

Tabla 3. Chelidonichthys capensis. Densidad de conos dobles (cél. / mm²), por clase de talla y región de la retina.

Densidad de conos dobles				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error stnd.
10-19	Central	4	5189.8	127.27
	Dorsal	4	5838.5	428.38
	Ventral	4	5662.0	518.15
	Anterior	3	6358.0	334.83
	Posterior	4	6033.9	227.03
20-29	Central	3	4168.9	69.64
	Dorsal	3	4555.6	140.69
	Ventral	3	4335.3	337.18
	Anterior	3	6012.7	287.99
	Posterior	3	4768.5	223.60
30-39	Central	3	3017.2	329.31
	Dorsal	3	3503.8	180.85
	Ventral	3	3817.6	122.92
	Anterior	2	3937.9	388.38
	Posterior	3	5291.4	603.99
40-49	Central	3	2352.0	99.91
	Dorsal	3	2948.0	418.63
	Ventral	3	3114.8	486.96
	Anterior	2	3632.4	481.77
	Posterior	3	3665.9	231.18

Tabla 4. Chelidonichthys capensis. Agudeza visual: ángulo mínimo discernible medio (min.), por clase de talla y región de la retina.

Angulo mínimo discernible				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error stnd.
10-19	Central	4	20.9	0.88
	Dorsal	4	19.7	0.46
	Ventral	4	20.1	0.40
	Anterior	4	18.9	0.60
	Posterior	3	19.4	0.72
20-29	Central	3	15.5	0.53
	Dorsal	3	14.8	0.22
	Ventral	3	15.2	0.19
	Anterior	3	13.2	0.25
	Posterior	3	14.1	0.25
30-39	Central	3	16.0	0.56
	Dorsal	3	14.6	0.54
	Ventral	3	14.0	0.64
	Anterior	3	13.6	0.55
	Posterior	3	11.9	0.45
40-49	Central	3	14.9	0.99
	Dorsal	2	13.4	0.24
	Ventral	3	12.8	0.18
	Anterior	2	12.5	0.06
	Posterior	3	11.7	0.44

Tabla 5. Chelidonichthys capensis. Superficie media en sección de los conos dobles (μm^2), por clase de talla y región de la retina.

Superficie de conos dobles				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error std.
10-19	Central	4	80.6	3.80
	Dorsal	4	75.6	5.48
	Ventral	4	81.6	5.98
	Anterior	4	67.3	3.60
	Posterior	3	72.0	1.54
20-29	Central	3	124.0	5.66
	Dorsal	3	92.6	9.70
	Ventral	3	98.9	11.24
	Anterior	3	100.2	3.36
	Posterior	3	81.9	2.94
30-39	Central	3	156.5	9.84
	Dorsal	3	126.7	15.71
	Ventral	3	114.0	10.24
	Anterior	3	127.2	4.18
	Posterior	3	90.7	4.74
40-49	Central	3	223.0	19.02
	Dorsal	2	165.4	13.46
	Ventral	3	169.2	21.75
	Anterior	2	159.4	15.90
	Posterior	3	157.3	13.87

Tabla 6. Chelidonichthys capensis. Superficie media en sección de los conos simples (μm^2), por clase de talla y región de la retina.

Superficie de conos simples				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error std.
10-19	Central	4	23.4	0.00
	Dorsal	4	21.5	1.07
	Ventral	4	24.0	2.86
	Anterior	4	18.8	0.85
	Posterior	3	19.7	2.06
20-29	Central	3	31.9	2.60
	Dorsal	3	34.7	1.47
	Ventral	3	30.3	1.46
	Anterior	3	29.3	1.30
	Posterior	3	24.9	3.60
30-39	Central	3	49.0	5.03
	Dorsal	3	35.4	5.90
	Ventral	3	33.9	2.55
	Anterior	3	33.4	1.57
	Posterior	3	22.1	1.24
40-49	Central	3	62.8	2.11
	Dorsal	2	55.6	3.00
	Ventral	3	45.7	6.92
	Anterior	2	49.7	2.84
	Posterior	3	53.0	6.75

Tabla 7. Chelidonichthys capensis. Densidad media de los bastones (cél. / mm²), por clase de talla y región de la retina.

Densidad de bastones				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error stnd.
10-19	Central	4	438615	12514
	Dorsal	4	440808	6429
	Ventral	4	376070	9240
	Anterior	3	381984	6256
	Posterior	4	440691	8716
20-29	Central	3	509374	10959
	Dorsal	3	447846	35087
	Ventral	3	432256	6446
	Anterior	3	438971	10530
	Posterior	3	488401	10168
30-39	Central	3	468222	8319
	Dorsal	3	442699	21196
	Ventral	3	426410	5956
	Anterior	2	481551	1749
	Posterior	3	486560	8522
40-49	Central	3	390812	14836
	Dorsal	3	348248	32409
	Ventral	3	375488	9823
	Anterior	2	453665	3973
	Posterior	3	427939	37045

Tabla 8. Chelidonichthys capensis. Grosor medio de la capa de segmentos externos (μm), por clase de talla y región de la retina.

Longitud segmentos externos				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error stnd.
10-19	Central	4	99.1	7.47
	Dorsal	4	94.8	5.70
	Ventral	4	91.2	5.78
	Anterior	3	87.5	11.52
	Posterior	4	88.4	4.38
20-29	Central	3	98.8	3.89
	Dorsal	3	81.0	9.06
	Ventral	3	82.0	7.89
	Anterior	3	91.8	8.81
	Posterior	3	95.6	7.94
30-39	Central	3	95.7	6.49
	Dorsal	3	97.4	4.73
	Ventral	3	94.8	8.52
	Anterior	2	106.3	5.73
	Posterior	3	106.4	3.20
40-49	Central	3	92.3	3.96
	Dorsal	3	95.0	6.41
	Ventral	3	87.9	6.43
	Anterior	2	112.3	8.71
	Posterior	3	114.8	10.14

Tabla 9. *Chelidonichthys capensis*. Densidad media de neuronas secundarias (cél. / mm²), por clase de talla y región de la retina.

Densidad de neuronas secundarias				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error std.
10-19	Central	4	83919	1554
	Dorsal	4	97128	4980
	Ventral	4	81539	5521
	Anterior	3	74916	2501
	Posterior	4	92731	1442
20-29	Central	3	67230	3062
	Dorsal	3	77907	7772
	Ventral	3	75144	5078
	Anterior	3	71614	550
	Posterior	3	86367	2000
30-39	Central	3	52001	8327
	Dorsal	3	57376	9601
	Ventral	3	58148	5625
	Anterior	2	55069	13375
	Posterior	3	68276	5022
40-49	Central	3	35716	7112
	Dorsal	3	41089	5371
	Ventral	3	42821	4477
	Anterior	2	56360	4481
	Posterior	3	57444	6535

Tabla 10. Chelidonichthys capensis. Densidad media de células ganglionares (cél. /mm²), por clase de talla y región de la retina.

Densidad de células ganglionares				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error std.
10-19	Central	4	7433	336.36
	Dorsal	4	5816	531.20
	Ventral	4	5421	331.30
	Anterior	3	5605	302.17
	Posterior	4	5800	138.08
20-29	Central	3	4650	65.27
	Dorsal	3	5619	244.64
	Ventral	3	4605	339.00
	Anterior	3	4800	66.92
	Posterior	3	5713	61.95
30-39	Central	3	3863	178.60
	Dorsal	3	4118	108.92
	Ventral	3	3872	61.01
	Anterior	2	4566	119.41
	Posterior	3	4729	102.06
40-49	Central	3	2833	122.22
	Dorsal	3	3278	441.88
	Ventral	3	3395	294.50
	Anterior	2	3863	0.00
	Posterior	3	4151	319.92

Tabla 11. Chelidonichthys capensis. Índice de sumación medio (cél. fotorreceptoras / célula ganglionares), por clase de talla y región de la retina.

Índice de sumación				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error std.
10-19	Central	4	102.8	7.37
	Dorsal	4	203.2	30.06
	Ventral	4	187.6	13.88
	Anterior	3	234.2	51.78
	Posterior	4	169.3	29.60
20-29	Central	3	237.2	7.62
	Dorsal	3	155.6	10.37
	Ventral	3	244.9	60.91
	Anterior	3	401.7	84.44
	Posterior	3	172.6	12.45
30-39	Central	3	232.1	21.83
	Dorsal	3	225.1	27.96
	Ventral	3	273.8	25.37
	Anterior	2	224.2	35.07
	Posterior	3	336.7	62.00
40-49	Central	3	276.4	10.43
	Dorsal	3	186.0	34.28
	Ventral	3	252.0	28.54
	Anterior	2	277.2	45.22
	Posterior	3	221.3	10.56

Tabla 12. Chelidonichthys capensis. Convergencia media (bastones / cél. ganglionares), por clase de talla y región de la retina.

Convergencia (bastones / células ganglionares)				
Clase de talla (cm)	Región	Nº indiv.	Media	Error stnd.
10-19	Central	4	59.4	3.58
	Dorsal	4	77.8	7.46
	Ventral	4	70.3	5.31
	Anterior	3	68.6	4.44
	Posterior	4	76.1	2.41
20-29	Central	3	109.6	3.87
	Dorsal	3	79.5	3.89
	Ventral	3	94.9	7.62
	Anterior	3	91.5	3.30
	Posterior	3	85.5	2.69
30-39	Central	3	121.9	7.98
	Dorsal	3	107.8	7.54
	Ventral	3	110.2	2.91
	Anterior	2	105.5	2.38
	Posterior	3	102.9	0.99
40-49	Central	3	138.1	3.97
	Dorsal	3	107.7	7.41
	Ventral	3	111.9	7.52
	Anterior	2	117.4	1.03
	Posterior	3	102.9	1.08

7. Género Lophius

7. Género Lophius

7.1. Resultados

Se estudió la especie Lophius upsicephalus, del Atlántico sudoriental.

7.1.1. Tamaño del globo ocular

El globo ocular tiene forma elíptica, con un diámetro horizontal mayor que el vertical. El porcentaje del diámetro vertical respecto al horizontal es de $84.94 \% \pm 0.94$, y no varía durante el crecimiento (ANOVA, $P > 0.1$).

El tamaño el globo ocular aumenta claramente con la la talla (Fig. 1).

7.1.2. Retina: Componentes. Organización.

La retina de Lophius upsicephalus presenta conos y bastones.

Sistema fotópico

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles y simples. Ambos tipos se encuentran dispuestos en las superficie de la retina sin formar una estructura regular en mosaico (Lám. 14). La proporción entre conos simples y dobles es también muy variable en las muestras observadas, desde 1 simple : 5 dobles hasta 1 simple : 3 dobles.

La densidad de conos es bastante pobre: el máximo observado corresponde a un individuo de 20 cm LT y es 2863 conos dobles y 551 conos simples (conos por milímetro cuadrado). La densidad de conos disminuye con el crecimiento. Así, en un individuo de 80 cm LT la densidad de conos por milímetro cuadrado registrada es de 780 dobles y 268,9 simples.

La superficie de los conos aumenta con el crecimiento.

Sistema escotópico

Los bastones presentan un sistema algo más desarrollado, aunque sus densidades no son muy elevadas, alrededor de los 200×10^3 bastones mm^{-2} . La longitud de los segmentos externos de los bastones aumenta con el crecimiento, entre unas 50 μm en un ejemplar de 20 cm LT y 80 μm en un ejemplar de 80 cm LT.

7.2. Comparación con otras especies de Lophius

Lophius americanus Valenciennes

Anctil (1969) estudió la morfología de la retina de un solo individuo de esta especie. Su descripción es muy similar a la encontrada en L. upsicephalus. Anctil describe una retina poco desarrollada, con bajo número de conos (1056 dobles y 368 simples por mm^2). Los conos están dispuestos en un mosaico sin regularidad (definido por el autor como

mosaico desintegrado), en el que también se encuentran algunos conos triples.

La densidad de los bastones encontrada en L. americanus es de 191×10^3 bastones mm^{-2} .

Las características de la retina de L. americanus son pues muy parecidas a las de L. upsicephalus.

7.3. Discusión

Lophius upsicephalus presenta una estructura del sistema visual muy poco desarrollada.

El sistema fotópico tiene un número bajo de conos y, además, están dispuestos de forma irregular en la superficie de la retina.

El sistema escotópico tampoco está muy desarrollado, presentando densidades de bastones limitadas.

Así, la retina de L. upsicephalus está poco desarrollada en todos sus aspectos. Esta especie es una especie de fondo y de hábitos sedentarios. Es un predador estático que captura sus presas al acecho y su dieta no muestra que tenga ningún tipo de selectividad ante las posibles presas (Gordoa & Macpherson, 1990).

La ausencia de movilidad y los hábitos alimentarios hacen de esta especie un depredador totalmente estático, sin necesidad de un mayor desarrollo del sistema visual.

7.4. Conclusiones

El sistema visual de Lophius upsicephalus está poco desarrollado, con un sistema fotópico sin disposición regular de los conos y un sistema escotópico con bajas densidades de bastones.

La pobre estructura de su sistema visual se puede relacionar con su vida estática y su tipo de alimentación no selectiva.

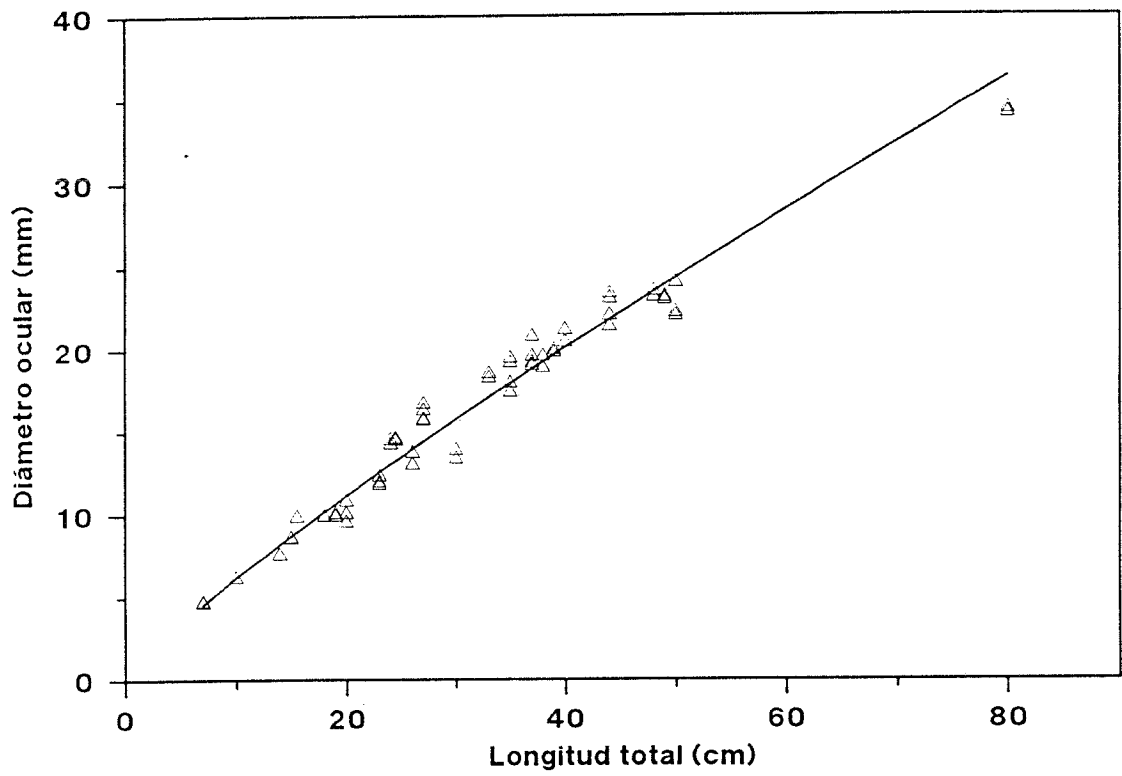


Fig. 1. Diámetro del globo ocular con respecto a la Longitud total en Lophius upsicephalus.

8. Género Helicolenus

8. Género Helicolenus

8. Género Helicolenus

8.1. Resultados

Se estudió la especie Helicolenus dactylopterus, del Atlántico sudoriental.

8.1.1. Tamaño del globo ocular

El globo ocular tiene forma bastante circular, con el diámetro horizontal mayor que el vertical. El porcentaje del diámetro vertical respecto al horizontal es de $90.92 \% \pm 1.08$, y varía durante el crecimiento.

El globo ocular es más circular con el crecimiento (ANOVA, $P < 0.001$). En las dos primeras clases de talla observadas (hasta 20 cm LT), la media de la proporción diám. vertical / diám. horizontal es de 89.17 %. Con el crecimiento del individuo, la proporción aumenta hasta el 93 % en las tallas mayores (de 21 a 40 cm LT).

El tamaño el globo ocular aumenta claramente con la talla (Fig. 1).

8.1.2. Retina: Componentes. Organización.

La retina de Helicolenus dactylopterus presenta conos y bastones (Lám 15).

Sistema fotópico

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles dispuestos en la superficie de la retina formando mosaicos regulares en filas paralelas (Lám. 16).

En los ejemplares de tallas menores se observa también la presencia de algunos conos simples, aunque su proporción respecto a los conos dobles es insignificante y su distribución es irregular.

La densidad de conos disminuye con el crecimiento. Así, en un individuo de 7 cm LT la densidad de conos por milímetro cuadrado registrada es de 9211 conos dobles, y en uno de 31 cm LT es de 2444 conos dobles.

La superficie de los conos aumenta con el crecimiento, aproximadamente un 300 % entre una talla de menos de 10 cm LT y una de 30 cm LT.

Sistema escotópico

La densidad de los bastones presenta unos valores entre 360×10^3 y 500×10^3 bastones mm^{-2} , con un cierto aumento con el crecimiento. La longitud de los segmentos externos de los bastones aumenta con el crecimiento, entre unas 60 μm en un ejemplar de 7 cm LT y 95 μm en un ejemplar de 31 cm LT (Lám. 15).

8.2. Discusión y conclusiones

Helicolenus dactylopterus presenta una estructura del sistema visual en la que los dos sistemas de fotorreceptores están desarrollados.

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles organizados en un mosaico regular típico de las especies que se mueven en profundidades medias. El sistema escotópico tiene un desarrollo medio.

La estructura de la retina de Helicolenus dactylopterus es parecida a la de Merluccius, con un desarrollo medio de ambos sistemas de fotorreceptores que le permite estar en hábitats con diferentes condiciones lumínicas.

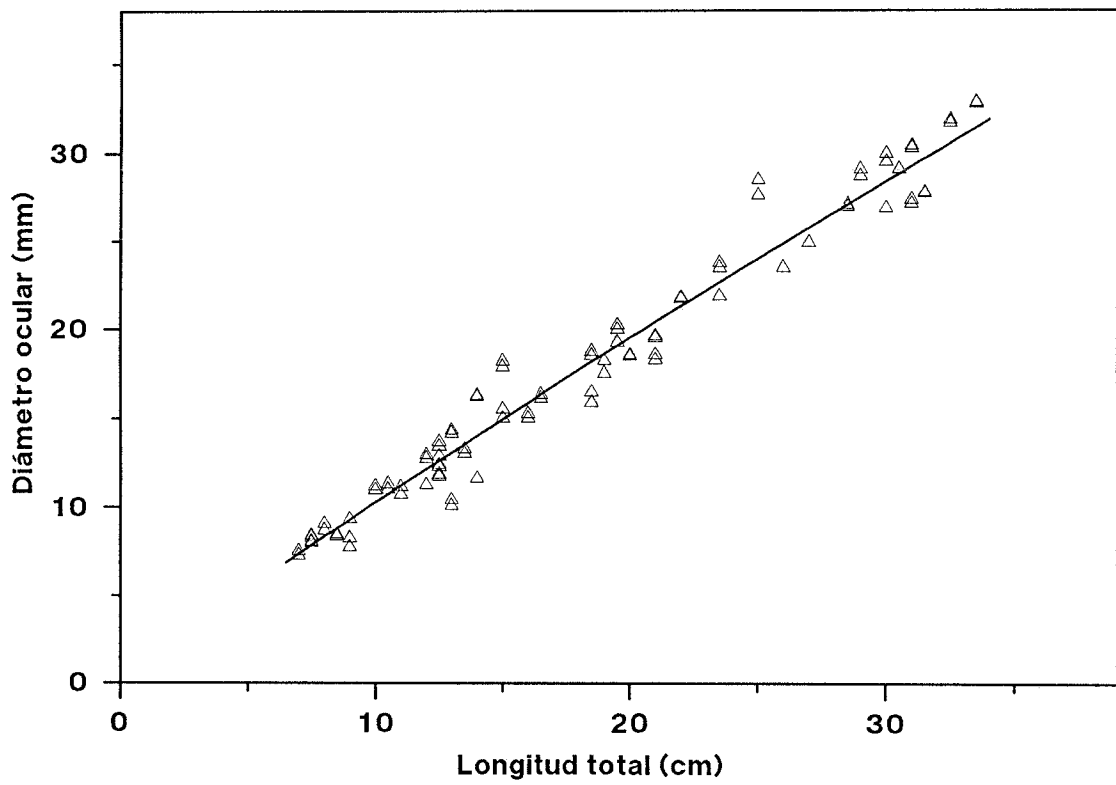


Fig. 1. Diámetro del globo ocular con respecto a la Longitud total en Helicolenus dactylopterus.

