

ANATOMIA DEL OJO NAUPLIAL DE *Artemia* sp. (CRUSTACEA: ANOSTRACA) ADULTA

Por

ARACELI ANADON

Departamento de Zoología y Ecología.
Universidad de Oviedo

RESUMEN

El ojo naupliar de *Artemia* está constituido por 2 grandes células pigmentarias centrales y por células retinianas. Tiene 3 ocelos, 2 laterales (OL) y uno medio anterior (OM). Las células retinianas se disponen en cada ocelo en una capa simple, aunque alguna puede no ser adyacente a la copa pigmentaria; su morfología es muy irregular y su volumen variable. Su número es de 8-11 en el OM y 17-29 en cada OL. El ojo naupliar es muy variable en sus características morfológicas y en su situación respecto a otros órganos.

ABSTRACT

The nauplius eye of *Artemia* consists of 2 big central pigment cells and of retinula cells. It has 3 ocelli, 2 lateral (OL) and one anterior in the middle (OM). The retinula cells of each ocellus are disposed in a simple layer, though certain ones may not be adjacent to the pigment cup; their morphology is very irregular, and variable their volume. Their number is 8-11 at the OM and 17-29 at each OL. In its morphological characteristics and in its situation respect other organs the nauplius eye is very variable.

INTRODUCCION

El concepto de ojo naupliar que todavía permanece hoy fue expresado ya en el siglo pasado por CLAUS en un trabajo (1891) recopilación, esencialmente de Crustáceos no Malacostráceos. La denominación de ojo naupliar fue dada por HANSTRÖM en 1928, siendo ahora generalmente aceptada. Se trata de un ojo mediano, frontal, impar, formado por 3 ó 4 ojos simples u ocelos, exclusivo de los Crustáceos. KAESTNER (1970) prefiere hablar en un sentido más amplio de ojos medianos o frontales simples en los Crustáceos, semejantes a los de los otros artrópodos, y que en la larva nauplius se reúnen para formar el único órgano

óptico de la larva, por lo que en ese caso se denomina ojo naupliar. PAULUS (1979) considera a cada uno de los componentes como ojo naupliar, por lo que *Artemia* tendría 3 ojos naupliales. RASMUSSEN (1971) prefiere llamar «Mittelauge» (ojo medio) al ojo naupliar.

La revisión en todos los Crustáceos y el estudio de la estructura de los ojos naupliales la realizó ELOFSSON en la década de los 60 (1963, 1965, 1966), aunque trabajos más recientes aportan nuevos datos sobre su presencia en grupos considerados carentes de ojo naupliar, y sobre su ultraestructura. De todas formas los trabajos realizados con ME no son muy numerosos, ya que la mayoría de las publicaciones aparecidas estudian los ojos compuestos. *Artemia* es un Crustáceo Anostráceo, orden que suele incluirse en los Branquiópodos junto con los Notostráceos, Concostráceos y Cladóceros. ELOFSSON, sin embargo, considera no homóloga la estructura del ojo naupliar y órganos frontales de Anostráceos y la del resto de Branquiópodos, a los que denomina Filópodos. Estos últimos tienen un ojo naupliar constituido por 4 copas ocelares, 2 laterales y 2 en posición media, y por sólo 2 tipos de células: pigmentarias y retinianas. Las primeras se presentan en Notostráceos y Concostráceos en número variable y constituyendo un tejido. Por el contrario, los Anostráceos poseen sólo 3 copas ocelares y 2 células pigmentarias gigantes.

La primera referencia al ojo naupliar de *Artemia salina*, que es a su vez la primera de Crustáceos, fue dada por LEYDIG en 1851. Más tarde CLAUS (1873 y 1885), HESSE (1901), SPENCER (1902), ZOGRAF (1904), NOWIKOFF (1905 y 1906), MOROFF (1912), HANSTRÖM (1924), DEBAISIEUX (1944), DAHL (1959), ELOFSSON (1966), VAISSIÈRE (1956), BENESCH (1969), RASMUSSEN (1971), y HIROKI y KOSHIDA (1976) realizan diversos trabajos en los que se trata sobre el ojo naupliar de Anostráceos, algunos centrándose en el desarrollo, otros en la estructura de la larva, otros en el adulto, y por fin otros en su funcionalidad. Los únicos en los que se utiliza ME de transmisión son el de VAISSIÈRE (1961) que presenta una única fotografía del «corps interne» de *Artemia* hoy conocido como rabdoma, y el de RASMUSSEN, también sobre *Artemia*.

Con el presente trabajo pretendemos un estudio anatómico completo de un ojo naupliar relativamente sencillo.

MATERIAL Y METODOS

Se utilizaron ejemplares adultos de *Artemia* obtenidos a partir de un cultivo de los nauplius eclosionados de huevos durables de *Artemia* de la casa Tetrakrafwerk y de la casa SeRa (Heinsberg, Germany) que se mantenía sin dificultades. El cultivo se inició con las directrices recogidas por IVLEVA (1973). Se realizó en un acuario con poca profundidad, de agua de mar a la que se añadieron 15 gr/l de NaCl (sal de cocina). La alimentación fue inicialmente de levadura, y posteriormente sólo a base de cultivos de *Chlorella*.

Microscopía óptica

Se utilizó tinción en bloque con carmín borácico (ROMEIS 1936) para proceder a un recuento nuclear. La inclusión se hizo por el método de celoidina-parafina de Péterfi. Otras técnicas no proporcionaron resultados satisfactorios para este estudio.

