Histología y morfometría del ojo del pez de Ariopsis seemanni: Implicaciones en ecología visual

Histology and morphometry of the eye of Ariopsis seemanni fish: Visual ecology implications

Mario Oswaldo Tovar Bohórquez, Sheryll Yohana Corchuelo Chavarro, Edwin Gómez Ramírez, Martha Janneth Obando Bulla y Hernán Hurtado Giraldo

> Laboratorio de Histoembriología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada, Km 2 vía Cajicá – Zipaquirá, Costado Oriental, Cundinamarca, Colombia e-mail: mario.tovar@unimilitar.edu.co

Tovar Bohórquez M. O., S. Y. Corchuelo Chavarro, E. Gómez Ramírez, M. J. Obando Bulla y H. Hurtado Giraldo. 2013. Histología y morfometría del ojo de Ariopsis seemanni: Implicaciones en ecología visual. Hidrobiológica 23 (3): 420-430.

RESUMEN

Teniendo en cuenta la importancia del sistema visual en la vida de los organismos, en el presente trabajo se hace una descripción histológica y morfométrica del ojo de juveniles de *Ariopsis seemanni*, una especie de teleósteo ornamental comercialmente importante, con un enfoque hacia su ecología visual. El ojo de *A. seemanni* tiene la conformación típica de los teleósteos, con un tamaño relativo grande (TRO=6.5%) y un cristalino circular también relativamente grande (TRC=42.2%). La córnea está conformada por un estroma corneal, epitelio plano estratificado y un endotelio. El iris es altamente vascularizado, consta de epitelio plano simple, epitelio pigmentado y un estroma con melanocitos. El cristalino presenta una capa externa acelular, epitelio cúbico simple y tejido conectivo con fibras de colágeno. La retina está formada por ocho capas, la capa de fibras nerviosas es muy delgada y presenta tres discos ópticos, provenientes de las células ganglionares que forman el nervio óptico. Morfométricamente, se destacan las variaciones en espesor de la córnea entre las regiones anterior y media (42.3-76.7 µm), el iris en la región dorsal y ventral (25.8-48.3 µm), la esclera posterior y medial (31.9-111.9 µm) y la retina lateral y temporal, (70-280 µm). *A. seemanni*, presenta un ojo desarrollado y adaptado al ambiente estructuralmente complejo y a los hábitos alimentarios propios de la especie, siendo las características más representativas: el tamaño relativamente grande del ojo y del cristalino, las variaciones morfométricas en el espesor de la retina y su alta irrigación sanguínea.

Palabras clave: Ariopsis seemanni, ecología visual, histología, morfometría, sistema visual.

ABSTRACT

Considering the importance of the visual system in the life of organisms, our work is a histologic and morphometric description of the eye *Ariopsis seemanni* juvenile, an ornamental teleost species commercially important, focusing on its visual ecology. The eye of *A. seemanni* has the typical conformation of the teleosts, with a relatively large size (RES = 6.5%) and a relatively large circular lens (RLS = 42.2%). The cornea is composed of corneal stroma, stratified squamous epithelium and endothelium. The iris is highly vascularized and consists of simple squamous epithelium, pigmented epithelium and stromal melanocytes. The lens has an outer acellular cuboidal epithelium and connective tissue with collagen fibers. The retina is composed of eight layers; the nerve fiber layer is thinner and has three optical disks, from ganglion cells that form the optic nerve. Morphometrically, we highlight the thickness variations between: anterior and middle corneal regions ($42.3-76.7 \mu m$), the dorsal and ventral iris ($25.8-48.3 \mu m$), posterior and medial sclera (31.9 - 111.9 um) and lateral and temporal retina ($70-280 \mu m$). *A. seemanni* eyes are adapted to an structurally complex environment and to the eating habits of the species, being the most representative characteristics: relatively large size of the eye and the lens, morphometric variations in the thickness of the retina and high blood supply.

Key words: Ariopsis seemanni, histology, morphometry, visual ecology, visual system.

INTRODUCCION

La mayoría de siluriformes habitan ambientes dulceacuícolas, solamente dos familias se encuentran en ambientes marinos o salobres: Plotosidae y Ariidae (González-Villaseñor, 1972; Nelson 2006). La familia Ariidae es el único grupo con presencia global, con más de 150 especies distribuidas en regiones templadas-cálidas y tropicales (Betancur, 2009). En Estados Unidos, México, Centroamérica y Sudamérica, al menos 43 especies pertenecientes a los géneros Ariopsis, Arius, Aspistor, Cathorops, Galeichthys, Genidens, Hexanematichthys, Notarius y Potamarius, son dulceacuícolas por algún periodo en su ciclo biológico (algunas exclusivamente de agua dulce) (Ferraris, 2007). Las especies de esta familia presentan un modelo reproductivo especializado, los machos incuban los huevos y embriones en la cavidad bucal (Rimmer, 1983), siendo la única excepción la especie Phyllonemus typus (Boulenger, 1906) que presenta cuidado biparental (Ochi et al., 2000). Los miembros de esta familia tienen un papel importante en la acuicultura tropical, siendo muchas especies de alto valor comercial y ampliamente reconocidas por su gran tamaño, abundancia y calidad de su carne (Betancur, 2009; García-Molina & Uribe-Alcocer, 1988).

Ariopsis seemanni (Günther, 1864) habita en la bahía de Buenaventura, departamento Valle del Cauca, Colombia considerada como un estuario parcialmente mezclado. Desembocan en ella cinco ríos (Dagua, Caimán, Limones, Anchicayá y Raposo) y además hay varios esteros, afluentes y quebradas (Díaz, 2007). Los estuarios se caracterizan por la variabilidad de sus condiciones físicas (iluminación, temperatura, turbidez, pH, corriente), químicas (oxígeno disuelto, minerales, residuos industriales, etc.) y biológicas (densidad de las poblaciones, presencia de plancton, y necton, etc.), lo cual los hace un ambiente ecológico muy complejo y variable con alta productividad, que presenta cambios en cuanto a su distribución espacial y temporal (Marín-Zambrano, 2000). A. seemanni, tiene preferencia por ambientes estuarinos de fondos areno-fangosos y lagunas someras (Rojas & Zapata, 2006; Carvajal-Contreras et al., 2008) con pH entre 6.8 y 8.0 y temperatura entre 22-28 °C. Esta especie es territorial y no presenta dimorfismo sexual marcado. Tiene los oídos muy desarrollados, con un umbral auditivo absoluto de 3 kHz (Lechner & Ladich, 2008) y puede alcanzar una longitud total máxima de 60 cm. A. seemanni presenta hábitos carnívoros, sin embargo se considera de tipo oportunista con tendencia omnívora, su dieta en el medio natural, está constituida principalmente por camarones, cangrejos, isópodos y peces (Ortega et al., 1996a; Sands, 1998).