9. Género Zeus

9. Género Zeus

9.1. Resultados

Se estudió la especie Zeus capensis, del Atlántico sudoriental.

9.1.1. Tamaño del globo ocular

El globo ocular tiene forma circular, con el diámetro horizontal ligeramente mayor que el vertical. El porcentaje del diámetro vertical respecto al horizontal es de 94.88 % \pm 0.74.

El tamaño el globo ocular aumenta claramente con la talla (Fig. 1).

9.1.2. Retina: Componentes. Organización.

La retina de Zeus capensis presenta los dos tipos de fotorreceptores, conos y bastones (Lám. 17).

Sistema fotópico

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles y conos simples, dispuestos en la superficie de la retina formando un mosaico regular en cuadrados.

La disposición del mosaico de conos es la más compleja de las observadas en este estudio. Los conos dobles y simples

están dispuestos formando un mosaico cuadrado del mismo tipo que presenta el género Chelidonichthys pero, además, existen conos simples de dos tipos, centrales y accesorios (Lám. 18).

Los conos simples centrales se disponen en el centro de la unidad funcional de cuatro conos dobles y un simple, mientras que los conos simples accesorios ocupan las posiciones vacías entre cuatro conos dobles (Capítulo 2, Fig. 4).

El tamaño de los conos simples centrales es alrededor de un 30 % el de un cono doble, mientras que los conos simples accesorios son más pequeños, alrededor de un 19.6 % del tamaño de un cono doble.

Sistema escotópico

La densidad de los bastones presenta unos valores medios, entre 280×10^3 y 370×10^3 bastones mm^{-2} .

La longitud de los segmentos externos de los bastones aumenta con el crecimiento, entre unas $45 \mu\text{m}$ en un ejemplar de 6 cm LT y $97 \mu\text{m}$ en un ejemplar de 24 cm LT (Lám. 17).

9.2. Discusión y conclusiones

Zeus capensis presenta una estructura del sistema visual en la que los dos sistemas de fotorreceptores están desarrollados.

El sistema fotópico presenta la mayor complejidad observada y está compuesto por conos dobles, conos simples centrales y conos simples accesorios, organizados en un mosaico regular en cuadrado.

El sistema escotópico tiene un menor desarrollo, aunque también presenta cambios con el crecimiento que aumentan la sensibilidad del sistema visual.

La estructura de la retina de Zeus capensis es la que presenta un mayor desarrollo del sistema fotópico. Este sistema de conos tan desarrollado para condiciones altas de iluminación puede relacionarse tanto con el hábitat como con los hábitos alimentarios de Zeus capensis, que es un depredador activo que utiliza la visión para su comportamiento de acecho y ataque de las presas.

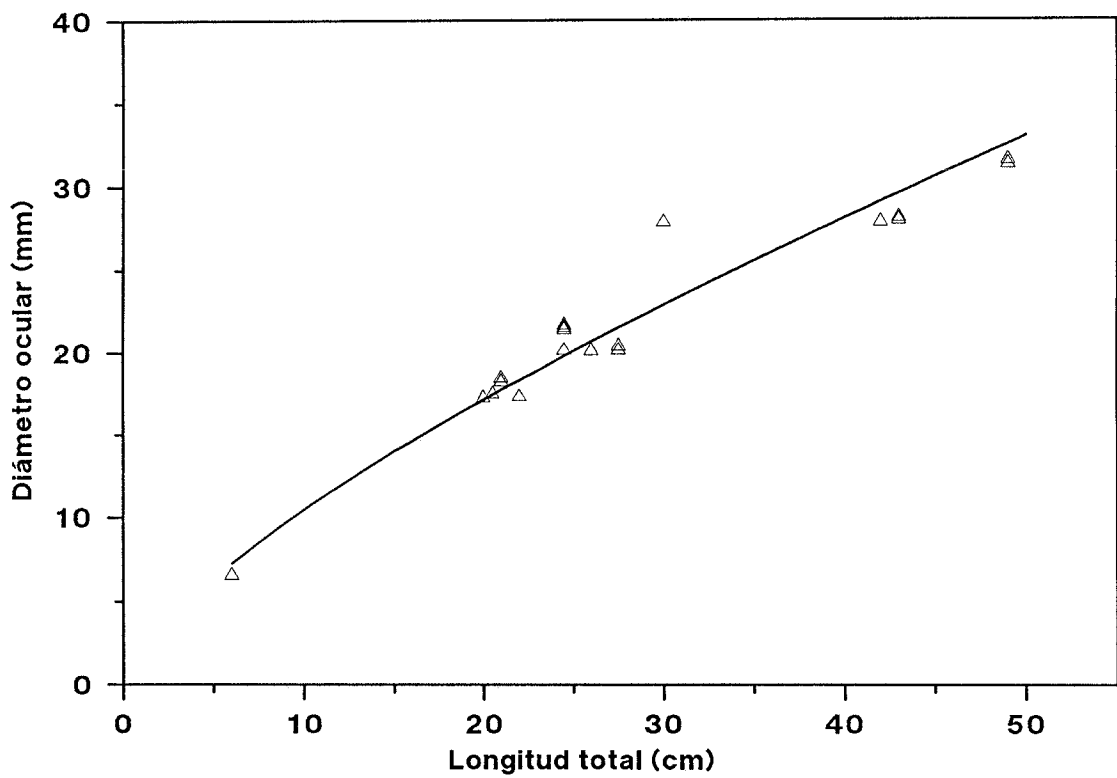


Fig. 1. Diámetro del globo ocular con respecto a la Longitud total en Zeus capensis.

10. Género Trachurus

10. Género Trachurus

10.1. Resultados

Se estudió la especie Trachurus trachurus de la región del Atlántico sudoriental.

10.1.1. Tamaño del globo ocular

El globo ocular tiene forma circular casi perfecta, con el diámetro horizontal sólo algo mayor que el vertical. El porcentaje del diámetro vertical respecto al horizontal es de 98 %.

El tamaño el globo ocular aumenta claramente con el incremento de la talla.

10.1.2. Retina: Componentes. Organización.

La retina de Trachurus trachurus presenta los dos tipos de fotorreceptores, conos y bastones (Lám. 19).

Sistema fotópico

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles y simples dispuestos en la superficie de la retina formando mosaicos regulares en cuadrados (Láms. 20 y 21). Este tipo de distribución se observa en los ejemplares jóvenes (15 cm LT).

Con el crecimiento, los conos simples desaparecen progresivamente y, así, en los ejemplares de tallas mayores (35.5 cm LT), el mosaico que se observa es un mosaico de conos dobles dispuestos en filas paralelas (Lám. 21).

La densidad de los conos dobles disminuye con el crecimiento, de una forma similar a las otras especies estudiadas. Los conos simples, en cambio, desaparecen: la proporción de conos simples : dobles en un individuo de 15 cm LT es 2:1, mientras que en un individuo de 35 cm LT es de 26.8:1.

La superficie de los conos aumenta con el crecimiento, aproximadamente un 160 % entre una talla de 15 cm LT y una de 35 cm LT.

Sistema escotópico

La densidad de los bastones presenta unos valores bastante altos, entre 400×10^3 y 500×10^3 bastones mm^{-2} , manteniéndose constantes durante el crecimiento.

La longitud de los segmentos externos de los bastones no presenta variaciones con el crecimiento.

10.2. Discusión y conclusiones

Trachurus trachurus presenta una estructura del sistema visual en la que los dos sistemas de fotorreceptores están desarrollados.

El sistema escotópico está bien desarrollado, y no presenta variaciones durante el crecimiento.

El sistema fotópico está compuesto por conos dobles y simples en los ejemplares jóvenes, formando un mosaico de cuadrados típico de especies de poca profundidad. Con el crecimiento, los conos simples desaparecen y el mosaico pasa a un mosaico regular típico de las especies que se mueven en profundidades medias.

Los cambios observados en la estructura de la retina en Trachurus trachurus se relacionan con cambios en su distribución y alimentación. Los individuos jóvenes (<20 cm LT), se encuentran muy cerca de la superficie y se alimentan principalmente de zooplancton. Con el crecimiento, los individuos ocupan progresivamente aguas más alejadas de la costa y más profundas (Thomas & Schülein, 1988). La proporción de peces en la dieta aumenta (porcentaje en peso), y pasa de un 0.4 % en los individuos menores de 30 cm LT a un 13.4 % en individuos de 30-39 cm LT (Macpherson, 1983).

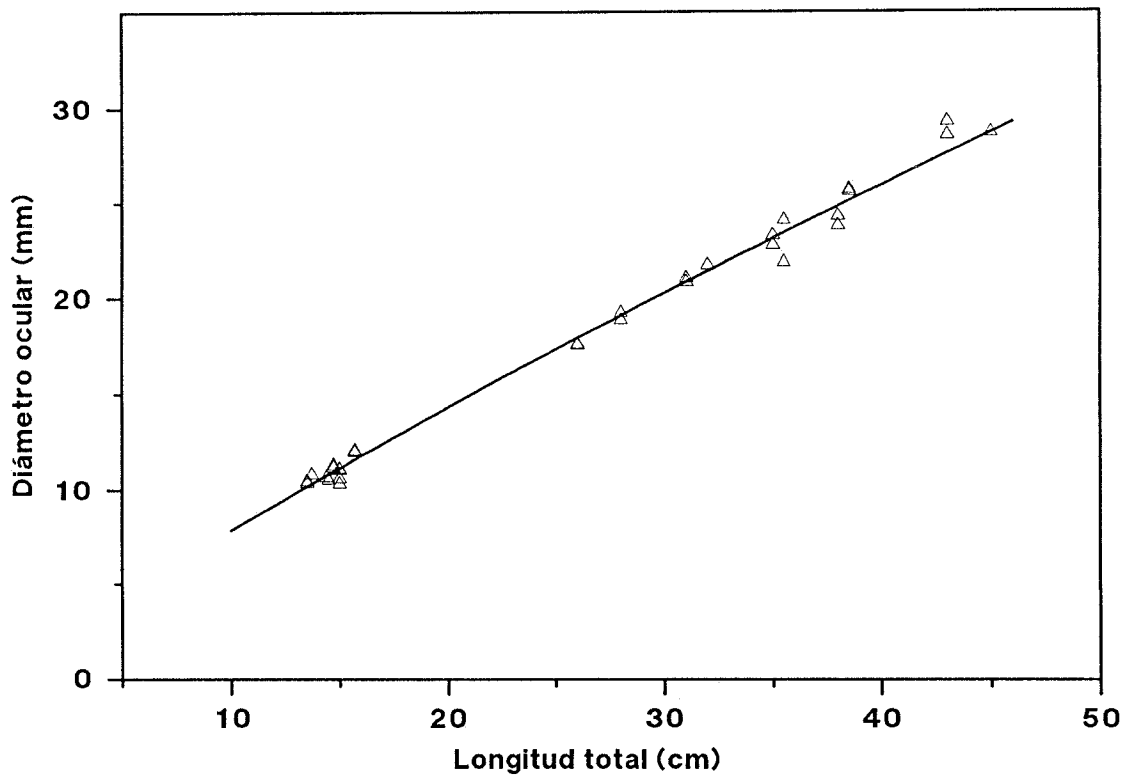


Fig. 1. Diámetro del globo ocular con respecto a la Longitud total en Trachurus trachurus.

11. DISCUSSION

11. Discusión

En este capítulo se discuten las características generales observadas en el desarrollo de la retina de las diferentes especies y su relación con la distribución batimétrica y los hábitos alimentarios.

11.1. Crecimiento de la retina

En todas las especies estudiadas, la retina presenta un crecimiento continuo, tanto en aumento de superficie (tamaño del globo ocular) como en el número absoluto de los distintos tipos celulares que la componen.

Los fotorreceptores que constituyen el sistema fotópico, los conos, disminuyen su densidad con el crecimiento en todas las especies. Sin embargo, la densidad por unidad de ángulo visual aumenta con el crecimiento. Así, la agudeza visual, estimada a partir de la densidad de conos, también aumenta con el crecimiento del individuo (Fig. 1).

La agudeza visual estimada a partir de la densidad de conos en la retina se correlaciona claramente con la agudeza visual medida en estudios de comportamiento (Browman, 1990).

Como la generación de nuevos conos se limita a los márgenes de la retina (Johns, 1977, 1982; Powers & Raymond, 1990), la región Central de ésta es una de las que

normalmente presenta menores densidades de conos por unidad de área.

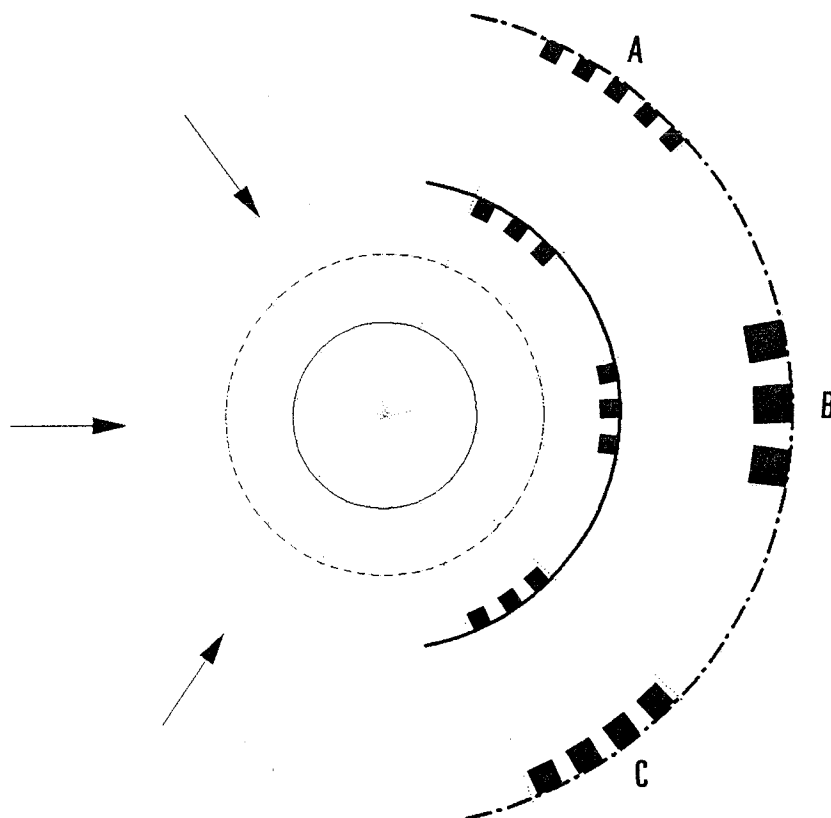


Fig. 1. Crecimiento del globo ocular, con la generación y el aumento de tamaño de las células nerviosas. **(a)**: la adición de nuevos conos aumenta la densidad por unidad de ángulo visual y, por lo tanto, incrementa la agudeza visual. **(b)**: el aumento de tamaño de los conos incrementa su capacidad de captar fotones y, en consecuencia, su sensibilidad. **(c)**: situación de equilibrio entre las dos características (densidad y tamaño) encontrada en las especies estudiadas, y que suponen tanto una mejora de la agudeza visual como de la sensibilidad.

En todas las especies se observa un aumento del tamaño de los conos con el crecimiento. El aumento de tamaño de los conos (área de un cono en sección) se relaciona con su sensibilidad: en estudios del crecimiento de la retina en especies de teleósteos (Cichlidae) bajo condiciones controladas de intensidad de luz, los individuos en condiciones muy bajas de iluminación desarrollan unos conos de mayor tamaño (Meer & Anker, 1986). Los conos de mayor tamaño son los de la región central de la retina, que son los primeros en formarse (los de más edad).

Las especies estudiadas presentan una distribución muy regular de los conos, en mosaicos de filas paralelas de conos dobles o en cuadrados, con conos dobles y simples. Lophius upsicephalus es la única excepción, con conos dispuestos sin regularidad.

Los mosaicos de conos se mantienen con el crecimiento, excepto en los individuos de mayor talla de algunas especies. En Trachurus trachurus, se observa un cambio del tipo de mosaico con el crecimiento, pasando de un mosaico cuadrado (conos dobles y simples) a un mosaico de filas paralelas compuesto sólo por conos dobles (ver Sección 11.2.1).

Los fotorreceptores del sistema escotópico, los bastones, no presentan el mismo comportamiento que los conos durante el crecimiento. La densidad de los bastones aumenta en las

primeras clases de talla observadas, manteniéndose después en un rango bastante constante durante el resto del crecimiento.

El mantenimiento de la densidad de bastones por unidad de área es posible ya que, a diferencia del resto de tipos celulares, la génesis de bastones tiene lugar en toda la superficie de la retina (Johns & Fernald, 1981).

Los bastones también aumentan su tamaño con el crecimiento del individuo, aunque, a diferencia de los conos, el crecimiento se realiza con la elongación de los segmentos externos (que contienen los pigmentos visuales), y no por el aumento de la superficie en sección. El aumento de la longitud de los segmentos externos de los bastones supone un incremento de sensibilidad del sistema escotópico (Bassi & Powers, 1986; Powers et al., 1988).

Restricciones espaciales en el desarrollo

El crecimiento continuo de la retina de los teleósteos, con la generación de nuevas células y el incremento de tamaño celular, plantea la limitación del espacio disponible para el desarrollo.

En la superficie de la retina, la densidad de los conos, su tamaño, y también la densidad de los bastones son características morfológicas que 'compiten' por la superficie disponible en la retina (Meer & Anker, 1986; Meer, 1989).

Las limitaciones espaciales en la compatibilidad de estructuras anatómicas con diferentes funciones determinan qué combinaciones de estructuras (y por lo tanto, funciones) ocupan un espacio dado (Barel, 1983; Barel et al., 1989; Meer, 1989; Witte et al., 1990).

En la retina de los teleósteos, la disponibilidad de superficie para los dos sistemas visuales (fotópico y escotópico) se ve aumentada con la existencia de los movimientos retinomotores. La posibilidad de modificar la posición de los conos y los bastones permite un mayor crecimiento de los segmentos externos e internos de éstos ya que, según las condiciones de iluminación, podrán disponer de toda o gran parte de la superficie disponible (Cap. 2, Fig. 3).

Dentro del sistema fotópico, la densidad de los conos y su tamaño son las dos características morfológicas que compiten por el espacio de la retina.

Para optimizar la agudeza visual, la densidad de conos debe ser lo más alta posible; para optimizar la sensibilidad del sistema fotópico, es el tamaño de los conos el que debe ser máximo (Meer & Anker, 1984; Meer, 1989). El desarrollo de ambas características no puede suponer un máximo empaquetamiento ya que debe permitir el cambio de distribución durante los movimientos retinomotores.

En las especies estudiadas, al aumento de tamaño de los conos con el crecimiento de los individuos va acompañado por una disminución de densidad por unidad de área de los mismos, aunque la densidad por unidad de ángulo visual aumenta. Así, ambas características llegan a un equilibrio que proporciona tanto una mejora de la sensibilidad como de la agudeza visual.

El punto de equilibrio en la competencia por el espacio entre las dos características morfológicas (y su correspondiente función) es diferente para cada especie y dentro de ellas, para las diferentes tallas, en respuesta a las diferencias ambientales de luz disponible (Fig. 1).

En el sistema escotópico, la "competencia" entre densidad y tamaño de los bastones no es limitante como ocurre con los fotorreceptores del sistema fotópico. Ello es debido, como ya se ha señalado anteriormente, a que el aumento de tamaño de los bastones se produce únicamente por la elongación del segmento externo y no por un aumento del diámetro de los mismos.

Así, en el caso de los bastones, la limitación por el espacio disponible se reflejará en la máxima densidad que pueden alcanzar éstos en la superficie de la retina.

El segmento externo de una célula fotorreceptora, para ser funcional en la captación de luz, debe tener un diámetro

mínimo de aproximadamente $1 \mu\text{m}$ (Fernald, 1990; Goldsmith, 1990). Con este diámetro mínimo funcional y teniendo en cuenta que el área máxima que pueden ocupar los segmentos externos cilíndricos de los bastones es un 88,6% de la superficie total (Locket, 1975), la máxima densidad que pueden alcanzar los bastones en la superficie de la retina es de 1.13×10^6 bastones / mm^2 (Fig. 2).

Las densidades observadas en las especies estudiadas en esta memoria entran dentro de este rango: Merluccius paradoxus, la especie con mayor densidad de bastones, alcanza valores alrededor de los 7.5×10^5 bastones / mm^2 .

