



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Descripción histológica del ojo de *Panaque nigrolineatus* (Siluriformes: Loricariidae) y sus implicaciones ecomorfológicas

Histological structure of the eye of *Panaque nigrolineatus* (Siluriformes: Loricariidae), ecomorphological implications

SHERYLL CORCHUELO^{1,*}, MARIA L. CALDAS¹, RENATO PEÑA², HERNÁN HURTADO¹ & MARIO O. TOVAR¹

¹Laboratorio de Embriología, Grupo de Ictiología, Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada, Colombia

²Unidad Piloto de Maricultivos, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, BCS 23090, Baja California Sur, México

*Autor correspondiente: u0500517@unimilitar.edu.co

RESUMEN

La cucha real (*Panaque nigrolineatus*) es endémica de las cuencas del Orinoco y Amazonas. La información relacionada con el sistema visual de esta especie es muy escasa, a pesar de ser un sentido fundamental en la interacción del individuo con su ambiente. Los especímenes se clasificaron en dos grupos en base a su tamaño corporal: pequeños (longitud estándar (media \pm DE) de 5.92 ± 1.43 cm y peso promedio de 8.50 ± 6.8 g) y grandes (longitud estándar (media \pm DE) de 15.9 ± 0.69 cm y peso promedio de 142.48 ± 18.71 g). En los ejemplares pequeños, el ojo presentó una morfología redondeada, y en los de mayor tamaño presentó una morfología ligeramente alargada. Se obtuvieron cortes histológicos de $7 \mu\text{m}$ que fueron coloreados con las técnicas H&E y Orceína. El tamaño relativo del ojo fue mayor en los ejemplares pequeños (6.46 %) que en los de mayor tamaño (4.55 %). El espesor de la córnea de los grupos evaluados, presentó variaciones morfométricas significativas, entre su espesor central y periférico. La esclera presentó tejido conectivo denso. Los individuos de mayor tamaño corporal tienen una esclera significativamente más gruesa tanto en la región lateral como en la región posterior. Algo similar ocurre con el espesor del iris. La pupila presentó morfología omega. En el cristalino fueron evidenciadas interdigitaciones celulares ubicadas en las regiones laterales. La retina de *P. nigrolineatus* está compuesta por siete capas. No existen diferencias significativas entre el espesor de la retina de los dos grupos evaluados de *P. nigrolineatus*. Se observaron de 10 a 12 papilas del nervio óptico en la retina de *P. nigrolineatus* cuyo diámetro oscila entre 24.57 y $131.90 \mu\text{m}$. Teniendo en cuenta el análisis histológico y morfométrico del ojo de *P. nigrolineatus*, esta especie presenta adaptaciones orientadas a suplir los requerimientos visuales de organismos bentónicos que habitan ecosistemas con cuerpos de agua turbios, de baja luminosidad, corrientes rápidas y estructuralmente complejos.

Palabras clave: Colombia, ecomorfología, papilas de nervio óptico, sistema visual.

ABSTRACT

Royal pleco (*Panaque nigrolineatus*) is endemic from the Orinoco and Amazon basins. Information related to the visual system of this fish is scant, despite this sense is essential to the interactions with the environment. Specimens were classified into two groups based on their weight and standard length: small (standard length (mean \pm SD) of 5.92 ± 1.43 cm and average weight (\pm SD) 8.50 ± 6.8 g) and large (standard length (mean \pm SD) of 15.9 ± 0.69 cm and average weight (\pm SD) 142.48 ± 18.71 g). The eye of small individuals had a rounded morphology in contrast with the slightly elongated morphology of large individuals. Seven μm histological sections were obtained and stained with H&E and Orcein techniques. Relative size of the eye was higher in small individuals (6.46 %) than in larger (4.55 %). Corneal central and peripheral thickness presented significant morphometric differences, in both groups. The sclera is composed of dense connective tissue. Larger individuals had a significant thicker lateral and posterior sclera than small individuals. Iris thickness behaves in a similar way. Pupil has omega morphology. Evident cellular interdigitations were located in crystalline lateral regions. *P. nigrolineatus* retina is composed of seven layers. There are not significant differences between retinal thickness of two groups evaluated of *P. nigrolineatus*. There are 10 to 12 optic nerve papillae in *P. nigrolineatus* retina, with different diameters (24.57 - $131.90 \mu\text{m}$). Histological and morphometric analysis of *P. nigrolineatus* eye fits with adaptations designed to supply visual requirements of benthic organisms that inhabit turbid, low light, with fast currents and structurally complex ecosystems.

Key Words: Colombia, ecomorphology, optic nerve papillae, visual system.

INTRODUCCIÓN

La cucha real *Panaque nigrolineatus* (Peters, 1877), perteneciente a la familia Loricariidae, forma parte de las principales especies valoradas en la industria de peces ornamentales a nivel internacional debido a su atractivo patrón de coloración compuesto por bandas claras y oscuras dispuestas de manera longitudinal (Salinas & Agudelo 2000, Mancera & Álvarez 2008). Al igual que otras especies de silúridos, es de fácil manejo en laboratorio, y por su amplia adaptabilidad a diversas condiciones ambientales, son un buen modelo de estudio para ramas de la ciencia como la endocrinología (Drennon et al. 2003), la acuicultura (Rach et al. 2004) ó la neurobiología (Fleisch et al. 2011). Es una especie dulceacuícola y bentónica, que se distribuye en las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas, donde habita cuerpos de agua turbios (Salinas & Agudelo 2000), de condiciones altamente fluctuantes que pueden afectar su capacidad visual (Sandström 1999), y es de esperarse que presenten diferentes adaptaciones estructurales y fisiológicas que les permitan cubrir las exigencias visuales de éste hábitat.

En efecto, a pesar que los peces presentan la estructura visual típica de vertebrados (Sandström 1999, Evans 2004) se ha reportado que tienen un sistema visual ampliamente diversificado y con características únicas, como un crecimiento continuo de la retina y la capacidad regenerativa presente en tejidos como el nervio óptico, el epitelio pigmentado del iris y la retina (Easter 1992, Cameron & Easter 1995, Devadas et al. 2000).

