

INERVACION 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 inervado por 3 nervios correspondientes a los 3 ocelos. Los nervios están constituidos exclusivamente por los axones de las células retinianas que se reúnen dorsoventralmente a lo largo de un eje sobre la superficie externa de cada ocelo. Ya constituidos, los nervios se dirigen hacia un neuropilo situado en una zona anterior al ojo naupliar, ligeramente ventral a éste.

SUMMARY

The nauplius eye of *Artemia* is innervated by 3 nerves, one for each ocellus. The nerves are composed exclusively by the axons of the retinula cells which gather dorsoventrally along an axis over the exterior surface of each ocellus. The 3 nerves run towards a neuropile situated in front and ventral to the nauplius eye.

INTRODUCCION

Existe una discordancia bibliográfica apreciable relativa al ojo naupliar de diversas especies de Anostráceos. Respecto a la inervación de las copas ocelares existe una especial confusión. En particular BENESCH (1969) y VAISSIÈRE (1961) mencionan la inervación en los primeros estadios larvarios de *Artemia*, pero del adulto existen menciones contradictorias. Pretendemos en esta comunicación esclarecer la inervación del ojo naupliar de *Artemia* adulta, ya que la reconstrucción espacial del mismo nos ha permitido determinar claramente el origen de sus nervios.

MATERIAL Y METODOS

Se realizaron cortes seriados ultrafinos del ojo naupliar de *Artemia*. Con ellos se reconstruyó, con la ayuda de mapas de fotografías, la trayectoria y el origen de los nervios. Los métodos de inclusión están descritos en ANADÓN (1980).

RESULTADOS

El ojo naupliar de *Artemia* tiene 3 nervios ópticos. Dichos nervios están constituidos exclusivamente por las prolongaciones axónicas correspondientes a las células retinianas, fibras eferentes del ojo por tanto, sin que hasta la fecha se hayan descrito fibras aferentes a los ocelos del ojo naupliar. No existen elementos nerviosos auxiliares.

Prolongaciones axónicas

La observación del cono axónico de todas las células retinianas es extremadamente difícil. A pesar de que el lugar de partida del nervio puede identificarse bien, no siempre es posible determinar con seguridad el origen del axon de cada célula, pues se confunde con otras protuberancias celulares. En los ocelos laterales se puede observar una línea dorsoventral, periférica, en la zona anterior, a lo largo de la cual se van reuniendo los axones de todas las células retinianas (Fig. 1). Las secciones de estos axones tienen la misma apariencia que el citoplasma