Microscopía electrónica

Los trozos fijados eran cabezas, a las que se seccionaron los ojos compuestos para favorecer la penetración. La fijación que proporcionó mejores resultados es la descrita por HOOTMAN y CONTE (1975) con glutaraldehído y OsO_4 , de la que nosotros sustituimos el tampón original por tampón fosfato; posteriormente se tiñeron las cabezas con acetato de uranilo 2 % en agua. Las inclusiones con mejores resultados fueron las realizadas en Durcupán ACM, por los métodos habituales recogidos por SANTANDER (1968). Los bloques fueron tallados con un Piramitome LKB y cortados con un Ultramicrotomo LKB. Los cortes se recogieron en rejillas con formvar, de malla amplia, y posteriormente se contrastaron con citrato de plomo (REYNOLDS, 1963). La observación de las rejillas se realizó en un microscopio Philips EM-300.

Tratamiento de los cortes

Se realizaron fotografías seriadas con las que se compusieron mapas de secciones de ojo naupliar a diferentes niveles; con ellos se hicieron reconstrucciones espaciales atendiendo a los perfiles de las células.

RESULTADOS

Situación: Relaciones con el cerebro y otros órganos

En los individuos jóvenes el ojo naupliar de *Artemia* se encuentra en el extremo más anterior de la cabeza, en una zona convexa. En los adultos está situado parcialmente en una prominencia con posición dorsal respecto a la base de antenas y anténulas. En los machos las antenas están enormemente desarrolladas y se unen en su base hacia el plano sagital del animal, haciendo que el ojo esté retrasado respecto al punto más anterior de la cabeza.

El ojo naupliar de las larvas tiene una coloración rojiza anaranjada, mientras que el del adulto tiene las células pigmentarias de color negro y fácilmente reconocibles a simple vista como una masa generalmente trapezoidal o cuadrada. En una población estabilizada, con individuos viejos, es relativamente frecuente observar algunos ejemplares en los que a simple vista no se distingue el ojo, lo que revela una degeneración de las células pigmentarias y, presumiblemente, de

todo el ojo. De hecho, en cortes seriados con microscopía óptica nos hemos encontrado con animales que carecen de ojo naupliar.

El ojo naupliar es contiguo al tegumento en la parte superior de la prominencia que parcialmente lo aloja (Fig. 1). Lateralmente y hacia abajo está inmerso en

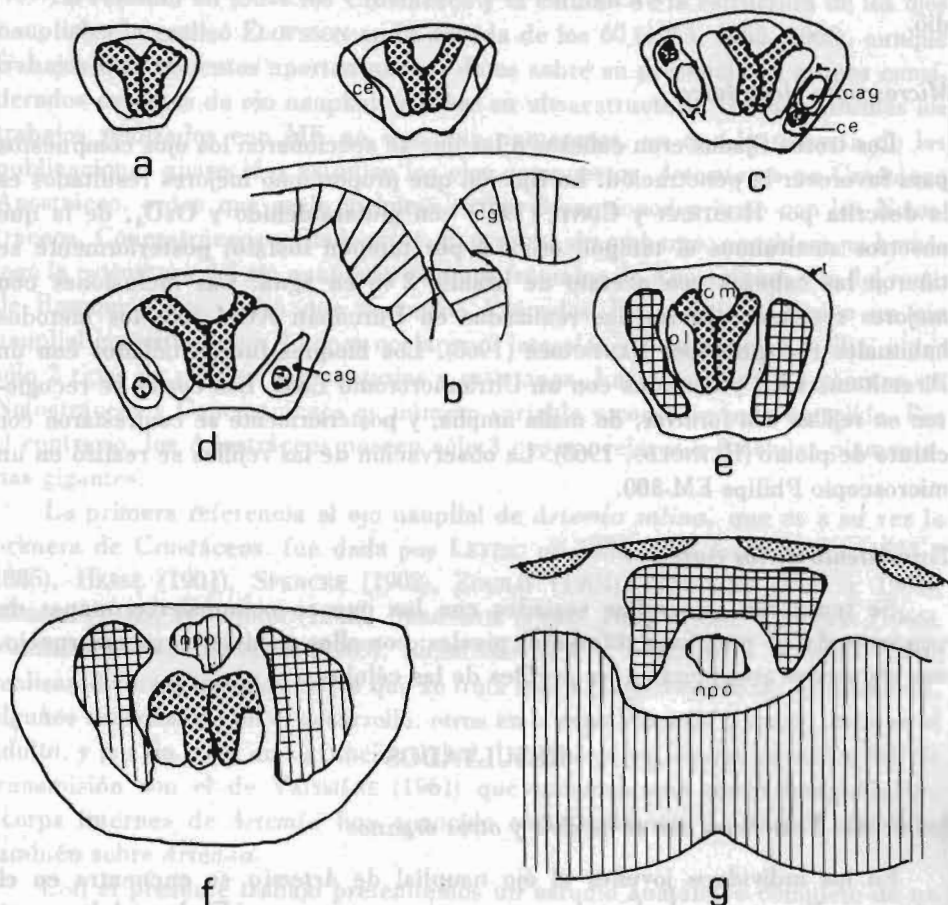


Fig. 1.—Diagrama de secciones frontales sucesivas (a-g) de la región del ojo naupliar. Células pigmentarias en puntos gruesos; órgano frontal ventral en puntos finos; zonas de neuropilo (npo, neuropilo del ojo naupliar) en rayado vertical y zonas ganglionares en cuadrícula; órgano receptor en cavidad: cag, célula acompañante gigante; ce, célula epidérmica; cg, ciegos gástricos; om, ocelo medio; ol, ocelo lateral; t, tegumento.