No obstante, la estructura general del ojo en los teleosteos es muy similar. El primer tejido en tener contacto directo con la luz es la córnea, una estructura transparente compuesta por cinco capas (Dahm et al. 2007) que contribuyen en su mantenimiento arquitectónico además de proveerle resistencia mecánica y antimicrobiana. Luego de atravesar la córnea, los haces de luz son seleccionados por el iris (Munz 1971) y dirigidos hacia el cristalino, que es una estructura esférica transparente encargada de enfocar los fotones en la retina. Esta estructura se encuentra soportada por un complejo sistema de ligamentos y músculos (Khorramshahi et al.

2008). La retina es un tejido neuroepitelial derivado de las estructuras internas y externas de la cúpula óptica, especializada en la captura, interpretación y transmisión de información desde el ambiente hacia el cerebro (Collin & Shand 2003). Finalmente, la estructura encargada de transportar nutrientes y oxígeno hacia la retina se denomina coroides, una agrupación de capilares altamente pigmentados, localizados entre la retina y la esclera (Bellhorn 1997). El tejido encargado de dar la forma esférica, tubular, ovoide o elíptica del ojo y proporcionar protección mecánica al globo ocular se denomina esclera (Munz 1971, Kunz 2004). Bajo este marco, el objetivo del presente estudio, fue describir y comparar la composición tisular del sistema visual de dos grupos de talla de *P. nigrolineatus*, lo cual, además de ser una fuente de conocimiento sobre la biología básica, es un elemento que contribuye a comprender la ecología visual de especies dulceacuícolas que comparten el mismo hábitat y que puede ser de utilidad en áreas de conocimiento como la acuicultura y la ecofisiología.

MÉTODOS

Fueron capturados manualmente diez ejemplares en el río Pajure (3°52' 39.84" N, 73°14' 57.62" O) que pasa a través del corregimiento de Pajure en el Departamento del Meta, Colombia. Los individuos fueron anestesiados con benzocaína (0.1 g/L) y sacrificados por sección transversal a nivel cervical (Ross & Ross 1999) teniendo en cuenta las guías para el manejo ético de peces para la investigación (CCAC 2005). Los individuos recolectados fueron clasificados en dos grupos. El grupo de ejemplares de menor tamaño corporal comprendió a individuos con longitud estándar de 5.92 ± 1.43 cm (media \pm DE) y peso promedio de 8.50 ± 6.8 g ($n = 5$) (longitud estándar 4-6 cm y peso 2.44-20 g). En el grupo de ejemplares de mayor tamaño corporal se incluyeron individuos con longitud estándar de 15.9 ± 0.69 cm y peso promedio de 142.48 ± 18.71 g ($n = 5$) (longitud estándar 14.7-16.2 cm y peso 127.6-175.1 g).

Todos los individuos fueron viscerados, fijados en formaldehído al 4 %, pH 7.0-7.2 diluido en PBS y trasladados al Laboratorio de Embriología en la Estación Experimental Río Grande de la Facultad de Ciencias de la Universidad Militar Nueva Granada en Cajicá, departamento de Cundinamarca, Colombia.

Transcurridos ocho días, los individuos fueron pesados con una balanza analítica (Ohaus Adventure) precisión de ± 0.01 g. Utilizando un calibrador pie de rey (Mitutoyo) con una precisión de 0.1 mm, se midieron la longitud total y estándar, longitud de la cabeza y longitud antero-posterior y dorso-ventral del ojo (Tovar et al. 2008). A partir de estos datos se calculó el tamaño relativo del ojo (TRO) utilizando la fórmula citada por Pankhurst (1989):

TRO = (Diámetro horizontal del ojo / Longitud estándar) * 100.

Los ojos fueron extraídos y fijados nuevamente durante ocho días en formaldehído al 4 %. La deshidratación se llevó a cabo utilizando alcoholes en concentración ascendente, aclaramiento con xilol y finalmente las muestras fueron incluidas en parafina Histopat® (56-59 °C) (Prophet 1995). Se realizaron cortes transversales de 7 µm de espesor con un micrótopo de rotación (Slee, CUT 4060), según un eje antero-posterior del individuo y la morfología pupilar. Los cortes fueron teñidos con la técnica general de hematoxilina-eosina (Modificado de Prophet 1995). Se empleó la tinción especial de Orceína (Prophet 1995) para la detección de las fibras elásticas en el estroma del iris.

Se realizó la descripción de las estructuras histológicas del ojo en ejemplares de ambos grupos y se comparó entre ellos. Las imágenes fueron digitalizadas mediante un microscopio Carl Zeiss Axio Imager A2. Para el análisis morfométrico se utilizó el software de uso libre ScionImage. Se cuantificó el espesor de: la córnea (región lateral y central), la esclera (región lateral y central), el iris, el nervio óptico y la retina en la región lateral (derecha e izquierda) y posterior (dorsal y ventral) (Fig. 1). Además del diámetro antero-posterior dorso-ventral del cristalino.

Análisis estadístico

Con la finalidad de establecer posibles diferencias morfométricas entre el espesor de la retina en las cuatro regiones evaluadas para los dos grupos, se emplearon pruebas paramétricas de normalidad (Shapiro), ANOVA

y Tukey. Las características morfométricas de las estructuras restantes (córnea, esclera, iris, cristalino y nervio óptico) fueron comparadas entre ambos grupos, usando las pruebas de F y t de Student, empleando el paquete estadístico de libre distribución R Versión 2.11.0 (<http://www.r-project.org/>). El nivel de $\alpha < 0.05$ fue considerado como estadísticamente significativo.

RESULTADOS

El ojo de los individuos del grupo de menor tamaño corporal presentó una morfología ocular redondeada, con un diámetro antero-posterior medio (\pm DE) de 0.45 ± 0.07 cm, similar al diámetro dorso-ventral medio (\pm DE) de 0.45 ± 0.07 cm ($F_{4,4} = 2.33$; $P = 0.6666$). En contraste, el ojo de los individuos de mayor tamaño corporal presentó una morfología ligeramente alargada antero-posteriormente, con diferencias significativas ($F_{4,4} = 1$; $P = 0.0076$), entre el diámetro antero-posterior medio (0.72 ± 0.04 cm) y el diámetro dorso-ventral medio (0.62 ± 0.04 cm). El tamaño relativo del ojo respecto a la longitud estándar media de los individuos, varió entre los individuos de menor (6.46 %) y mayor tamaño corporal (4.55 %) (Tabla 1).