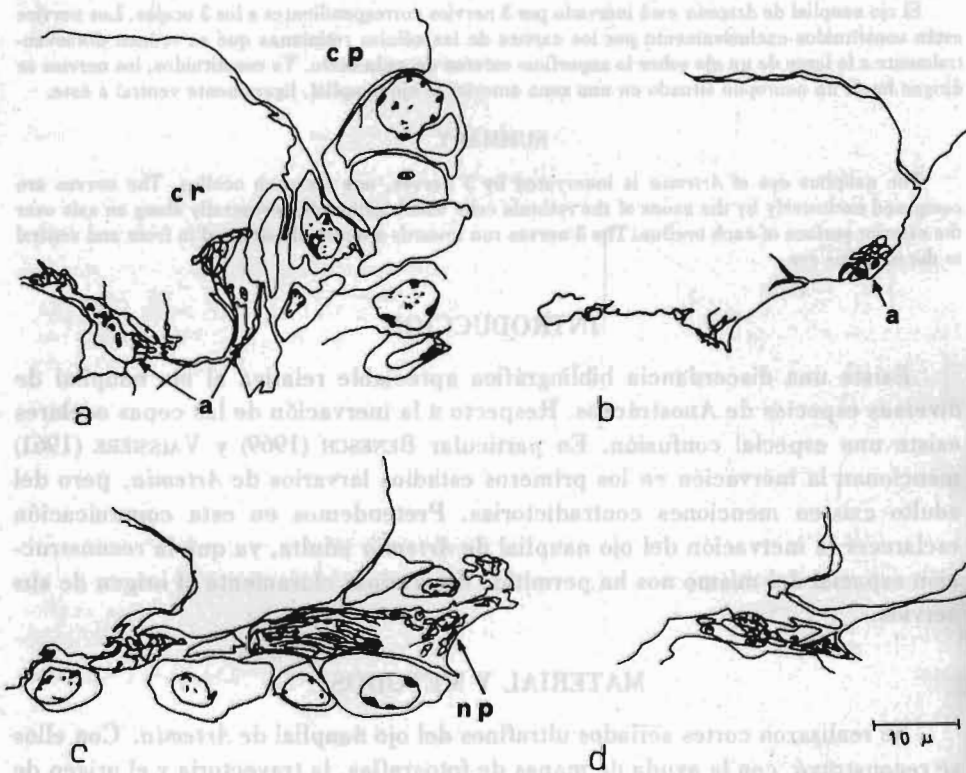


Fig. 1.1

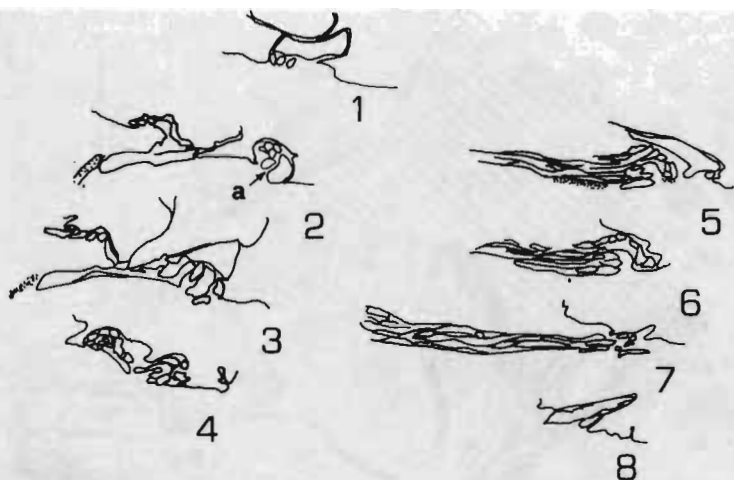


Fig. 1.1 y 1.2.—Secciones sucesivas a-d y 1-8 de los ocelos laterales de un ojo naupliar en la zona de reunión de los axones y de formación de los nervios ópticos. a, axones; cp, célula pigmentaria; np, neuropilo próximo al origen de un nervio, antes de alcanzar el neuropilo correspondiente a todo el ojo.

contiguo de las células subyacentes, siendo muchas veces difíciles de distinguir, por parecer zonas citoplásmicas envueltas en RE. En el ocelo medio la línea de reunión también es dorsoventral, y puede tener distintas posiciones respecto al plano sagital.

Los axones de cada ocelo pueden constituir el correspondiente nervio óptico reuniéndose todos a un mismo nivel para dirigirse al centro óptico, o por el contrario pueden formar 2 grupos separados iniciales que finalmente se unen (Fig. 2). Los dos tipos están a veces presentes en dos ocelos laterales gemelos, lo que corrobora la asimetría general del ojo naupliar.

Los axones se originan en la superficie periférica de las células retinianas excéntricamente, hacia el lado más próximo a la línea de reunión de los mismos, y situados en posición media, ventral o dorsal, según sea la posición de la célula correspondiente.

En el ocelo medio de algún ejemplar los axones, en lugar de discurrir contiguos unos a otros y a las células subyacentes, lo hacen separados y aislados, aunque a lo largo de un eje exterior al ocelo, también dorsoventral. Existe por tanto una diversidad también en esto en los ocelos, incluso los de un mismo ojo.

Los nervios ópticos

Una vez reunidos, los axones sufren una modificación en su ultraestructura y constituyen el nervio óptico perfectamente diferenciado. Cada ocelo tiene un nervio independiente. Si bien los ejes de reunión son dorsoventrales, los nervios ópticos tienen un curso perpendicular a ellos, dirigiéndose a regiones anteriores al