el hemocele o en contacto con otros órganos. El órgano más estrechamente adosado es el «órgano receptor en cavidad» descrito por ELOFSSON y LAKE (1971) exactamente, ya que nuestras observaciones corroboran las suyas, primeras realizadas con ME. Su parte más dorsal es adyacente a las partes más dorsales de los ocelos laterales. La relación espacial del ojo y otros elementos parece ser menos constante. En posición posterior y algo dorsal se encuentran siempre, inmersos en

el hemocele, un par de ciegos gástricos. La incurvación del tegumento que bordea dorsalmente al ojo naupliar, separa parcialmente los ciegos gástricos de dicho ojo. En zonas más ventrales existen algunos músculos aislados cercanos a los ciegos.

El cerebro se halla estrechamente relacionado con el ojo, ya que éste está allí innervado. Sin embargo existe variabilidad en las relaciones entre los dos órganos. El ojo está frecuentemente en contacto directo con el cerebro, ventral y lateralmente, aunque en algunos ejemplares no llegan a tocarse. En casi toda su superficie el cerebro está limitado por capas ganglionares, en muchas ocasiones claramente individualizadas; interiormente está constituido por neuropilo y por tractos de fibras. Sin embargo algún ejemplar tiene ventralmente al ojo naupliar un neuropilo abierto directamente al hemocele. El neuropilo correspondiente al ojo naupliar se ha localizado siguiendo el curso de los nervios ópticos en los ejemplares examinados con microscopía electrónica. En preparaciones para microscopía óptica se aprecia en algunas secciones sagitales la presencia bajo el ojo naupliar de una región de neuropilo de unas 40 μm de diámetro, separada o enmarcada por algún cuerpo neuronal. Es muy probable que sea allí donde van a parar los nervios del ojo naupliar, si lo comparamos con los resultados obtenidos con microscopía electrónica. El cerebro se extiende siempre por debajo del ojo naupliar a zonas más anteriores, siguiendo con ello la forma del tegumento. En estas zonas, además del neuropilo donde se inerva el ojo, existen masas ganglionares extendidas como dos brazos anteriores y laterales al ojo, con forma de tenaza, como si fueran a rodearlo.

Existe también un órgano sensitivo, el órgano frontal ventral, presumiblemente visual ya que tiene células con rabdómeros, que en ocasiones está muy próximo al ojo naupliar. Se sitúa pegado al tegumento en la parte ventral a dicho ojo.

Composición del ojo naupliar

El ojo naupliar de *Artemia* está compuesto exclusivamente por dos tipos celulares: células retinianas y células pigmentarias. Cada célula pigmentaria delimita lateralmente una copa ocelar, y entre las dos la copa media. El número de células retinianas es variable de unos ejemplares a otros. La Tabla I muestra

TABLA I

Número de células retinianas del OL derecho (OLD), OL izquierdo (OLI) y OM de diversos ejemplares de *Artemia* de sexo conocido.

	♀	♀	♀	♂	♂	?
OLD	21	22	23	20	17	29
OLI	26	24	23	22	19	25
OM	8	-	11	10	8	11

el número de células observadas en distintos ejemplares. Se puede ver que en los ocelos laterales (OL) hay 17-29 células retinianas, no coincidiendo para cada ejemplar el n.º en ambos ocelos, mientras que en el ocelo medio (OM) hay siempre un número menor: 8-11.

La morfología global del ojo naupliar de *Artemia* adulta es variable, a simple vista notable por las distintas formas que presentan las células pigmentarias. Debido a ello el espacio que ocupan las células retinianas es variable, así como también varía la orientación de las copas. Los ocelos pares pueden ser simplemente laterales o bien, si existe expansión ventral lateral de las células pigmentarias, pueden ser uno o los dos dorsolaterales. En cuanto al ocelo medio su posición es anterior, ligeramente ventral algunas veces. Los diámetros máximos, expresados en micras, del ojo de 6 especímenes seccionados en diferentes orientaciones son:

	♀	♀	♀	♂	♂	?
Diámetro anteroposterior	85	-	70	60	85	120
Diámetro transversal	-	120	110	-	90	120
Diámetro dorsoventral	85	50	-	80	-	-

Con frecuencia el diámetro mayor es el transversal, en posición anterior en el ojo, concretamente al nivel de los brazos de las células pigmentarias.

Las células pigmentarias

Constituyen el elemento que permite la separación óptica y el alojamiento de las células retinianas de los tres ocelos. Sin ellas sería imposible la percepción de la dirección de la luz. Estas células siempre forman un tabique sagital entre los dos ocelos laterales. En otras características la variación es grande entre ejemplares. Normalmente en su parte anterior las células pigmentarias tienen expansiones o brazos laterales constituyendo en conjunto una T, una Y, o una flecha, y se adelgazan en los extremos; en su parte anterior y central se engrosan y forman un cuenco que aloja al ocelo medio (OM). El desarrollo de estos brazos es con frecuencia desigual. Puede existir además una expansión lateral ventral a lo largo de todo el ojo, e igualmente, aunque más raro, aparecen expansiones laterales en el extremo posterior de las células pigmentarias. Estas particularidades pueden aparecer a un sólo lado, originando una gran asimetría del conjunto.