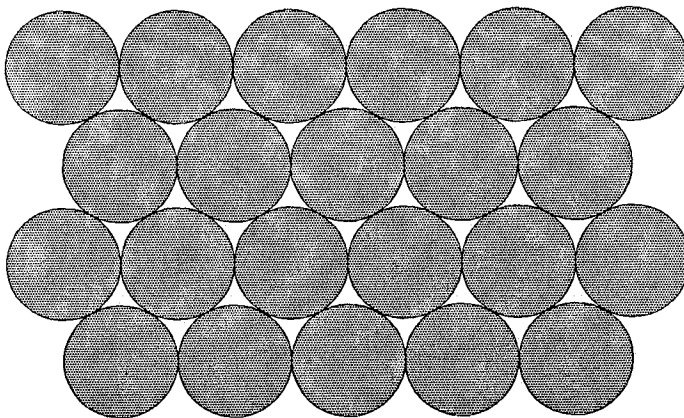


Fig. 2. Segmentos externos cilíndricos de los bastones empaquetados para ocupar la máxima superficie. El área ocupada es el 88.6 % del total disponible. En esta disposición de empaquetamiento, los puntos de contacto entre bastones son mínimos y la luz captada es mantenida dentro del segmento externo (a partir de Locket [1975]).

El límite máximo de densidad de bastones aumenta si se disponen los segmentos externos en más de una capa. La disposición de los segmentos externos en capas múltiples es una adaptación que se encuentra en especies típicas de aguas profundas, con iluminación muy escasa (Locket, 1975; Ali & Klyne, 1985; Pankhurst, 1987; Denton, 1990).

11.2. Relación entre la estructura de la retina y la distribución batimétrica

11.2.1. Variaciones intraespecíficas

Como ya se ha indicado en los capítulos anteriores, los teleósteos demersales estudiados presentan, a medida que aumentan de talla, un progresivo desplazamiento hacia hábitats más profundos (Cap. 3, Figs. 2,5,7,9 y 11). Este cambio en la distribución batimétrica, se refleja en los cambios de la estructura de la retina con las diferentes clases de talla.

El desarrollo de los dos sistemas de fotorreceptores durante el crecimiento del individuo es claramente diferente entre las especies del género Merluccius y las del género Chelidonichthys estudiadas. En las tres especies del género Merluccius, la proporción de superficie de la retina ocupada por el sistema fotópico decrece con el aumento de talla (Cap. 5, Fig. 9). En cambio, en el caso de Chelidonichthys

capensis, el sistema fotópico ocupa más superficie con el crecimiento (Cap. 6, Fig. 11). Este diferente desarrollo del conjunto de los dos sistemas de fotorreceptores se relaciona con las diferencias de distribución batimétrica. Chelidonichthys capensis, aunque habita fondos más profundos a medida que crece, no alcanza normalmente profundidades mayores de 250 m (Cap. 3, Fig.5), mientras que las especies del género Merluccius (y en especial M. paradoxus), presentan un cambio más acentuado de su distribución batimétrica con el crecimiento (Cap. 3, Fig. 2). Las especies del género Chelidonichthys se encuentran durante toda su vida en profundidades con suficiente iluminación para el funcionamiento del sistema fotópico, mientras que en el género Merluccius, las mayores profundidades ocupadas con el crecimiento hacen que el sistema fotópico no se desarrolle tanto y el sistema escotópico tenga progresivamente mayor importancia debido a los menores niveles de iluminación.

En todas las especies estudiadas, los conos aumentan de tamaño con el crecimiento del individuo. Este mayor tamaño incrementa su capacidad fotorreceptora y supone una adaptación a los menores niveles de luz de los hábitats más profundos (Meer & Anker, 1984, 1986).

El único caso de cambio del mosaico de conos durante el crecimiento se observa en Trachurus trachurus. En esta especie, con el aumento de talla se produce la pérdida de los

conos simples. La desaparición de este tipo celular permite el cambio de una estructura organizada en mosaico cuadrado (conos simples y dobles) a una disposición en filas de los conos dobles.

La pérdida de conos simples y el paso a un mosaicos de filas de conos dobles ya se ha encontrado en otros teleósteos marinos (Boehlert, 1978), y se ha relacionado con un cambio de hábitos pelágicos a bentónicos. Esta explicación en el caso de Trachurus trachurus debería investigarse con más detalle, ya que no parece observarse un claro cambio de hábitat con la edad. No obstante, este cambio en la estructura de la retina supone un aumento claro de sensibilidad visual, con las consiguientes ventajas para mantener una estructura de cardúmenes a menores niveles de luz y detección visual de las presas.

En Chelidonichthys capensis se observa un caso de adaptación a menores niveles de iluminación similar al de Trachurus trachurus. En C. capensis, sin embargo, no ocurre una desaparición de los conos simples, sino que el mosaico de conos cambia por los movimientos retinomotores. Así, en los individuos que se encuentran a mayor profundidad, los conos simples se desplazan hacia el epitelio pigmentario, separándose del plano donde se encontraban conjuntamente con los conos dobles. Estos últimos pasan a formar un mosaico de filas paralelas.

En el sistema escotópico, la generación de bastones en toda la superficie de la retina permite que la densidad de éstos por unidad de área se mantenga dentro de un rango bastante estable a lo largo del crecimiento. Ello puede suponer una mayor sensibilidad del sistema fotópico.

El incremento de la longitud de los segmentos externos de los bastones (donde se halla el pigmento visual) con la talla, aumenta la sensibilidad (Bassi, 1986; Powers et al., 1988). Esta elongación de los segmentos externos se produce en todas las especies estudiadas, excepto en las especies del género Chelidonichthys y en Trachurus trachurus. Estas últimas especies son las que se encuentran a menor profundidad y muestran una actividad diurna más marcada.

La adaptación del sistema escotópico a medida que el pez se desplaza a mayor profundidad también puede observarse con el índice de sumación (Otten, 1981). El índice de sumación (número de fotorreceptores asociados a una célula ganglionar) aumenta con el crecimiento, con lo que el sistema escotópico puede detectar niveles menores de iluminación.

11.2.2. Diferencias interespecíficas

Las diferencias interespecíficas en la estructura del sistema visual se deben tanto a diferentes adaptaciones a las condiciones del medio como a diferencias filogenéticas.

El estudio y la comparación de especies de un mismo género, muy cercanas filogenéticamente, permite asumir que la mayor parte de las diferencias morfológicas pueden asociarse a adaptaciones al medio. Este es el caso de las conclusiones obtenidas en los Capítulos 5 y 6, al comparar especies de un mismo género (Merluccius y Chelidonichthys, respectivamente).

Las especies estudiadas presentan diferentes estructuras de conos, que corresponden a diferentes niveles de desarrollo del sistema fotópico y se asocian a diferencias en la distribución batimétrica (Engström, 1963; Boehlert, 1978; Meer & Anker, 1984; Meer, 1989).

Los mosaicos de conos simples y dobles organizados en cuadrados son típicos de especies que viven en ambientes bien iluminados (Chelidonichthys, Zeus y los individuos jóvenes de Trachurus). La pérdida de los conos simples, y los mosaicos de conos dobles organizados en filas paralelas son característicos de especies que se mueven en ambientes con menor nivel lumínico (Merluccius, Helicolenus, Trachurus).

Las especies del primer grupo (conos dobles y simples) son las que presentan un sistema más complejo, con mayor densidad de conos. En las especies que tienen que afrontar niveles más bajos de iluminación (conos dobles en filas), la densidad de conos es menor y la característica más desarrollada es el tamaño de las células.

El sistema escotópico está más desarrollado en las especies con un sistema fotópico menos complejo, relacionándose claramente con las especies que presentan una distribución más profunda. El desarrollo del sistema escotópico y la adaptación a niveles lumínicos inferiores se basa en, como se ha dicho anteriormente, la densidad de los bastones, la longitud de sus segmentos externos y el índice de sumación.

El caso más evidente se encuentra entre las tres especies de Merluccius, donde M. paradoxus se diferencia claramente de M. capensis y M. merluccius tanto por el mayor desarrollo de su sistema escotópico como por su distribución batimétrica más profunda.

11.3. Relación entre la estructura de la retina y el comportamiento alimentario.

11.3.1. Variaciones intraespecíficas

El desarrollo de la estructura de la retina a lo largo del crecimiento de los individuos mejora las capacidades visuales de éstos. Como se ha visto en los capítulos anteriores, con el crecimiento se incrementan la agudeza visual, la sensibilidad del sistema fotópico y la del escotópico (ver sección 11.1).

El aumento de la agudeza visual (aumento de la densidad de conos por unidad de ángulo visual), supone el poder detectar una posible presa de un determinado tamaño a mayor distancia (Hairston et al., 1982; Li et al., 1985).

El incremento de la agudeza va acompañado de un aumento de la sensibilidad del sistema fotópico (aumento del tamaño de los conos) (Meer & Anker, 1984; Williamson & Keast, 1988).

El efecto conjunto de la mejora de las dos funciones supone para el depredador:

- el aumento del volumen del campo visual, con lo que puede rastrear más espacio para un mismo intervalo de tiempo
- la posibilidad de detectar posibles presas en condiciones de iluminación menores, lo que implica la posibilidad de explotación de hábitats menos luminosos y también la prolongación del tiempo de actividad trófica diario dependiendo de las capacidades visuales.

El incremento de sensibilidad del sistema escotópico contribuiría también a la mejora del conjunto de capacidades del sistema visual.

Este incremento en la capacidad visual puede contribuir al progresivo cambio de dieta que se observa en las especies a medida que crecen. Así, la mayor capacidad visual facilita

la detección de las presas más móviles, como peces y cefalópodos, que aumentan su proporción en la dieta a medida que el depredador aumenta de talla (Roel & Macpherson, 1988).

Un caso particular de comportamiento alimentario donde la mejora del sistema visual con el crecimiento supone una ventaja para el depredador es el canibalismo detectado en el género Merluccius (ver Sección 5.3).

11.3.2. Diferencias interespecíficas

Las diferentes especies estudiadas pueden agruparse según el tipo de mosaicos de conos que presentan y relacionar la complejidad de éstos con su comportamiento alimentario.

Lophius upsicephalus es la única especie que no presenta ningún tipo de disposición regular de los conos en la superficie de la retina. Es la especie que presenta en general una retina menos desarrollada.

Este escaso desarrollo del sistema visual se relaciona con el comportamiento sedentario y estático de esta especie. Su comportamiento depredador se limita a la técnica de acecho estático, no presentando ningún tipo de selectividad frente a las presas disponibles (Gordoa & Macpherson, 1990).

El resto de especies posee una estructura regular del sistema fotópico, diferenciándose dos grupos, los que poseen

mosaicos de conos dobles en filas y los que presentan mosaicos de conos dobles y simples en cuadrados.

La organización de los conos en distribuciones regulares en la superficie de la retina es una característica de especies con altas capacidades visuales: los mosaicos cuadrados se encuentran normalmente en especies depredadoras muy dependientes de la visión y que habitan en aguas poco profundas, mientras que los mosaicos de filas son más comunes entre las especies que forman cardúmenes y las que se encuentran en condiciones con menor intensidad de luz (Engström, 1963; Meer & Anker, 1984; Wagner, 1990).

Al primer grupo pertenecen las tres especies del género Merluccius, Helicolenus dactylopterus y Trachurus trachurus. El mosaico de conos en filas es característico de especies que viven en condiciones de luz limitadas, aunque suficientes para el funcionamiento del sistema fotópico (Boehlert, 1978; Meer, 1989).

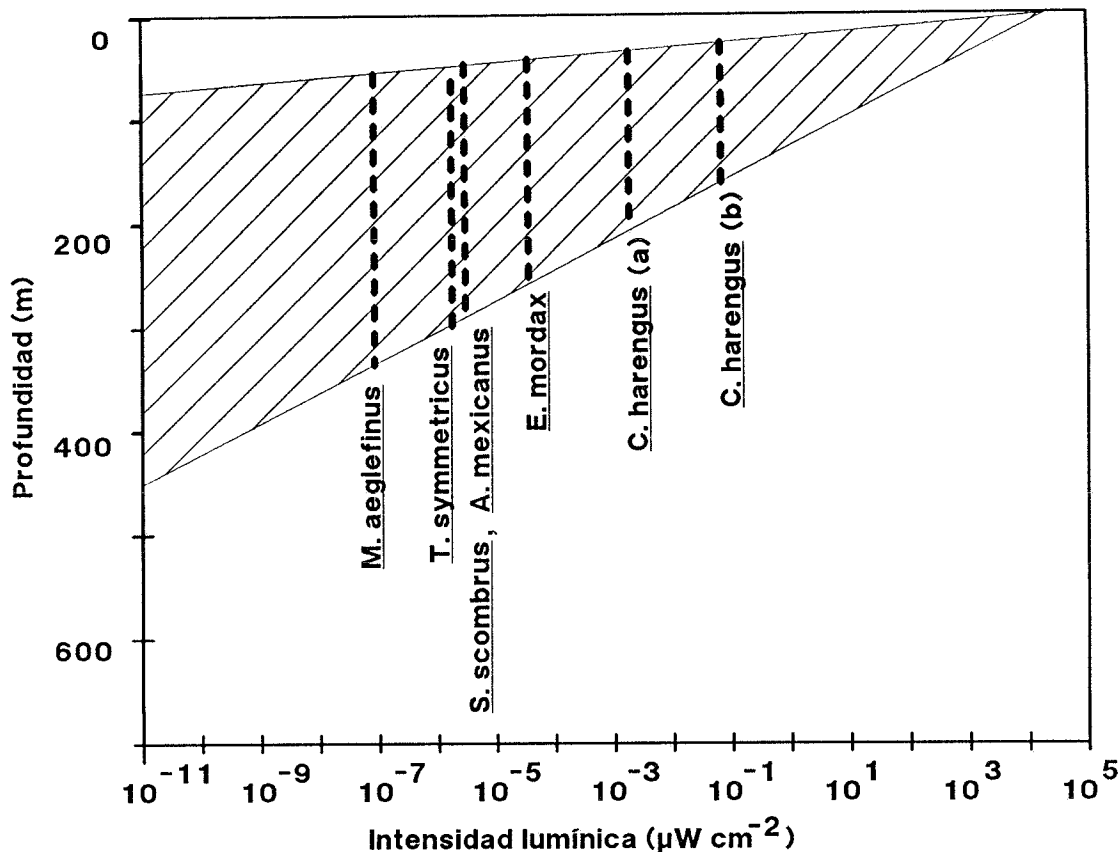
Trachurus trachurus es un típico formador de cardúmenes, y el cambio observado durante el crecimiento en su estructura retiniana indica un claro aumento de su sensibilidad visual. Esto está relacionado con el progresivo aumento de profundidad en su distribución a medida que crece y con el cambio de dieta (eufausiáceos en los individuos pequeños y mictófidos en los mayores) (Macpherson, 1983).

Las dos especies del género Merluccius del Atlántico SE, también forman agregaciones (Gordoá & Duarte, 1990) (no se conoce el comportamiento de M. merluccius). La estructura de la retina (mosaico de filas de conos) puede contribuir a la formación y el mantenimiento de estas agregaciones. El desarrollo de ambos sistemas de fotorreceptores en Merluccius se relaciona también con su tipo de alimentación.

La visión y la línea lateral son los dos mecanismos sensoriales que intervienen principalmente en la formación y mantenimiento de cardúmenes (Partridge & Pitcher, 1980; Blaxter & Batty, 1990). A partir de medidas obtenidas por otros autores en estudios de comportamiento en diferentes especies se puede establecer un rango de niveles de iluminación en el que la visión tiene un claro papel en el mantenimiento de las agregaciones (Fig. 3).

Así, en el caso de Trachurus trachurus y las dos especies del género Merluccius del Atlántico SE, la formación de cardúmenes puede explicarse en parte por la acción del sistema visual (Fig. 3).

El sistema visual también puede contribuir a la detección de redes de arrastre y al desarrollo de un comportamiento evasivo, como se ha observado en otras especies (Fig. 3) (Blaxter & Parrish, 1965; Glass & Wardle, 1989).



Nivel lumínico mínimo para el mantenimiento de la estructura del cardumen:

Trachurus symmetricus, a partir de Hunter (1968).

Scomber scombrus, a partir de Glass et al. (1986).

Astyanax mexicanus, a partir de John (1964).

Engraulis mordax, a partir de Hunter & Nicholl (1985).

Melanogrammus aeglefinus Nivel mínimo de iluminación para el mantenimiento de la estructura del cardumen y para la reacción evasiva ante la detección visual de una red de arrastre (Glass & Wardle, 1989).

Clupea harengus (a): nivel mínimo de iluminación para la reacción evasiva ante la detección visual de una red de arrastre; (b): nivel mínimo de iluminación para el mantenimiento de la estructura del cardumen (Blaxter & Parrish, 1965).

Fig. 3. Niveles mínimos de iluminación para el mantenimiento de la estructura del cardumen mediante la participación del sistema visual. Los datos corresponden a estudios de comportamiento realizados en seis especies de teleosteos a diferentes niveles de iluminación.

Estos niveles mínimos de iluminación para el mantenimiento del cardumen se representan en el gráfico junto a los niveles de penetración de la luz en las aguas de Namibia, mostrando las profundidades teóricas de rotura/formación del cardumen. A partir de los mismos estudios se representan los niveles de iluminación en los que se comprobó que M. aeglefinus y C. harengus son capaces de detectar visualmente una red de arrastre e iniciar un movimiento evasivo.

Zeus capensis y las dos especies del género Chelidonichthys componen el segundo grupo, con mosaicos más complejos de conos dobles y simples.

Chelidonichthys es un predador que rastrea por el fondo, seleccionando a sus presas y aumentando con el crecimiento la proporción de presas más móviles en su dieta (Macpherson & Mas-Riera, 1987, 1990). Este comportamiento hace suponer que la visión debe actuar conjuntamente con un muy desarrollado sistema quimiorreceptor (Finger, 1982).

Zeus capensis es la especie con un sistema fotópico más desarrollado, típico de un depredador que se basa mayoritariamente en la información del sistema visual. Su comportamiento alimentario corrobora esta afirmación, ya que es un depredador que se mueve por la columna de agua y captura a sus presas, mayoritariamente otros teleósteos, mediante un proceso de detección, acecho y ataque muy desarrollado (Macpherson, 1983).

12. CONCLUSIONES

12. Conclusiones

- En las 9 especies de teleósteos estudiadas, la estructura de la retina presenta un crecimiento continuo a lo largo de toda la vida del individuo.

El desarrollo de los dos sistemas de fotorreceptores, conos y bastones, incrementa la capacidad visual durante el crecimiento del individuo, reflejándose en un aumento de la agudeza visual y de la sensibilidad fotópica y escotópica.

- Dentro de cada especie, los cambios en la estructura de la retina, durante el crecimiento, se relacionan claramente con los cambios en su distribución batimétrica y en sus hábitos alimentarios.

El desplazamiento hacia hábitats más profundos a medida que crece un individuo está asociado a un aumento de la sensibilidad en los dos sistemas visuales, adaptándose progresivamente a los niveles más bajos de iluminación.

El aumento de la capacidad visual durante el crecimiento va asociado a los cambios ontogenéticos en los hábitos alimentarios. La mayor agudeza y sensibilidad suponen un aumento del campo visual y la capacidad de mantener una actividad predadora a intensidades lumínicas más bajas.

- El crecimiento de la estructura de la retina presenta importantes diferencias interespecíficas. El desarrollo de los dos sistemas de fotorreceptores es diferente según la especie.

- Las diferencias interespecíficas en la estructura de la retina también se relacionan con las distintas distribuciones batimétricas y los diferentes tipos de alimentación.

- Las especies estudiadas pueden clasificarse según la estructura de su sistema visual:

Zeus capensis es la especie con una organización del sistema fotópico más compleja, lo que implica una gran agudeza visual a niveles altos de luz.

Chelidonichthys capensis y C. queketti presentan también una estructura parecida del sistema fotópico, pero menos compleja que en la especie anterior.

Merluccius capensis, M. paradoxus, M. merluccius, Helicolenus dactylopterus y Trachurus trachurus presentan un sistema escotópico más desarrollado que las anteriores, a expensas de poseer un sistema fotópico menos complejo. Ello implica que estas especies están adaptadas a niveles más bajos de luz. La presencia de los dos sistemas de fotorreceptores les permite, asimismo, acceder a un amplio rango de hábitats de diferentes condiciones lumínicas.

Lophius upsicephalus es la especie con un sistema visual menos desarrollado. El sistema fotópico no presenta una disposición regular de los fotorreceptores, que son escasos. El sistema escotópico está algo más desarrollado, pero no llega a los niveles de las especies anteriores.

- Queda, por lo tanto, demostrado que la estructura de la retina en los teleósteos estudiados presenta una gran plasticidad, adaptándose continuamente a las condiciones del medio donde habita el individuo.