TABLA 1

Comparación morfométrica de diferentes estructuras del sistema visual de *P. nigrolineatus* para los dos tamaños corporales evaluados (los datos representan el promedio \pm DE, $n = 10$). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre los grupos, y letras minúsculas distintas indican diferencias significativas dentro del tratamiento ($P < 0.05$).

Morphometric comparison of different structures of the visual system of *P. nigrolineatus* two size groups (data represent the mean \pm SD, $n = 10$). Different capital letters indicate significant differences between groups and different lower case letters indicate significant differences inside each treatment ($P < 0.05$).

Estructura	Menor tamaño	Mayor tamaño
Retina lateral	169.05 \pm 7.62 ^A	170.27 \pm 1.69 ^A
Retina posterior	174.52 \pm 8.19 ^A	174.94 \pm 2.01 ^A
Retina	172.61 \pm 1.85 ^A	170.74 \pm 6.90 ^A
Córnea Lateral	161.15 \pm 12.26 ^{Aa}	252.66 \pm 6.35 ^{Ba}
Córnea Central	73.33 \pm 1.11 ^{Ab}	161.96 \pm 19.39 ^{Bb}
Iris	35.18 \pm 1.26 ^A	39.02 \pm 1.11 ^B
Esclera Lateral	148.23 \pm 2.09 ^{Aa}	448.66 \pm 4.44 ^{Ba}
Esclera Posterior	219.33 \pm 7.07 ^{Ab}	690.50 \pm 8.47 ^{Bb}
Diámetro vertical máx. del cristalino	2568.59	3785.73
Diámetro horizontal máx. del cristalino	2589.07	3839.870
TRO	6.46 %	4.55 %

En términos histológicos no se observaron diferencias estructurales entre el sistema visual de los dos grupos de tamaño corporal evaluados, por lo cual la siguiente descripción corresponde a ambos grupos de peces.

La córnea de *P. nigrolineatus*, presentó tres capas: (1) el epitelio corneal compuesto por tejido epitelial plano estratificado; (2) el estroma corneal compuesto por tejido conectivo denso regular, y (3) el endotelio, una delgada capa de epitelio plano simple que se encuentra en contacto directo con el humor acuoso (Fig. 2). La esclera, recubre las regiones laterales y la zona posterior del globo ocular. Está compuesta principalmente por tejido conectivo denso irregular; presenta una lámina fusca (Fig. 3). Adicionalmente fueron evidenciados haces vasculares que atraviesan este tejido, hasta irrigar la coroides. La pupila, presenta la morfología omega o en

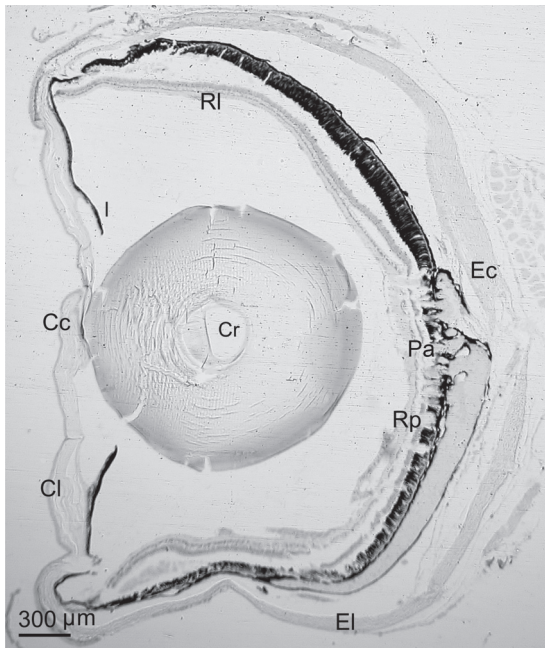


Fig. 1: Corte transversal del ojo de *Panaque nigrolineatus*. En la imagen se destacan las regiones de los tejidos que fueron cuantificadas morfométricamente: córnea central (Cc), córnea lateral (Cl), iris (I), esclera central (Ec), esclera lateral (El), retina lateral (RI), retina posterior (Rp), cristalino (Cr) y diámetro de las papilas (Pa) (H&E).

Cross section of *Panaque nigrolineatus* eye. Image highlights regions that were morphometrically quantified: central cornea (Cc), lateral cornea (Cl), iris (I), central sclera (Ec), lateral sclera (El), lateral retina (RI), posterior retina (Rp), crystalline (Cr) and papillae diameter (Pa) (H&E).

media luna característica de los loricáridos, con el opérculo del iris dispuesto hacia la región dorsal del ojo. En la conformación estructural del iris se distinguen tres capas, desde la cámara anterior hasta la cámara posterior del ojo: (1) la prolongación del endotelio corneal, localizada hacia el humor vítreo, (2) el estroma del iris, compuesto por fibras de colágeno, fibras elásticas, haces

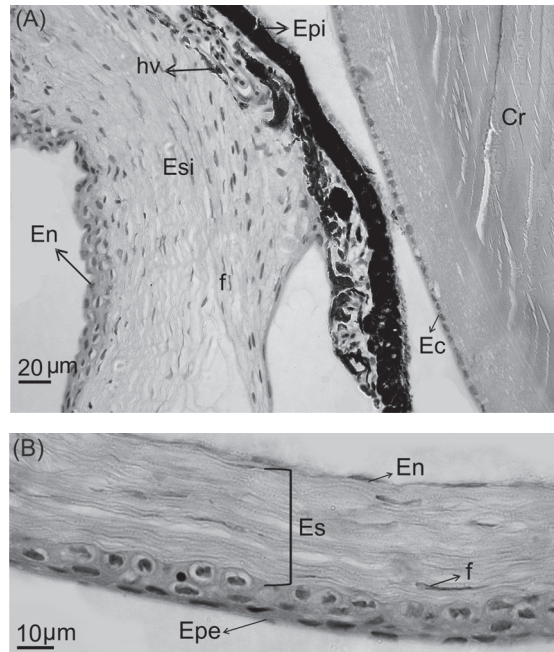


Fig. 2: Corte transversal de *Panaque nigrolineatus*; de córnea, iris y cristalino (A), ubicado hacia la cámara posterior, se encuentra el epitelio pigmentado del iris (Epi), seguido del estroma del iris (Esi), donde se evidencian numerosos fibroblastos (f), fibras de colágeno y un haz vascular (hv). Hacia la cámara anterior, se encuentra la prolongación del endotelio corneal (En). Córnea (B) desde el exterior hacia la cámara anterior del ojo se distinguen tres capas de la córnea: epitelio plano estratificado (Epe), estroma corneal (Es) y endotelio (En), una delgada capa de epitelio plano simple. Rodeando la región anterior del cristalino (Cr) se encuentra el epitelio cúbico del cristalino (Ec) (H&E).

