

LA VISIÓN EN LOS PECES: FENÓMENOS DE PLASTICIDAD SINÁPTICA EN LA RETINA

*Joaquín De Juan Herrero y
Rosa M^a Pérez Cañaveras
Facultad de Ciencias de la
Universidad de Alicante*

I. INTRODUCCIÓN

1) ¿Que entendemos por ver?:

Desde un punto de vista conceptual, la primera aproximación al problema que nos ocupa es tratar de definir qué es y que entendemos por ver. Para los animales, básicamente, ver consiste en “extraer, del entorno luminoso o electromagnético, información útil para su supervivencia”. En este sentido, las claves para comprender los problemas de la visión, pasan por entender que es “información útil” y en que consiste la supervivencia de los organismos.

En relación con la supervivencia, sabemos que todos los organismos de la Biosfera deben adaptarse al medio si quieren sobrevivir. Dicha adaptación, puede realizarse modificando el metabolismo, controlando los procesos de crecimiento o de una forma más rápida y efectiva, típica de los animales, mediante el movimiento.

Para que un movimiento (de huida, de ataque, de cortejo, etc.) sea adaptativo, los animales deben ser capaces de detectar las estructuras y los fenómenos, de su entorno, es decir, deben ser capaces de extraer “información útil”, o de percibir. Ahora bien, cualquier percepción, cualquier mensaje significativo, descansa sobre un soporte material o energético. Entre los diferentes soportes que los animales utilizan para capturar la información del medio, tenemos los siguientes: 1) moléculas, difundidas por el agua o por el aire

(alimentos, feromonas, etc.), que aunque son informativas, no permiten la localización exacta del entorno inmediato (por ejemplo la detección de animales silenciosos); 2) energía mecánica, como en el tacto, en la sensación de presión, en las ondas acústicas, etc., que proporcionan información de lo próximo y de lo que está en contacto y 3) campos electromagnéticos y más concretamente, la luz, a la que la mayoría de los animales son sensibles.

La luz es el soporte de la “información útil” y adaptativa que se extrae del medio, mediante la visión. Por otra parte, el sistema visual se presenta como uno de los más eficaces y eficientes en la extracción de “información útil” como queda recogido en el cuadro 1.

CUADRO 1: Eficacia del sistema visual humano como canal de información hacia el Sistema Nervioso Central*

Canal visual	10^7 bits/seg.
Canal auditivo	10^6 bits/seg.
Canal táctil	4×10^5 bits/seg.
Canal térmico	5×10^3 bits/seg.
Canal propioceptivo	10^3 bits/seg.
Canal olfativa	20 bits/seg.
Canal gustativos	13 bits/seg.
El sistema visual humano canaliza el 40% de la información que llega a nuestro Sistema Nervioso	

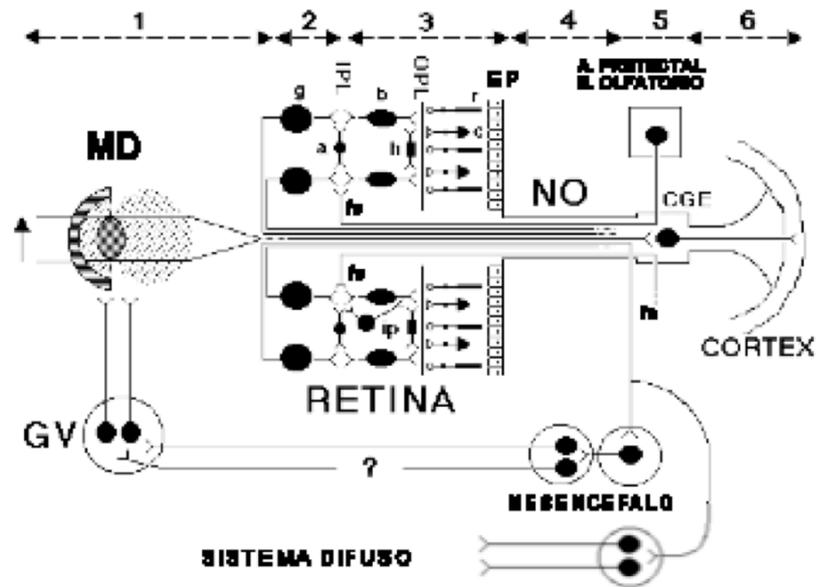
*Fuente: Gómez Bosque (1978)

La luz, como soporte de “información útil”, ha sido ampliamente utilizada a lo largo de la escala filogenética, desde los microorganismos más primitivos hasta el hombre. Sin embargo en este capítulo, no vamos a ocuparnos de ese problema.

2) El sistema visual de los vertebrados:

En los vertebrados, en general, y en los peces, en particular, el sistema visual, cumple dos tipos de funciones bien diferenciadas: 1) una función visual, cuyas características hemos definido más arriba, y 2) una función no visual que agrupa a un conjunto de actividades diversas que van desde la regulación de ciclos circadianos (Menaker, 1992), hasta acciones antidepresivas en el hombre (Lewy, et al., 1987), pasando por el control de conductas sexuales (Fernald, 1990).

FIGURA 1



Representación esquemática del sistema visual de los vertebrados. 1, 2 y 3, representan componentes del globo ocular como la retina (2 = retina interna; 3 = retina externa) y los medios dióptricos (MD) del ojo. 4, 5 y 6 = vía óptica; 4 = nervio óptico (NO), quiasma y cintillas ópticas (no representados). 4 y 5 = estaciones sinápticas subcorticales (mesencefálicas y diencefálicas). 6 = zonas telencefálicas incluida la corteza visual. Desde los núcleos subcorticales parten fibras eferentes hacia la retina (fe) y hacia ganglios vegetativos (GV) que controlan el tamaño de la pupila y la acomodación a la distancia.

Dos son los componentes básicos a considerar en el estudio de la función visual de los vertebrados: la luz y el sistema visual, entendiendo por este último al conjunto de estructuras, implicadas en la visión. De la luz hablaremos, parcialmente, más adelante cuando describamos algunas de sus propiedades en el medio acuático. Respecto al sistema visual, aquí solo nos ocuparemos de realizar una somera descripción estructural recogida de forma esquemática en la figura 1 y cuya única misión es orientar al lector no iniciado en estos temas.