A. seemanni es una especie ornamental de gran aceptación en el mercado internacional, aprobada para la exportación en Colombia con la resolución del INPA No. 80 de 1991 y la resolución de la FAO 3532 de 2007. A pesar de ser parte importante de la economía relacionada con los peces ornamentales, se desconocen muchos aspectos de su biología básica. Actualmente solo se tiene acceso a siete estudios publicados sobre esta especie en Colombia, entre los cuales se encuentran dos revisiones taxonómicas (Betancur, 2009; Betancur *et al.*, 2007), una breve descripción del hábitat (Rojas & Zapata, 2006), el tipo de alimentación (Ortega, 1996a), crecimiento y maduración (Ortega, 1996b), un estudio preliminar del encéfalo (Londoño & Hurtado, 2010) y la caracterización morfológica y morfométrica del nervio óptico (Castañeda *et al.*, 2013).

Hay una clara relación entre la forma y la función (Robinson & Wilson, 1996), se sabe que la morfología corporal refleja parte de las adaptaciones al hábitat y al nicho trófico de las especies (Wootton, 1998), específicamente en peces, con caracteres morfológicos implicados en la alimentación a lo largo de la columna de agua, como por ejemplo, la posición de la boca y los ojos, y/o el ancho del cuerpo respecto de la linea lateral (Wood & Bain, 1995), así como tendencias morfológicas que están relacionadas con la complejidad del hábitat (Willis *et al.*, 2005).

El sistema visual de los teleósteos está conformado por el ojo, el nervio óptico y algunas regiones del cerebro como el tectum óptico (superficie fibrosa del estrato griseum y estrato griseum central), el complejo pretectal y los núcleos ópticos dorso mediales del tálamo (Repérant *et al.*, 2006). Varios autores han realizado estudios sobre la ecología visual de diferentes especies de teleósteos, considerando la conformación estructural del sistema visual y sus implicaciones ecológicas (Ecología visual) (Walls, 1942; Lythgoe *et al.*, 1994; Pakkasmaa *et al.*, 1998; Hart *et al.*, 2008). Este concepto que reúne fundamentos ecológicos y morfofisiológicos, puede ser definido como las interacciones de los individuos con el ambiente a través del sistema visual (Tovar *et al.*, 2009a).

Considerando el desconocimiento sobre aspectos básicos de la biología de *Ariopsis seemanni* y la importancia del sistema visual en la interacción con el ambiente, el objetivo del presente trabajo fue hacer una descripción histológica y morfométrica del ojo de dicha especie, utilizando el concepto básico de morfología y fisiología (forma-función), para analizar las posibles implicaciones ecológicas (ecología visual) de la conformación tisular de este órgano (Tovar *et al.*, 2009b), aportando información básica sobre el sistema visual del taxón.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares usados en el estudio, fueron capturados en ambientes estuarinos cercanos a la ciudad de Buenaventura, Colombia y comprados a un acopiador de peces ornamentales en Bogotá y posteriormente trasladados vivos al Laboratorio de Acuicultura de la Universidad Militar Nueva Granada, Cajicá, Colombia. Fueron mantenidos en sistemas cerrados de recirculación de agua, con capacidad de 280 l y con aireación constante. Los peces se alimentaron *ad libitum* con truchina al 45% de proteína, tres veces al día. La temperatura promedio del agua se mantuvo en 28 °C, y se realizaban recambios de 30% de agua cada tres días. El fotoperiodo se controló de 12:12 h (luz/oscuridad). Se utilizaron 10 individuos juveniles, de 15.5 \pm 4.5 g y 9.5 \pm 1.5 cm de longitud patrón, teniendo en cuenta la longitud patrón registrada para individuos adultos (entre 22 y 23 cm; Ortega *et al.*, 1996b).

Los ejemplares fueron anestesiados con Benzocaína (0.1 g/l) y sacrificados por corte medular a nivel cervical, siguiendo los protocolos éticos propuestos por Beaver *et al.* (2001). Posteriormente se tomaron medidas merísticas de peso utilizando una balanza analítica OHAUS Adventure TM 0.0001g de precisión, también se midió la longitud total y la longitud patrón con un calibrador pie de rey de 0.05 mm de precisión. Se fijaron los organismos completos en formaldehído al 4%, pH 7.0–7.2, preparado por hidrólisis alcalina de paraformaldehído (Meek, 1976) durante ocho días.

Transcurridos los ochos días, se diseccionaron los ojos y se tomaron medidas en centímetros de longitud antero-posterior, dorso-ventral y latero-medial del globo ocular con un calibrador pie de rey 0.01mm de precisión. Los tejidos se fijaron durante ocho días más en la misma solución, después de lo cual fueron deshidratados, en concentraciones ascendentes de alcohol según el protocolo propuesto por el Laboratorio de Histoembriología de la Universidad Militar Nueva Granada (Jaramillo *et al.*, 2009), se utilizó xilol como agente aclarador; luego fueron embebidos en parafina PARAPLAST[®] con punto de fusión en 56 °C.

Se realizaron cortes histológicos trasversales de 5 µm de espesor con un micrótomo rotatorio (MICROM HM 340E). Se tiñeron con hematoxilina y eosina (H&E) y se observaron con un microscopio de luz (Carl Zeiss Axiostar Plus).

Las imágenes obtenidas se digitalizaron con una cámara Cannon Power Shot y un microscopio Axioscop 2 plus. Se utilizó el programa Scion-Image (www.scioncorp.com) para el análisis de imágenes. Se consideraron las siguientes medidas morfométricas (Fig. 1): espesor de la córnea en la zona antero (Ca)-medial (Cm), espesor del iris en dos sectores (dorsal (Id) y ventral (Iv)), diámetro del cristalino en los ejes antero-posterior (Dap) y dorso-ventral (Ddv), espesor total de la retina en cuatro sectores, antero-dorsal, antero-ventral (retina lateral, RI), postero-dorsal y postero-ventral (retina temporal, Rt), espesor de la esclera (E), de la coroides en la parte posterior-medial del ojo, diametro del disco (Do) y los fascículos ópticos (Fa).

Con las medidas macroscópicas del ojo se calculó el tamaño relativo del mismo:

TRO= (diámetro antero-posterior del ojo/longitud estándar del pez)*100 (Tovar *et al.,* 2008).

El tamaño relativo del cristalino (TRC) se calculó con las imágenes digitalizadas del lente y las medidas macroscópicas del ojo: TRC= (diámetro antero-posterior del cristalino/diámetro antero-posterior del ojo)*100 (Tovar *et al.*, 2008).