Las células retinianas

Se encuentran todas situadas sobre las copas pigmentarias. Con microscopía óptica aparecen claramente los núcleos dentro de una masa general: son elipsoi-

deos y poco alargados; sin embargo no se observa la distribución celular. En general los núcleos se sitúan periféricamente en los ocelos. Algunos se agrupan, indicando una distribución no uniforme de las células.

La disposición de las células retinianas se estudió en detalle con ME, con el que aparecían visibles los límites celulares. Las células retinianas están dispuestas apretadamente en cada copa ocelar (Fig. 2). Forman una capa simple en contacto con las células pigmentarias por un extremo y por el otro directamente

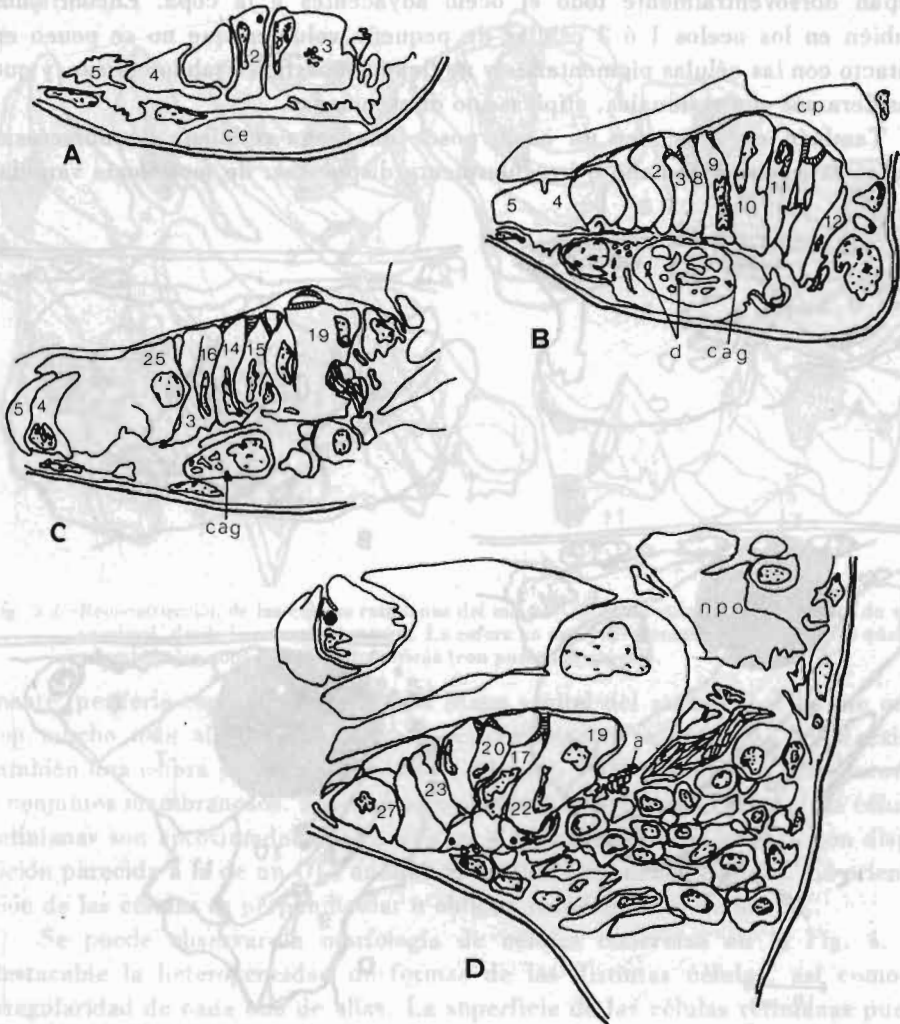


Fig. 2.—Perfiles celulares de secciones frontales sucesivas (A-D) de un OL y regiones adyacentes. Los números corresponden a diferentes células retinianas identificadas. npo, cag y ce, como en Fig. 1. cp, célula pigmentaria; d, dentritas de neurona bipolar; a, axones de las células retinianas.

con el hemocele. Esta disposición determina una polaridad de las células; las situadas en posición central en los ocelos en gran parte se alargan en la dirección copa-hemocele. Las consideramos como «células tipo». En conjunto se disponen radialmente respecto a la copa, adquiriendo forma troncopiramidal alargada con su base menor en la copa. Sus núcleos se colocan en posición periférica o media, nunca internamente. Pero otras células no son así, sino redondeadas y de gran volumen, ampliamente en contacto con la copa pigmentaria, y periféricas. Por ejemplo, en la parte posterior de los OL de uno de los ejemplares (E1) 1-3 células ocupan dorsoventralmente todo el ocelo adyacentes a la copa. Encontramos también en los ocelos 1 ó 2 células de pequeño volumen que no se ponen en contacto con las células pigmentarias y no tienen superficies rabdoméricas, y que consideramos son residuales, atípicas, no diferenciadas.