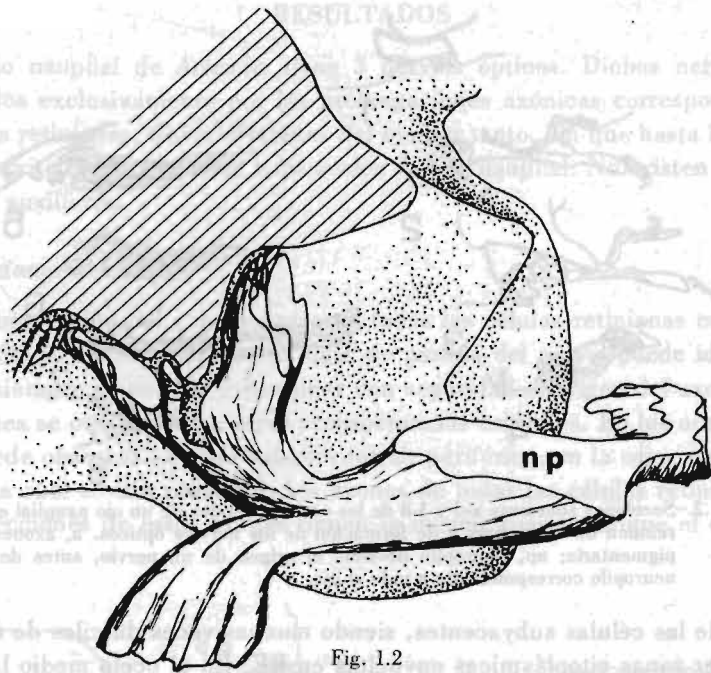


Fig. 1.2

Fig. 2.—Reconstrucción espacial del origen de un nervio en la que se aprecia la reunión de los grupos de axones dorsales y ventrales. Corresponde a la Fig. 1.1. La superficie rayada es correspondiente a una sección del conjunto de las células retinianas. La célula pigmentaria aparece con un sombreado. np, neuropilo.

ojo naupliar. En los distintos ejemplares el curso de los nervios difiere. En la mayoría de ellos los de los ocelos laterales se reúnen sobre las células retinianas, próximos a los brazos anteriores de las células pigmentarias (Fig. 3). En el caso de que las raíces formen dos haces, unos axones pertenecen a células en situación dorsal, y otros a células en situación ventral, uniéndose ambos oblicuamente para formar el nervio único. Dicho nervio se puede dirigir hacia adelante por fuera del brazo de la célula pigmentaria correspondiente. Sin embargo en otros ejemplares el inicio del nervio discurre como si estuviera incluido de forma periférica en la célula pigmentaria. En el ocelo medio, dependiendo de la posición del neuropilo más anterior o más ventral, el nervio sigue un curso horizontal más o menos inclinado.

En algunos casos los nervios de los ocelos laterales penetran en un neuropilo ya a la altura de los brazos anteriores de las células pigmentarias. El curso de los 3 nervios en todo caso se dirige hacia una zona de neuropilo situada en posición anterior al ojo. Las relaciones de este neuropilo y el resto del cerebro no las hemos determinado.

La posición del ojo naupliar con respecto al cerebro es variable. En algún

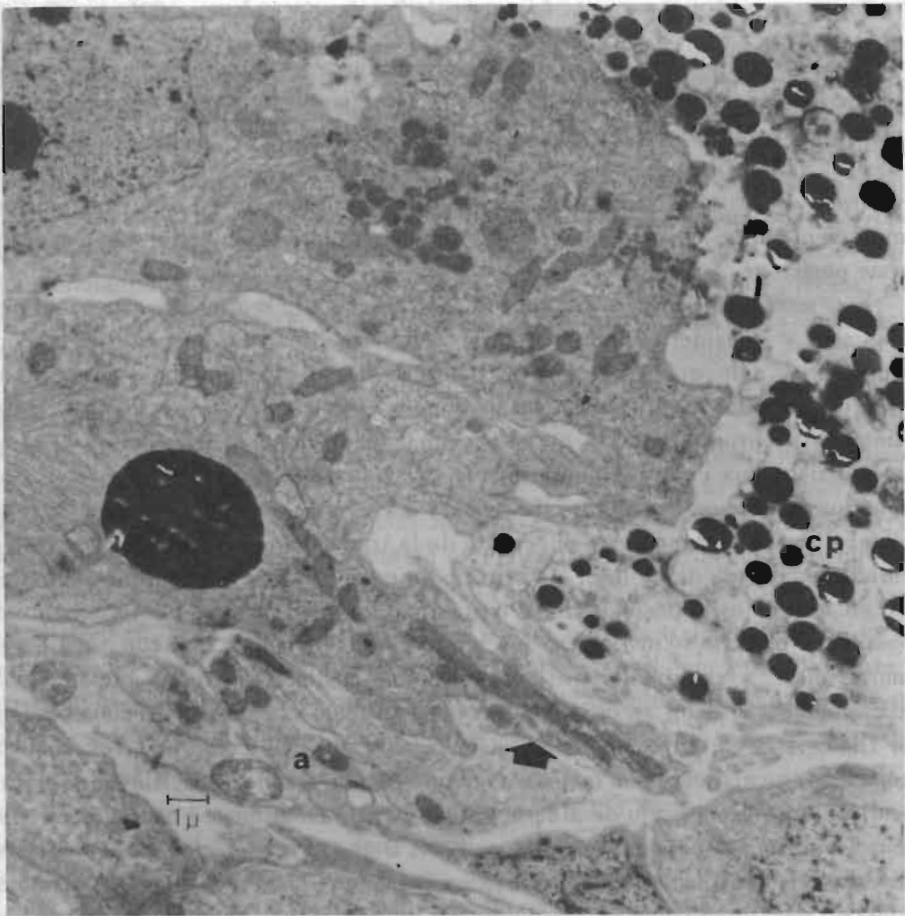


Fig. 3.-Fotografía correspondiente a una zona de reunión de axones. Se puede ver la zona de origen del axon (flecha) de la célula que tiene un gran gránulo denso a los electrones. a, axones; cp, célula pigmentaria.