3) Interés de estudio del sistema visual de los peces:

Para cerrar este apartado introductorio, creo conveniente enumerar y describir las principales razones que justifican el estudio de la visión de los peces. Cuatro son estas razones:

1) Los peces representan la mayor parte de todos los vertebrados existentes en la Biosfera, de tal suerte que tan solo ellos, comprenden entre 22.000-25.000 especies, de las cuales 20.000 son teleósteos (Fernald, 1989). Este ingente número de especies representan, ellas solas, casi tantas como el resto de los vertebrados juntos. Por otra parte, muchas de ellas, son especies con importante interés comercial.

2) En segundo lugar, este gran número de especies, reflejan un variado conjunto de sistemas adaptativos, a diferentes hábitats, lo que representa un gran logro evolutivo, en general y del sistema visual, en particular. Así, los peces se han adaptado a vivir en aguas de diferentes temperaturas (entre -18°C y $+40^{\circ}\text{C}$), en turbulentas corrientes de montaña; desde la superficie, hasta 9.000 metros de profundidad, donde la oscuridad es absoluta. Los peces se han adaptados a vivir en hábitats diferentes, en relación con el color de sus aguas (Bunt, 1991; Fernald, 1989). Desde las claras y azules aguas de los lagos tropicales, hasta las negras o marrones en los lagos costeros de Escocia. Entre los peces hay especies diurnas, superficiales, expuestas a la misma luz que los animales terrestres, frente a otros que viven en aguas profundas con una casi total oscuridad.

3) El sistema visual es importante para los peces en cuanto que constituye, para muchas especies, uno de sus principales mecanismos de comunicación social (Fernald, 1989; Fernald, 1990).

4) Finalmente, el sistema visual de los peces es bastante parecido al del resto de los vertebrados por lo que su retina se presenta como un modelo ideal para estudios neurocientíficos que nos permite realizar múltiples experimentos, sin necesidad de emplear primates u otros vertebrados superiores.

Muchos son los aspectos que se pueden abordar al tratar de la visión de los peces. Sin embargo, en este capítulo, me gustaría referirme tan solo a uno de ellos que no, por puntual y específico, deja de tener gran relevancia de índole general, tanto desde el punto de vista de la visión de los peces como desde el de la neurobiología. Me refiero a un fenómeno muy específico de los peces teleósteos consistente en la plasticidad sináptica que tiene lugar en su retina.

Antes de abordar el tema que nos ocupa, he creído conveniente hacer unas breves reflexiones acerca de algunas características del ambiente acuático, en el que los peces viven, y que condiciona, de forma importante, su manera de percibir visualmente el entorno.

II. CONDICIONES VISUALES DEL AMBIENTE ACUÁTICO

1) Consideraciones generales:

El medio acuático, en el que los peces viven, interviene de tres formas diferentes para su visión (Muntz, 1990): 1) actuando como un canal de transmisión de la luz, entre el objeto-estimulo y el pez; 2) proporcionando la iluminación necesaria (intensidad, calidad espectral y distribución direccional) para que el objeto-estimulo sea visto, y 3) actuando de fondo contra el cual el objeto-estimulo se presenta.

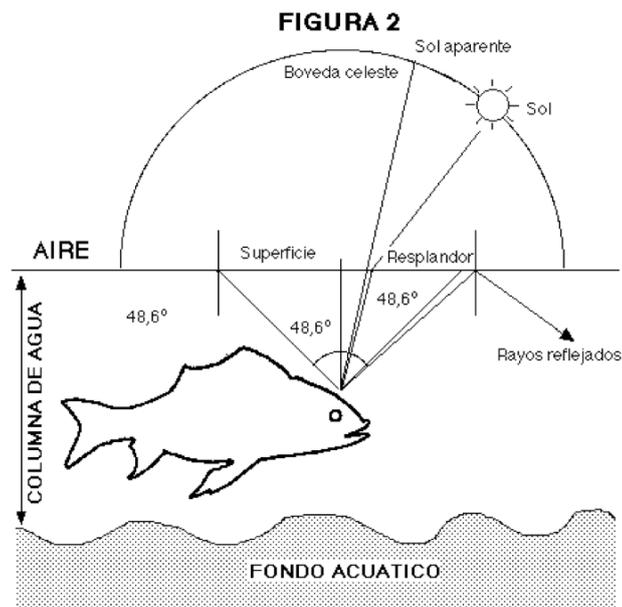
En su paso a través de cualquier medio (aire o agua), la luz sufre dos fenómenos importantes: la absorción y la dispersión (separación angular, de su camino, de los fotones en base a su longitud de onda). Ambos fenómenos dependen tanto del medio por el que la luz pasa, como de su longitud de onda. La absorción y la dispersión determinan que la radiación luminosa, en su trayectoria, se vea atenuada. Atenuación que será mayor cuanto más largo sea el camino a recorrer y también, por efecto de la dispersión, en las longitudes de onda pequeñas.

2) El paso de la luz a través de la interfase aire/agua:

Antes de entrar en el agua, la luz, sufre importantes modificaciones en su trayecto por la atmósfera (Loew y McFarland, 1990). Sin embargo, a pesar de la atenuación, una parte sustancial de los fotones, dispersados en la atmósfera, alcanzan el agua y pueden intervenir en la visión de los peces. Al pasar la luz a través de la interfase aire/agua, cambia el índice de refracción. A este nivel, algo de luz es reflejada a la atmósfera, dependiendo de su ángulo de incidencia (Kirk, 1983), desde un 2% en la vertical, hasta un 100% a un determinado ángulo crítico, cuando la superficie es lisa. El componente reflejado dependerá de la longitud de onda y se polarizará, lo que puede tener importancia en animales sensibles a la luz polarizada.

Los fotones que penetran en el agua, son refractados según la ley de Snell. Esto determina, que en la interfase aire-agua, la visión del mundo aéreo quede limitada a un área circular, en la superficie del agua (Figura 2), con un radio de $48,5^\circ$ llamada ventana de Snell (Bunt, 1991). En esta ventana, la escena aérea que llega los organismos acuáticos está comprimida. Más allá del límite de la ventana, la luz que va del fondo a la superficie, se refleja de nuevo hacia el fondo. De esta forma, un pez que mira hacia fuera del agua, a través de la ventana de Snell, tendrá una clara visión del medio aéreo, mientras

que más allá del borde, tan solo verá los reflejos del fondo. Aunque, en el agua calmada, la línea que define el borde de la ventana de Snell es fina, sin embargo, la difracción produce una cierta distorsión y franjas de colores, así como un gradiente gradual de intensidades que plantea interesantes problemas acerca de la adaptación visual de los peces.