También en ocasiones un ocelo posee una zona retiniana de numerosas células de pequeño tamaño e irregularmente dispuestas, de morfología variada,

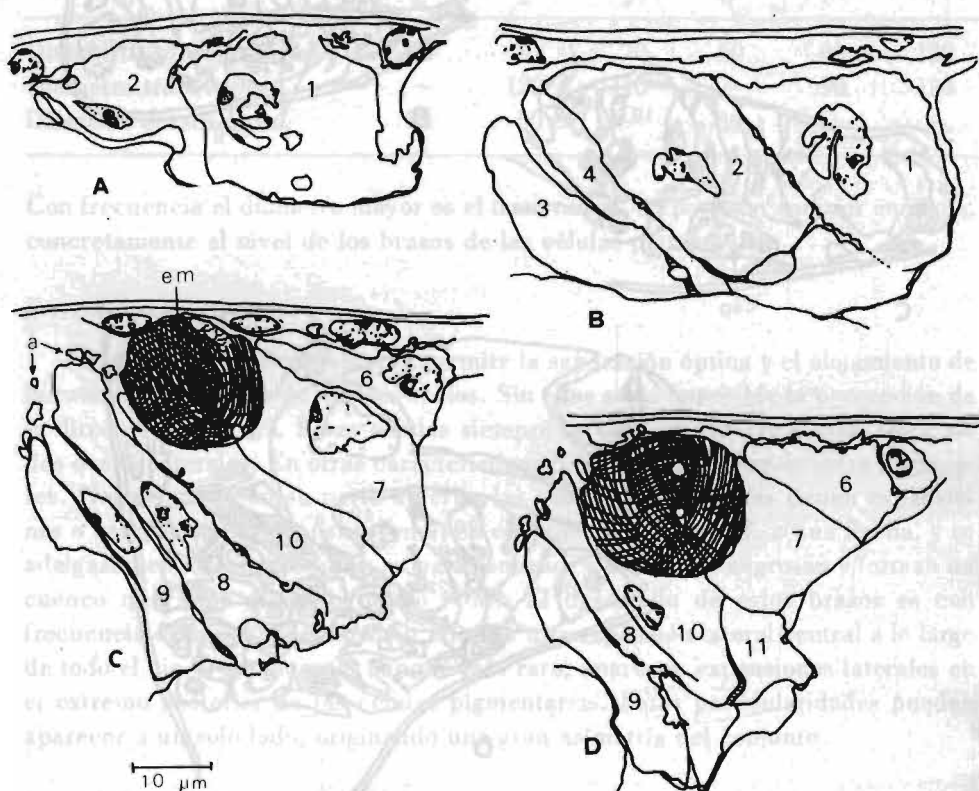


Fig. 3.1.—Perfiles celulares de secciones frontales sucesivas (A-D) de un OM. En C y D existe una esfera de microvilli aparentemente huecos (em), de dimensiones diferentes a las del rabdoma, y de origen incierto. a, axones retinianos.

angulosas y con salientes notables; se sitúan en la porción anterior de los OL. ELOFSSON (1966) consideraba que existían dos tipos de células retinianas, lo que podría explicarse por esta particularidad descrita, que parece ser aleatoria. Al tener los ojos copas pigmentarias de formas diferentes, allí donde éstas son más abiertas, hay más espacio y la disposición celular es más uniforme. Donde son más cóncavas la retina es más complicada, por la escasez de superficie, y existen células más variadas que se deforman para alcanzar los polos oclares.

En el OM de E1 (Fig. 3) las células se disponen inclinadas anteroposterior-

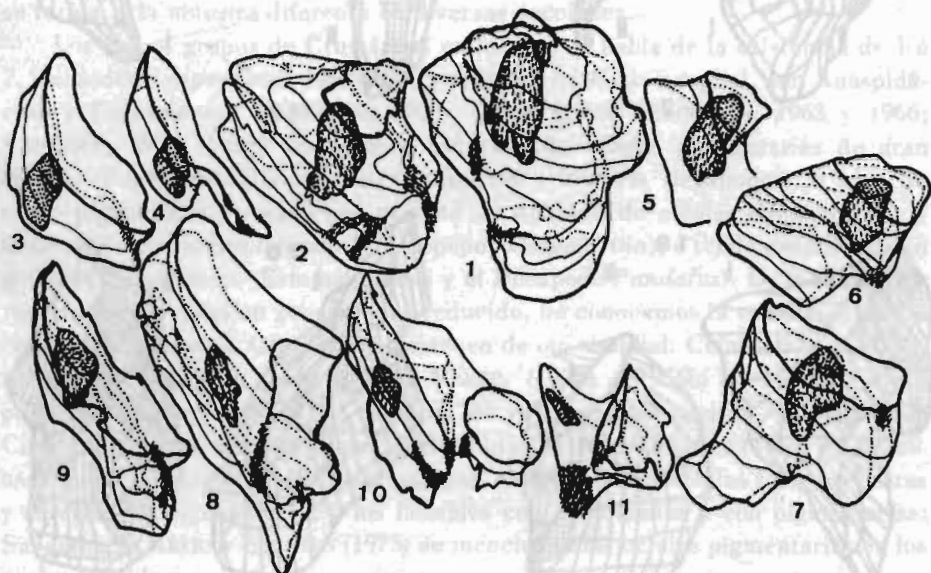


Fig. 3.2.-Reconstrucción de las células retinianas del mismo OM observadas desde un punto de vista proximal, desde la copa pigmentaria. La esfera no está representada. Se señalan los núcleos y también las superficies rabdoméricas (con punteado grueso).

mente (periferia-copa) con respecto al plano sagital del animal, por lo que unas son mucho más alargadas que otras; el conjunto es asimétrico. En él existe también una esfera periférica (ANADÓN y ANADÓN, 1980) compuesta por microvilli y conjuntos membranosos. En otros ejemplares la esfera está ausente y las células retinianas son aproximadamente paralelas al plano sagital del animal, con disposición parecida a la de un OL, aunque el conjunto es menos extenso. La orientación de las células es perpendicular u oblicua respecto a las de los OL.