13. BIBLIOGRAFIA

13. Bibliografía.

- Ahlbert, I.B. (1969). The organization of the cone cells in the retina of four teleosts with different feeding habits (Perca fluviatilis L., Lucioperca lucioperca L., Acerina carnua L. and Coregonus albula L.). **Ark. Zool.**, 22: 445-481.
- Aho, A.C., K. Donner, C. Hyden, L.O. Larsen & T. Reuter (1988). Low retinal noise in animals with low body temperature allows high visual sensitivity. **Nature**, 334: 348-350.
- Ali, M.A. (1971). Les réponses rétinomotrices: caractères et mécanismes. **Vision Res.**, 11: 1225-1288.
- Ali, M.A. (1981). Adaptations rétiniennes aux habitats. **Rev. Can. Biol.**, 40(1): 3-17.
- Ali, M.A., M. Anctil & H.M. Mohideen (1968). Structure rétinienne et la vascularisation intraoculaire chez quelques poissons marins de la région de Gaspé. **Can. J. Zool.**, 46: 729-745.
- Ali, M.A. & M.A. Klyne (1985). Phylogeny and functional morphology of the vertebrate retina. **Fortschr. Zool.**, 30: 633-648.
- Ali, M.A. & H.J. Wagner (1975). Distribution and development of retinomotor responses. M.A. Ali (Ed.), **Vision in Fishes**, Plenum Press, New York. 836 pp.: 199-210.
- Anctil, M. (1969). Structure de la rétine chez quelques téléostéens marins du plateau continental. **J. Fish. Res. Bd Can.**, 26(3): 597-628.
- Barel, C.D.N. (1983). Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). **Neth. J. Zool.**, 33: 357-424.
- Barel, C.D.N., G.Ch. Anker, F. Witte, R.J.C. Hoogerhoud & T. Goldschmidt (1989). Constructional constraints and its ecomorphological implications. **Acta Morphol. Neerl.-Scan.**, 27: 83-109.
- Barlow, H.B. (1988). The termal limit of seeing. **Nature**, 334: 296-297.
- Bassi, C.J. & M.K. Powers (1986). Lengthened rod outer segments correlate with increased visual sensitivity in goldfish. **Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.**, 27(Supp.): 236.

- Blaxter, J.H.S. & R.S. Batty (1990). Herring behaviour in the light and dark. P.J. Herring A.K. Campbell M. Whitfield and L. Maddock (Eds.), **Light and life in the sea**, Cambridge University Press, Cambridge, 357 pp.: 209-220.
- Blaxter, J.H.S. & B.B. Parrish (1965). The importance of light in shoaling, avoidance of nets and vertical migration by herring. **J. Conseil**, 30: 40-57.
- Bock, W.J. (1990). From biologische anatomie to ecomorphology. **Neth. J. Zool.**, 40(1-2): 254-277.
- Boehlert, G.W. (1978). Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. **Science**, 202: 309-311.
- Bowmaker, J.K. (1990). Visual pigments of fishes. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), **The Visual System of Fish**, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 81-108.
- Browman, H.I., W.C. Gordon, B.I. Evans & W.J. O'Brien (1990). Correlation between histological and behavioral measures of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the white crappie (Pomoxius annularis). **Brain Behav. Evol.**, 35: 85-97.
- Caruso, J.H. (1986). Family No.101. Lophiidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York. 1047 pp.: 363-366.
- Clarke, G.L. & E.J. Denton (1962). Light and animal life. M.V. Hill (Ed.), **The Sea I. Physical oceanography**, Interscience, New York. 864 pp.: 456-468.
- Cohen, D.M. (1986). Family No.89. Merlucciidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York. 1047 pp.: 324-326.
- Collin, S.P. & J.D. Pettigrew (1989). Quantitative comparison of the limits on visual spatial resolution set by the ganglion cell layer in twelve species of reef teleosts. **Brain Behav. Evol.**, 34: 184-192.
- Darwin, C. (1859). **The Origin of the Species**. New American Library Edition [1958].
- Denton, E.J. (1990). Light and vision at depths greater than 200 m. P.J. Herring A.K. Campbell M. Whitfield and L. Maddock (Eds.), **Light and life in the sea**, Cambridge University Press, Cambridge, 357 pp.: 127-148.

- Douglas, R.H. & C.W. Hawryshyn (1990). Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), **The Visual System of Fish**, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 373-418.
- Doumenge, F. (1968). Hydrologie, biologie et pêche en Méditerranée occidentale. Soc. Languedoc. Géogr., Montpellier.
- Engström, K. (1961). Cone types and cone arrangement in the retina of some gadids. **Acta Zool. (Stockholm)**, 42: 227-243.
- Engström, K. (1963). Cone types and cone arrangements in teleosts retinae. **Acta Zool. (Stockholm)**, 44: 179-243.
- Eschmeyer, W.M. (1986). Family No.149. Scorpaenidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York, 1047 pp.: 463-478.
- Estrada, M. & C. Marrase (1987). Phytoplankton biomass and productivity off the Namibian coast. **S. Afr. J. mar. Sci.**, 5: 347-356.
- Fernald, R.D. (1985). Growth of the teleost eye: novel solutions to complex constraints. **Env. Biol. Fish.**, 13(2): 113-123.
- Fernald, R.D. (1988). Aquatic adaptations in fish eyes. J. Atema R.R. Fay A.N. Popper W.N. Tavolga (Eds.), **Sensory biology of aquatic animals**, Springer-Verlag, New York. 936 pp.: 435-466.
- Fernald, R.D. (1990). The optical system of fishes. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), **The visual system of fish**, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 45-62.
- Fernald, R.D. & S.E. Wright (1983). Maintenance of optical quality during crystalline lens growth. **Nature**, 301: 618-620.
- Fernald, R.D. & S.E. Wright (1985). Growth of the visual system of the African cichlid fish, H. burtoni: **Optics. Vision Res.**, 25: 155-161.
- Finger, T.E. (1982). Somatotopy in the representation of the pectoral fin and free fin rays in the spinal cord of the sea robin, Prionotus carolinus. **Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole**, 163: 154-161.
- Fox, L.R. (1975). Cannibalism in natural populations. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 6: 87-106.

- Glass, C.W. & C.S. Wardle (1989). Comparison of the reactions of fish to a trawl gear, at high and low light intensities. **Fish. Res.**, 7(3): 249-266.
- Glass, C.W., C.S. Wardle & W.R. Mojsiewicz (1986). A light intensity threshold for schooling in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*. **J. Fish Biol.**, 29(Supp.A): 71-81.
- Goldsmith, T.H. (1990). Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. **Quart. Rev. Biol.**, 65(3): 281-322.
- Gordoa, A.C. & C. Duarte (1990). The size dependent spatial distribution of hake (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*) in Namibian waters. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, (en prensa)
- Gordoa, A.C. & E. Macpherson (1990). Daily variation in the feeding activity and catchability of cape hakes (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*) off Namibia. **Fish. Res.**, (enviado)
- Gordoa, A. & E. Macpherson (1990). Food selection by a sit-and-wait predator, the monkfish, *Lophius upsicephalus*, off Namibia (South West Africa). **Env. Biol. Fish.**, 27: 71-76.
- Guma'a, S.A. (1982). Retinal development and retinomotor responses in perch, *Perca fluviatilis* L.. **J. Fish Biol.**, 20: 611-618.
- Hairston, N.G., K.T. Li & S.S.Jr. Easter (1982). Fish vision and the detection of planktonic prey. **Science**, 218: 1240-1242.
- Heemstra, P.C. (1986). Family No.138. Zeidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York. 1047 pp.: 435-438.
- Heemstra, P.C. (1986). Family No.157. Triglidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York. 1047 pp.: 486-488.
- Hobson, E.S., W.N. McFarland & J.R. Chess (1981). Crepuscular and nocturnal activities of Californian nearshore fishes, with consideration of their scotopic visual pigments and the photic environment. **Fish. Bull.**, 79(1): 1-30.
- Ho, J.S. (1990). Phylogeny and biogeography of hakes (*Merluccius*; Teleostei): a cladistic analysis. **Fish. Bull.**, 88: 95-104.

- Hunter, J.R. (1968). Effects of light on schooling and feeding of jack mackerel Trachurus symmetricus. **J. Fish. Res. Bd Can.**, 25(2): 393-407.
- Hunter, J.R. & R. Nicholl (1985). Visual threshold for schooling in northern anchovy, Engraulis mordax. **Fish. Bull.**, 83: 235-242.
- Inada, T. (1981). Studies on the merlucciid fishes. **Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. (Shimizu)**, 18: 1-172.
- Jerlov, N.G. (1970). 2. Light. General introduction. O. Kinne (Ed.), **Marine Ecology 1(1)**, John Wiley, London. 681 pp.: 95-102.
- Jerlov, N.G. (1976). **Marine Optics**. Elsevier Oceanography Series No. 14, Elsevier, Amsterdam.
- Jerlov, N.G. (1977). Classification of sea water in terms of quanta irradiance. **J. Cons. int. Explor. Mer**, 37(3): 281-287.
- John, K.R. (1964). Illumination, vision, and schooling of Astyanax mexicanus. **J. Fish. Res. Bd Can.**, 21: 1453-1473.
- Johns, P.R. (1977). Growth of the adult goldfish eye. III. Source of the new retinal cells. **J. Comp. Neurol.**, 176: 343-358.
- Johns, P.A. (Raymond). (1982). The formation of photoreceptors in the growing retinas of larval and adult goldfish. **J. Neurosci.**, 2: 178-198.
- Johns, P.R. & S.S.Jr. Easter (1977). Growth of the adult goldfish eye. II. Increase in retinal cell number. **J. Comp. Neurol.**, 176: 331-342.
- Johns, P.R. & R.D. Fernald (1981). Genesis of rods in teleost fish retina. **Nature**, 293: 141-142.
- Kawamura, G., R. Tsuda, H. Kumai & S. Ohashi (1984). The visual cell morphology of Pagrus major and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. **Bull. Jap. Soc. scient. Fish.**, 50(12): 1975-1980.
- Kunz, Y.W. (1983). Diurnal changes of cone mosaic in a teleost retina. **Experientia**, 39: 1049-1050.
- Levine, J.S. & E.F.Jr. MacNichol (1982). Color vision in fishes. **Sc. Amer.**, 246: 108-117.

- Li, K.T., J.K. Wetterer & N.G. Hairston (1985). Fish size, visual resolution and prey selectivity. **Ecology**, 66: 1729-1735.
- Lleonart, J. (1990). La pesquería de Cataluña y Valencia: descripción global y planteamiento de bases para su seguimiento. Dirección General XIV C.E.E. 1622 pp. (mimeo)
- Lloris, D. (1986). Ictiofauna demersal y aspectos biogeográficos de la costa sudoccidental de Africa (SWA/Namibia). **Monogr. Zool. Mar.**, 1: 9-432.
- Locket, N.A. (1975). Some problems of deep-sea fish eyes. M.A. Ali (Ed.), **Vision in Fishes**, Plenum Press, New York, 836 pp.: 645-656.
- Locket, N.A. (1977). Adaptations to the deep-sea environment. F. Crescitelli (Ed.), **Handbook of sensory physiology, The visual system of vertebrates**, Springer-Verlag, Berlin 7/5: 67-192.
- Loew, E.R. & J.N. Lythgoe (1978). The ecology of cone pigments in teleost fishes. **Vision Res.**, 18: 715-722.
- Loew, E.R. & W.N. McFarland (1990). The underwater visual environment. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), **The visual system of fish**, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 1-44.
- Lombarte, A. (1990). Efectos ambientales y filogenéticos en la morfología del laberinto auditivo de los peces teleosteos. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona. 335 pp.
- Lyall, A.H. (1957). Cone arrangements in teleost retinae. **Quart. J. Micr. Sci.**, 98: 189-201.
- Lythgoe, J.N. (1980). Vision in fishes: Ecological adaptations. M.A. Ali (Ed.), **Environmental physiology of fishes**, Plenum Press, New York. 723 pp.: 431-445.
- Lythgoe, J.N. (1984). Visual pigment and environmental light. **Vision Res.**, 24: 1539-1550.
- Lythgoe, J.N. (1988). Light and vision in the aquatic environment. J. Atema R.R. Fay A.N. Popper W.N. Tavolga (Eds.), **Sensory biology of aquatic animals**, Springer-Verlag, New York. 936 pp.: 57-82.
- Macpherson, E. (1977). Estudio sobre las relaciones tróficas en peces bentónicos de la costa catalana. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, 369 pp.

- Macpherson, E. (1980). Algunos comentarios sobre el canibalismo en Merluccius capensis de la subárea 1. **Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish.**, 7(2): 217-222.
- Macpherson, E. (1981). Resource partitioning in a Mediterranean fish community. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 4: 183-193.
- Macpherson, E. (1983). Ecología trófica de peces en las costas de Namibia. **Res. Exp. Cient.**, 11: 81-137.
- Macpherson, E. & J. Mas-Riera (1987). Aspects of the life history of the gurnard Chelidonichthys capensis (Cuvier, 1829). **Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish.**, 14 Part II: 39-54.
- Macpherson, E. & J. Mas-Riera (1990). Feeding selectivity of the cape gurnard, Chelidonichthys capensis (Cuvier, 1829), off Namibia. **J. Appl. Ichthyol.**, (enviado)
- Macpherson, E. et al. (1990). Informe final de las campañas realizadas en aguas de Namibia. Instituto de Ciencias del Mar (C.S.I.C.), Barcelona, 1: 305 pp.
- Margalef, R. (1974). Ecología. Omega, Barcelona. 951 pp.
- Martin, P. (1989). Dinámica de la pesquería de arrastre en Catalunya. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona. 358 pp.
- Mas-Riera, J., A. Lombarte, A. Gordo & E. Macpherson (1990). Influence of Benguela upwelling on the structure of demersal fish populations off Namibia. **Mar. Biol.**, 104(2): 175-182.
- Matthiessen, L. (1882). Über die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kernzentrums der Krystalllinse und den Dimensionen des Auges bestehen. **Pflügers Arch ges Physiol**, 27: 510-523.
- Meer, H.J. Van Der (1989). Ecological significance of retinal receptor patterns in 4 sympatric Haplochromine cichlids. **Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sc. Zool. (Tervuren Belgique)**, 257: 51-55.
- Meer, H.J. Van Der & G.Ch. Anker (1984). Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven Haplochromine species (Teleostei, Cichlidae). **Neth. J. Zool.**, 34(2): 197-209.

- Meer, H.J. Van Der & G.Ch. Anker (1986). The influence of light deprivation on the development of the eye and retina in the cichlid Sarotherodon mossambicus (Teleostei). **Neth. J. Zool.**, 36(4): 480-498.
- Meyer-Rochow, V.B. & M.A. Klyne (1982). Retinal organization of the eyes of three nototheniid fishes from the Ross Sea (Antarctica). **Gegenbaurs morph. Jahrb. (Leipzig)**, 128(5): 762-777.
- Munk, O. (1965). Omosodius lowei Gunther, 1887. A bathypelagic deep-sea fish with an almost pure-cone retina. **Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.**, 128: 341-355.
- Munk, O. (1990). Changes in the visual cell layer of the duplex retina during growth of the eye of a deep-sea teleost, Gempylus serpens Cuvier, 1829. **Acta Zool. (Stockholm)**, 71: 89-95.
- Neave, D.A. (1984). The development of visual acuity in larval plaice (Pleuronectes platessa L.) and turbot (Scophthalmus maximus L.). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 78: 167-175.
- Nicol, J.A.C. (1978). 11. Bioluminescence and vision. P.J. Herring (Ed.), **Bioluminescence in action**, Academic Press, London/New York/San Francisco. 570 pp.: 367-398.
- Nicol, J.A.C. (1989). The eyes of fishes. Oxford University Press, Oxford. 308 pp.
- Northmore, D.P.M. (1977). Spatial summation and light adaptation in the goldfish visual system. **Nature**, 268: 450-451.
- O'Connell, C.P. (1963). The structure of the eye of Sardinops caerulea, Engraulis mordax and four other pelagic marine teleosts. **J. Morphol.**, 113: 287-329.
- Otten, E. (1981). Vision during growth of a generalized Haplochromis species: H. elegans Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). **Neth. J. Zool.**, 31(4): 650-700.
- Pankhurst, N.W. (1987). Intra- and interspecific changes in retinal morphology among mesopelagic and demersal teleosts from the slope waters of New Zealand. **Env. Biol. Fish.**, 19(4): 269-280.
- Pankhurst, N.W. (1989). The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. **Env. Biol. Fish.**, 26: 201-211.

- Partridge, B.L. & T.J. Pitcher (1980). The sensory basis of fish schools. *J. Comp. Physiol.*, 135: 315-325.
- Partridge, J.C. (1989). The visual pigments of deep-sea fishes: Ecophysiology and molecular biology. *Prog. Underwater Sci.*, 14: 17-31.
- Partridge, J.C. (1990). The colour sensitivity and vision of fishes. P.J. Herring A.K. Campbell M. Whitfield and L. Maddock (Eds.), *Light and life in the sea*, Cambridge University Press, Cambridge. 357 pp.: 167-184.
- Payne, A.I.L., B. Rose & R.W. Leslie (1987). Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the south african west coast marine environment . *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 5: 471-501.
- Pirlot, P. (1976). Morfología evolutiva de los cordados. Omega, Barcelona. 966 pp.
- Polyak, S.L. (1941). The retina. University of Chicago Press, Chicago.
- Potts, G.W. (1990). Crepuscular behaviour of marine fishes. P.J. Herring A.K. Campbell M. Whitfield and L. Maddock (Eds.), *Light and life in the sea*, Cambridge University Press, Cambridge, 357 pp.: 221-227.
- Powers, M.K., C.J. Bassi & P.A. Raymond (1988). Lighting conditions and retinal development in goldfish: absolute visual sensitivity? *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 29: 37-43.
- Powers, M.K. & P.A. Raymond (1990). Development of the visual system. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), *The visual System of Fish*, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 419-442.
- Prenski, L.B. (1980). The food and feeding behaviour of Merluccius capensis in Division 1.5 (with some observations on Division 1.4). *Colln scient. Pap. int. Commn SE. Atl. Fish.*, 7: 283-296.
- Ramón y Cajal, S. (1955). Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. II.. C.S.I.C., Madrid. 993 pp.
- Roel, B.A. & E. Macpherson (1988). Feeding of Merluccius capensis and M. paradoxus off Namibia. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 6: 227-243.
- Sivak, J.G. (1990). Optical variability of the fish lens. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), *The Visual System of Fish*, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 63-80.

- Smith, M.M. & P.C. Heemstra (1986). **Smith's sea fishes**. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), Springer-Verlag, Berlin-New York. 1047 pp.
- Smith-Vaniz, W.F. (1986). Family No.210. Carangidae. M.M. Smith and P.C. Heemstra (Eds.), **Smith's Sea Fishes**, Springer-Verlag, New York. 1047 pp.: 638-661.
- Svetovidov, A.N. (1986). Merluccidae. P.J.P. Whitehead M.-L. Bauchot J.-C. Hureau J. Nielsen E. Tortonese (Eds.), **Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean**, Unesco 2: 677-679.
- Tamura, T. & W.J. Wisby (1963). The visual sense of pelagic fishes, especially the visual axis and accommodation. **Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.**, 13: 433-448.
- Thomas, R.M. & F.H. Schuelein (1988). The shoaling behaviour of pelagic fish and the distribution of seals and gannets off Namibia as deduced from routine fishing reports, 1982-1985. **S. Afr. J. mar. Sci.**, 7: 179-191.
- Wagner, H.-J. (1975). Comparative analysis of the patterns of receptor and horizontal cells in teleost fishes. M.A. Ali (Ed.), **Vision in fishes**, Plenum Press, New York. 836 pp.: 517-524.
- Wagner, H.-J. (1990). Retinal structure of fishes. R.H. Douglas and M.B.A. Djamgoz (Eds.), **The visual system of fish**, Chapman and Hall, London. 526 pp.: 109-157.
- Walls, G.L. (1942). The vertebrate eye and its adaptative radiation. Hafner Publishing Co., New York. 785 pp.
- Williamson, M. & A. Keast (1988). Retinal structure relative to feeding in the rock bass (Ambloplites rupestris) and bluegill (Lepomis macrochirus). **Can. J. Zool.**, 66: 2840-2846.
- Witte, F., C.D.N. Barel & R.J.C. Hoogerhoud (1990). Phenotypic plasticity of anatomical structures and its ecomorphological significance. **Neth. J. Zool.**, 40(1-2): 278-298.

14. LAMINAS

LAMINA. 1

Merluccius capensis, 26 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles altos de iluminación.