RESULTADOS

El ojo de *A. seemanni* es alargado antero-posteriormente, igual que la pupila. La Tabla 1, muestra las medidas macroscópicas promedio del tamaño corporal y de los ojos, tomadas de todos los individuos evaluados, así como el TRC y TRO. La figura 2 es una vista panorámica de las estructuras que se describen a continuación.

La córnea (Fig. 3) está conformada principalmente por un estroma corneal (Es), compuesto de fibroblastos y fibras de colágeno, está presente el epitelio plano estratificado (Ep) en contacto directo con el medio externo. El endotelio (En), está formado por células dispuestas en una capa simple, que aísla la córnea del humor acuoso.

El iris (Fig. 4), consta de un epitelio cúbico simple (ECS) hacia la parte interna, seguido del epitelio pigmentado del iris (Epi), el cual se deriva del epitelio pigmentado de la retina. Seguidamente se encuentra el estroma del iris (Es), altamente vascularizado (Hv), que está conformado por tejido conectivo laxo con fibroblastos, fibras de colágeno, macrófagos agrupados (cl) y melanocitos. Hacia la región externa se encuentra bordeado por un epitelio plano simple, que recibe el nombre de membrana externa (ME).

El cristalino (Fig. 5), es una estructura esférica rodeada por una capa externa acelular (CE) denominada cápsula del cristalino, seguida de epitelio cúbico simple (ECS); la parte interna está conformada por fibras de colágeno (FL), con células dispuestas de manera concéntrica. El epitelio cúbico está separado de las fibras del lente por una membrana basal.

La retina (Fig. 6), está formada por seis capas con baja densidad celular. La capa de fibras del nervio óptico provenientes de las células ganglionares que dan origen al nervio óptico, es muy delgada.

Tabla 1. Datos promedio de longitud total del individuo; diámetro (D) antero-posterior, dorso-ventral y latero-medial del ojo; tamaño relativo del ojo (TRO) y del cristalino (TRC).

	Promedio ± Desviación estándar
Longitud Total del individuo (cm)	10.6 ± 2.8
Longitud de la cabeza (cm)	2.1 ± 0.5
Diámetro antero-posterior (cm)	0.6 ± 0.08
Diámetro dorso-ventral (cm)	0.5 ± 0.06
Diámetro latero-medial (cm)	0.46 ± 0.07
TRO (%)	6.50
TRC (%)	42.20

Histo-morfometría del ojo de Ariopsis seemanni



Figuras 1-4. 1. Esquema del ojo de *A. seemanni* que muestra las estructuras medidas y las regiones de cada una. Espesor de la córnea antero (Ca)-medial (Cm), espesor del iris dorsal (Id) y ventral (Iv), diámetro del cristalino en los ejes antero-posterior (Dap) y dorso-ventral (Ddv), espesor total de la retina en cuatro sectores, antero-dorsal, antero-ventral (retina lateral, Rel), postero-dorsal y postero-ventral (retina temporal, Ret), espesor de la esclera (E), de la coroides en la parte posterior-medial del ojo, diametro del disco (Do) y los fasciculos ópticos (Fa). 2. Foto panorámica del ojo de *A. seemanni*. C: cornea. Cr: cristalino. E: esclera. I: iris. M: músculos oculares. N: nervio óptico. Re: retina. 3. Detalle de cornea de *A. seemanni*. En: endotelio. Ep: epitelio plano estratificado. Es: estroma corneal. 4. Detalle de iris de *A. seemanni*. ECS: epitelio cúbico simple. Epi: Epitelio pigmentado del iris. Es: Estroma del iris. Hv: Has vascular. ME: membrana externa. cl: macrófagos agrupados.

El nervio óptico (Fig. 7) está conformado por múltiples fascículos de fibras nerviosas (Fa), se encuentra recubierto por la piamadre (P) y acompañado de la arteria central (Ac).

La esclera (E) (Fig. 8), está compuesta por tejido conectivo denso regular (tc) con fibroblastos y fibras de colágeno en la región central del ojo, hacia la región medio-dorsal. Una delgada capa de fibroblastos bordea la esclera. También presenta tejido cartilaginoso, donde inician el iris y la córnea, lugar que recibe el nombre de limbo esclero-corneal. El cartílago está compuesto por condrocitos (Cd) y substancia intercelular, es bordeado por tc hacia la región posterior del ojo, mientras que en la región anterior está bordeada por la *lamina fusca* (La).



Figuras 5-8. 5. Detalle de cristalino de *A. seemanni.* CE: capa externa acelular. ECS: epitelio cúbico simple. FL: fibras de la lente. 6. Detalle de la retina de *A. seemanni.* CG: células ganglionares. E: esclera. EP: epitelio pigmentado. Hv: has vascular. CNE: capa nuclear externa. CNI: capa nuclear interna. CPE: capa plexiforme externa. CPI: capa plexiforme interna. 7. Detalle de nervio óptico de *A. seemanni.* Ac: arteria central. E: esclera. Fa: fascículo. P: piamadre. 8. Detalle esclera de *A. seemanni.* Cd: condrocitos. Co: coroides E: esclera. Ep: epitelio pigmentado. La: *lamina fusca.* Tc: tejido conectivo denso.

Hacia la región anterior, en el limbo esclero-corneal, el cartílago se une con las capas de tejido conectivo denso regular que provienen de los músculos oculares. El espesor del cartílago varía dependiendo de la región del ojo. El disco óptico está bordeado por cartílago más delgado, comparado con la zona del limbus esclero-corneal. Sin embargo, el espesor también varía entre el disco óptico y el limbus, en la región central del ojo, donde el cristalino alcanza su mayor diámetro, el espesor del cartílago es menor que hacia las regiones laterales del ojo.

Se presentan tres fascículos ópticos, compuestos por las prolongaciones nerviosas de las células ganglionares que forman una sola papila óptica. Cada fascículo tiene un espesor promedio de 43.3 ± 8.5 µm y la cabeza del nervio óptico a nivel del epitelio pigmentado, tiene un diámetro promedio de 49±14.6 µm.

La rete mirabilis en la coroides (Co) se encuentra entre el epitelio pigmentado (Ep) y la esclera (E) (Fig. 8), es un capa muy delgada de vasos sanguíneos que ocupan parte de la región posterior del ojo. La extensión de la coroides hacia el interior de la retina, recibe el nombre de proceso falciforme y está conformado por vasos sanguíneos (Hv) que tienen la conformación histológica típica. Estos vasos sanguíneos se encuentran como una delgada capa de tejido conectivo que se extiende por todo el borde interno de la retina, justo después de la capa de fibras nerviosas (Fig. 8).

Las estructuras presentes en el ojo varían en espesor dependiendo de la región (Tabla 2).