ejemplar el neuropilo se encuentra dorsal y lateralmente inmerso directamente en el hemocele y a cierta distancia del ojo, pero en otros parece estar casi tocando con él. Está en posición ligeramente ventral respecto al ocelo medio, pero casi siempre alcanzando los niveles más ventrales del mismo. Es difícil determinar si efectivamente se trata de un neuropilo único. Es posible que los 3 nervios realicen inicialmente contactos específicos en 3 zonas de neuropilo que pueden estar más o menos separadas entre sí. Estarían reunidas quizá en la base, pero con cierta independencia. Frecuentemente el neuropilo se encuentra centrado respecto al ocelo medio, pero otras está claramente desplazado lateralmente, obligando al nervio del ocelo lateral opuesto a describir una amplia curva hacia él por delante del ojo.

DISCUSION

NOWIKOFF (1905) es quien hace un estudio más detallado de las células retinianas de un Branquiópodo, el Concostráceo *Limnadia*, y en él describe perfectamente el lugar de origen de los axones en el extremo distal de la célula. VAISSIÈRE (1956) expone correctamente dónde «llegan» las fibras nerviosas en *Artemia*, y RASMUSSEN (1971) no hace mención del origen de los axones, y expresa simplemente que las células visuales tienen eje óptico alargado y colocado en varias posiciones.

ELOFSSON es quien más amplia referencia hace a la morfología gruesa en ojos naupliales y considera fundamental el comienzo del axon respecto a la copa pigmentaria, a lo que se refiere al calificar siempre a los ojos como eversos (directos) o como inversos. En los primeros el origen del axon de las células retinianas se produce por la parte proximal de la copa ocular, donde generalmente existe una capa pigmentaria que es atravesada por estos axones. En los segundos la reunión o el punto de partida de los axones se hace por el extremo celular distal, siendo opuesto el sentido de la transmisión del impulso nervioso al sentido de entrada de la luz. Este criterio no es aplicado a otros grupos animales. Así, en Arácnidos la posición distal o proximal del rabdoma es la determinante de considerar directo o inverso a un ojo, ya que en ellos el axon puede originarse distal y proximalmente y además en posición media ELOFSSON (1965, de Copépodos el axon se originaba en posición algo intermedia (hecho constado por DUDLEY, 1968), aunque siguió considerando a los ojos como inversos. FAHREN-BACH (1964) no coincide con las observaciones de ELOFSSON y describe además una dendrita aferente al ocelo de *Macrocyclops*, lo que en sí mismo es una contradicción. En ciertos Copépodos (VAISSIÈRE, 1961, DUDLEY, 1968) los axones se internan entre las células del tapete e incluso en las pigmentarias en lugar de tener un recorrido periférico como es normal en los ojos inversos. También en Copépodos ELOFSSON (1966) y VAISSIÈRE (1961) encuentran que la posición y el camino recorrido por los axones eran fijos. Esto contrasta con la aleatoriedad de la disposición, y por tanto del origen de los axones de las células retinianas de *Artemia*, que además tienen número variable. No obstante ELOFSSON ya había descrito en el Anostráceo *Branchinecta* células retinianas cuyos axones se van reuniendo en un área amplia.

La orientación celular descrita en los resultados concuerda tanto en el criterio del origen del axon como en la posición del rabdoma (que son opuestos) en ser ocelos inversos.

La inervación del ojo naupliar fue descrita por unos autores y omitida por otros. CLAUS (1886) y HANSTROM (1931) observan en *Branchipus* la formación de 3 nervios independientes, mientras que NOWIKOFF (1905) sólo cita 2 nervios que están unidos a los nervios del órgano frontal dorsal («órgano receptor en cavidad»). Se trata por tanto de observaciones diferentes.