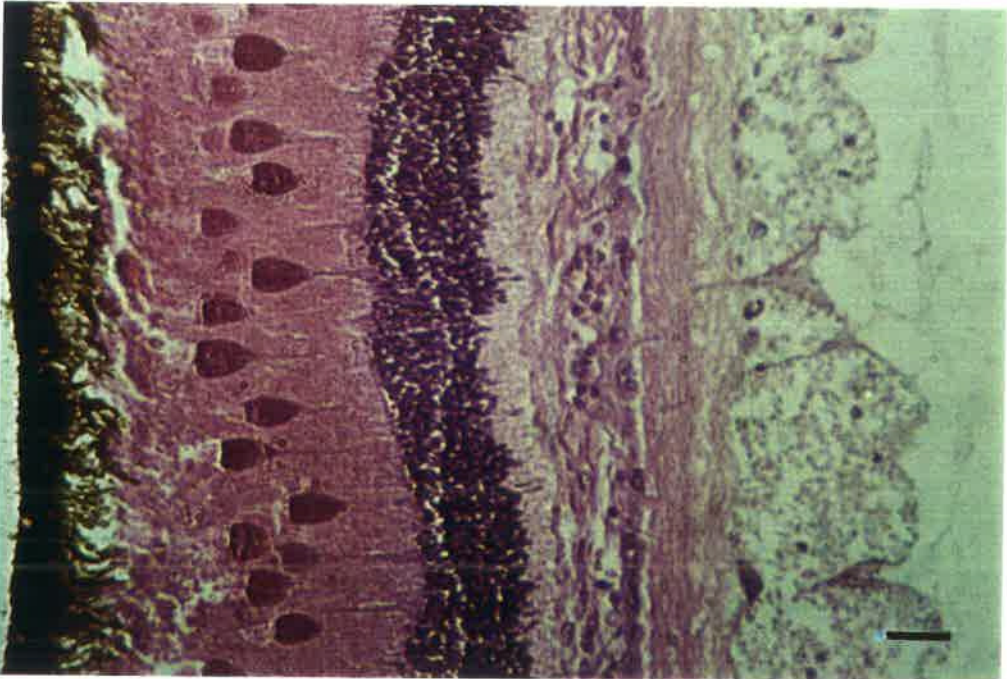
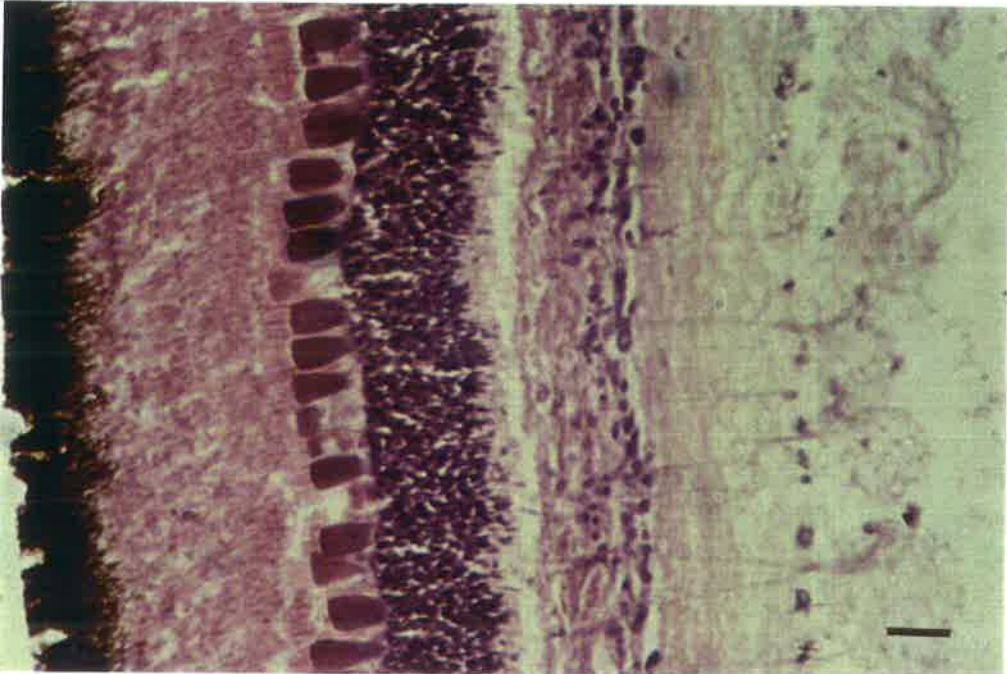
Merluccius capensis, 30 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles bajos de iluminación.

LAMINA 1



LAMINA. 2

Merluccius capensis, 44 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles bajos de iluminación.

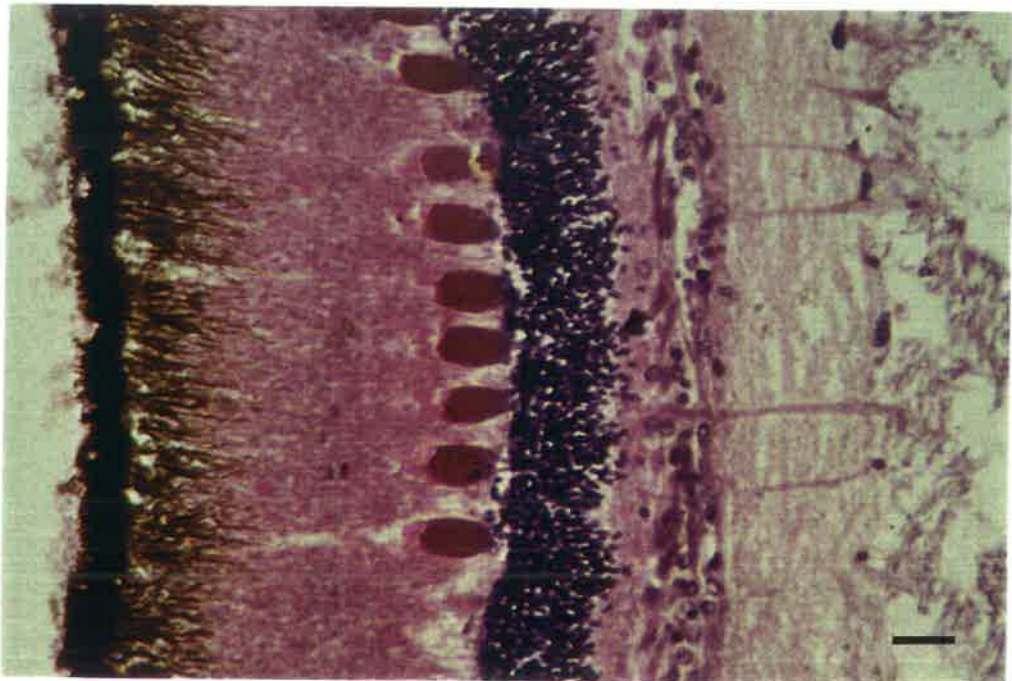
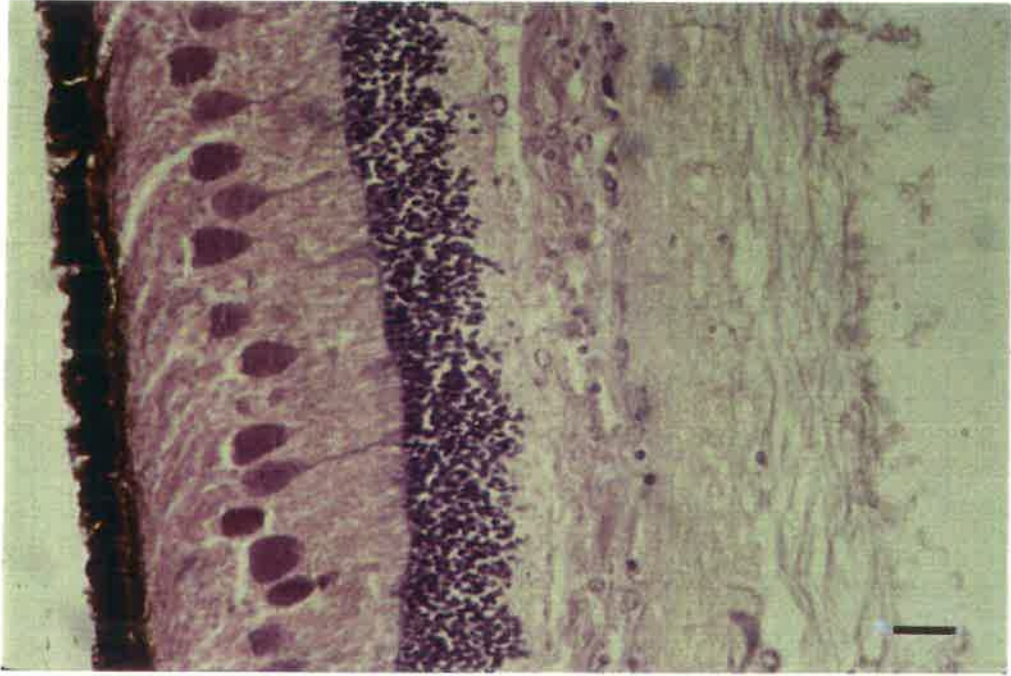
Merluccius capensis, 50 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles altos de iluminación.

LAMINA 2



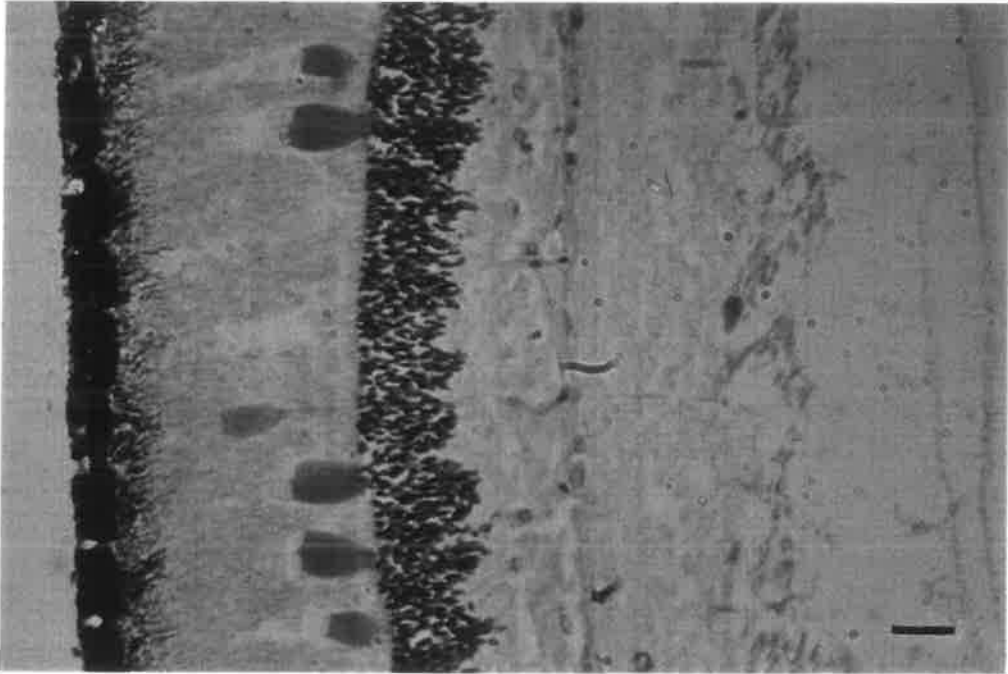
LAMINA. 3

Merluccius capensis, 80 cm LT. Región central.

Sección Transversal, x 400.

Escala = 20 μ m

LAMINA 3



LAMINA. 4

Merluccius capensis, 55 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μ m

Mosaico de conos dobles en filas paralelas.

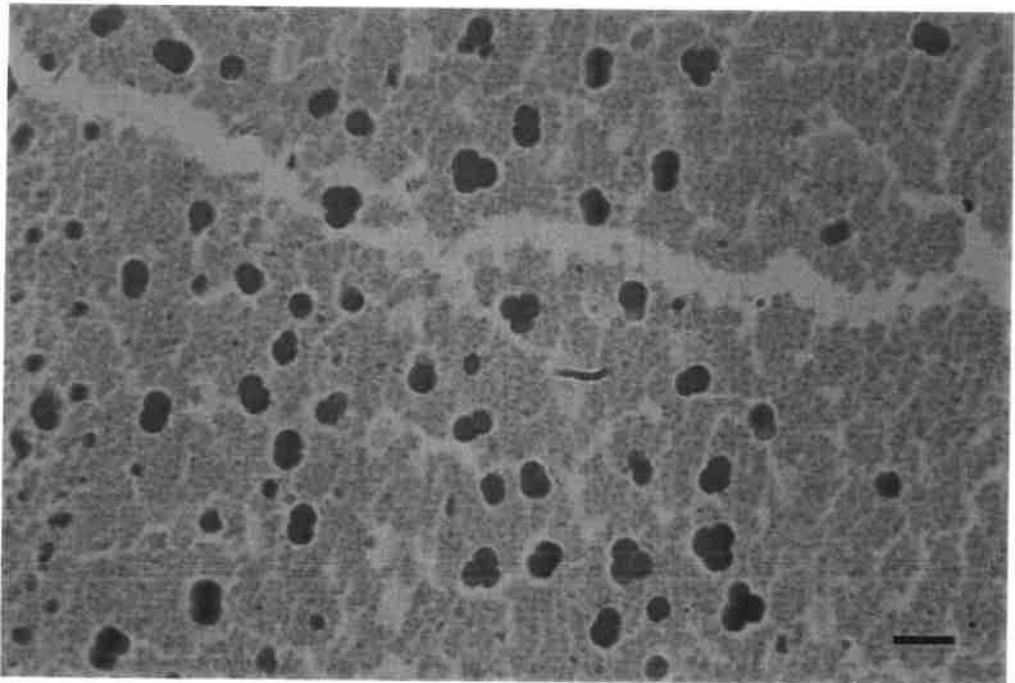
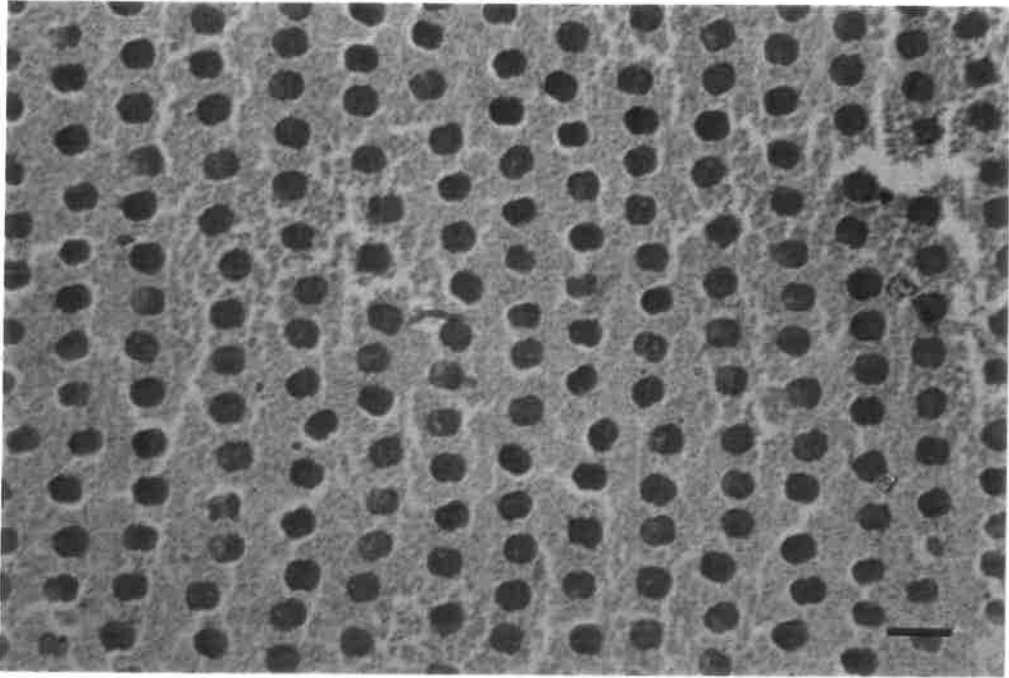
Merluccius capensis, 80 cm LT. Región central.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μ m

Mosaico no regular, con conos triples.

LAMINA 4



LAMINA. 5

Merluccius paradoxus, 16.5 cm LT.

Sección transversal, x 100.

Escala = 100 μm

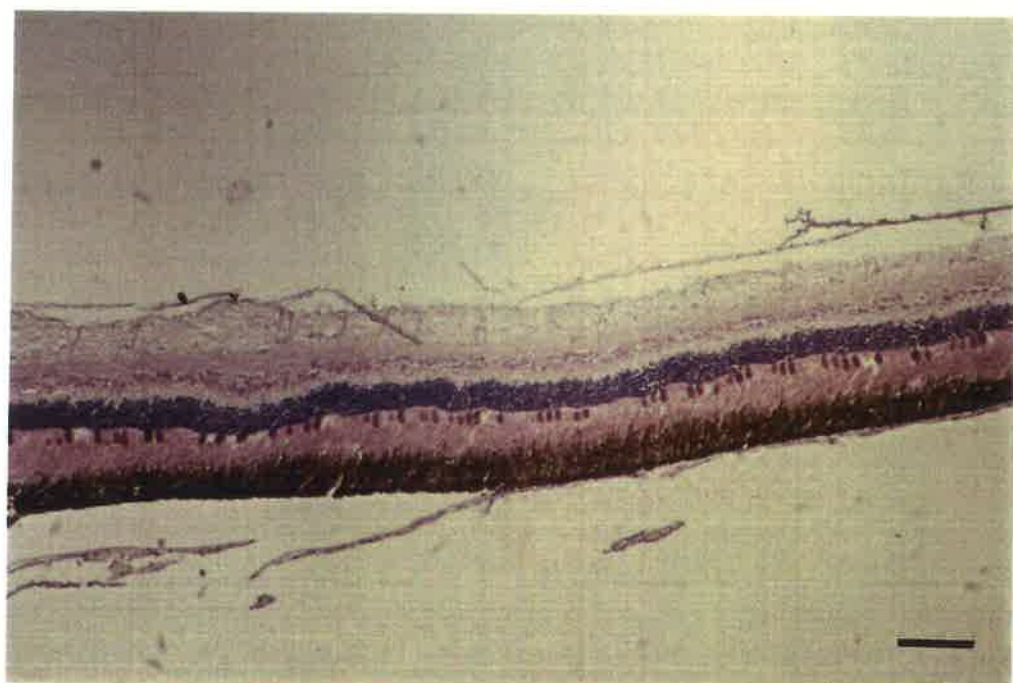
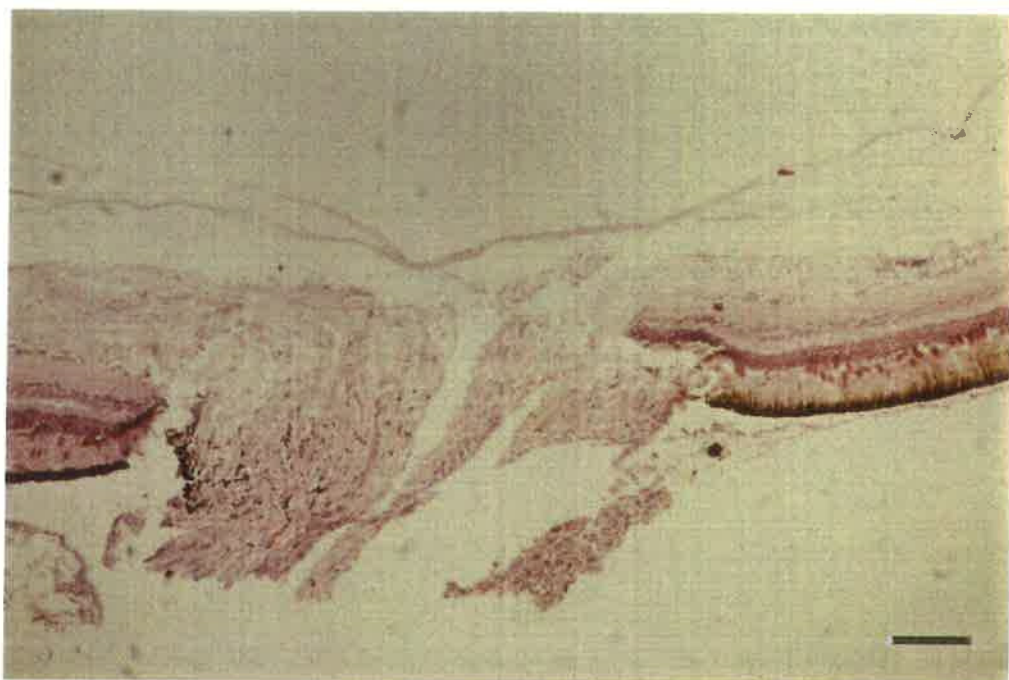
Retina adaptada a niveles bajos de luz en la región Dorsal (a la izquierda) y a niveles altos en la región Ventral (derecha).

Merluccius paradoxus, 31.5 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 100.

Escala = 100 μm

LAMINA 5



LAMINA. 6

Merluccius paradoxus, 55 cm LT. Región central.