Representación esquemática de la ventana de Snell

Un hecho importante, en relación con esta ventana, es que los animales transparentes que son alimento de muchos animales pelágicos, son más fáciles de detectar cuando cruzan esta línea ya que aparecerán más claros u oscuros (contraste) que el fondo. Esto plantea la posibilidad de que algunos peces que comen plancton, puedan poseer en su retina mecanismos para detectar el borde de la ventana de Snell (Lythgoe, 1988).

3) Fenómenos de absorción y dispersión de la luz en el agua:

La penetración de la luz en el agua sufre una marcada atenuación de su intensidad así como un importante cambio en sus cualidades espectrales, todo ello debido, en parte, a los fenómenos de absorción y dispersión. La intensidad de la luz que penetra en el agua, decrece rápidamente con la profundidad (Muntz, 1990). En aguas

claras, con longitudes de onda de máxima transmisión, la intensidad se reduce unas 0,8 unidades logarítmicas por cada 100 m de profundidad (Clarke y Denton, 1962), mientras que en aguas muy turbias, como ocurre en el Amazonas, puede decrecer hasta 10 unidades logarítmicas en una profundidad de 2 m (Muntz, 1982). La proporción de la disminución depende del denominado coeficiente de atenuación que a su vez depende de las propiedades de absorción y dispersión del agua (Muntz, 1990).

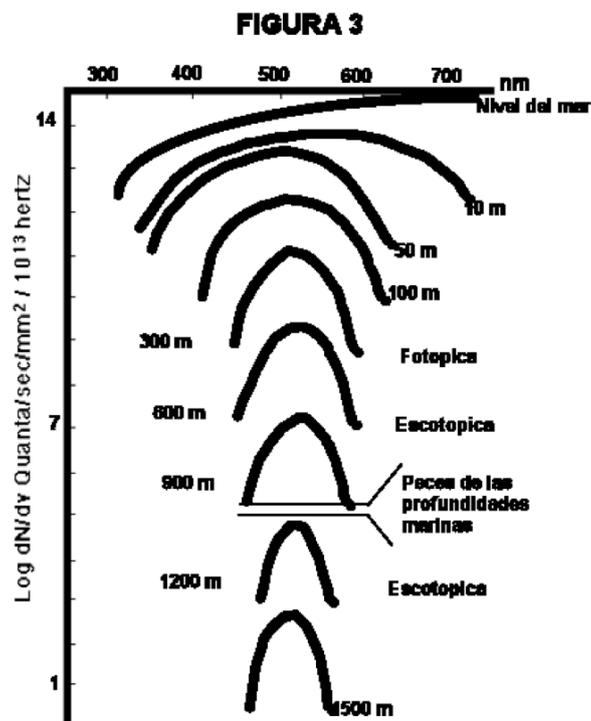
En la transmisión de la luz, existen importantes diferencias entre el medio aéreo y el acuoso. Mientras que el aire es incoloro, a la distancia y densidad normales, el agua más pura actúa como un fuerte filtro selectivo (Figura 3) que elimina los rojos y amarillos desde las zonas superficiales (Bunt, 1991). El color azul profundo de algunas aguas se debe, precisamente, a esta propiedad. La absorción que la luz sufre en el agua, se debe, en parte, al agua misma, la cual transmite mejor a 475 nm; y en parte, se debe a las partículas en ella disueltas que absorben radiaciones de longitudes de onda cortas. La reflexión de los rayos luminosos por moléculas y partículas más pequeñas que una longitud de onda, contribuyen también a azular el agua ya que la luz con longitud de onda del azul, es más reflejada que luces con longitudes de onda mayores. A veces, en el aire, se encuentran partículas en forma de humo o de niebla, sin embargo, se trata de fenómenos de corta duración. Por el contrario, muchas aguas, habitualmente son turbias pudiendo alcanzar el nivel de opacidad, debido a la presencia de partículas suspendidas que pueden tanto absorber como reflejar la luz.

La dispersión también puede darse en aguas puras siendo la luz dispersada fundamentalmente de longitudes de onda corta (Born y Wolf, 1970). El agua pura tiene la máxima transmisión luminosa (mínimo coeficiente de atenuación) en la región de los 460 nm y decrece para las longitudes de onda cortas y largas. En ella, el coeficiente de absorción es pequeño, de tal forma que el color azul del agua pura es solamente obvio para largos trayectos de la luz. Las aguas naturales raramente son puras, con excepción del "Cráter Lake" en Oregón que presenta características próximas al agua pura (Tyler, 1965). En aguas naturales, la dispersión para pequeños ángulos, afecta al componente espectral de pequeñas longitudes de onda. Para ángulos de dispersión grandes, las longitudes de onda pequeñas, son dispersadas más intensamente.

Hay aguas que contienen cantidades variables de absorbentes y dispersantes que tienden a darle al agua una coloración rojiza. Así, las aguas costeras son más turbias, debido a que poseen diferentes tipos

de sustancias en suspensión como humus, materiales de arrastre, fitoplancton fotosintético, etc. Su máxima transmisión la hacen en el orden de los 575 nm. La presencia de partículas coloreadas en el agua puede restringir el espectro luminoso que penetra a una determinada profundidad por lo que todos estos productos en suspensión, influyen el color del agua, fundamentalmente al dispersar la luz.

Los fenómenos de fluorescencia y de bioluminiscencia también pueden influir en el color del agua (Loew y McFarland, 1990)



Cambios del espectro de radiación luminosa en relación con la profundidad del agua (El ejemplo corresponde al agua del tipo I de la clasificación de Jerlov). Se observa un claro corte a nivel de las radiaciones de longitudes de onda largas y un marcado y progresivo estrechamiento del espectro luminoso al aumentar la profundidad (Inspirado en Jerlov, 1976)

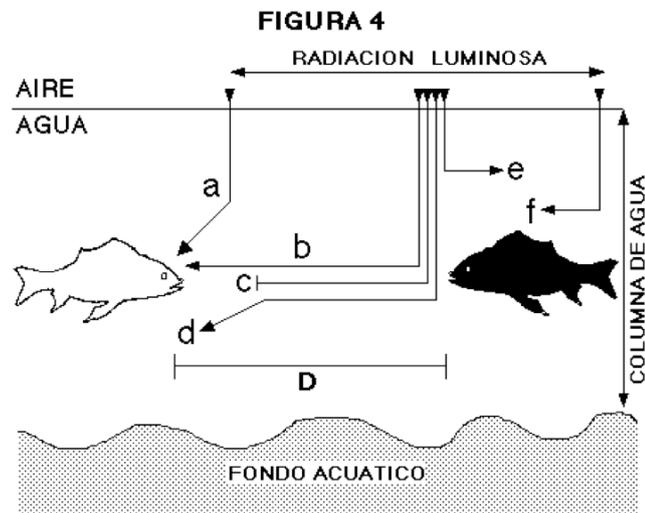
4) Contraste e información espacial en el agua:

La detección y reconocimiento de objetos depende de la propagación rectilínea de la luz, entre el estímulo y el observador, y del contraste entre el objeto y su fondo. La reducción del contraste depende, también, del coeficiente de atenuación, el cual lo hace de la

dispersión y de la absorción.. La forma como el contraste disminuye con la distancia ha sido considerada en detalle por Duntley (1962). La dispersión no solo reduce el contraste sino que también afecta a las características espaciales de la imagen que es transmitida. Altas frecuencias espaciales son particularmente muy atenuadas en el medio acuático.

Como ya hemos mencionado, las partículas en suspensión, dispersan la luz, disminuyen su penetración a través del agua y modifican su dirección, de tal forma que a una determinada profundidad, los fotones de la luz solar, alcanzan un punto en el agua desde todas las direcciones (Figura 4). A esta profundidad los objetos no dan sombra, perdiéndose todas las referencias del campo luminoso. Sin embargo, la consecuencia más importante de la dispersión, para la visión, tiene lugar después que la luz ha interactuado con los objetos del medio, pues la "imagen formada" por el objeto, al viajar a través del agua, sufre nuevas dispersiones de sus fotones, reduciéndose su brillo y destruyéndose la información bidimensional de la imagen, disminuyendo el contraste y produciéndose un brillo velado (Loew y McFarland, 1990).

A pesar de la gran variabilidad temporal y espacial de todos estos factores, es posible clasificar las aguas naturales dentro de un amplio grupo de tipos ópticos. Por ejemplo Jerlov (1976), basada en una serie de medidas, clasificó las aguas marinas en 11 tipos: tres oceánicas (JI, JII., JIII) y nueve costeras (J1-J9). Aunque la clasificación de Jerlov no tiene por que ser la más fiable, sin embargo puede ser de gran utilidad para el estudio de muchos fenómenos biológicos.



Diferentes trayectos e incidencias sufridas por las radiaciones luminosas que alcanzan el medio subacuático: la luz al penetrar en el agua se dispersa en todas direcciones (a, b, c, d, e y f). Parte de la luz es absorbida (c) o forma parte del fondo (f)

5) Consecuencias del medio acuático para la visión de los peces:

En el ambiente acuático, la visión de los peces, parece estar más especializada para incrementar la sensibilidad y el contraste que para la resolución y la agudeza visual. Los estudios, conductuales y fisiológicos, parecen indicar que la adaptación a la oscuridad (Northmore, 1977) y el umbral del contraste (Northmore y Dvorack, 1979), de muchos peces superan al del hombre (Douglas y Hawryshyn, 1990). Por otra parte los objetos debajo del agua son percibidos de manera diferente al medio aéreo, pudiendo colocarse delante del pez antes de que el los pueda ver, por eso los sistemas con alto poder de resolución, como los que poseen los vertebrados terrestres, serán de poco uso debajo del agua.

La luz reflejada en el agua, añade más ruido al habitual (Lythgoe, 1972), ruido con el que el sistema visual de un animal acuático se tiene que enfrentar para identificar su objeto-estimulo (un compañero, la comida o a un enemigo). Cuando la reflexión es muy marcada puede ser muy difícil saber de donde viene la iluminación, como ocurre, también en el aire, cuando la niebla es muy densa.

Debido a la reflexión y a la absorción de la luz, en el agua clara, la visibilidad probablemente es pequeña y solo sirve para ver poco más que la forma general a unas decenas de metros y esto en las mejores condiciones de alto contraste y buenos patrones.

III. PLASTICIDAD SINÁPTICA EN LA RETINA DE LOS PECES:

1) Introducción:

El medio acuático presenta una gran variabilidad (Muntz, 1990) así como unas condiciones poco óptimas para la sensibilidad y el contraste visual debido, entre otros factores, a la influencia de la absorción y de la dispersión de la luz. Este hecho ha determinado que, el sistema visual de los peces se encuentre dotado de un alto grado de plasticidad, que le permite sobrevivir en un ambiente en el que las condiciones visuales son más difíciles que en el medio aéreo.

Plasticidad, es la capacidad que tiene algo de ser plástico. El término plástico, deriva del latín "plasticus" y éste del griego plastikos, que a su vez deriva del verbo plassein que significa "formar" o dar forma. Algo plástico es, pues, algo "capaz de ser modelado" y plasticidad es la capacidad de modelar o de darle forma a algo. En este sentido, aquí, nos vamos a ocupar de los cambios de forma que experimentan algunas sinapsis, en las retinas de los peces, probablemente como consecuencia de su adaptación a los cambios de luz/oscuridad.

2) La retina como "filtro" de las condiciones luminosas del medio acuático:

2.1. Actividad funcional de la capa plexiforme externa:

De todos es sabido que la actividad visual se inicia en la retina, a nivel de sus fotorreceptores, donde la luz es convertida en señales eléctricas, que serán enviadas a los centros superiores del Sistema Nervioso Central (SNC) (Ver figura 1). Es precisamente en la retina donde se van a producir importantes correcciones y cambios adaptativos, al medio acuático, para la visión de los peces. Como en el resto de los vertebrados, la retina de los peces está constituida por los fotorreceptores más 5 tipos de neuronas (Figura 1 y 5) que se disponen en varias capas perfectamente delimitadas (Figura 5) y cuya descripción detallada escapa de nuestros propósitos. De todas las capas de la retina, tan solo en dos de ellas se producen contactos sinápticos: en la plexiforme externa o OPL (de Outer Plexiform

Esquema de la retina de los vertebrados. Epitelio pigmentario (PE), fotorreceptores (Phot.) de dos tipos, conos (c) y bastones (r). Capa nuclear externa (OPL) correspondiente a los núcleos de los fotorreceptores. Capa plexiforme externa (OPL) donde se realizan las primeras estaciones sinápticas entre fotorreceptores (c y r), células horizontales (h) y células bipolares (b). Capa nuclear interna (INL) donde se encuentran los núcleos de los bastones (b), células horizontales (h), células amacrinas (a) y células interplexiformes (ip). Capa plexiforme interna (IPL) donde se realizan las sinapsis entre bipolares, amacrinas, ganglionares (GL) y células interplexiformes (ip). Capa de las fibras del nervio óptico (ONL). Desde esta capa entran a la retina fibras eferentes (EF). Obsérvese como la luz atraviesa toda la retina antes de llegar a los fotorreceptores.