DISCUSION

La complejidad estructural del hábitat, como en el que habita Ariopsis seemanni (Rojas & Zapata, 2006; Carvajal-Contreras et al., 2008), influencia las interacciones ecológicas y la dinámica poblacional, porque, por ejemplo, le permite a las presas escapar más fácilmente de los predadores (Willis et al., 2005), pero también reduce el contacto visual, las tasas de captura y las interacciones con otras especies (Jones et al., 2001).

Tabla 2. Intervalos de variación del diámetro en micras, de las estructuras medidas.

ESTRUCTURA	INTERVALO (µm)
Esclerótica	31.9-111.9
Córnea	42.3-76.7
Iris	25.8-48.3
Retina lateral	70-240
Retina temporal	114-280
*Cristalino vertical	2750.4
*Cristalino horizontal	2783.5

*Los valores de cristalino vertical y horizontal corresponden al diámetro máximo.

La morfología de la cabeza refleja en parte los hábitos alimentarios de los vertebrados, como lo reportado para *Salvelinus alpinus* (*Linnaeus*, 1758) (Skúlason *et al.*, 1989), una especie carnívora que tiene boca y cabeza grande, similar a *A. seemanni*, que es un pez de hábitos carnívoros de tipo oportunista con tendencia omnívora, con cabeza y boca grande (Ortega *et al.*, 1996a).

Los ojos de A. seemanni tienen un diámetro antero-posterior de 6±0.8 mm. El diámetro de los ojos puede reflejar las condiciones de luz en las que viven los peces, por ejemplo, los juveniles de S. alpinus, que habitan en aguas litorales y Eremophilus mutisii (Humboldt, 1805) (2.2 mm), que vive en sitios con poca luz, tienen ojos pequeños (Skúlason et al., 1989; Tovar et al., 2008). Mientras que, Pimephales promelas (Rafinesque, 1820) (5 ± 0.1 mm) (Anseeuw et al., 2005), y Salmo salar m. sebago (Linnaeus, 1758) (5 mm) (Pakkasmaa et al., 1998), habitan en aguas claras y tienen ojos relativamente grandes. Además Baumgartner et al. (1998) sugieren que el tamaño de los ojos puede estar relacionado con el comportamiento alimentario. Considerando que A. seemanni es una especie con hábitos carnívoros, que consume presas vivas y que habita en ambientes con condiciones de iluminación variables, es de esperar que tuviera ojos grandes para sortear las condiciones del ambiente.

La longitud focal (Lf) determina el tamaño de la imagen en la retina (Murphy & Howland, 1991), además, existe una estrecha relación entre el tamaño del ojo y Lf (Virsu & Hari, 1996); por ejemplo, tener ojo y cristalino relativamente grandes, aumenta la capacidad visual de las especies (Pankhurst, 1987). *A. seemanni* se puede considerar como una especie con ojos relativamente grandes, por lo tanto es de esperar que tenga una resolución visual alta, como se demostró para *Pagrus auratus* (Forster, 1801) (Pankhurst & Eagar, 1996) y *Acanthopagrus butcheri* (Munro, 1949) (Shand *et al.*, 1999), a diferencia de *Hyporhamphus ihi* (Phillipps, 1932) (Pankhurst, 1987) y *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Lisney & Hawryshyn, 2010), que son especies de ojos pequeños con baja resolución visual. Tener ojos grandes y alargados, como es el caso de *A. see-manni*, permite seguramente incrementar la distancia entre el lente y la retina, de esta manera se incrementa el tamaño de la imagen (Walls, 1942). Una imagen grande favorece la localización de presas o también escapar de depredadores (Howard *et al.*, 2004). Tener una cavidad óptica grande, con ojos relativamente grandes, como es el caso de *A. seemanni* (TRO 6.5%) y *Barbus turicusa* (Kessler, 1877) (TRO 4%) (Verep *et al.*, 2006), permite una mayor movilidad del ojo, lo cual incrementa el campo visual (Donatti & Fanta, 1999). Es decir, esta especie tendría gran poder de resolución, tamaño grande de la imagen proyectada en la retina y gran campo visual.

A. seemanni presenta la conformación histológica típica del ojo de peces teleósteos, comparado con los resultados descritos para *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Smelser, 1962), *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758) (Roo *et al.*, 1999) *Liposarcus pardalis* (Castelnau, 1855) (Douglas *et al.*, 2002), y *Acanthochromis polyacanthus* (Bleeker, 1855) (Pankhurst *et al.*, 2002).

La córnea, el iris y la lente, conforman el segmento anterior del ojo (Soules & Link, 2005). *A. seemanni* tiene una córnea bordeada en la parte externa por el epitelio corneal, cuya función principal es formar una barrera entre el medio externo y la cámara ocular, que reduce la sobre-hidratación y mantiene la transparencia corneal. También está presente el endotelio, hacia la cámara anterior, que ofrece menor resistencia en el intercambio de iones de sodio y de agua, en comparación con el epitelio corneal (Hodson, 1997).

Algunos estudios, han examinado la hidratación corneal en especies capaces de tolerar grandes variaciones de salinidad (Smelser, 1962; Moczar *et al.*, 1969; Fischer & Zadunaisky, 1977; Geroski & Stern, 1981), como es el caso de *A. seemanni*. Las comparaciones entre las propiedades de hidratación en especies que viven en agua salada y/o dulce, pueden ser útiles para predecir el potencial de migración de los organismos (Collin & Collin, 2001), lo que podría ser importante para una especie diádroma como *A. seemanni*, que migra durante la época de maduración y reproducción (Ortega, 1996b). Los resultados histológicos reportados en este estudio, son un punto de partida para realizar estudios de hidratación corneal en *A seemanni*, con el fin de aportar información sobre su capacidad de migración.

El espesor de la córnea es determinante en la función refractiva, en la protección del ojo, en la nutrición o como filtro de luz, pero existe un balance entre las necesidades ópticas y de protección en las especies (Collin & Collin, 2000). Además dicho espesor es muy variable entre los teleósteos. *A. seemanni* tiene una córnea más gruesa (42.3–76.7 μm) que *Danio rerio* (Hamilton, 1822) 26 μm (Zhao *et al.*, 2006) y que *Limnichthyes fasciatus* (Waite, 1904) 14 μm (Collin & Collin, 1988), pero más delgada que *C. carpio* (325.9 μm; Lynch *et al.*, 2007) y *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) 300.4 μm (Tovar *et al.*, 2008). Teniendo en cuenta la complejidad estructural del hábitat en el que habita *A. seemanni* (Rojas & Zapata, 2006; Carvajal-Contreras *et al.*, 2008), el espesor de la córnea, proporciona mayor grado de protección que en *D. rerio* (Zhao *et al.*, 2006). Sin embargo, es recomendable hacer estudios de composición en este tejido para determinar las propiedades ópticas, como los realizados por Smelser (1962), Edelhauser *et al.* (1965) y Douglas y Djamgoz (1990).