Se puede observar la morfología de células concretas en la Fig. 4. Es destacable la heterogeneidad de formas de las distintas células, así como la irregularidad de cada una de ellas. La superficie de las células retinianas puede formar ángulos, ser cóncava en algunos puntos, y a veces tiene profundas hendiduras o prolongaciones o salientes de tipo diverso. La significación de estos accidentes es problemática. Aparentemente la forma es caprichosa.

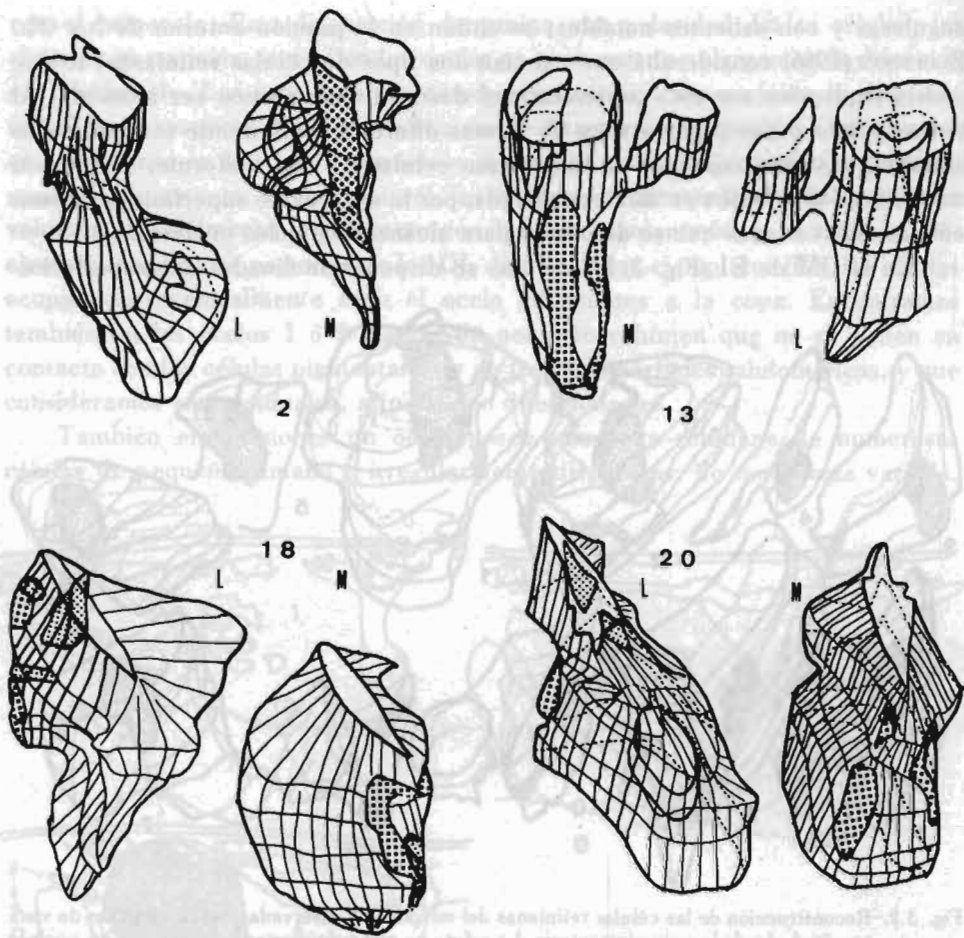


Fig. 4.—Reconstrucción de las células 2, 13, 18 y 20 de un OL, vistas desde un punto de vista lateral (L) o medial (M). Las superficies rabdómicas están en punteado, grueso si se ven directamente, y fino si se ven por transparencia.

Exceptuando algún caso ya mencionado, todas las células presentan superficies rabdómicas. Las denominamos así por no existir una estructura de rabdómeros diferenciados homogéneos y distinguibles unos de otros, por lo que recurrimos a llamarlas «superficies», y «rabdómicas» por ser portadoras de microvilli. En casi todas las células se puede observar que las superficies rabdómicas son reducidas y además discontinuas. El modelo más regular es el de la célula 12, en la que dicha superficie se cierra ventralmente, faltando dorsalmente una franja. La superficie forma así un anillo alrededor de la célula. Se puede decir que en la mayoría de las células se tiende a una estructura rabdómica continua constituyendo anillos en las superficies próximas a la copa pigmentaria. En las

células periféricas las superficies rabdoméricas suelen estar sólo del lado hacia el centro del ocelo.

DISCUSION

La presencia de 2 células pigmentarias en el ojo naupliar fue reconocida en *Artemia* y en otros Anostráceos por todos los autores que los estudiaron, exceptuando a VAISSIÈRE (1956). MOROFF (1912) es el que más precisamente se refiere a su forma, y la muestra diferente en diversas secciones.