Un error muy extendido, es creer que la distinción del color solo se debe al pigmento de los conos. Esto no es cierto. Aunque los conos tienen sensibilidad distinta para la luz de diferentes colores, no pueden distinguirlos claramente. Por ejemplo, si proporcionamos, a un cono sensible al rojo (R-cono), una luz roja de una cierta intensidad y otra luz verde de alta intensidad (de tal forma que el pigmento del cono, tenga la misma probabilidad de absorber las dos luces), el cono R dará idéntica respuesta, fenómeno referido como el principio de univariación (Naka y Rushton, 1966; Raynauld et al., 1979).

La codificación del color en el sistema visual, comienza en las neuronas retinianas de segundo orden, las cuales exhiben el fenómeno de oponencia al color. Es decir, luces de determinadas longitudes de onda, elicitán respuestas de despolarización, mientras que luces de otra longitud de onda elicitán, en la misma célula, respuestas de hiperpolarización. Son pues estas células las que verdaderamente, pueden distinguir entre colores. Las células retinianas de segundo orden, con oponencia al color, mejor estudiadas, han sido las HCs de los peces, donde la oponencia al color es mediada por la sinapsis que realizan la retroalimentación entre HCs y conos.

d) Codifican la información espacial. En la OPL tiene lugar una forma especial de organización del campo receptivo, se trata de una organización, en la que se da un antagonismo entre el centro y la periferia del campo (Werblin y Dowling, 1969; Yang y Wu, 1991) (Center-Surround Antagonistic Receptive Field = CSARF). Las células bipolares son las primeras neuronas, a lo largo del sistema visual, que exhiben este CSARF. Así, las entradas centrales, de las células bipolares, son mediadas por sinapsis entre el fotorreceptor y la célula bipolar, mientras que las señales periféricas son mediadas por las HCs y quizás también por las células amacrinas (a nivel de la IPL)

(Werblin y Dowling, 1969; Yang y Wu, 1991). En la retina externa, la información periférica mediada por la HC es llevada a cabo por dos vías: la vía de retroalimentación HC-cono-bipolar y la vía anterograda HC-bipolar.

2.2. Retroalimentación negativa:

Dado que los fotorreceptores son el determinante de los procesos visuales que acabamos de ver, resulta imprescindible el control de la salida de señales desde los mismos. De ahí la importancia de un mecanismo de retroalimentación negativa (sign-inverting feedback signal) entre las HCs y los conos. Este mecanismo fue descrito por vez primera en la retina de la tortuga (Baylor et al., 1971) y después en la de percas (Burkhardt, 1977), carpas (Murakami et al., 1982a; Murakami et al., 1982b) y salamandra tigre (Wu, 1991). En todas las preparaciones estudiadas, la retroalimentación, se realiza desde la HC hasta el cono pero no hasta los bastones. La retroalimentación, se realiza a través de sinapsis no convencionales, entre las HCs y los conos.

En pocas palabras el mecanismo de retroalimentación actuaría así: 1) en la oscuridad, los fotorreceptores están liberando constantemente su neurotransmisor (glutamato) que a su vez está constantemente despolarizando a la HC, la cual, por su parte, libera gran cantidad del neurotransmisor GABA (Marc, et al., 1978; Marc, 1989). Es el GABA el que al actuar sobre receptores GABA_A (Ehinger y Dowling, 1987) del cono, abre sus canales de Cl⁻ y lo hiperpolariza tónicamente, durante la oscuridad, oponiéndose a la despolarización del mismo; 2) en presencia de la luz, los fotorreceptores se hiperpolarizan, dejan de liberar glutamato y las HCs, privadas de este neurotransmisor despolarizante, se hiperpolarizan también (Wu, 1986). Como consecuencia de esta hiperpolarización la HC deja de liberar GABA y su efecto hiperpolarizante sobre el cono disminuye al cerrarse los canales de Cl⁻ por lo que el cono se despolariza, oponiéndose al efecto hiperpolarizante producido por la luz en el mismo. Es decir la disminución de la liberación de GABA desde la HC, inhibe las respuestas evocadas por la luz.

A modo de resumen podemos decir que la retroalimentación negativa es, probablemente, una estrategia general, utilizada por todo el sistema visual, para procesar la información. Un mecanismo parecido de retroalimentación negativa es utilizado en la IPL por las células amacrinas, sobre las células bipolares.

3) Cambios morfológicos en las capas plexiformes:

En paralelo con el mecanismo de retroalimentación negativa, en la retina de los peces, se producen otros cambios, de carácter morfológico que se dan de forma exclusiva en la retina de los teleósteos. Estos cambios consisten en la formación/disrupción de unas estructuras denominadas “espinulas” en razón de su parecido con las espinas dendríticas y por su menor tamaño.

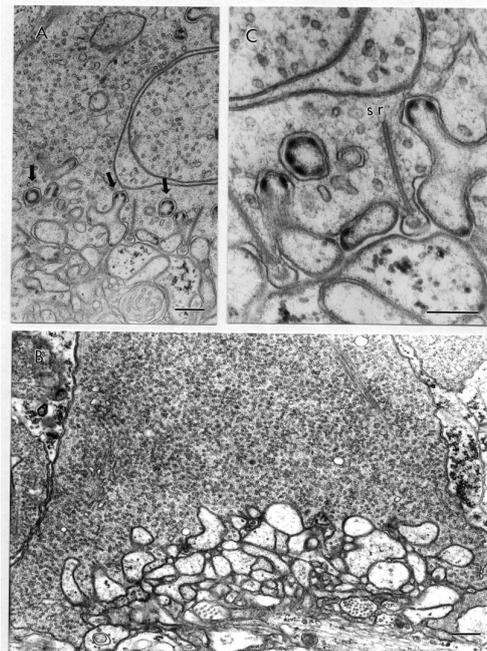
3.1. Formación/disrupción de espinulas en la OPL:

Las espinulas (Wagner, 1980) son proyecciones digitiformes que desde las dendritas de las HCs, se invaginan profundamente en los pedículos de los conos, en la retina adaptadas a la luz, de los teleósteos (Wagner, 1980; De Juan y Bowling, 1987; De Juan et al., 1991; De Juan et al., 1996). Estas estructuras, de 0,3 μm longitud por 0,1 μm de diámetro, carecen de vesículas sinápticas y pueden ser fácilmente reconocidas por la presencia de parches de material electrodenso situado en su extremidad, inmediatamente por debajo de la membrana celular (Figura 6A y 7). Las espinulas son estructuras dinámicas que se encuentran bajo el control de la luz/oscuridad y por influencias endógenas.