Cross section of *Panaque nigrolineatus* cornea, iris and lens (A), located towards the posterior chamber is the iris pigmented epithelium (Epi), followed by the iris stroma (Esi), which shows numerous fibroblasts (f), collagen fibers and vascular bundles (hv). Limiting with the anterior chamber is an extension of corneal endothelium (En). Cornea (B), from the outside to the anterior chamber of the eye three layers of cornea are observed: stratified squamous epithelium (Epe), corneal stroma (Es) and endothelium (En), a thin layer of simple squamous epithelium. Surrounding the anterior region of lens (Cr) is the crystalline cubic epithelium (Ec) (H&E).

vasculares y una gran cantidad de fibroblastos y melanocitos, (3) la prolongación del epitelio pigmentado de la retina, que recubre este tejido hacia la región posterior (Fig. 2). El espesor del iris de los individuos de mayor tamaño es significativamente más grueso que el espesor de los individuos de menor tamaño corporal (Tabla 1).

La rete mirabilis coroides se ubica entre la esclera y el epitelio pigmentado de la retina, está compuesta por múltiples haces vasculares relacionados con densas agrupaciones de gránulos de pigmento (Fig. 5). El cristalino es la estructura más voluminosa del ojo. No se encontraron diferencias significativas entre el diámetro antero-posterior y dorso-ventral del cristalino de los individuos de ambos grupos (Tabla 1). El cristalino está recubierto por una delgada capa acelular, denominada cápsula. Inmediatamente después de esta capa, se encuentra el epitelio cúbico simple del cristalino constituido por células con núcleos ovalados (Fig. 2), que se distribuyen exclusivamente hacia la región anterior del mismo. La región central y más voluminosa del cristalino está constituida principalmente, por fibras de colágeno organizadas de manera concéntrica. En las regiones laterales respecto al eje antero-posterior del ojo, fueron evidenciadas numerosas interdigitaciones celulares de las fibras del cristalino, formando agrupaciones

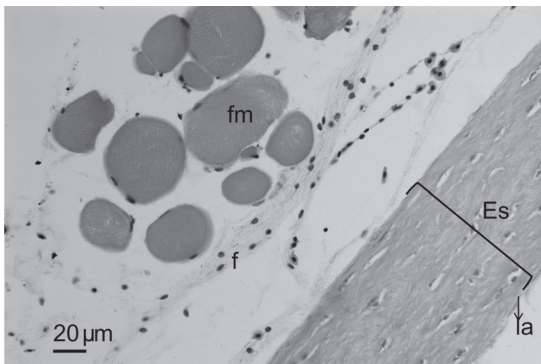


Fig. 3: Corte transversal de la esclera (Es). En la micrografía se muestran los fascículos de músculo esquelético estriado (fm), rodeado por fibras de colágeno, con fibroblastos (f) distribuidos irregularmente. Hacia el espacio retino escleral, se encuentra la lámina fusca (la) (H&E).

Cross section of the sclera (Es). The micrograph shows striated skeletal muscle bundles (fm) surrounded by collagen fibers, with unevenly distributed fibroblasts (f). Limiting with the retino-scleral space is the lamina fusca (la) (H&E).

celulares organizadas a manera de columnas paralelas (Fig. 4).

La retina de *P. nigrolineatus* está compuesta por siete capas, desde la esclera hacia la cámara posterior del ojo, se encuentra el epitelio pigmentado, conformado por una capa delgada de epitelio plano simple, cuyas proyecciones citoplásmicas, altamente pigmentadas, protegen los segmentos externos de los fotorreceptores contribuyendo aproximadamente en dos tercios del espesor total de la retina (Fig. 5). La capa bacilar está compuesta por las prolongaciones externas de los fotorreceptores, que se caracterizan por presentar una morfología citoplásmica alargada, granular y ser altamente basófilas. En la capa nuclear externa se identificaron dos tipos de núcleos: los ubicados hacia el epitelio pigmentado pertenecen a los conos, se caracterizan por su forma esférica y por poseer una coloración más tenue respecto a los núcleos de los bastones; que a diferencia de los anteriores, presentan una forma ovoide, se ubican hacia la capa plexiforme externa y son comparativamente de menor tamaño (Fig. 5). Las capas plexiformes ubicadas entre las capas nucleares (interna y externa), son regiones reticulares de axones eosinófilos, donde se localiza un escaso número de células amacrinas desplazadas. En la capa nuclear interna se distinguen morfológicamente tres tipos de neuronas: (1) las células amacrinas, con núcleos redondeados; (2) las células bipolares que a diferencia de las amacrinas presentan núcleos de mayor tamaño y más basófilos, y (3)

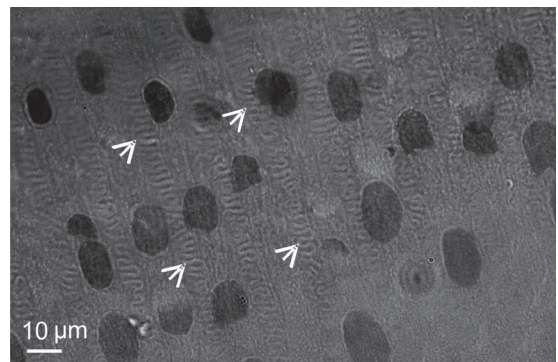


Fig. 4: Interdigitaciones del cristalino (cabeza de flecha), ubicadas en las regiones laterales de esta estructura (H&E).