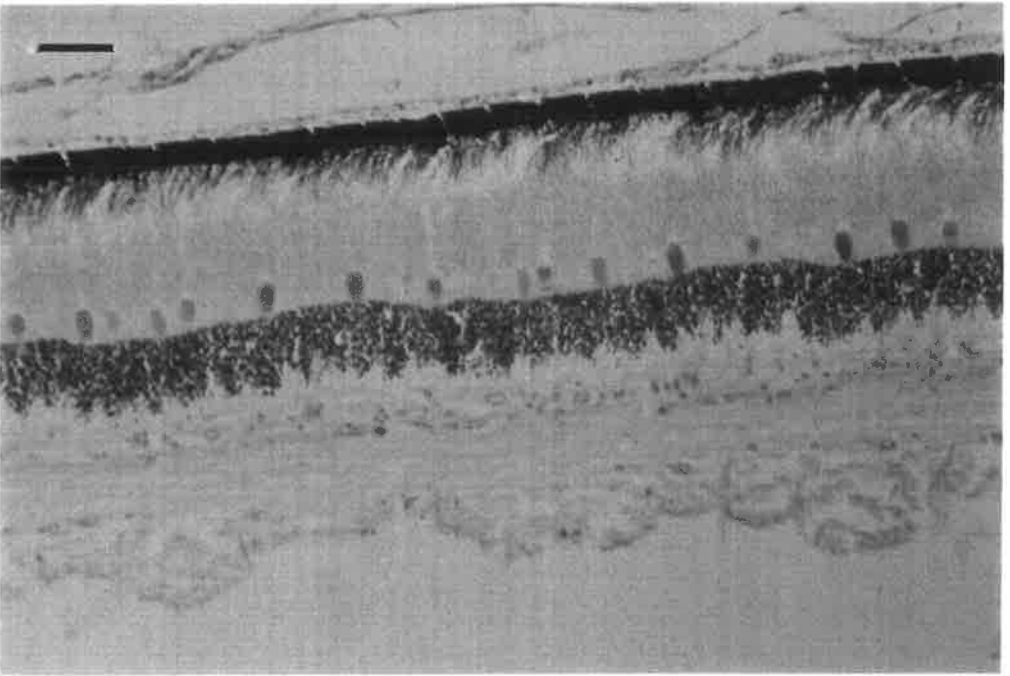
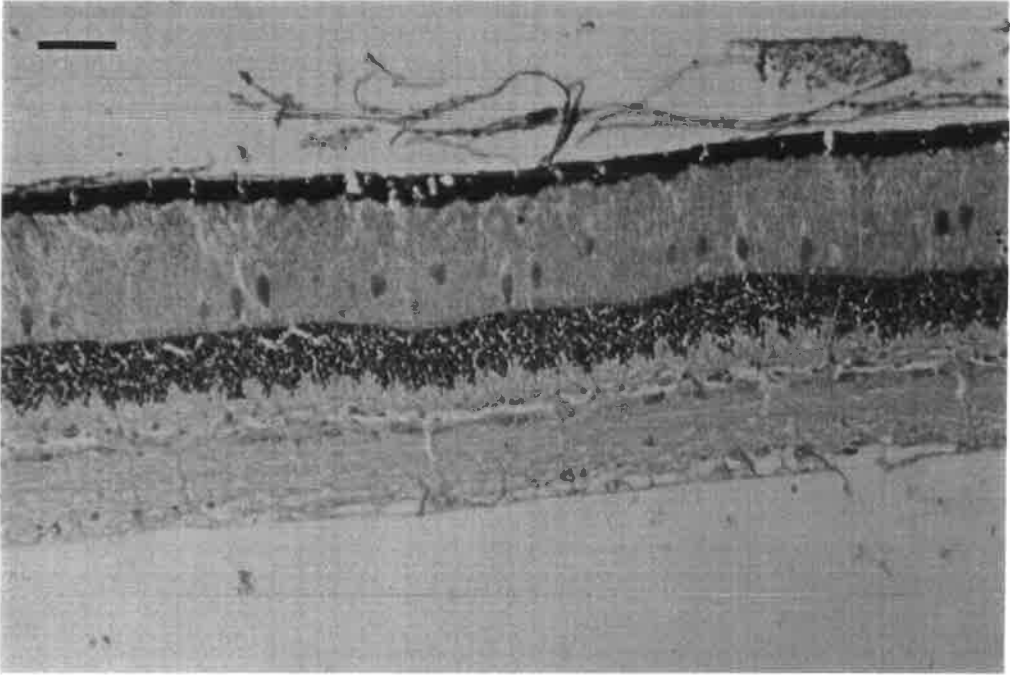
Sección transversal, x 200.

Escala = 50 μ m

Merluccius paradoxus, 55 cm LT. Región dorsal.

Sección transversal, x 200.

Escala = 50 μ m



LAMINA 6

LAMINA. 7

Merluccius paradoxus, 55 cm LT. Región central.

Sección tangencial, x 600.

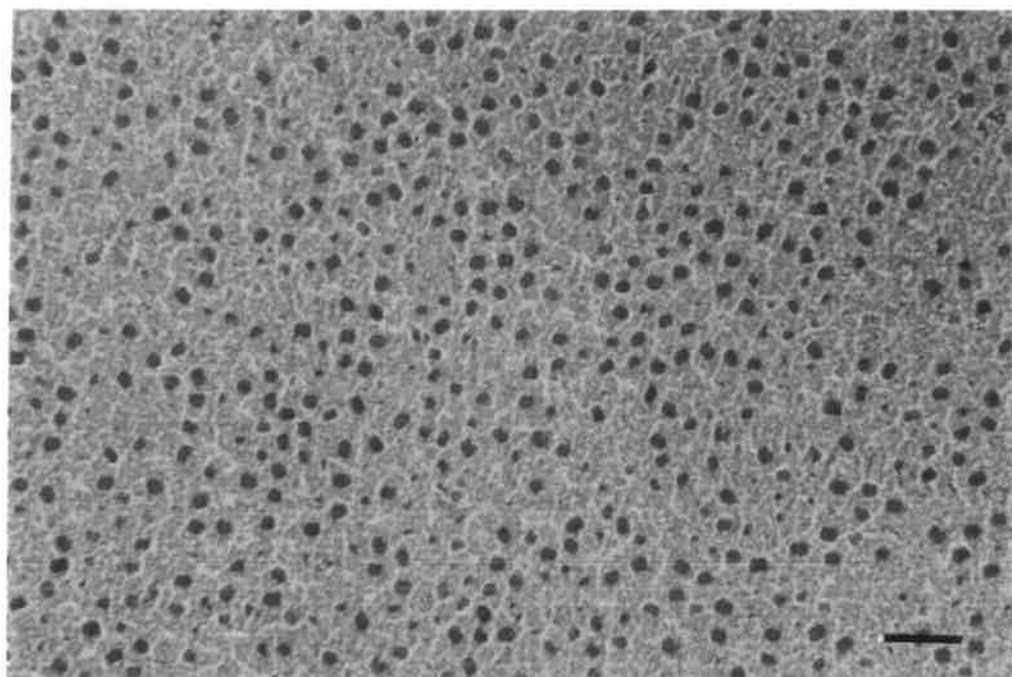
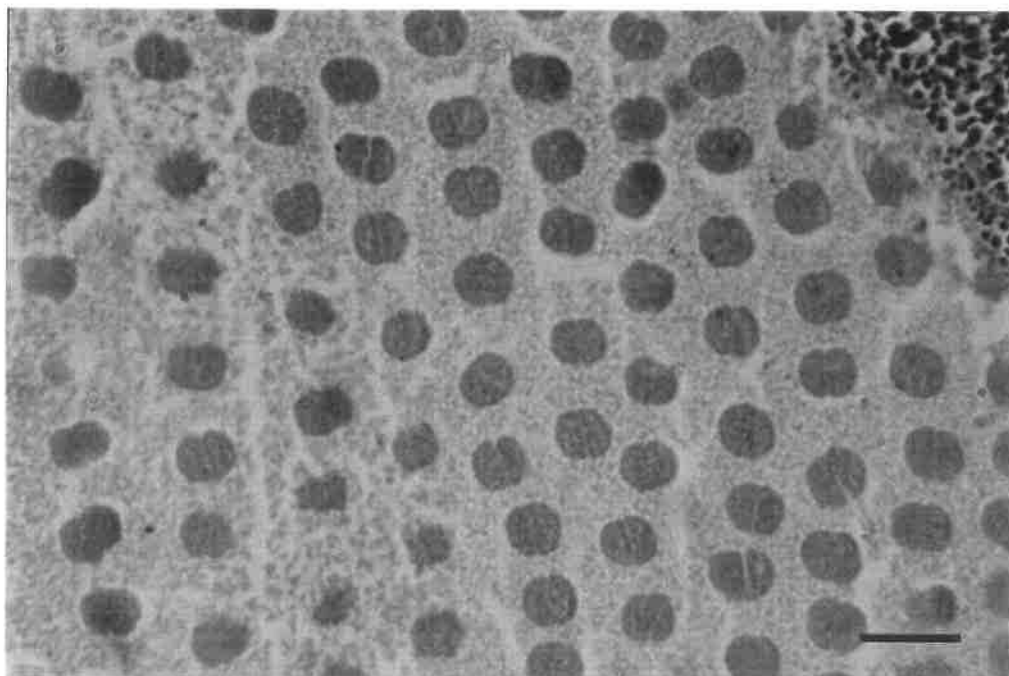
Escala = 20 μm

Merluccius paradoxus, 56 cm LT. Región dorsal.

Sección tangencial, x 200.

Escala = 50 μm

LAMINA 7



LAMINA. 8

Merluccius merluccius, 15 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

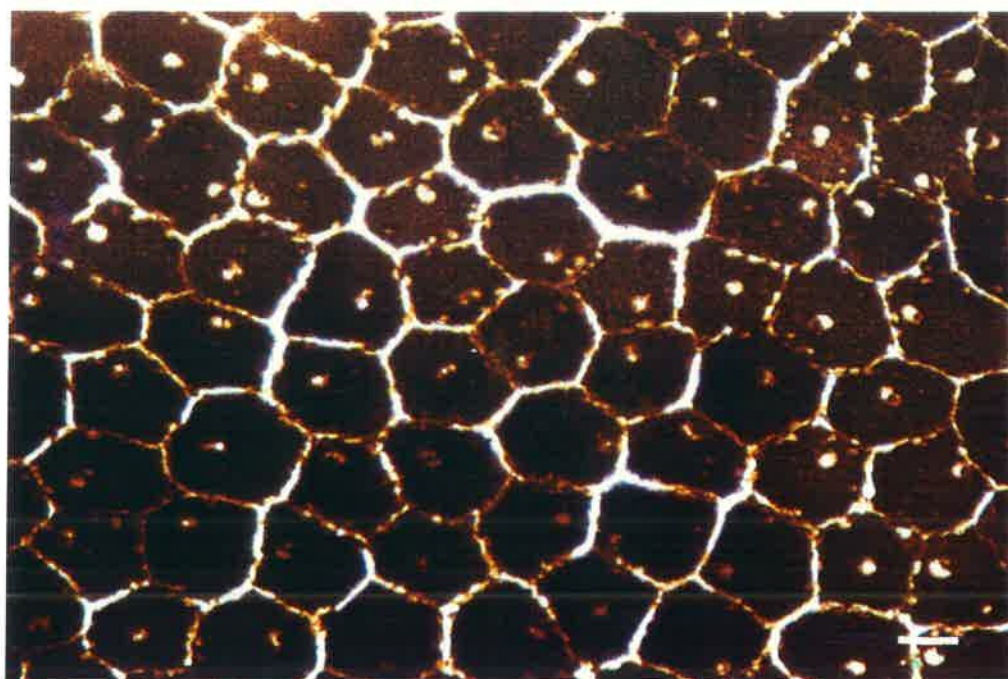
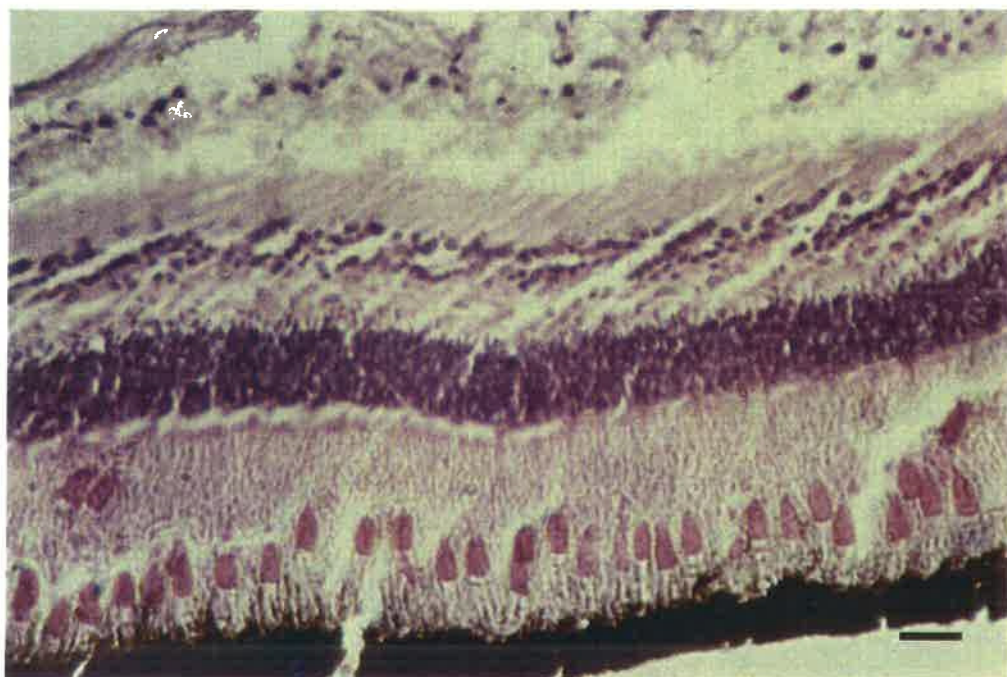
Merluccius merluccius, 69 cm LT. Región central.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μm

Células del epitelio pigmentario.

LAMINA 8



LAMINA. 9

Merluccius merluccius, 27.5 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles bajos de iluminación.

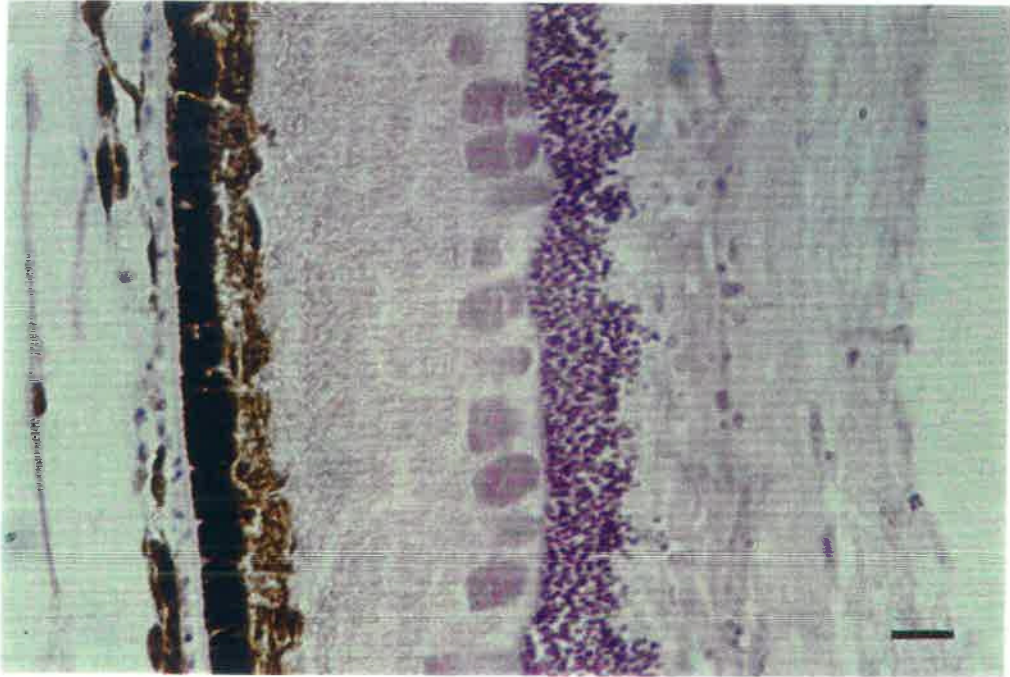
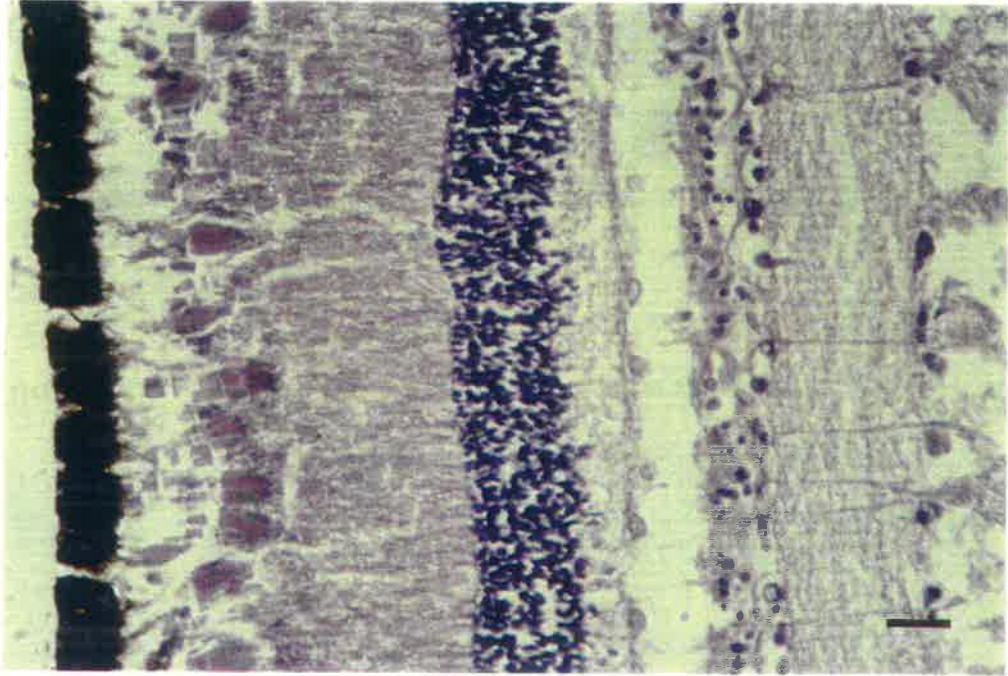
Merluccius merluccius, 69 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

Disposición a niveles altos de iluminación.

LAMINA 9



LAMINA. 10

Chelidonichthys capensis, 35.5 cm LT. Región posterior.

Sección transversal, x 200.

Escala = 50 μm

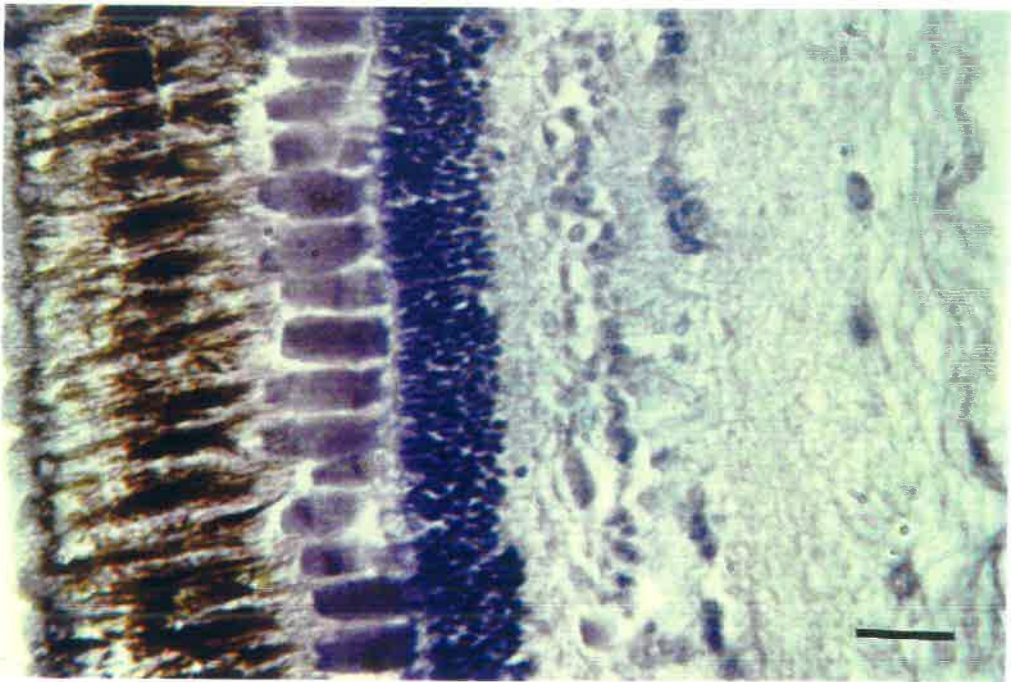
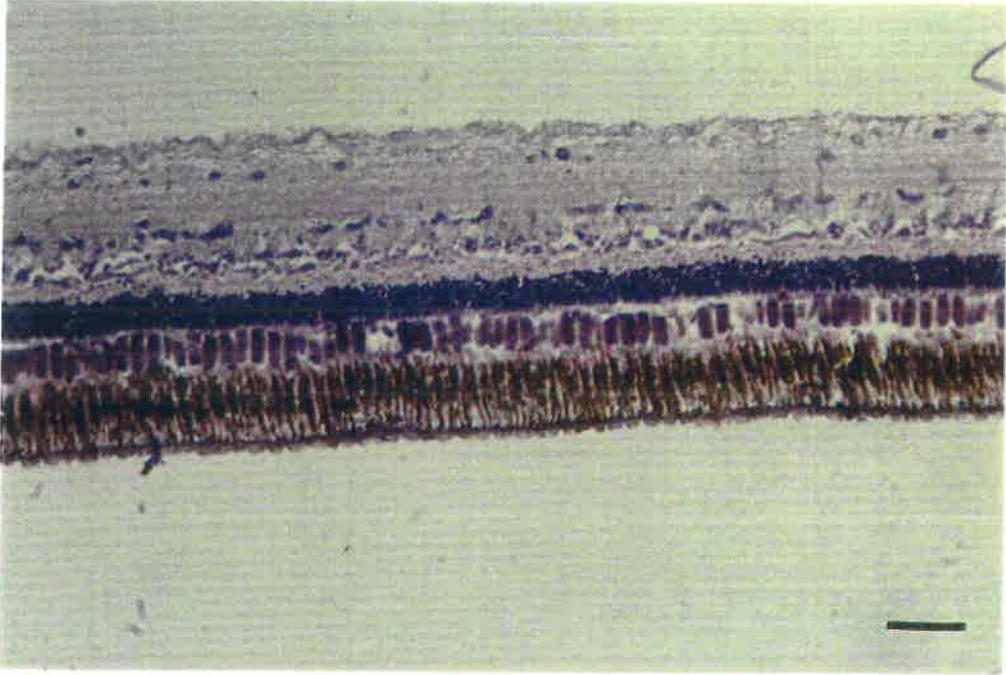
Retina adaptada a niveles altos de iluminación. El pigmento del epitelio recubre totalmente los segmentos externos de los bastones.