La forma de la pupila está relacionada con la capacidad del cristalino para enfocar la luz en la retina y con zonas de la retina más sensibles, por lo tanto algunas especies, como *A. seemanni*, que tienen la pupila alargada, les permite proteger la retina durante el día y tener óptica multi-focal (Land, 2006), además la forma de la pupila también está relacionada con el camufla-je (Walls, 1942; Douglas *et al.*, 2002), con la óptica multifocal o monofocal (Malmström & Kröger, 2006) y con la optimización del paso de la luz (Kröger & Kirschfeld, 1993). Para una mayor habilidad en la captura de luz, los ojos de los vertebrados acuáticos y terrestres de hábitos nocturnos o crepusculares tienen pupilas grandes (Malmström & Kröger, 2006), como *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758) (Warrant, 2008), además debe haber un balance entre la necesidad de capturar luz y la sensibilidad de la retina a la luz incidente.

La forma de la pupila alargada antero-posteriormente en *A. seemanni*, mejora su capacidad visual, porque le permite utilizar todo el diámetro de la lente, incluso con alta luminosidad (Malmström & Kröger, 2006); le ayuda a proteger la retina durante el día (Douglas *et al.*, 2002) y probablemente esté relacionada con la distribución de las células fotorreceptoras y ganglionares en la retina, como lo reportan Peterson y Rowe (1980) para *Heterodontus francisci* (Girard, 1855).

A pesar de que la pupila en muchas especies de peces es inmóvil, lo cual está relacionado principalmente con la falta de fibras musculares en el iris (Douglas & Bjamgoz, 1990), hay estudios que muestran el efecto de la forma de la pupila, sobre la distribución de neuronas en la retina. Hay un gradiente de densidad con mayor número de neuronas en la región central de la retina de *Liposarcus pardalis* (Castelnau, 1855) (Douglas *et al.*, 2002), mientras que en *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) el gradiente es naso-temporal (Dunn-Meynell & Sharma, 1987), en ambas especies la desidad celular está determinada por la forma de la pupila. La forma alargada de la pupila en *A. seemanni*, podría estar relacionada con las variaciones en el espesor de la retina y la distribución de neuronas en ésta.

En el estroma del iris de *A. seemanni*, se encuentran pequeños vasos sanguíneos que surgen desde las ramificaciones anteriores de las arterias ciliares y están rodeadas por una capa discontinua de fibroblastos y fibras de colágeno. En este trabajo se observaron los tres tipos celulares que componen el iris: el epitelio pigmentado, melanocitos en el estroma y macrófagos agrupados, resultados que son similares a los reportados con anterioridad (Craig *et al.*, 1996; Albert *et al.*, 2003). En el iris se encuentran comúnmente melanocitos dendríticos, encargados de la producción de melanina que ayudan a regular la cantidad de luz que entra al ojo (Aly *et al.*, 2009), mientras que los macrófagos en masa, fagocitan melanina o melanosomas libres (Craig *et al.*, 1996; Smith, 2001).

El espesor del iris en *A. seemanni* (25.8-48.3 µm), es mayor al de *Paracheirodon axelrodi* (Schultz, 1956) (18.9 µm; Tovar *et al.*, 2009a) pero similar al de *E. mutisii* (31.2 µm) y al de *O. mykiss* (41.2 µm;Tovar *et al.*, 2008), sin embargo, la conformación histológica es diferente a la de estas dos especies, debido a que *A. seemanni* presenta un estroma con mayor vascularización y mayor densidad celular. Según las observaciones realizadas, el epitelio pigmentado del iris presenta un espesor similar a las demás especies mencionadas anteriormente, probablemente porque su función principal es regular la cantidad de luz que pasa hacia la retina (Davis-Silberman & Ashery-Padan, 2008).

A. seemanni tiene cristalino circular al igual que la mayoría de teleósteos (Land & Nilsson, 2002). La forma esférica del lente hace posible acortar la longitud focal y mantener la forma apropiada del ojo, sin embargo, esta forma introduce aberración esférica (Jagger, 1992), además reduce la refracción causada por la córnea (Gratzek & Mattews, 1992).

Según Kröger *et al.* (2009), ojos grandes pueden soportar cristalinos grandes, como es el caso de *P. axelrodi* (64.3%) (Tovar *et al.*, 2009a). La intensidad luminosa influye en el tamaño del ojo y sus estructuras. Si los animales son activos durante la noche y/o en grandes profundidades, es de mayor beneficio tener cristalinos grandes que colecten la mayor cantidad de luz posible (Lisney & Collin, 2007). El TRC en *A. seemanni* es de 42.2%, resultados similares a los obtenidos por Tovar *et al.* (2008) para *E. mutisii* (40.9%) y *O. mykiss* (40.3%); lo cual corrobora la importancia de esta estructura para la resolución visual, a fin de estimular mayor cantidad de células fotorreceptoras (Pankhurst, 1987).

La retina de *A. seemanni*, presenta múltiples zonas con mayor espesor a lo largo del *area centralis*, sin embargo no se presenta una marcada zona que tenga un espesor mayor de manera constante. Esta variación en el espesor está relacionada con múltiples regiones de proliferación celular en *Haplochromis butoni* (Günther, 1894) (Kwan *et al.*, 1996); tales zonas también son características por presentar fotorreceptores de mayor tamaño, que es una adaptación para visualizar el horizonte e incrementar la resolución visual de los organismos (Frohlich *et al.*, 1995). Incluso se presentan zonas de mayor densidad celular, que están afectadas por los hábitos alimentarios y/o disponibilidad de luz, como lo reporta Lisney y Collin (2007) para 32 especies de tiburones y 14 especies de batoideos; por otro lado Strickler *et al.* (2007) reportan que la distribución de neuronas en la retina, además de depender de la disponibilidad de luz, también interviene la capacidad del cristalino para enfocar la luz incidente en la retina.

La presencia de vasos sanguíneos al interior de la retina, puede convertirse en un impedimento para la agudeza visual, porque absorben y reflejan la luz incidente sobre la retina (Adams & Horton, 2002; Weale, 1996); ésta también puede ser otra razón por la que se presenten zonas de mayor espesor para compensar la deficiencia visual causada por la alta vascularización (Eastman, 1988).