Lens interdigitations (arrowheads) located at the lateral regions of this structure (H&E).

las células horizontales que presentan núcleos alargados horizontalmente ubicados hacia la capa plexiforme interna (Fig. 5). Ubicada en la región más cercana al humor vítreo se encuentra la capa de células ganglionares, compuesta por neuronas de diferentes tamaños, con núcleos redondeados y ligeramente acidófilos. Entre esta capa y el humor vítreo se presentó vascularización intrarretinal tipo E, a manera de haces vasculares sobre la capa de fibras del nervio óptico (Fig. 5). Las capas limitantes (interna y externa) y la capa de fibras nerviosas no fueron evidenciadas.

El nervio óptico presenta una alta cantidad de gránulos de pigmento localizados en la periferia (Fig. 6). Existen varios escotomas o papilas del nervio óptico en la retina de *P. nigrolineatus* cuyo diámetro oscila entre 24.57 y 131.90 μm , ubicadas en la región posteroventral del ojo. Los escotomas se evidenciaron como proyecciones de los axones de las células ganglionares que atraviesan completamente la retina hasta conformar numerosos fascículos del nervio óptico en el espacio retino-escleral

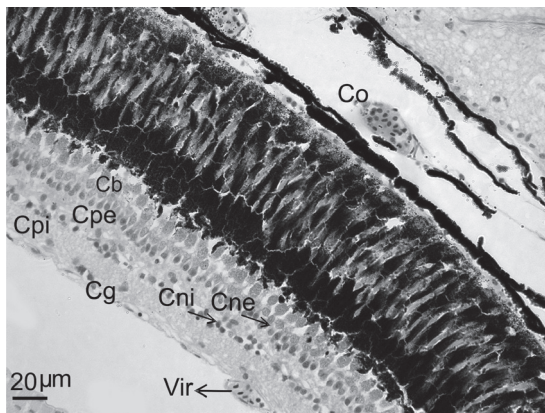


Fig. 5: Composición histológica de la retina de *Panaque nigrolineatus*. Desde la cámara posterior hacia la esclera se distingue: capa de células ganglionares (Cg), capa plexiforme interna (Cpi), capa nuclear interna (Cni), capa plexiforme externa (Cpe), capa nuclear externa (Cne) y epitelio pigmentado (Ep). Además se encuentra la coroides (Co) y vascularización intrarretinal (Vir) ubicada sobre la capa de fibras del nervio óptico (H&E).

Histological composition of *Panaque nigrolineatus* retina. From the posterior chamber to the sclera: ganglion cell layer (GC), inner plexiform layer (Cpi), inner nuclear layer (CNI), outer plexiform layer (Cpe), outer nuclear layer (CNE) and pigment epithelium (Ep). See also the choroid (Co) and intraretinal vascularization (Vir) located on the layer of optic nerve fibers (H&E).

(Fig. 6). El disco óptico de individuos del grupo A tiene un diámetro máximo de 386 μm , mientras que el diámetro máximo de los individuos del grupo B es de 403 μm (Fig. 1).

DISCUSIÓN

La diferencia del TRO de los individuos de mayor y menor tamaño corporal, es típico de peces con tamaños relativamente grandes (Fishelson et al. 2004). El TRO disminuye a medida que el individuo crece, esto implica que el cuerpo crece proporcionalmente más, y más rápido que el ojo; sin embargo, en términos absolutos, el ojo de individuos más grandes es mayor, lo cual implica la adición continua de nuevas células visuales en las regiones periféricas de la retina (Fishelson et al. 2004). Además, esta diferencia en el TRO ha sido relacionada con el poder de resolución, la maximización en la cantidad de luz captada por la retina y/o los hábitos nocturnos de las especies (Howland et al. 2004). De esta forma, los individuos de mayor tamaño corporal de *P. nigrolineatus*, presentaron un TRO de 4.55 %, similar al obtenido en *Corydoras aeneus* (Gill, 1858) con un 4.57 % (Huysentryt et al. 2009), esta semejanza puede deberse a que ambos silúridos comparten hábitos bentónicos, habitan ambientes turbios y estructuralmente complejos, que reducen

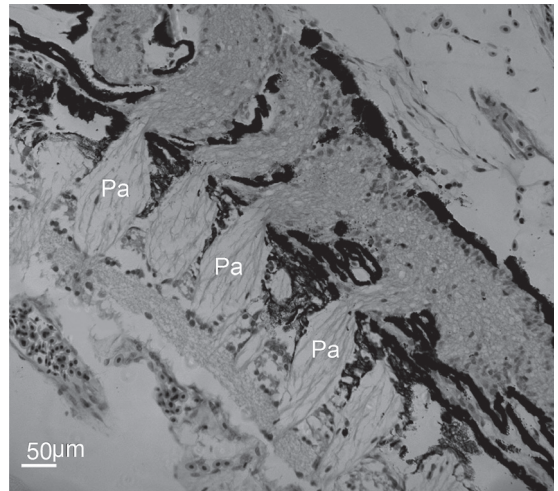


Fig. 6: Múltiples papilas (Pa) o escotomas que atraviesan completamente la retina hasta formar fascículos del nervio óptico (H&E).

Multiple papillae (Pa) or scotomata crossing completely through the retina to form the optic nerve bundles (H&E).

tanto la distancia de detección del depredador, como la tasa de depredación, además de incrementar la eficiencia de forrajeo e influir en numerosas interacciones sociales (Meager et al. 2005, Willis et al. 2005, Pekcan-Hekim 2007). En contraste, el TRO de los individuos de menor tamaño (6.46 %), es similar a los TRO reportados para especies diurnas y habitantes de aguas claras como *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) (6.18 %), *Salmo salar* m. *sebagi* (Girard, 1853) (5.43 %), y *Salmo trutta* m. *lacustris* (Linnaeus, 1758) (5.69 %) (Pakkasmaa et al. 1998). Esto sugiere que juveniles de la cucha real de menor tamaño, tienen necesidades lumínicas y alimenticias que requieren un mayor poder de resolución, esto teniendo en cuenta que un incremento en el tamaño relativo del ojo mejora la capacidad visual en términos de protección y escape a predadores (Barriga & Battini 2009).