Durante la adaptación a la luz las dendritas de las HCs comienzan a producir progresivamente espinulas que se invaginan en el pedículo de los conos y van siendo cada vez más numerosas hasta alcanzar su máximo número al cabo de 45 ó 60 minutos (Wagner, 1980; Weiler y Wagner, 1984; Kirsch et al, 1990). El fenómeno opuesto se produce durante la adaptación a la oscuridad donde la espinulas desaparecen casi por completo (Figura 6 y 7). En cuanto a su control endógeno, se ha visto que siguen un patrón circadiano, formándose al amanecer y desaparecen al atardecer. Así, en retinas dejadas en oscuridad constante, por más de 48 horas, la formación de espinulas y su degradación continua ocurriendo al mismo tiempo que tiene lugar el amanecer y el atardecer subjetivos (Douglas y Wagner, 1983) respectivamente. En cortes seriados, de pedículos de pez dorado, se han calculado unas 29 espinulas por dendrita de HC, lo que supondría un aumento del 25% de la superficie de contacto, entre las dendritas de las HCs y los pedículos de los conos, en la adaptación a la luz en comparación con la adaptación a la oscuridad (Wagner, 1990).

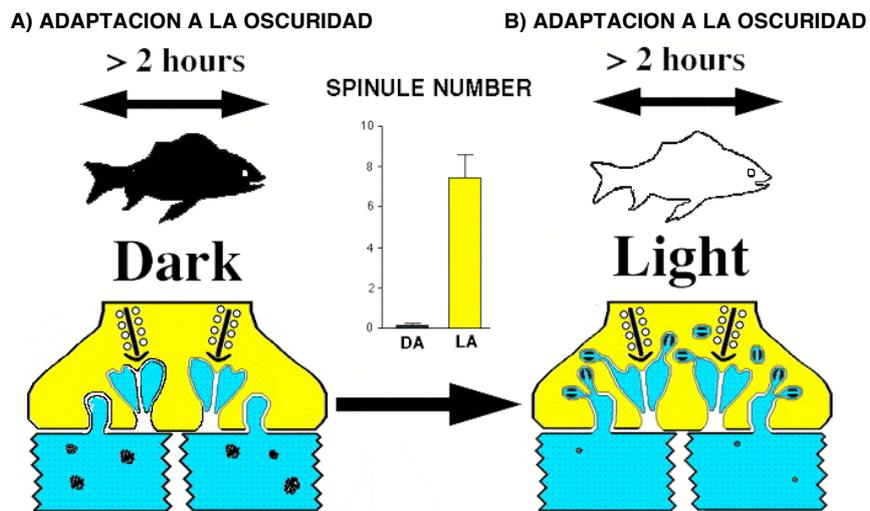
En la formación/disrupción de las espinulas, parece estar clara la intervención de la actina y de los microtubulos (Smith y Kohler, 1993; Ter-Margarian y Djamgoz, 1992; Weiler y Janssen-Bienhold, 1993). Sin embargo, resulta todavía confusa la participación de sustancias neuractivas, como la dopamina (DA). Así, mientras que para algunos (Djamgoz et al., 1989; Kirsch et al., 1988; Kohler y Weiler, 1990; Weiler, et al., 1988) la formación de las espinulas es desencadenada, fundamentalmente por la DA producida por las células interplexiformes, para otros la DA sola, es incapaz de formar espinulas (De Juan et al. 1996), y precisa de otros factores todavía desconocidos (De Juan et al. 1996; Yazula et al. 1996). En la degradación de las espinulas durante la oscuridad hay datos que implican al glutamato (Weiler, et al., 1988). Nosotros (De Juan et al., 1996), recientemente, hemos postulado la necesaria intervención del SNC en el control de la formación/disrupción de las espinulas.

FIGURA 6



En la parte superior, micrografía electrónica de la retina de un pez teleosteo adaptado a la oscuridad. Se observa un pedículo de cono sin espinulas. A nivel de las células horizontales (H1) se observan nematosomas (flechas gruesas). B) Ídem de una retina adaptada a la luz. En ella se observa un pedículo con abundantes espinulas (flechas finas) que se observan aumentadas en la figura superior derecha.

FIGURA 7



Esquema de un pedículo de cono adaptado a la oscuridad (A) y otro adaptado a la luz (B). El pedículo adaptado a la oscuridad carece de espinulas pero presenta abundantes inclusiones intracitoplásmicas (nematosomas). Lo contrario ocurre en el pedículo adaptado a la luz (B).

3.2. Formación/disrupción de espinulas en la IPL:

En la IPL, del pez dorado, se han observado la existencia de proyecciones irregulares a modo de espinulas que emergen desde los terminales sinápticos de las células bipolares mixtas (Mb) para conos y bastones. Estas proyecciones se invaginan en una importante fracción de los procesos presinápticos de las células amacrinas (Yazulla y Studholme, 1991; 1992). Estas espinulas contienen acúmulos de vesículas sinápticas claras con engrosamientos de la membrana. Además hay algunos terminales sinápticos de células amacrinas que extienden espinulas dentro de las células bipolares mixtas. Durante la adaptación a la oscuridad, el borde que limita a los procesos sinápticos de las células bipolares Mb es más irregular que en la luz y el número de espinulas siete veces mayor (Yazulla y

Studholme, 1992).

Según Yazulla y Studholme (1992) este incremento de espinulas durante la adaptación a la oscuridad parece estar relacionado con una intensificación de la transmisión sináptica desde células amacrinas menores, cuando el input mayor desde amacrinas GABAérgicas está reducido.