Chelidonichthys capensis, 35.5 cm LT. Región posterior.

Sección transversal, x 600.

Escala = 20 μm

LAMINA 10



LAMINA. 11

Chelidonichthys capensis, 45 cm LT. Región central.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μm

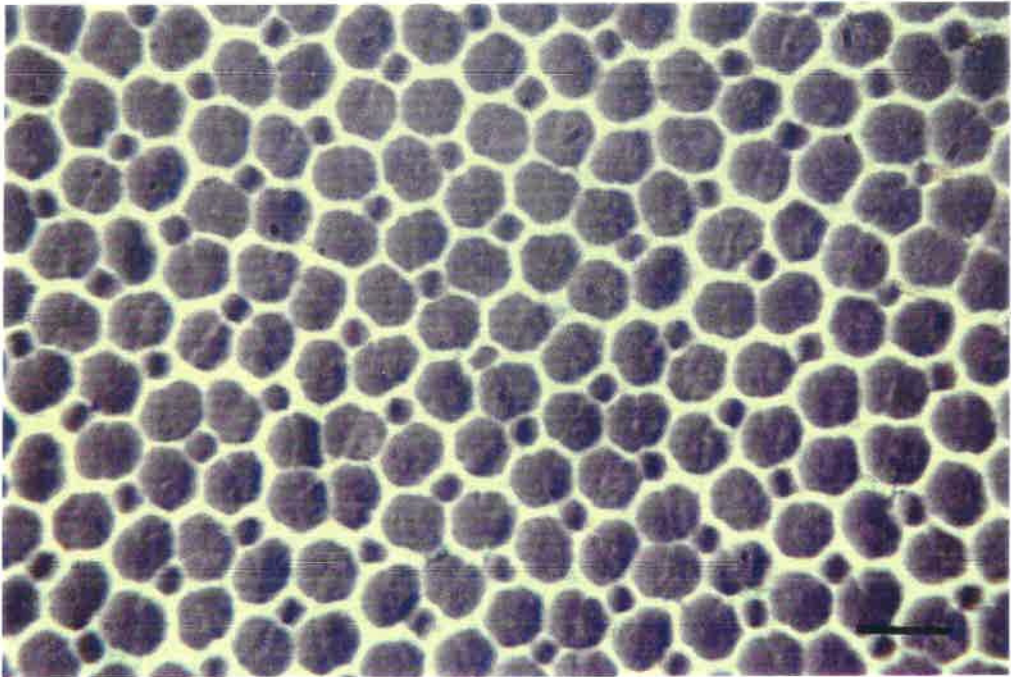
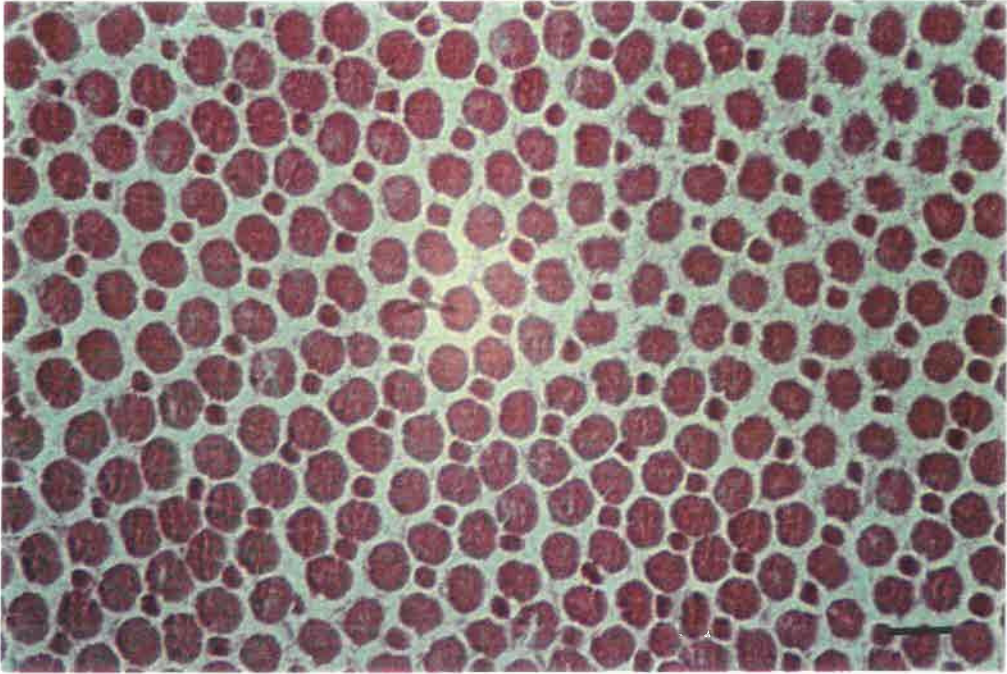
Mosaico cuadrado, con conos dobles y simples.

Chelidonichthys capensis, 45 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μm

LAMINA 11



LAMINA. 12

Chelidonichthys queketti, 25 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 200.

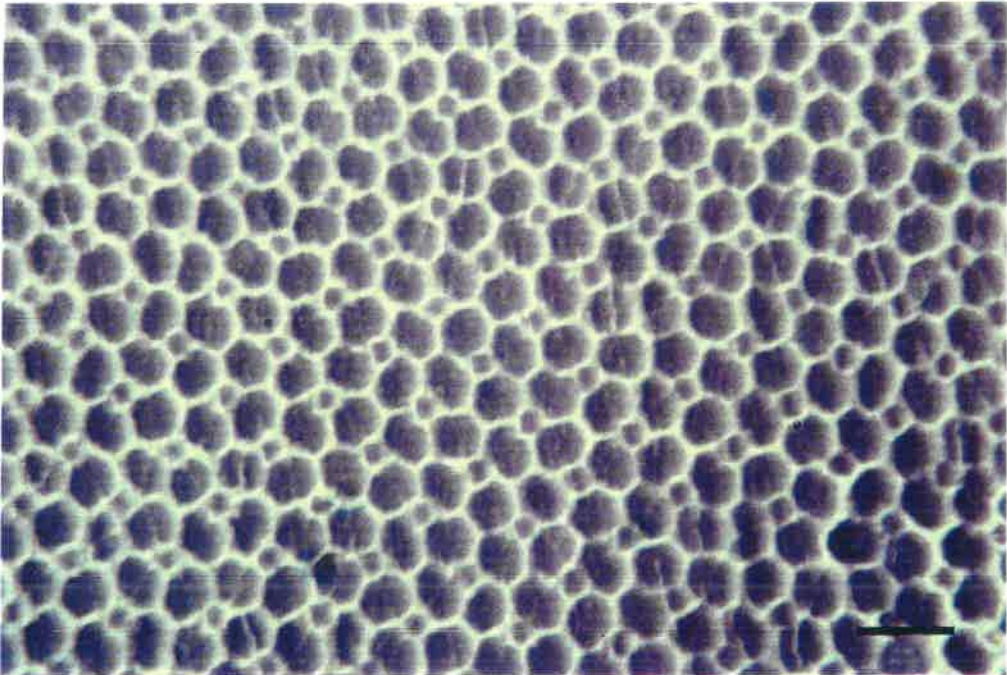
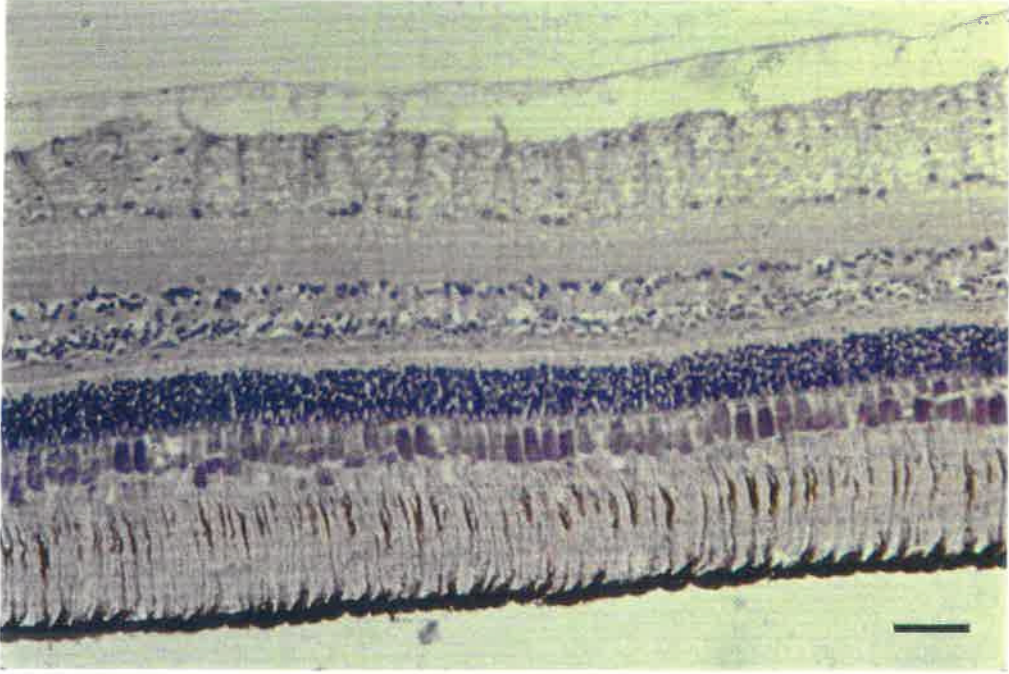
Escala = 50 μm

Chelidonichthys queketti, 25 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μm

LAMINA 12



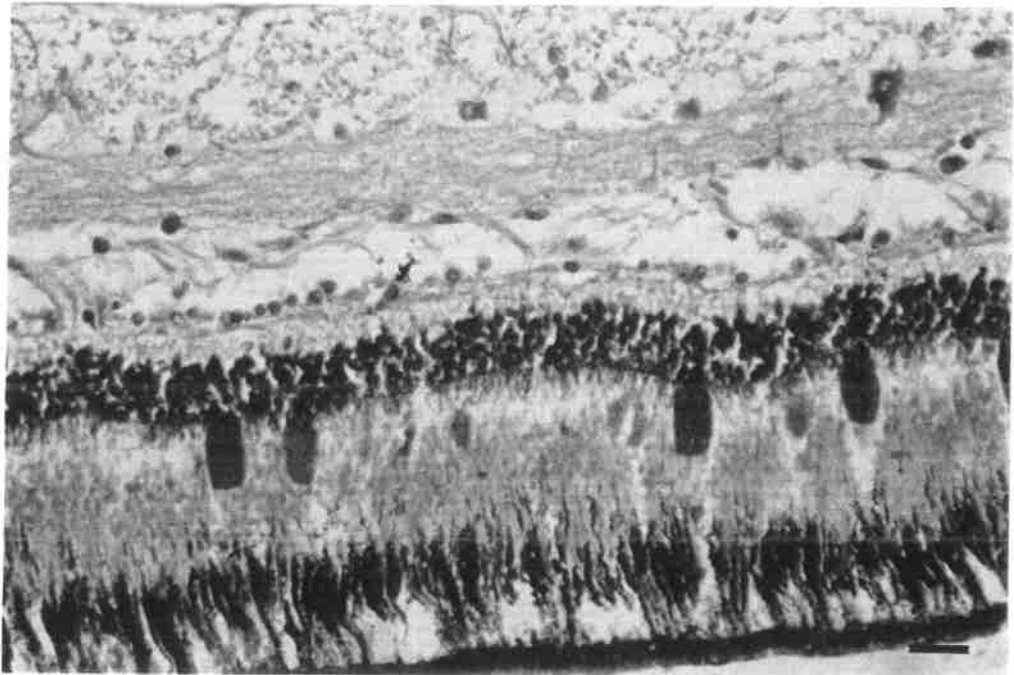
LAMINA. 13

Lophius upsicephalus, 50 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μ m

LAMINA 13



LAMINA. 14

Lophius upsicephalus, 80 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μm

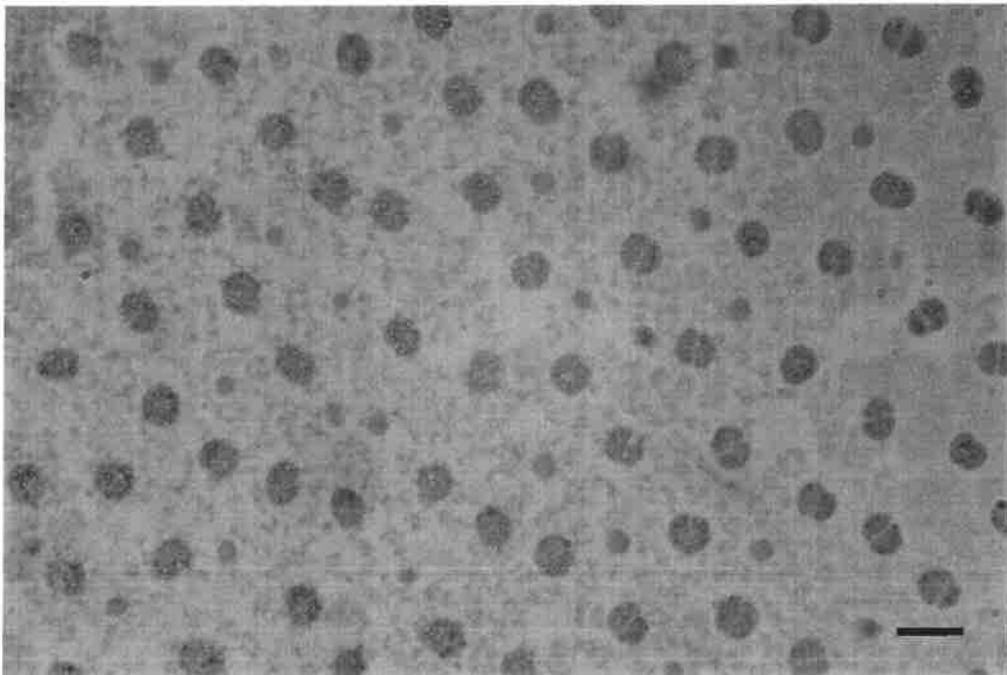
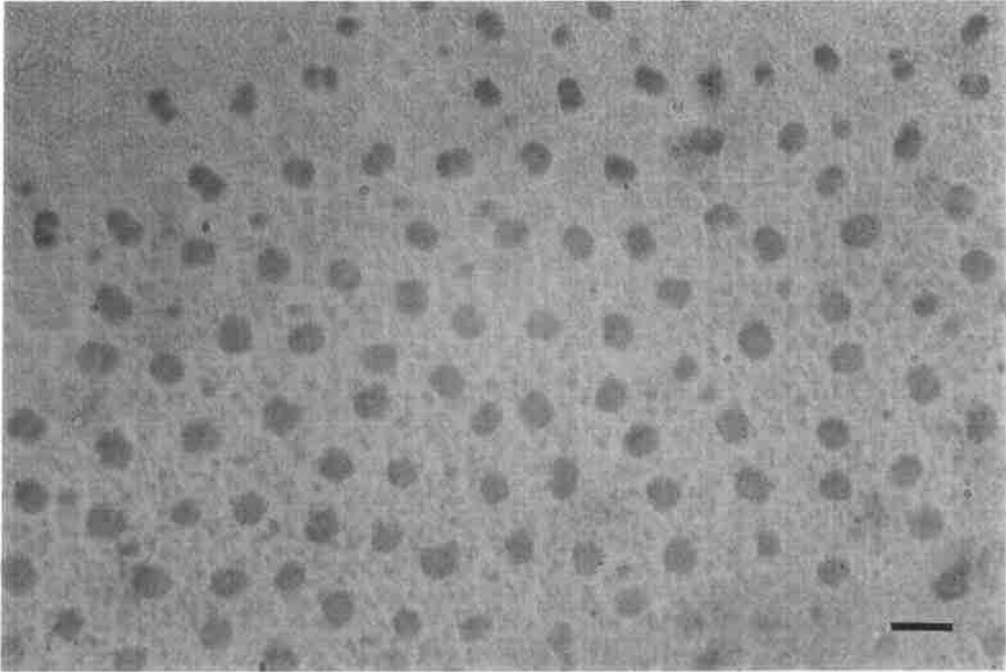
Mosaico no regular, con conos dobles y simples.

Lophius upsicephalus, 80 cm LT. Región posterior.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μm

LAMINA 14



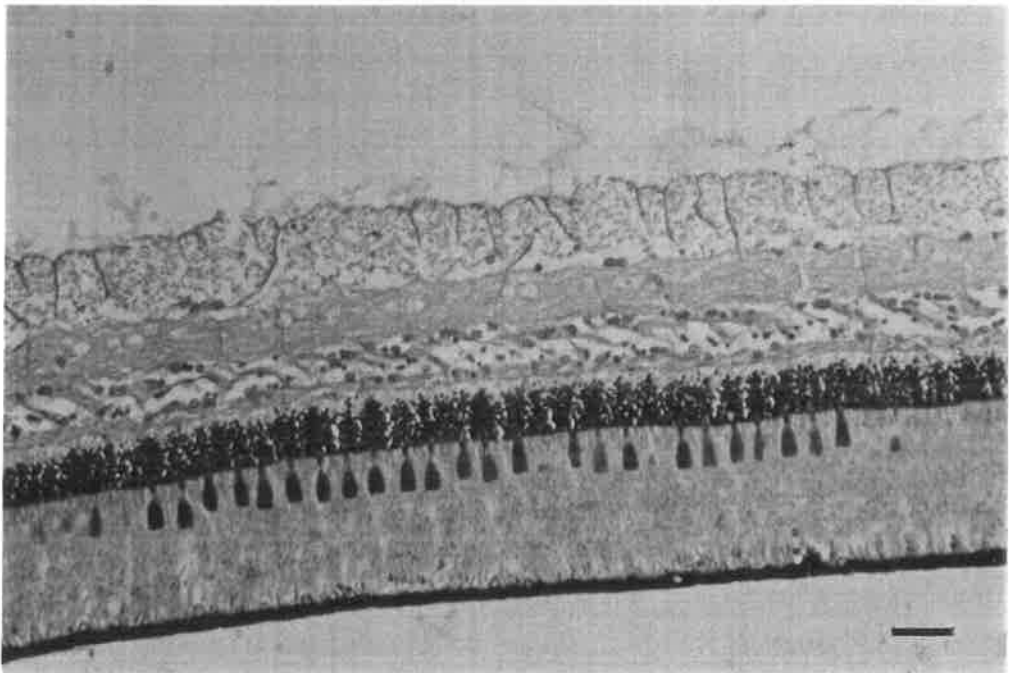
LAMINA. 15

Helicolenus dactylopterus, 31 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μ m

LAMINA 15



LAMINA. 16

Helicolenus dactylopterus, 21 cm LT. Región central.

Sección tangencial, x 600.