Los vertebrados que tienen una retina gruesa o con regiones más gruesas, necesitan aumentar la nutrición en la región vítrea o en la retina (Ross, 2004), porque es uno de los tejidos con mayor actividad metabólica (Yu & Cringle, 2001). Por otro lado, los fotorreceptores son los principales consumidores de oxígeno en el ojo; además hay una relación directa entre el consumo de oxígeno y la longitud de estas células, por lo tanto entre más densidad celular y más longitud de éstas, mayor debe ser el requerimiento de nutrientes en la retina (Provis *et al.*, 1998). Por lo tanto, la presencia de la coroides, proceso falciforme y vascularización intraretinal en *A. seemanni*, son evidencia de las elevadas necesidades de oxígeno y nutrientes en la retina y podría estar relacionado con el espesor variable a lo largo de esta estructura.

Las especies que habitan en sitios con alta concentración de sedimentos y alta productividad primaria, y en consecuencia con alta turbidez, potencian la mecanorecepción, quimiorecepción y electrorecepción (Kotrschal *et al.*, 1998), *A. seemanni* presenta un oído desarrollado (Lechner & Ladich, 2008) que puede complementar la efectividad en la recepción de información y, según resultados preliminares obtenidos en el laboratorio, presenta barbillones con fibras nerviosas, lo cual hace pensar que tienen cierto grado de sensibilidad (datos sin publicar).

Teniendo en cuenta la descripción histológica y morfométrica del ojo de *A. seemanni*, se concluye que esta especie presenta un ojo desarrollado y adaptado para el tipo de ambiente estructuralmente complejo en el que habita y para el tipo de alimentación que tiene, es por eso que presenta un ojo y un cristalino relativamente grandes, una retina con regiones de mayor espesor y alta irrigación para suplir las necesidades nutricionales, producto de los requerimientos visuales de la especie.

AGRADECIMIENTOS

A la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada por el financiamiento del proyecto CIAS 163.

REFERENCIAS

ADAMS, D. L. & J. C. HORTON. 2002. Shadows cast by retinal blood vessels mapped in primary visual cortex. *Science* 298: 572-576.

- ALBERT, M. A., W. R. GREEN, M. L. ZIMBRIC, C. LO, R. E. GANGNON, K. L. HOPE & J. GLEISER. 2003. Iris melanocite numbers in Asian, African American, and Caucasian irides. *Transsactions of the American Ophthalmolgi*cal Society 101: 217-222.
- ALY, K. H., E. ABD-ELHAFEZ, M. ALI & A. ABD-ELMAKSOUD. 2009. Histomorphometric analysis of the irides of dogs, camels, buffalos and donkeys. *Research in Veterinary Science* 86: 1-6.
- ANSEEUW, D., T. GAETHOFS & G. LOUETTE. 2005. First record and morphometry of the non-indigenous fathead minnow *Pimephales promelas* (Rafinesque, 1820) (Teleostei, Cyprinidae) in Flanders (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 135 (1): 87-90.
- BEAVER, B., W. REED, S. LEARY, B. MCKIERNAN & F. BAIN. 2001. Report of the AVMA panel on euthanasia. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 218: 669-696.
- BAUMGARTNER, J. V., M. A. BELL & P. H. WEINBERG. 1998. Body form differences between the Enos Lake species pair of threespine sticklebacks (Gasterosteus aculeatus complex). *Canadian Journal of Zoology* 66: 467-474.
- BETANCUR, R. 2009. Molecular phylogenetics and evolutionary history of ariid catfishes revisited: a comprehensive sampling. *BMC Evolutio*nary Biology 9: 175.
- BETANCUR, R., A. ACERO, E. BERMINGHAM & R. COOKE. 2007. Systematics and biogeography of New World sea catfishes (Siluriformes: Ariidae) as inferred from mitochondrial, nuclear, and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 339-357.
- CARVAJAL-CONTRERAS, D. R., R. COOKE & M. JIMÉNEZ. 2008. Taphonomy at two contiguous coastal rockshelters in Panama: Preliminary observations focusing on fishing and curing fish. *Quaternary International* 180: 90-106.
- CASTAÑEDA, D. C., O. TOVAR B. & H. HURTADO G. 2013. Estudio morfométrico del nervio óptico del tiburoncito (*Ariopsis seemanni*). *International Journal of Morphology* 31 (1): 184-188.
- COLLIN, H. B. & S. P. COLLIN. 1988. The cornea of the sand lance, *Limni-chthyes fasciatus* (Creeiidae). *Cornea* 7 (3): 190-203.
- COLLIN, H. B. & S. P. COLLIN. 2000. The corneal surface of aquatic vertebrates: microstructures with optical and nutritional function? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B, Biological Sciences* 355 (1401): 1171-6.
- COLLIN, S. P. & H. B. COLLIN. 2001. The fish cornea: adaptations for different aquatic environments. *In*: Kapoor B. G. & T. J. Hara (Eds.). *Sensory biology of jawed fish. New insights.* Science Publishers, Plymouth, UK. pp. 57-96.
- CRAIG, L., M. D. WIKERSON, A. NASREEN, M. D. SYED, M. R. FISHER, N. L. ROBIN-SON, I. H. L. WALLOW & D. M. ALBERT. 1996. Melanocytes and Iris Color. *Archives of Ophthalmology* 114: 437-442.

- DAVIS-SILVERMAN, N. & R. ASHERY-PADAN. 2008. Iris development in vertebrates; genetic and molecular considerations. *Brain Research* 1192: 17-28.
- DíAz, J. M. 2007. *Deltas y estuarios de Colombia*. Banco de Occidente Eds. Banco de Occidente Press. Cali. pp. 158-161.
- DONATTI, L. & E. FANTA. 1999. Morphology of the retina in the freshwater fish *Metynnis roosevelti* Eigenmann (Characidae, Serrasalminae) and the effects of monochromatic red light. *Revista brasileira de Zoologia* 16 (1): 151-173.
- DOUGLAS, B. & M. B. DJAMGOZ. 1990. In the visual system of fish. Springer, London, England. pp. 465.
- DOUGLAS, R. H., S.P. COLLIN & J. CORRIGAN. 2002. The eyes of suckermouth armoured catfish (Loricaridae, subfamily Hypostomus): pupil response, lenticular longitudinal spherical aberration and retinal topography. *Journal of Experimental Biology* 205: 3425-3433.
- DUNN-MEYNELL, A. A. & S. C. SHARMA. 1987. Visual system of the channel catfish (*Ictalurus punctatus*): II. The morphology associated with the multiple optic papillae and retinal ganglion cell distribution. *Journal* of Comparative Neurology 257: 166-175.
- EASTMAN, J. T. 1988. Ocular Morphology in Antarctic Notothenioid Fishes. Journal of Morphology 196: 283-306.
- EDELHAUSER, H. F., J. R. HOFFERT & P. O. FROMM. 1965. In vitro ion and water movement in corneas of rainbow trout. *Investigative Ophthalmology* 4 (3): 290-296.
- FERRARIS, C. J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. Magnolia Press, Auckland. P. 628.
- FISCHER, F. H. & J. A. ZADUNAISKY. 1977. Electrical and hydrophilic properties of fish corneas. *Experimental Eye Research* 25 (2): 149-161.
- FROHLICH, E., K. NEGISHI & H. J. WAGNER. 1995. Patterns of rod proliferation in deep-sea fish retinae. Vision Research 35: 1799-1811.
- GARCÍA-MOLINA, F. & M. URIBE-ALCOCER. 1988. Análisis cromosómico del Bagre marino Arius felis (Ariidae: Siluriformes) de la región de la Laguna de Términos Campeche. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México 16: 69-74.
- GEROSKI, D. H. & M. E. STERN. 1981. Comparative studies of glucose metabolism in corneas of the dogfish shark, longhorn sculpin and rainbow trout. *Experimental Eye Research* 32 (2): 133-141.
- GONZÁLEZ-VILLASEÑOR, L. 1972. Aspectos biológicos y distribución de algunas especies de peces de la familia Ariidae de las lagunas litorales del noroeste de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 88 p.
- GRATZEK, J. B. & J. R. MATTHEWS. 1992. Aquarology: The science of fish health management. Tetra, New York. EEUU. p. 161-165.