En este sentido, la variación morfológica del ojo de *P. nigrolineatus* en los dos grupos de tamaño corporal evaluados puede estar relacionado con posibles preferencias de diferentes microhábitats según el tamaño del individuo. Esta diferenciación se ha descrito para otras especies de silúridos como *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Barriga & Battini 2009), *Trichomycterus chiltoni* (Eigenmann, 1928) (Arratia 1983) y *Trichomycterus areolatus* (Valenciennes, 1846) (Arratia 1983, Manríquez et al. 1988); comportamiento que está relacionado con el escape para reducir la tasa de depredación en organismos más pequeños, donde los individuos evitan los predadores al preferir microhábitats cuyas características bióticas y abióticas no son apropiadas para estas posibles especies predatoras (Barriga & Battini 2009).

La variación morfológica entre el ojo de individuos de menor (esférico) y mayor tamaño corporal (ovoide), también ha sido descrita durante el desarrollo de *Cataetys memorabilis* (Koefoed, 1927). Esta variación sugiere que los individuos más pequeños, con ojos circulares característicos de especies de nado lento, modifican morfológicamente su globo ocular hasta adoptar la conformación lenticular o alargada antero-posteriormente (Meyer-Roshow 1972). Por tanto se plantea la hipótesis que esta conformación podría aumentar la cantidad de luz que entra al ojo, ya que se incrementaría el tamaño de la pupila.

El epitelio, el estroma y el endotelio de la córnea de *P. nigrolineatus*, presentaron la morfología descrita para especies como pez cebra *Danio rerio* (Hamilton, 1822) (Soules & Link 2005, Zhao et al. 2006), capitán de la sabana *Eremophilus mutisii* (Humboldt, 1805), trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), neón cardenal *P. axelrodi* (Tovar et al. 2008, Tovar et al. 2009) y esturión siberiano *Acipenser baerii* (Brandt, 1869) (Rodríguez & Gisbert 2002). El espesor periférico corneal de *P. nigrolineatus* duplica el espesor corneal central, característica marcada de vertebrados (Collin & Collin 2001). Pocos reportes explican funcionalmente cuáles son las implicaciones de tener una córnea con esta característica, sin embargo, se reporta para *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) (Lisney & Hawryshyn 2010), que reduce la reflexión de los haces lumínicos que van a ser enfocados por el cristalino hacia la retina.

Se ha descrito que la complejidad estructural de los hábitats, evaluada teniendo en cuenta múltiples variables como: la velocidad de la corriente, la densidad estructural, rugosidad, porosidad y diversidad del sustrato (Willis et al. 2005) afecta las interacciones ecológicas, la dinámica de las comunidades de peces (Matthews & Heins 1987) y la conformación de numerosos tejidos en los organismos (Munz 1971). Teniendo en cuenta que la cucha real habita ríos estructuralmente complejos y con velocidad de flujo alta (Salinas & Agudelo 2000), puede postularse que el incremento en el espesor posterior de la esclera evidenciado en los dos grupos de individuos evaluados, es una adaptación morfológica para atenuar la presión generada por la velocidad del agua, además que protege el globo ocular de presiones mecánicas generadas por elementos del ambiente.

La pupila omega de *P. nigrolineatus* está relacionada con la baja luminosidad del ambiente (Douglas et al. 1998), característica que concuerda con las condiciones bióticas y abióticas del hábitat de la cucha real. El opérculo del iris ayuda a regular la cantidad de luz que entra al ojo y también puede generar disminuciones en la aberración cromática y circular del cristalino, además de incrementar la sensibilidad en áreas específicas en la retina mejorando la resolución visual y el camuflaje de las especies al reducir el área pupilar

expuesta (Douglas et al. 2002). En la mayoría de los peces no ocurre contracción pupilar, sin embargo, se han reportado especies que presentan este movimiento como *Porichthys notatus* (Girard, 1854) (Douglas et al. 1998) y otras especies pertenecientes a la familia Loricariidae (Douglas et al. 2002). Estos reportes concuerdan con la conformación histológica del iris de *P. nigrolineatus*, donde fueron identificadas fibras elásticas en el estroma del iris, que posiblemente le permiten mayor flexibilidad al iris, contribuyendo a que puedan realizarse movimientos pupilares de contracción y relajación.

El cristalino de *P. nigrolineatus* es esférico al igual que en muchas especies de teleósteos como *E. mutisii*, *P. axelrodi*, *O. mykiss* y *A. baerii*, en las que el cristalino está recubierto por epitelio cúbico simple (Rodríguez & Gisbert 2002, Tovar et al. 2008, Tovar et al. 2009). En las zonas laterales, se observaron agrupaciones celulares organizadas en columnas paralelas que se extienden dorsal y ventralmente (Yasutake & Wales 1983, Dahm et al. 2007). Estas agrupaciones presentan numerosas interdigitaciones citoplasmáticas, denominadas uniones "Ball-and-socket" (Blankenship et al. 2007), también han sido descritas para primates no humanos (Dickson & Crock 1972), conejos (Al-khudari et al. 2007), ratones (Blankenship et al. 2007) y humanos (Al-Ghoul, et al. 2003), donde se reporta que están encargadas de unir, compactar y estabilizar las fibras del cristalino durante la acomodación (Blankenship et al. 2007). Las regiones laterales del cristalino de los peces necesitan mayor estabilidad estructural porque están asociadas a movimientos de translación y rotación llevados a cabo durante la acomodación (Khorramshahi et al. 2008).