CLAUS (1886) no describe detalladamente el ojo naupliar de *Artemia*. En los esquemas de NOWIKOFF (1906) se observa el nervio del ocelo impar entrando en un neuropilo ventral al ojo, pero no describe los nervios. Además, en un trabajo anterior (1905) señalaba en *Branchipus* la existencia de sólo 2 nervios para inervar el ojo naupliar, y que unos centrales que podían observarse inervaban al órgano frontal ventral, pero nunca al ocelo medio. MOROFF (1912) no trata de la inervación. VAISSIÈRE (1956) dice que el ojo adulto está unido a un ganglio impar por 3 fascículos de fibras nerviosas, pero sin especificar más. En una sección sagital del metanauplius señala en la parte posterior del ojo 2 zonas no muy precisas a las que denomina fibras nerviosas, que están dirigidas hacia atrás. Esta observación puede no ser errónea ya que en las larvas el ojo naupliar ocupa la posición más anterior en el cuerpo, mientras que en los adultos no es así, y los nervios se dirigen hacia delante. ELOFSSON (1966) supone el ojo de *Artemia* semejante al de *Branchinecta*, pero con los 3 nervios más cortos por presentar menor espacio hemocélico. Sin embargo, ni la posición del ocelo medio es posterior, ni los nervios se dirigen hacia atrás. BENESCH (1969) estudia los estadios larvarios y no describe los nervios, pero representa a lo que considera 3 neuropilos distintos del ojo naupliar, que nosotros no hemos encontrado claramente constituidos.

RASMUSSEN (1971) observa en *Artemia* unas secciones transversales de un haz nervioso entre el ocelo medio y el órgano frontal ventral, pero no encuentra su origen ni describe los nervios del ojo. PAULUS (1979) citando a esta autora dice que el ojo es everso, condición que no se desprende de este trabajo, sino la contraria.

Hasta el presente trabajo no se describe correctamente ni se detalla el trayecto ni la formación de los nervios del ojo naupliar de *Artemia*. La presencia de 3 nervios independientes parece ser el medio de discernimiento de la distinta intensidad de luz captada por cada copa que así es comunicada al cerebro y hace posible la orientación fototáctica del animal. Esto contrasta con lo descrito en algunos Copépodos, en los que todos los axones de cada ocelo no se reúnen en un nervio único: a los del ocelo ventral se unen algunos de los ocelos dorsales y el resto de los axones de cada ocelo dorsal constituye un sólo nervio (ELOFSSON, 1966) o bien se distribuyen en 2 grupos, existiendo en ese caso en conjunto 5 ramas nerviosas (DUDLEY, 1968). La función del ojo naupliar en el adulto, en el que hay un par de ojos compuestos de estructura compleja, y que permiten mucha mayor precisión, es problemática. HIROKI y KOSHIDA (1976) demuestran que una respuesta fototáctica negativa de la larva, presente también en el adulto, desaparece en este último al quitarle los ojos compuestos. Por tanto el ojo naupliar del adulto ha perdido facultades que tenía el ojo naupliar de la larva. Es muy probable que el ojo naupliar del adulto sea una estructura degenerada. De hecho algunos ejemplares carecen de él.

BIBLIOGRAFIA

- ANADÓN, A. (1980).—Anatomía del ojo naupliar de *Artemia* sp. (Crustacea: Anostraca) adulta. *Rev. Fac. Cienc. Univ. Oviedo (Ser. Biol.)*, **20-21**: 135-148.
- BENESCH, R. (1969).—Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* L. *Zool. Jb. Anat. Bd.*, **86**: 307-458.
- CLAUS, C. (1886).—Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, **6**: 267-358.
- DUDLEY, P. L. (1968).—The fine structure and development of the nauplius eye of the Copepod *Doropygus seclusus* Illg. *La Cellule*, **68**: 7-42.
- ELOFSSON, R. (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.
- FAHRENBACH, W. H. (1964).—The fine structure of a nauplius eye. *Z. Zellforsch.*, **62**: 182-197.
- HANSTRÖM, B. (1931).—Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen, 1. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **23**: 80-236.
- HIROKI, M. y Y. KOSHIDA (1976).—Nauplian eye and its role in the phototactic behavior of *Artemia salina*. *Zoological Magazine*, **85** (1): 78-83.
- 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*, pp. 299-383. A. P. Gupta Ed., Van Nostrand Reinhold Company, N. York.
- RASMUSSEN, S. (1971).—Die Feinstruktur des Mittelauges und des ventralen Frontalorgans von *Artemia salina* L. (Crustacea: Anostraca). *Z. Zellforsch.*, **117**: 576-596.
- VAISSIÈRE, R. (1956).—Evolution de l'oeil médian d'*Artemia salina* Leach (Crustacé branchiopode phyllopode) au cours de ses stades post-embryonnaires. *C. r. hebd. 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.