Son muchos los datos que apuntan a las espinulas, como sustrato morfológico de los mecanismos de retroalimentación negativa, mencionados más arriba, como la intervención en el control de la oponentencia al color (Raynaud, et al., 1979) en la OPL. Otros (De Juan et al., 1996), el contrario, ponen en cuestión tal participación. De lo dicho, se deduce que en el momento actual, no existen evidencias claras de cuál sea el papel de las espinulas en el control de la actividad retiniana. En este sentido, los mecanismos de plasticidad sináptica tanto de la OPL como de la IPL, constituyen un atractivo reto en la investigación del sistema visual de los peces, campo en el que todavía queda mucho camino por recorrer.

IV. BIBLIOGRAFÍA

- 1) BAYLOR, D.A., FUORTES, M.G.F., O'BRYAN, P.M. (1971). Receptive fields of single cones in the retina of the turtle. *J. Physiol.* 24:265-294.
- 2) BORN, M. Y WOLF, E. (1970). *Principles of optics*. Pergamon Press. Oxford.
- 3) BROWN, P.K. Y WALD, G. (1963). Visual pigments in human and monkey retinas. *Nature* 200:37-43.
- 4) BUNT, S.M. (1991). Evolution of vision in fishes. En: *Vision and visual dysfunction (2): Evolution of the visual system*. Edited by J.R. Cronly-Dillon and R.L. Gregory. CRC Press, Inc, Boca Raton, Ann Arbor, Boston. pp 398-420.
- 5) BURKHARDT, D.A. (1977). Responses and receptive-field organization of cones in perch retinas. *J. Neurophysiol.* 40:53-62.
- 6) CLARKE, G.L. Y DENTON, E.J. (1962). Light and animal life, En: *The sea*. Vol. 1 (ed. M.N. Hill). John Wiley and Sons. New York. pp. 456-468.
- 7) DE JUAN, J Y DOWLING, J.E. (1987). Structural Changes in photoreceptor terminals and horizontal cells in the White perch following prolonged dark adaptation. 1987 ARVO. Sarasota.USA.
- 8) DE JUAN, J. IÑIGUEZ Y DOWLING, J.E. (1991). Nematosomes in external horizontal cells of white perch (*Roccus americana*) retina: changes during dark and light adaptation. *Brain Research.* 546:176-180.

- 9) DE JUAN, J., GARCIA, M. Y CUENCA, N. (1996). Formation and dissolution of spinules and changes in nematosome size require optic nerve integrity in black bass (*Micropterus salmoides*) retina. *Brain Res.* 707:213-220.
- 10) DJAMGOZ, M.B.A., KIRSCH, M., WAGNER, H.J. (1989). Haloperidol suppresses light-induced spinule formation and biphasic responses of horizontal cells in fish (roach) retina. *Neurosci. Lett.* 107:200-204.
- 11) DOUGLAS, R.H. Y HAWRYSHYN, C.W. (1990). Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. En: *The visual system of fish.* Edited by Ron. H. Douglas and Mustafa B.A. Djamgoz. Chapman and Hall. pp 373-418.
- 12) DOUGLAS, R.H. Y WAGNER, H.J. (1983). Endogenous control of spinule formation in horizontal cells of the teleost retina. *Cell Tissue Res.* 229:443-449.
- 13) DUNTLEY, S.Q. (1962). Underwater visibility. En: *The Sea* (de. M.N. Hill). Interscience. London. pp 452-455.
- 14) EHINGER, B. Y DOWLING, J.E. (1987). Retinal Neurocircuitry and Transmission. En: *Handbook of Chemical Neuroanatomy.* Edited by Bjorklund A. Hokfelt, T. Swanson L.W. Amnsterdam. Elsevier. 5:389-446.
- 15) FERNALD, R.D. (1989). Fish Vision. En: *Development of the vertebrate retina.* Edited by Barbara L. Finlay and Dale R. Sengelaub. Plenum Press. New York & London. pp 247-265.
- 16) FERNALD, R.D. (1990). Haplochromis burtoni: a case study. En: *The visual system of fish.* Edited by Ron. H. Douglas and Mustafa B.A. Djamgoz. Chapman and Hall. pp 443-463.
- 17) GOMEZ BOSQUE, P. (1978). *Elementos de Neuropsicofisiología.* Libreria Médica. Valladolid.
- 18) JERLOV, N.G. (1976). *Marine Optics.* Elsevier. Amsterdam.
- 19) KIRK, J.T.O. (1983). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* Cambridge University Press. Cambridge. England.
- 20) KIRSCH, M., DJAMGOZ, M.B.A. Y WAGNER, H.J. (1990). Correlation of spinule dynamics and plasticity of the horizontal cell spectral response in cyprinid fish retina: quantitative analysis. *Cell Tissue Res.* 260:123-130.
- 21) KIRSCH, M. WAGNER, H.J., DJAMGOZ, M.B.A. (1988). Dopamine and plasticity of horizontal cell function in teleost retina: regulation of a spectral mechanism through D1-receptors. *Brain Res.* 31:401-412.
- 22) KOHLER, K. Y WEILER, R. (1990). Dopaminergic modulation of transient neurite outgrowth from horizontal cells of the fish retina is not mediated by cAMP. *Eur. J. Neurosci.* 2:788-794.