Los únicos grupos de Crustáceos en los que se habla de la existencia de 1 ó 2, sin poderlo especificar, células pigmentarias en el ojo naupliar, son Anaspidáceos y Eufausiáceos (ELOFSSON, 1965). Otros grupos (ELOFSSON, 1963 y 1966; VAISSIÈRE, 1961) tienen un número reducido de células pigmentarias de gran tamaño (Copépodos, Branquiuros, Ostrácodos y muchos Decápodos), o bien un tejido pigmentario formado por número no definido de células (Notostráceos y Concostráceos, ocelos laterales del Copépodo *Sapphirina*), o tejido conjuntivo con gránulos de pigmento (Estomatópodos y el Decápodo *Pandalus*). De los Cladóceros, con ojo naupliar en general muy reducido, no conocemos la estructura de las células pigmentarias. Otros grupos carecen de ojo naupliar: Cefalocáridos, Misticocáridos, Filocáridos y Misidáceos. MARTIN (1976a y 1976b) encuentra en Isópodos ocelos muy reducidos carentes de células pigmentarias. En cuanto a Cirrípedos no hay muchos datos; en Balánidos adultos GWILLIAM (1963) y FAHRENBACH (1965) encuentran 3 ocelos separados, el medio con 7 células fotorreceptoras y carentes de pigmentarias, y los laterales con 3 retinianas y con pigmentarias. Sin embargo KREBS y SCHATEN (1975) no mencionan las células pigmentarias en los ocelos laterales.

Todos los autores que han estudiado el ojo naupliar de Anostráceos coinciden en señalar como 3 el número de copas ocelares. Sin embargo la disposición no parece ser igual en todos ellos. De las descripciones y dibujos de CLAUS (1886), NOWIKOFF (1905) y MOROFF (1912), que no concuerdan exactamente, se desprende que en el género *Branchipus* el ocelo medio tiene posición ventral o posterior en el ojo naupliar. El segundo autor llega a decir que este ocelo está formado por 2 masas visuales diferentes y considera este ojo como de transición entre el de los otros Branquiópodos, de 2 ocelos medianos, y los demás Anostráceos, con sólo 1. Esta observación parece ser errónea, quizá por confundir una parte de un ocelo lateral como una de las 2 masas del OM.

ELOFSSON (1966) estudia el ojo naupliar de otro Anostráceo, *Branchinecta paludosa*, y describe y dibuja el OM en posición francamente posterior, y supone la misma posición para el de *Artemia*.

La posición del OM de *Artemia* según lo observado por nosotros es anterior y ligeramente ventral, lo que coincide con las observaciones de NOWIKOFF (1906).

HANSTRÖM creemos se equivoca, ya que para él el ojo de *Branchipus* es semejante al de *Artemia*, Branquiuros, Cirrípedos, la mayoría de los Copépodos, Ostrácodos y las larvas de Malacostráceos, con una copa impar anterior y 2 pares posteriores, cada una con un nervio independiente, sin hacer otras matizaciones. VAISSIÈRE (1956 y 1961) habla de ocelo medio, y DAHL (1959), BENESCH (1969) y RASMUSSEN (1971) de ocelo ventral. Sin embargo del esquema de DAHL, de una sección frontal en la que aparecen el tegumento, el ojo y los ciegos gástricos, se deduce que la posición es anterior.

El número de células de cada ocelo de *Artemia* coincide aproximadamente con el dado por RASMUSSEN de alrededor de 20 en OL y 9-19 en el OM, variable como se ve. Sólo a través de un dibujo de NOWIKOFF (1905) era posible contar 17 células en un OL de *Artemia*. Considera ELOFSSON que los OL de *Branchinecta* tienen de 25 a 75 células y que cada especie puede tener un margen diferente a las demás. Respecto a la disposición de las células retinianas sólo ELOFSSON expresa, para la especie anterior, la existencia de 2 grupos diferentes en los OL, unas grandes concentradas en la parte dorsal y de forma parecida a una pera, y otras estrechas y más pequeñas concentradas en la porción ventral y exterior, sobresaliendo sobre la copa y llegando lateralmente hasta la epidermis, disposición que nosotros no encontramos en *Artemia*. Nosotros encontramos en ella de forma aleatoria grupos de células más pequeñas y entremezcladas. Las diferencias en volúmenes y extensión celulares son las que confieren a cada ocelo un carácter peculiar.

Respecto al número de ocelos, los ojos naupliales de Anostráceos difieren de los de otros Branquiópodos y se parecen a los del resto de Crustáceos. Es importante señalar que en el ojo de Anostráceos, como en otros Crustáceos (como Notostráceos, Ostrácodos, Concostráceos y Branquiuros), el número de células retinianas es variable, mientras que en otros grupos es fijo. Así ocurre en Cladóceros, aunque varía en las diferentes especies; en los ojos de Cirrípedos conocidos es fijo, al igual que en Malacostráceos, en los que siempre es de 3 en cada copa; en Copépodos el número inicial debió de ser (ELOFSSON, 1966) 10 en el OM y 9 en los OL, aunque está reducido en diferentes especies.

También en algunos grupos los ojos naupliales ven incrementados sus elementos constituyentes con células del tapete, adyacentes a la copa pigmentaria, y con lentes o cristalinos, o bien con células conjuntivas (FAHRENBACH, 1964) en la periferia. Esto ocurre en los Ordenes reunidos como Maxilipoda, y en los Ostrácodos, a cuyo conjunto considera ELOFSSON como unidad filogenética. Un autor como VAISSIÈRE que estudió extensamente los ojos naupliales de Copépodos denomina al tapete «couche lamellaire» (1961) y la describe también en *Artemia*. Se debe de considerar una observación errónea, ya que hemos comprobado que *Artemia* carece de capa reflectante.

La separación de los 3 ocelos del ojo naupliar que se encuentra a veces en

Ostrácodos, Copépodos y Cirrípedos no existe nunca en Anostráceos ni en el resto de Crustáceos.