La estructura histológica de la retina de *P. nigrolineatus* muestra la conformación general reportada para los teleósteos (Collin & Shand 2003, Wagner 1990), sin embargo, presenta un espesor inferior a otras especies, lo cual es una característica reportada previamente para silúridos (Wilkins 2001) y puede deberse a la baja densidad celular en las capas celulares que la conforman. Además, se ha reportado que el espesor de la retina está relacionado con los hábitos y hábitats de las especies (Anderson & Mitchum 1974). El espesor promedio de la retina de *P. nigrolineatus* ($171.67 \pm 2.60 \mu\text{m}$) es

menor al reportado en especies carnívoras de nado rápido y ambientes de aguas claras como *Coryphaenoides guentheri* (Vaillant, 1888) ($280 \mu\text{m}$), *Nematonurus armatus* (Hector, 1875) ($260 \mu\text{m}$), *Synaphobranchus kaupi* (Johnson, 1862) ($210 \mu\text{m}$) (Wagner et al. 1998) y *O. mykiss* ($436 \mu\text{m}$) (Waser & Heisler 2005), así como al de especies batidemersales como *Batrachocottus multiradiatus* (Berg, 1907) ($242 \pm 7.2 \mu\text{m}$) y *Cyphocottus megalops* (Gratzianov, 1902) ($248 \pm 3.0 \mu\text{m}$) (Smirnova 2006); mientras que el espesor retinal de *P. nigrolineatus* es similar para *E. mutisii* ($183.52 \pm 41.16 \mu\text{m}$) una especie que también presenta hábitos bentónicos (Tovar et al. 2009), lo cual sugiere que los hábitos alimenticios y el ambiente de las especies afectan la morfología de la retina.

La presencia de rete mirabilis coroides y vascularización intrarretinal, en el ojo de *P. nigrolineatus* sugiere una alta necesidad nutricional y una posible regulación en la temperatura ocular (Waser & Heisler 2005). Una de las características morfológicas descritas para loricáridos, es la presencia de papilas o escotomas del nervio óptico en la retina. *P. nigrolineatus* al igual que *Synodontis nigriventris* (David, 1936), *Synodontis notatus* (Vaillant, 1893) y *A. fasciatus*, presentan el nervio óptico dispuesto en fascículos entre la esclera y la retina (Wilkins 2001). La reducción del escotoma visual en varios escotomas de menor tamaño mejora la percepción del estímulo visual (Walls 1963). Wagner (1970), sugiere que la presencia de pequeñas papilas del nervio óptico en la retina reduce la degradación de la imagen que ha sido formada.

En conclusión, el análisis histológico del ojo de *P. nigrolineatus* muestra una estructura similar a la reportada en otras especies de teleósteos. Adicionalmente, el análisis morfométrico del sistema visual de *P. nigrolineatus* demuestra que está adaptado para cubrir los requerimientos visuales de las especies bentónicas que habitan ecosistemas con cuerpos de agua turbios, de baja luminosidad, corrientes rápidas y estructuralmente complejos.

AGRADECIMIENTOS: A la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Militar Nueva Granada por la financiación del proyecto PIC CIAS 501, a José Veloza en Pajure, por su apoyo durante las faenas de pesca, a Edwin Gómez y Alex Bustos por su colaboración en el análisis estadístico.

LITERATURA CITADA

- AL-GHOUL KJ, T KIRK, AJ KUSZAK, RK ZOLTOSKI, A SHIELS et al. (2003) Lens structure in MIP-deficient mice. *The Anatomical Record Part A* 273: 714-730.
- AL-KHUDARI S, ST DONOHUE, WM AL-GHOUL & KJ ALGHOUL (2007) Age-related compaction of lens fibers affects the structure and optical properties of rabbit lens. *BMC Ophthalmology* 7: 19.
- ANDERSON BG & DL MITCHUM (1974) Atlas of trout histology. Wyoming Game & Fish Department, Cheyenne, USA.
- ARRATIA G (1983) Preferencias de hábitat de peces Siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 217-237.
- BLANKENSHIP T, L BRADSHAW, B SHIBATA & P FITZGERALD (2007) Structural specializations emerging late in mouse lens fiber cell differentiation. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 48: 3269-3276.
- BARRIGA JP & MA BATTINI (2009) Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish, *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 395-405.
- BELLHORN R (1997) Retinal nutritive systems in vertebrates. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* 6: 108-118.
- CAMERON DA & SS EASTER (1995) Cone photoreceptor regeneration in adult fish retina: Phenotypic determination and mosaic pattern formation. *The Journal of Neuroscience* 15: 2255-2271.
- CCAC (2005) Guidelines on the care and use of fish in research, teaching and testing, Canadian Council on Animal Care. Ottawa, Canada.
- COLLIN SP & J SHAND (2003) Retinal sampling and the visual field in fishes. En: Collin SP & JN Marshall (eds) *Sensory processing in aquatic environments*, Springer, New York.
- COLLIN SP & HB COLLIN (2001) The fish cornea: Adaptations for different aquatic environments. En: Kapoor BG & TJ Hara (eds) *Sensory biology of jawed fishes*: 57-89. Science Publishers, New Delhi.
- DAHM R, HB SCHONTHALER, AS SOEHN, J MARLE & GFJM VRENSEN (2007) Development and adult morphology of the eye lens in the zebrafish. *Experimental Eye Research* 85: 74-89.
- DEVADAS M, K SUGAWARA, Y SHIMADA, K SUGITANE, Z WU LIU, et al. (2000) Slow recovery of retinal ganglion cell's soma size during regeneration. *Neuroscience Research* 37: 289-297.
- DICKSON DH & GW CROCK (1972) Interlocking patterns on primate lens fibers. *Investigative Ophthalmology* 11: 809-815.
- DOUGLAS R, S COLLIN & JCORRIGAN (2002) The eyes of suckermouth armoured catfish (Loricariidae, subfamily Hypostomus): Pupil response, lenticular longitudinal spherical aberration and retinal topography. *Journal of Experimental Biology* 205: 3425-3433.
- DOUGLAS RH, RR HARPER & JS CASE (1998) The pupil response of a teleost fish, *Porichthys notatus*: Description and comparison to other species. *Vision Research* 38: 2697-2710.
- DRENNON K, S MORIYAMA, H KAWAUCHI, B SMALL, J SILVERSTEIN et al. (2003) Development of an enzyme-linked immunosorbent assay for the measurement of plasma growth hormone (GH) levels in channel catfish (*Ictalurus punctatus*): Assessment of environmental salinity and GH secretagogues on plasma GH levels. *General and Comparative Endocrinology* 133: 314-332.
- EASTER SS (1992) Retina growth in foveated Teleosts: Nasotemporal asymmetry keeps the fovea in temporal retina. *The Journal of Neuroscience* 12: 2381-2392.
- EVANS B (2004) A fish's eyes view of habitat change. En: Von Der Emde G, J Mordans & BG Kapoor (eds) *The senses of fish, adaptations for the receptions of natural stimuli*: 1-30. Kluwer Academic publishers, London.
- FISHELSON L, G AYALON, A ZVERDLING & R HOLZMAN (2004) Comparative morphology of the eye (with particular attention to the retina) in various species of Cardinal fish (Apogonidae, Teleostei). *The Anatomical Record Part A* 277: 249-261.
- FLEISCH VC, B FRASER & WT ALLISON (2011) Investigating regeneration and functional integration of CNS neurons: Lessons from zebrafish genetics and other fish species. *Biochimica et Biophysica Acta* 1812: 364-380.
- HOWLAND HC, S MEROLA & JR JBASARAB (2004) The allometry and scaling of the size of vertebrate eyes. *Vision Research* 44: 2043-2065.
- HUYSENTRYT H, B MOERKERKE, S DEVAERE & D ADRIAENS (2009) Early development and allometric growth in the armoured catfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858). *Hydrobiologia* 627: 45-54.
- KHORRAMSHAHI O, JM SCHARTAU & RH KRÖGER (2008) A complex system of ligaments and a muscle keep the crystalline lens in place in the eyes of bony fishes (teleosts). *Vision Research* 48: 1503-1508.
- KUNZ YW (2004) *Developmental biology of Teleost fishes*. Springer, The Netherlands.
- LISNEY TJ & CW HAWRYSHYN (2010) Ocular dimensions and cone photoreceptor topography in adult Nile Tilapia *Oreochromis niloticus*. *Environmental Biology of Fishes* 88: 369-376.
- MANCERA NJ & R ÁLVAREZ (2008) Comercio de peces ornamentales en Colombia. *Acta biológica Colombiana (Colombia)* 13: 23-52.
- MANRIQUEZ A, L HUAQUIN, M ARELLANO & G ARRATIA (1988) Aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en río Angostura, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 89-102.
- MATTHEWS WJ & DC HEINS (1987) *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman, USA.
- MEAGER JJ, T SOLBAKKEN, AC UTNE-PALM & T OEN (2005) Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morthua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1978-1984.
- MEYER-ROCHOW VB (1972) The larval eye of the deep-sea fish *Cataetix memorabilis* (Teleostei, Ophidiidae). *Zoomorphology* 72: 331-340.