- 23) LEWY, A.J., SACK, R.L., MILLER, S. Y HOBAN, T.M. (1987). Antidepressant and circadian phase-shifting effects of light. *Science* 235:352-354.
- 24) LOEW, E.R. Y MCFARLAND, W.N. (1990). The underwater visual environment. En: *The visual system of fish*. Edited by Ron. H. Douglas and Mustafa B.A. Djamgoz. Chapman and Hall. pp 1-43.
- 25) LYTHGOE, J.N. (1972). The adaptation of visual pigments to the photic environment. En: *The Handbook of Sensory Physiology*. VII/I (de. H.J.A. Dartnall) Springer-Verlag. Berlin pp 566-603.
- 26) LYTHGOE, J.N. (1988). Light and vision in the aquatic environment. En: *Sensory Biology of Aquatic Animals*. eds Atema, J. Fay, R.R. Popper, A.N. and Tavolga, W.N. pp. 57-82. New York. Springer.
- 27) MARC, R.E. (1989). The anatomy of multiple GABAergic and Glycinergic pathways in the inner plexiform layer of the goldfish retina. En: *Neurobiology of the inner retina*. Edited by Weiler, R. Osborne, N.N. Berlin. Springer. pp53-64.
- 28) MARC, R.E., STELL, W.K., BOK, D., LAM, D.M.K. (1978). GABAergic pathways in the goldfish retina. *J. Comp. Neurol.* 182:221-246.
- 29) MARMARELIS, P.Z. Y MARMARELIS, V.Z. (1978). Analysis of physiological systems the white-noise approach. New York Plenum Press.
- 30) MENAKER, M. (1992). Eye do more than see. *Current Biology*. 2:88-89.
- 31) MUNTZ, W.R.A. (1982). Visual adaptations to different environments in Amazonian fishes. *Rev. Can. Biol. Exp.* 41:35-46.
- 32) MUNTZ, W.R.A. (1990). Stimulus, environment and vision in fishes. En: *The visual system of fish*. Edited by Ron. H. Douglas and Mustafa B.A. Djamgoz. Chapman and Hall. pp 491-511.
- 33) MURAKAMI, M., SHIMODA, Y., NAKATANI, K, MIYACHI, E. WATANABE, S. (1982a). GABA-mediated negative feedback and color opponency in carp retina. *Jpn. J. Physiol.* 32:927-935.
- 34) MURAKAMI, M., SHIMODA, Y., NAKATANI, K, MIYACHI, E. WATANABE, S. (1982b). GABA-mediated negative feedback from horizontal cells to cones in carp retina. *Jpn. J. Physiol.* 2:911-926.
- 35) NAKA, K.I. Y RUSHTON, W.A.H. (1966). S-Potentials from color units in the retina of fish (Cyprinidae). *J. Physiol.* 185:536-555.
- 36) NORTHMORE, D.P.M. Y DVORACK, C.A. (1979). Contrast sensitivity and acuity of the goldfish. *Vision Res.* 19:255-261.
- 37) NORTHMORE, D.P.M. (1977). Spatial summation and light adaptation in the goldfish visual system. *Nature. Lond.* 268:450-451.

- 38) RAYNAULD, J.P., LAVIOLETTE, J.R. Y WAGNER, H.J. (1979). Goldfish retina: a correlate between cone activity and morphology of the horizontal cell in cone pedicles. *Science*. 204:1436-1438.
- 39) SMITH, Y. Y KOHLER, K. (1993). Spinule formation in the fish retina: is there an involvement of actin and tubulin?. An electromicroscopic immunogold study. *J. Neurocytol.* 22:205-214.
- 40) STELL, W.K. Y LIGGHTFOOT, D.O. (1975). Color-specific interconnections of cones and horizontal cells in the retina of the goldfish. *J. Comp. neurol.* 159:473-502.
- 41) TER-MARGARIAN, A. Y DJAMGOZ, M.B.A. (1992). Cytochalasin inhibits light-dependent synaptic plasticity of horizontal cells in teleost retina. *Neurosci. Lett.* 147: 131-135.
- 42) THIBOS, L.N. Y WERBLIN, WERBLIN, F.S. (1978). The response properties of the steady antagonistic surround in the mudpuppy retina. *J. Physiol.* 278:79-99.
- 43) TYLER, J.E. (1965). In situ spectroscopy in ocean and lake waters. *J. Opt. Soc. Am.* 55:800-805.
- 44) WAGNER, H.J. (1980). Light-dependent plasticity of the morphology of horizontal cell terminals in cone pedicles of fish retinas. *J. Neurocytol.* 9:573-590.
- 45) WAGNER, H.J. (1990). Retinal structure of fishes. En: *The visual system of fish*. Edited by Ron. H. Douglas and Mustafa B.A. Djamgoz. Chapman and Hall. Pp 109-157.
- 46) WEILER, R. Y JANSSEN-BIENHOLD, U. (1993). Spinule-type neurite outgrowth from horizontal cells during light adaptation in the carp retina: an acting-dependent process. *J. Neurocytol.* 22:129-139.
- 47) WEILER, R. Y WAGNER, H.J. (1984). Light-dependent change of cone horizontal cell interactions in carp retina. *Brain Res.* 298:1-9.
- 48) WEILER, R., KOHLER, K., KIRSCH, M., Y WAGNER, H.J. (1988). Glutamate and dopamine modulate synaptic plasticity in horizontal cell dendrites of fish retina. *Neurosci. Lett.* 87:205-209.
- 49) WERBLIN, F.S. Y DOWLING, J.E. (1969). Organization of the retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus*, II: Intracellular recording. *J. Neurophysiol.* 32:339-355.
- 50) WERBLIN, F.S. (1972). Lateral interactions at inner plexiform layer of the vertebrate retina: antagonistic responses to change. *Science*. 175:1008-1010.
- 51) WU, S.M. (1986). Effects of g-aminobutyric acid on cones and bipolar cells of the tiger salamander retina. *Brain Res.* 365:70-77.

- 52) WU, S.M. (1988). Electrical interactions between the neuronal cells of the retina: encoding of visual images in the vertebrate retina. En: Retinal Disease: Biomedical Foundations and Clinical Management. Edited by Tso M. Philadelphia. Lippincott. pp112-121.
- 53) WU, S.M. (1991). Input-Output relations of the feedback synapse between horizontal cells and cones in the tiger salamander retina. *J. Neurophysiol.* 65:1197-1206.
- 54) WU, S.M. (1992). Feedback connections and operation of the outer plexiform layer of the retina. *Current Opinion in Neurobiology* 2:462-468.
- 55) YANG, X.L. Y WU, S.M. (1991). Feed-forward lateral inhibition: Input-Output relation of the horizontal cell to bipolar cell synapse in the tiger salamander retina. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 88:3310-3313.
- 56) YAZULA, Y STUDHOLME, K.M. (1992). Glycine-receptor immunoreactivity in retinal bipolar cells is postsynaptic to glycinergic and GABAergic amacrine cells synapses. *J. Comp. neurol.* 310:11-20.
- 57) YAZULA, Y STUDHOLME, K.M. (1992). Light-Dependent plasticity of the synaptic terminals of Mb bipolar cells in goldfish retina. *J. Comp. Neurol.* 320:521-530.
- 58) YAZULA, S. Y LIN, Z-S Y STUDHOLME, K.M. (1996). Dopaminergic control of light-adaptive synaptic plasticity and role in goldfish visual behavior. *Vision Res.* 36: 4045-4057.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado con fondos de la Generalitat Valenciana para la realización del proyecto GV-2521-94. Igualmente queremos agradecer la inestimable ayuda dada por la Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana por su ayuda en la obtención y utilización de los peces de nuestras investigaciones.