BIBLIOGRAFIA

- ANADÓN, A. y E. ANADÓN (1980).—Nauplius eye and adjacent organs of adult *Artemia*. In: *The Brine shrimp Artemia. Vol. 1, Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology*. G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels y E. Jaspers (Eds.) Universa Press, Wetteren, Belgique.
- BENESCH, R. (1969).—Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* L. *Zool. Jb. Anat. Bd.*, **86**: 307-458.
- CLAUS, C. (1873).—Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*. *Abh. Ges. Wiss. Göttingen*, **18**: 93-136.
- (1885).—Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, **6**: 1-108.
- (1886).—Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. *Ibid.*, **6**: 267-358.
- (1891).—Das Medianauge der Crustaceen. *Ibid.*, **9**: 225-266.
- DAHL, E. (1959).—The ontogeny and comparative anatomy of some protocerebral sense organs in Notostracan phyllopod. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **100** (3): 445-462.
- ELOFSSON, R. (1963).—The nauplius eye and frontal organs in Decapoda (Crustacea). *Sarsia*, **12**: 1-68.
- (1965).—The nauplius eye and frontal organs in Malacostraca (Crustacea). *Sarsia*, **19**: 1-54.
- (1966).—The nauplius eye and frontal organs of the non-Malacostraca (Crustacea). *Sarsia*, **25**: 1-128.
- ELOFSSON, R. y P. LAKE (1971).—Cavity receptor organ (X-organ or organ of Bellonci) of *Artemia salina* (Crustacea: Anostraca). *Z. Zell. Mikr.*, **121**: 319-326.
- FAHRENBACH, W. H. (1964).—The fine structure of a nauplius eye. *Z. Zellforsch.*, **62**: 182-197.
- GWILLIAM, G. F. (1963).—The mechanism of the shadow reflex in Cirripedia. 1. Electrical activity in the supraesophageal ganglion and ocellar nerve. *Biol. Bull.*, **125** (3): 470-485.
- HANSTRÖM, B. (1924).—Beitrag zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Ostracoden und Copepoden. *Zool. Anz.*, **61**: 31-38.
- (1928).—*Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion*. Springer, Berlin.
- HESSE, R. (1901).—Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 7. Von den Arthropoden-Augen. *Z. wiss. Zool.*, **70**: 347-473.
- HIROKI, M. y Y. KOSHIDA (1976).—Nauplian eye and its role in the phototactic behavior of *Artemia salina*. *Zoological Magazine*, **85** (1): 78-83.
- HOOTMAN, A. R. y F. P. CONTE (1975).—Functional morphology of the neck organ in *Artemia salina* nauplii. *J. Morphol.*, **145** (3): 371-386.
- IVLEVA, I. V. (1973).—*Mass cultivation of Invertebrates. Biology and Methods*. Keter Press, Jerusalem.
- KAESTNER, A. (1970).—*Invertebrate Zoology. Vol. 3*. Interscience Publishers. J. Wiley and Sons, Inc.
- LEYDIG, F. (1851).—Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. Beitrag zur anatomischen Kenntniss dieser Thiere. *Z. wiss. Zool.*, **3**: 280-307.
- MARTIN, G. (1976a).—Mise en évidence et étude ultrastructurale des ocelles médians chez les Crustacés Isopodes. *Ann. Sc. Nat.*, **12^e série**, **18**: 405-436.
- (1976b).—Nouvelles données ultrastructurales sur les yeux et les ocelles médians de deux espèces d'Epicarides (Crustacés Isopodes). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **101** (3): 457-464.
- MOROFF, T. (1912).—Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei Crustaceen. *Zool. Anz.*, **40**: 11-25.
- NOWIKOFF, M. (1905).—Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. *Z. wiss. Zool.*, **79**: 432-464.
- (1906).—Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. *Ibid.*, **81**: 691-698.
- PAULUS, H. F. (1979).—Eye Structure and the Monophyly of the Arthropoda. In: *Arthropod Phylogeny*. A. P. Gupta Ed. Van Nostrand Reinhold Company, N. York, pp. 299-383.
- RASMUSSEN, S. (1971).—Die Feinstruktur des Mittelauges und des ventralen Frontalorgans von *Artemia salina* L. (Crustacea: Anostraca). *Z. Zellforsch.*, **117**: 576-596.
- REYNOLDS, E. S. (1963).—The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, **17**: 208-212.
- ROMEIS, B. (1936).—*Guía formulario de técnica histológica*. Ed. Labor, Barcelona.
- SANTANDER, R. G. (1968).—*Técnicas de microscopía electrónica en Biología*. Aguilar, Madrid.

- SPENCER, K. W. (1902).—Zur Morphologie des Centralnervensystems der Phyllopoden, nebst Bemerkungen über deren Frontalorgane. *Z. wiss. Zool.*, **71**: 508-524.
- VAISSIÈRE, R. (1956).—Evolution de l'œil médian d'*Artemia salina* Leach (Crustacé Branchiopode phyllopode) au cours de ses stades post-embryonnaires. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **242**: 2.051-2.054.
- (1961).—Morphologie et histologie comparées des yeux des Crustacés Copépods. *Archs. Zool. exp. gén.*, **100** (1): 1-126.
- ZAHID, Z. R. y M. T. AL-HAIDARY (1977).—A light microscopical study on the eyes of *Artemia salina* L. (Crustacea: Anostraca). *Bull. Biol. Res. Cent. Publ. (Baghdad)*, **9**: 51-62.
- ZOGRAF, N. V. (1904).—Das umpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackeorgan einiger Branchiopoden. *Friedländer and So. Berlin*, 44 pp.