- HART, N. S., H. J. BAILES, M. VOROYEV & N. J. MARSHALL. 2008. Visual ecology of the Australian lungfish (*Neoceratodus forsteri*). *BMC Ecology* 8 (21): 1-14.
- HODSON, S. A. 1997. Corneal stromal swelling. *Progress in Retinal Eye Research* 16: 99-116.
- HOWARD, H. C., M. STACEY & J. R. BASARAB. 2004. The allometry and scaling of the size of vertebrate eyes. *Vision Research* 44: 2043-2065.
- JAGGER, W. S. 1992. The optics o the spherical fish lens. Vision Research 32 (7): 1271-84.
- JARAMILLO, J., E. GÓMEZ-RAMÍREZ, M. E. CALDAS, D. RODRÍGUEZ & H. HURTADO. 2009. Histology and morphometry of dorsal root ganglia and their neurons in a fish of indeterminate growth the white cachama (*Pia-ractus brachypomus*). Actualidades Biológicas 31 (90): 43-52.
- JONES, M., Y. MANDELIK & T. DAYAN. 2001. Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behavior. *Ecology* 82: 2164-2176.
- KRÖGER, R. H. H., K. A. FRITSCHES & E. J. WARRANT. 2009. Lens optical properties in the eyes of large marine predatory teleosts. *Journal of Comparative Physiology A* 195: 175-182.
- KRÖGER, R. H. H. & K. KIRSCHFELD. 1993. Optics of the harbor porpoise eye in water. Journal of the Optical Society of America A 10: 1481-1489.
- KOTRSCHAL, K., M. J. VAN STAADEN & R. HUBER. 1998. Fish brains: evolution and environmental relationships. *Reviews of Fish Biology and Fisheries* 8: 373-408.
- KWAN, J. W., M. J. LEE, A. F. CHIU & J. F. FERNALD. 1996. Non uniform distribution of cell proliferation in the adult teleost retina. *Brain Research* 712: 40-44.
- LAND, M. F. 2006. Visual Optics: The Shapes of Pupils. *Current Biology* 16 (5): R167-168.
- LAND, M. F. & D. E. NILSSON. 2002. Animal eyes. Oxford Animal Biology Series. Oxford University Press. Oxford. pp. 59-60.
- LECHNER, W. & F. LADICH. 2008. Size matters: diversity in swimbladders and Weberian ossicles affects hearing in catfishes. *Journal of Experimental Biology* 211: 1681-1689.
- LISNEY, T. J. & S. P. COLLIN. 2007. Relative Eye Size in Elasmobranchs. Brain, Behavior and Evolution 69: 266-279.
- LISNEY, T. J. & C. W. HAWRYSHYN. 2010. Ocular dimensions and cone photoreceptor topography in adult Nile Tilapia Oreochromis niloticus. Environmental Biology of Fishes 88: 369-376.
- LONDOÑO, C. & H. HURTADO. 2010. Estudio preliminar morfológico y morfométrico de encéfalo del pez tiburoncito, Ariopsis seemanni, (Pisces: Ariidae). Universitas Scientiarum 15 (2): 101-109.
- LYNCH, G. L., A. HOFFMAN & T. BLOKER. 2007. Central corneal thickness in koi fish: effects of age, sex, body length, and corneal diameter. *Veterinary Ophthalmology* 10: 211-215.

- LYTHGOE, J. N., W. R. A. MUNZ, J. C. PARTRIDGE, J. SHAND & D. MCB. WILLIAMS. 1994. The ecology of the visual pigments of snappers (Lutjanidae) on the Great Barrier Reef. *Journal of Comparative Physiology* 174: 461-467.
- MALMSTRÖM, T. & R. H. H. KRÖGER. 2006. Pupil shapes and lens optics in the eyes of terrestrial vertebrates. *The Journal of Experimental Biology* 209: 18-25.
- MEEK, G. A. 1976. Practical electron microscopy for biologist. Second edition. Wiley. England. pp. 413-472.
- MARÍN-ZAMBRANO, B. G. 2000. Estado de los estuarios y lagunas costeras en Colombia año 2000. Programa de la calidad ambiental marina. *INVEMAR*: 70-83.
- MOCZAR, E., P. PAYRAU & L. ROBERT. 1969. Distribution of the carbohydrates in the soluble and insoluble fraction of the stroma of fish corneas. *Comparative Biochemistry and Physiology* 30 (1): 73-82.
- MURPHY, C. J. & H. C. HOWLAND. 1991. The functional significance of crescent-shaped pupils and multiple pupillary apertures. *Journal of Experimental Zoology* 5 (Suppl): 22-28.
- NELSON, J. S. 2006. Fishes of the world. Fourth edition. Wiley. New York. 162 p.
- OCHI, H., A. ROSSITER & Y. YANAGISAWA. 2000. The first record of a biparental mouthbrooding catfish. *Journal of Fish Biology* 57: 1601-1604.
- ORTEGA, A., J. C. ESCOBAR & E. A. RUBIO. 1996a. Determinación de los hábitos alimenticios del "canchimalo" *Arius seemanni* (Picses: Siluriformes: Ariidae) en el manglar de la bahía de Buenaventura. *III Simposio colombiano de Ictiología.* Barranquilla. 51 p.
- ORTEGA, A., J. C. ESCOBAR & E. A. RUBIO. 1996b. Aspectos sobre el crecimiento y la reproducción del "canchimalo" Arius seemanni (Picses: Siluriformes: Ariidae) en el manglar de la bahía de Buenaventura. III Simposio colombiano de Ictiología. Barranquilla. pp. 51-52.
- PAKKASMAA, S., E. RANTA & J. PIRONEN. 1998. A morphometric study on four land-locked salmonid species. *Annales Zoologici Fennici* 35: 131-140.
- PANKHURST, N. W. 1987. Intra and Interspecific changes in retina morphology among mesopelagic and demersal teleosts from the slope of New Zealand. *Environmental Biology of fishes* 4: 269-280.
- PANKHURST, P. & R. EAGAR. 1996. Changes in visual morphology through life history of New Zealand snapper, *Pagrus auratus. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 30: 79-90.
- PANKHURST, P. M., N. W. PANKHURST & M. C. PARKS. 2002. Direct development of the visual system of the coral reef teleost, the spiny damsel, *Acanthochromis polyacanthus. Environmental Biology of Fishes* 65: 431-440.
- PETERSON, E. H. & M. H. Rowe. 1980. Different regional specializations of neurons in the ganglion cell layer and inner plexiform layer of the