- MUNZ FW (1971) Vision: Visual pigments. En: Hoar WS & DJ Randall (eds) Fish physiology: 1-3. Academic Press. New York, USA.
- PANKHURTS NW (1989) The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. *Environmental Biology of Fishes* 26: 201-211.
- PAKKASMAA S, E RANTA & J PIIRONEN (1998) A morphometric study on four land-locked salmonid species. *Annales Zoologici Fennici* 35: 131-140.
- PEKCAN-HEKIM Z (2007) Effects of turbidity on feeding and distribution of fish. PhD. Thesis, Universidad de Helsinki, Helsinki, Finlandia.
- PROPHET E (1995) Instituto de patologia de los Estados Unidos de América (AFIP). Métodos histotecnológicos. Registro de patologia de los Estados Unidos de América. Washington, USA.
- RACH JJ, JJ VALENTINE, TM SCHREIRER, MP GAIKOWSKI & TG CRAWFORD (2004) Efficacy on hydrogen peroxide to control saprolegniasis on channel catfish (*Ictalurus punctatus*) eggs. *Aquaculture* 238: 135-142.
- RODRIGUEZ A & E GISBERT (2002) Eye development and the role of vision during Siberian sturgeon early ontogeny. *Journal of Applied Ichthyology* 18: 280-285.
- ROSS LG & BR ROSS (1999) Anaesthetic and sedative techniques for aquatic animals. Blackwell Science, Oxford.
- SALINAS Y & E AGUDELO (2000) Peces de importancia económica en la cuenca amazónica colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Ministerio del Ambiente, Bogotá.
- SANDSTRÖM A (1999) Visual ecology of fish a review with special reference to percids. *Fiskeriverket Rapport Finland* 2: 45-80.
- SMIRNOVA OG (2006) Evolutionary changes of eyes of some bottom species of Baikalian cottoid fishes. *Hydrobiologia* 568: 219-223.
- SOULES KA & BA LINK (2005) Morphogenesis of the anterior segment in the zebrafish eye. *BMC Developmental Biology* 28: 5-12.
- TOVAR MO, LF CONTRERAS, ML 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 (Colombia)* 13: 75-90.
- TOVAR MO, MJ OBANDO, E GOMÉZ, ML CALDAS & H HURTADO (2009) Histología y morfometría del pez dulceacuícola *Paracheirodon axeroldi* (Characiformes: Characidae). *Revista de Biología Tropical* 57: 1107-1118.
- WALLS GI (1963) The vertebrate eye and its adaptative radiation. Hafner, New York.
- WAGNER HJ (1970) Der bau der retina und der muhiplen optischen papille bei zwei *Synodontis-Arten* (Teleostei, Siluroidea). *Zoomorphology* 68: 69-82.
- WAGNER HJ, E FRÖLICH, K NEGISHI & SP COLLIN (1998) The eyes of deep-sea fish II. Functional morphology of the retina. *Progress in Retinal and Eye Research* 4: 637-685.
- WASER W & N HEISLER (2005) Oxygen delivery to the fish eye: Root effect as crucial factor for elevated retinal PO₂. *The Journal of Experimental Biology* 208: 4035-4047.
- WILKENS H (2001) Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). *Environmental Biology of Fishes* 62: 251-261.
- WILLIS SC, KO WINEMILLER & H LOPEZ (2005) Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284-295.
- YASUTAKE WT & JH WALES (1983) Microscopic anatomy of salmonids, an atlas. United States Department of the Interior Fish and Wild Service. Washington DC, USA.
- ZHAO XC, RW YEE, E NORCOM, H BURGESS, AS AVANESOV et al. (2006) The Zebrafish cornea: Structure and development. *Investigative Ophthalmology & Visual Science* 47: 4341-4348.

Responsabilidad editorial: Mario George-Nascimento

Recibido el 8 de julio de 2011; aceptado el 8 de mayo de 2012