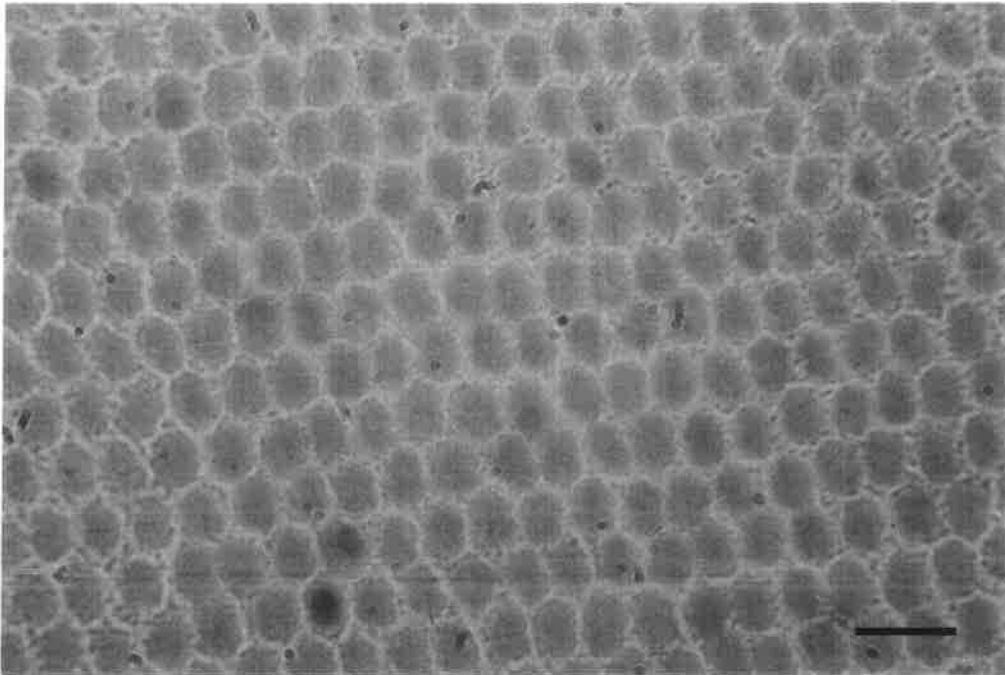
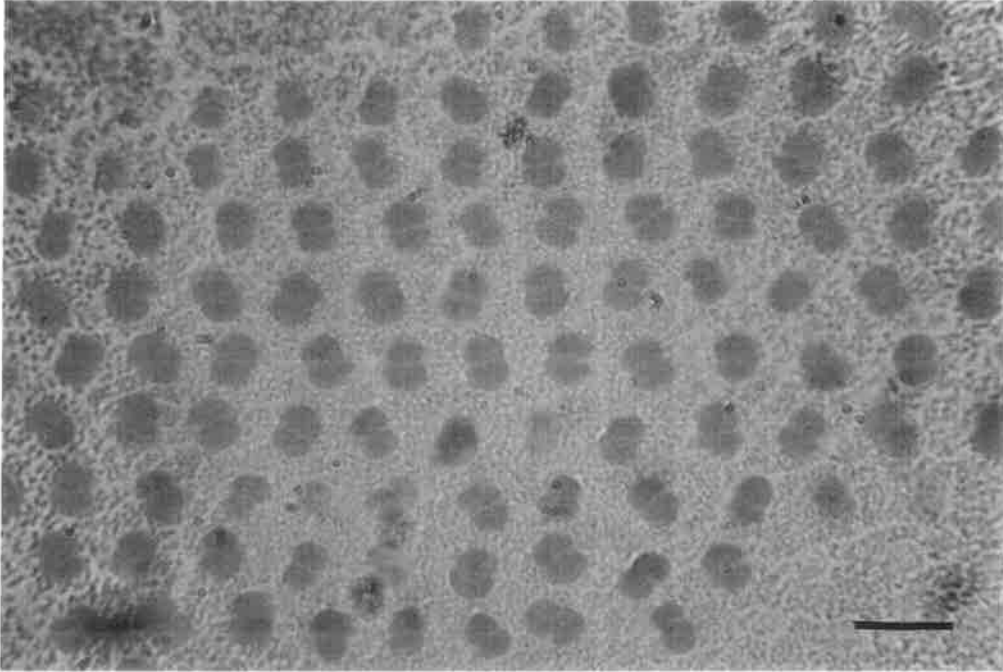
Escala = 20 μm

Helicolenus dactylopterus, 21 cm LT. Región posterior.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μm

LAMINA 16



LAMINA. 17

Zeus capensis, 6 cm LT. Región central.

Sección transversal, x 400.

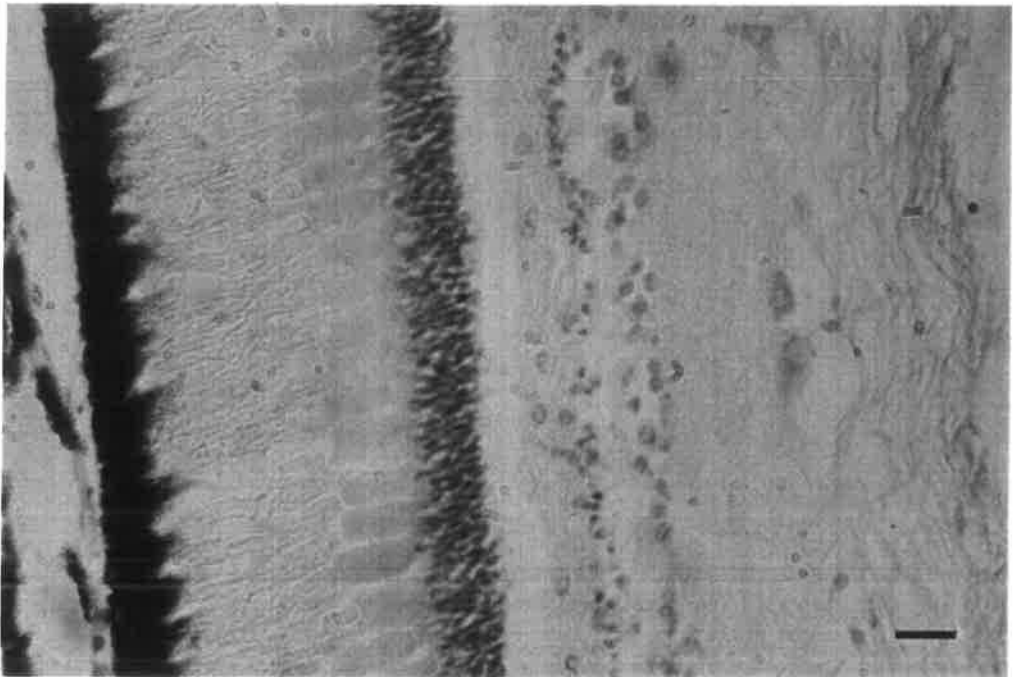
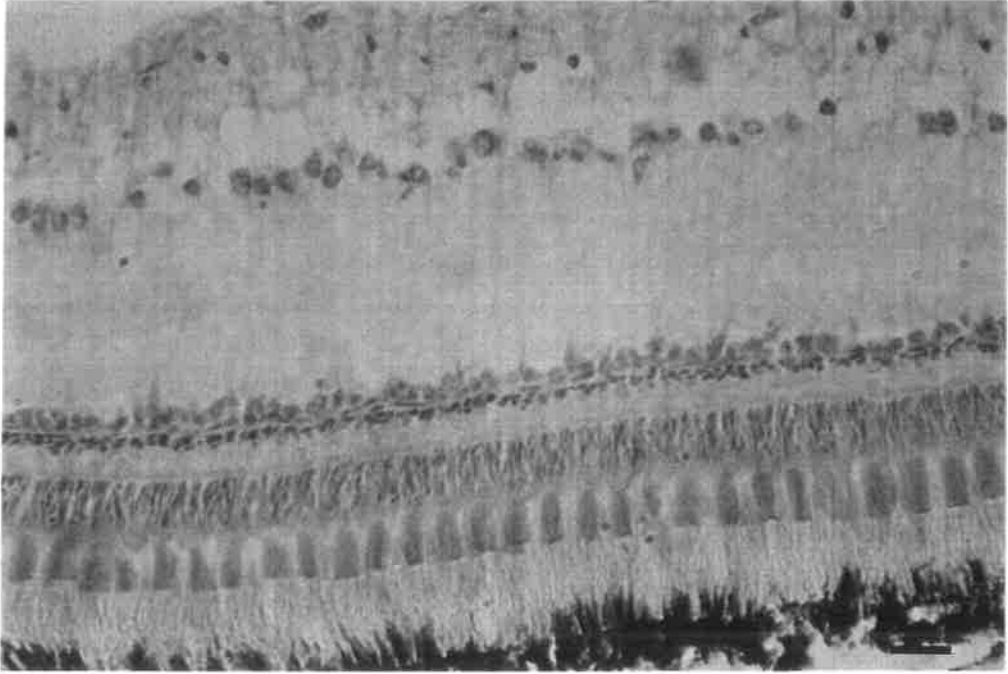
Escala = 20 μm

Zeus capensis, 24.5 cm LT. Región ventral.

Sección transversal, x 400.

Escala = 20 μm

LAMINA 17



LAMINA. 18

Zeus capensis, 24.5 cm LT. Región dorsal.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μ m

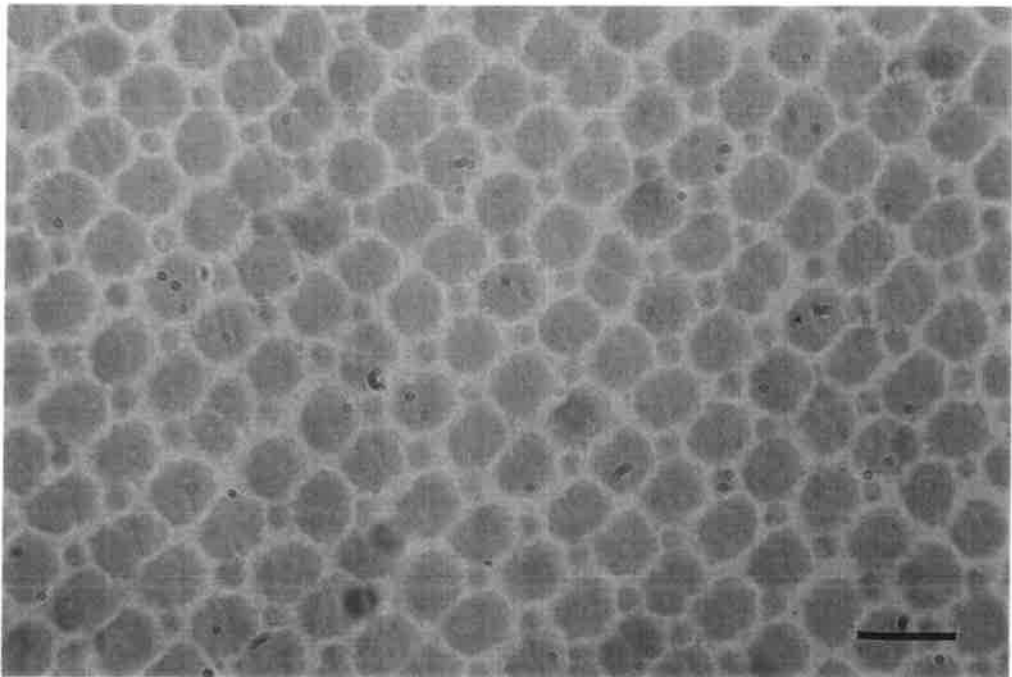
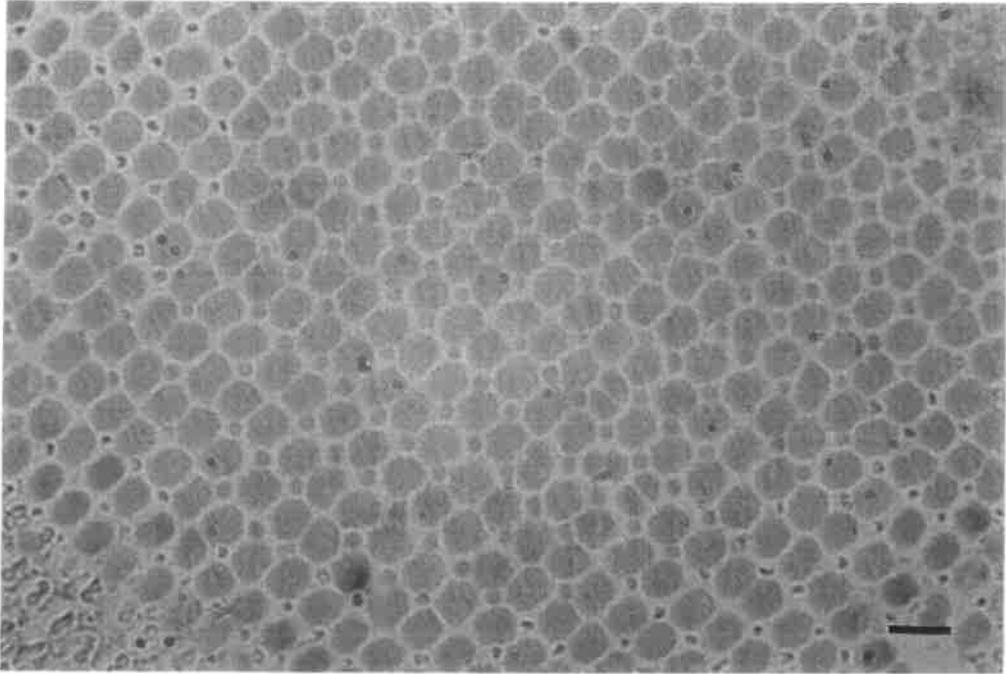
Mosaico cuadrado, con conos dobles, conos simples
centrales y conos simples accesorios.

Zeus capensis, 24.5 cm LT. Región dorsal.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μ m

LAMINA 18



LAMINA. 19

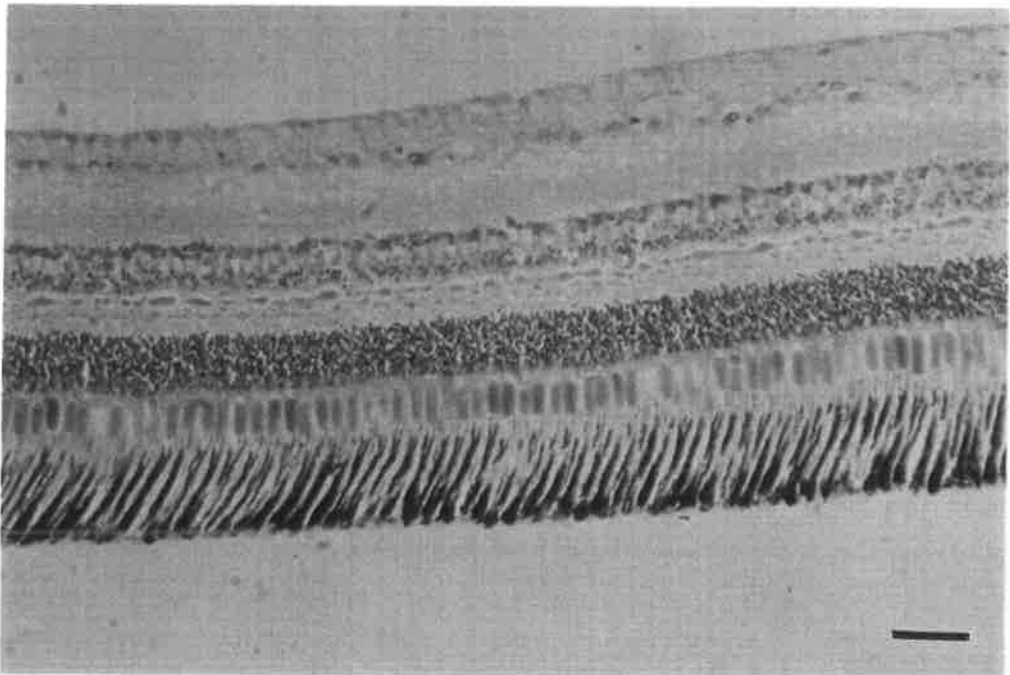
Trachurus trachurus, 15 cm LT. Región dorsal.

Sección transversal, x 200.

Escala = 50 μ m

Retina adaptada a niveles altos de iluminación. El pigmento del epitelio recubre totalmente los segmentos externos de los bastones.

LAMINA 19



LAMINA. 20

Trachurus trachurus, 15 cm LT. Región dorsal.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μ m

Corte ligeramente oblicuo. Se aprecia la disposición en diferentes niveles de los conos dobles y los conos simples.

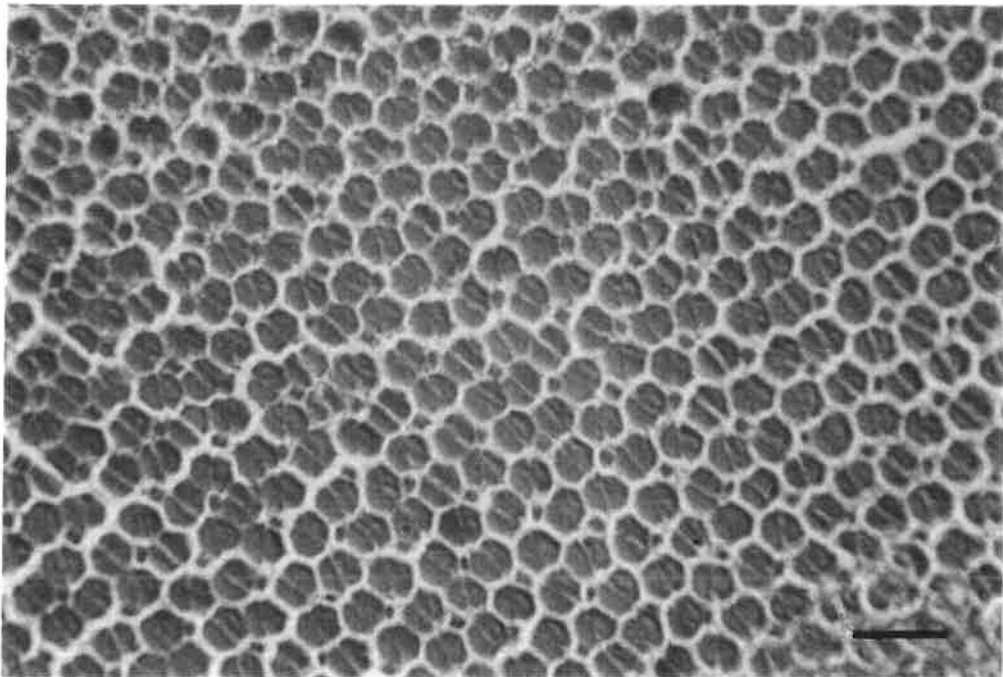
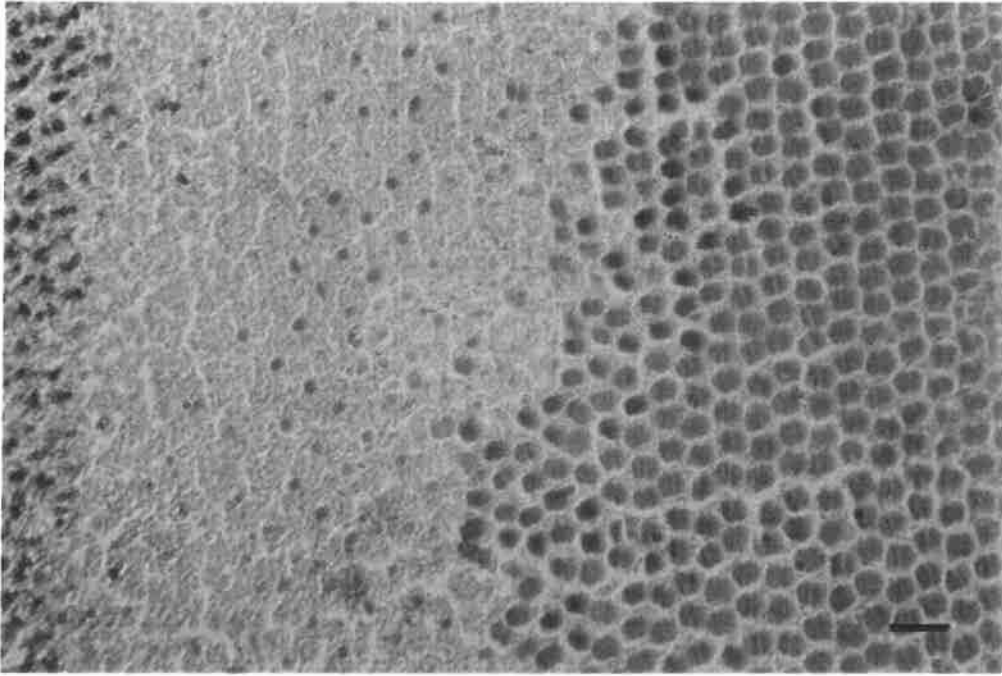
Trachurus trachurus, 15 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μ m

Mosaico cuadrado de conos dobles y simples con los dos tipos de conos dispuestos en un mismo nivel.

LAMINA 20



LAMINA. 21

Trachurus trachurus, 15 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 600.

Escala = 20 μm

Mosaico cuadrado de conos dobles y simples.

Trachurus trachurus, 35.5 cm LT. Región ventral.

Sección tangencial, x 400.

Escala = 20 μm

Mosaico en filas paralelas de conos dobles.

LAMINA 21