California horned shark, *Heterodontus francisci. Brain research* 201: 195-201.

- PROVIS, J. M., C. M. DIAZ & B. DREHER. 1998. Ontogeny of the primate fovea: A central issue in retinal development. *Progress in Neurobiology* 54: 549-581.
- REPÉRANT, J., R. WARDA, D. MICELI, J. P. RIOB, M. MÉDINA, N. B. KENIGFEST & N. P. VESSELKIND. 2006. The centrifugal visual system of vertebrates: A comparative analysis of its functional anatomical organization. *Brain Research Reviews* 52: 1-57.
- RIMMER, M. A. 1983. A review of reproduction and development in the forktail catfishes (Ariidae). *Proceeding of Linnaeus Society, New South Wales* 107: 41-50.
- ROBINSON, B. W. & D. S. WILSON. 1996. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Leopomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* 10: 631-652.
- ROJAS, P. A. & L. A. ZAPATA. 2006. Peces demersales del Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia, Pacífico colombiano. *Biota Colombiana* 7 (2): 211-244.
- Roo, F. J., J. SOCORRO, M. S. IZQUIERDO, M. J. CABALLERO, C. M. HERNÁNDEZ-CRUZ, A. FERNÁNDEZ & H. FERNÁNDEZ-PALACIOS. 1999. Development of red porgy *Pagrus pagrus* visual system in relation with changes in the digestive tract and larval feeding habits. *Aquaculture* 179: 499-512.
- Ross, C. F. 2004. The Tarsier fovea: Functionless vestige or nocturnal adaptation?. *In*: Ross, C. F. & R. F. Kay (Eds.). *Anthropoid Origins: New Visions*. New York. Kluwer Academic/Plenum Publishers. pp. 477-537.
- SANDS, D. 1998. A Fishkeeper's guide to South American Catfishes. Tetra Press. Belgium. pp. 52-53.
- SHAND, J., K. B. DØVING & S. P. COLLIN. 1999. Optics of the developing fish eye: comparisons of Matthiessen's ratio and the focal length of the lens in the black bream *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei). *Vision Research* 39: 1071-1078.
- SKÚLASON, S., D. L. NOAKES & S. S. SNORRASON. 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of arctic charr Salvelinus alpinus in Thingvallavatn, Iceland. Biological Journal Linnean Society 38: 281-301.
- SMELSER, G. K. 1962. Corneal hydration. Comparative physiology of fish and mammals. *Investigative Ophthalmology* 1: 11-32.
- SMITH, R. 2001. Systematic Evaluation of the Mouse Eye: anatomy, pathology and biomethods. CRC press. pp. 3-42.
- SOULES, K. A. & B. A. LINK. 2005. Morphogenesis of the anterior segment in the zebrafish eye. BMC Developmental Biology 5: 12.
- STRICKLER, A. G., Y. YAMAMOTO & W. R. JEFFERY. 2007. The lens controls cell survival in the retina: Evidence from the blind cavefish Astyanax. Developmental Biology 311: 512-523.
- TOVAR, M. O., L. F. CONTRERAS, M. L. CALDAS, D. RODRÍGUEZ & H. HURTADO. 2008. Comparación histológica y morfométrica entre el ojo de *Eremophilus*

mutisii (Trichomycteridae) y el de *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae). *Acta biológica Colombiana* 13 (2): 73-88.

- TOVAR, M. O., M. J. OBANDO, E. GÓMEZ, M. L. CALDAS & H. HURTADO. 2009a. Histología y morfometría del ojo del pez dulceacuícola Paracheirodon axelrodi (Characiformes: Characidae). International Journal of Tropical Biology 57 (4): 1107-1118.
- Tovar, M. O., S. Y. Corchuelo, D. C. Castañeda & H. Hurtado. 2009b. El Concepto de Ecología Visual. *Revista Facultad de Ciencias Básicas* 1: 24-41.
- VEREP, B., D. TURAN & V. KOVAK. 2006. Preliminary results on morphometry of barbell (*Barnus tauricus*, Kessler, 1887) in the streams of Rize and Artvin providences (Turkey). *Turk Journal of Fish Aquatic Science* 6: 17-21.
- VIRSU, V. & R. HARI. 1996. Cortical magnification, scale invariance and visual ecology. *Vision Reseach* 36 (18): 2971-2977.
- WALLS, G. I. 1942. The Vertebrate eye and its Adaptive radiation. Hafner. New York. 721 p.
- WARRANT, E. J. 2008. Nocturnal vision. In: Basbaum A. I., A. Kaneko, G. M. Shepherd & G. Westheimer (Eds.). The senses: a comprehensive reference. Vol 2: Vision II Academic Press. Oxford. pp. 53-86.

- WEALE, R. A. 1996. Why does the human retina possess a fovea?. *Nature* 212: 255-256.
- WILLIS, S. C., K. O. WINEMILLER & H. LOPEZ-FERNANDEZ. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284-295.
- WOOD, B. M., & M. B. BAIN. 1995. Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1487-1498.
- WOOTTON, R. J. 1998. Ecology of Teleost Fishes. Second edition. Kluwer Academic Publishers. 392 p.
- YU, D. Y. & S. J. CRINGLE. 2001. Oxygen distribution and consumption within the retina in vascularized and avascular retinas and in animal models of retinal disease. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 175-209.
- ZHAO, X. C., R. W. YEE, E. NORCOM, H. BURGES, A. S. AVANESOV, J. P. BARRISH & J. MALICKI. 2006. The Zebrafish Cornea: Structure and Development. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 47 (10): 4341-4348.

Recibido: 15 de febrero de 2012.

Aceptado: 11 de noviembre del 2013.