

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ULTRAESTRUCTURA DEL SISTEMA OPTICO

DE HELIX ASPERSA.

T E S I S

que para optar al Título de

B I O L O G O

presenta

JORGE ARELLANO BLANCO

MEXICO, 1971



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N T R O D U C C I O N.

El sistema óptico de los invertebrados ha sido estudiado con amplitud, principalmente en -- los llamados "Invertebrados Superiores" que son: -- Artrópodos, Anélidos y Moluscos. En este último -- grupo la mayoría de los trabajos publicados se -- han efectuado dentro de los cefalópodos, en los -- que, los organos sensoriales principales son los -- ojos y estan extraordinariamente desarrollados, a grado tal que se comparan en complejidad estructu -- ral y funcional a los de vertebrados (3,21,25,41)

Esto no quiere decir, sin embargo, que en -- las otras clases de moluscos no se hayan realiza -- do trabajos importantes, ya que por ejemplo en -- los pelecípodos el género Pecten ha sido estudia -- do profundamente y en el se describen dos retinas una dirigida hacia la fuente luminosa y la otra -- en sentido opuesto, las cuales responden diferen -- cialmente a la estimulación (4,26,27).

Además en los gasterópodos se describen fo -- torreceptores que varían en estructura desde unice -- lulares hasta moderadamente complejos y donde uno -- de los mejor estudiados es el ojo de Helix, al -- cual nos enfocamos (22,23,36). La mayoría de traba --

bajos en este organismo, son muy antiguos y a pe-
sar de que su sistema óptico está formado tanto
por un aparato dióptrico, como por una retina --
con células fotorreceptoras que emiten sus axo--
nes hacia el ganglio cerebroide, los estudios es-
tuvieron en general enfocados al ojo y muy pocos
en relación a la estructura del nervio óptico --
muy probablemente muy probablemente debido a las
dificultades técnicas planteadas por la escasa -
resolución del microscopio de luz.

Actualmente se ha iniciado el estudio de
la estructura fina de este sistema por medio de
microscopía electrónica con trabajos de varios -
autores (1,12,17,18,31,34,36,40) en los cuales -
se ha abordado el tema desde varios aspectos, --
sin embargo, no se ha hecho una descripción enfo-
cada exclusivamente al análisis de la ultraes- -
tructura celular en relación a su función foto--
receptora , Eakin (9) hace un estudio desde el -
punto de vista de la filogénesis, en base al ori-
gen ciliar o rhabdomérico de los fotorreceptores
y posteriormente en 1967 publica un trabajo so--
bre la ultraestructura del ojo del caracol de --
jardín *Lelax aspersa* (11), pero su enfoque es --
fundamentalmente embriológico, haciendo hincapie

en el origen y desarrollo de la retina, lente y humor vítreo.

Por otra parte, desde el punto de vista fisiológico se han efectuado varios trabajos en Helix, así Perez (32) en sus estudios de óptica geométrica del ojo encontró que la disposición de estas estructuras y los índices de refracción de los diversos medios, permiten concluir que se pueden formar imágenes sobre la retina y Espinoza (12) de los registros que ha hecho de las descargas del nervio sugiere la existencia en este animal de células fotorreceptoras con características funcionales semejantes a las que se han descrito para organismos de visión mas compleja como es el caso de vertebrados, demostrando patrones electrofisiológicos de respuesta a la luz muy complejos: respuestas a la aplicación de un estímulo (on pura) y a la supresión del mismo (off pura) - así como on no pura mezclada con respuestas off - cuya interpretación precisa no ha sido posible debido a la ausencia de estudios histológicos y citológicos detallados de la vía visual, que pudieran demostrar la existencia de algún tipo de sinapsis, la que de acuerdo con Granit (19) explicaría la presencia de éstas respuestas.

Con base a las consideraciones anteriores se ha querido aquí abordar este estudio con la finalidad de contribuir al mejor conocimiento de la estructura del sistema óptico de Helix aspersa, en busca fundamentalmente de la base estructural del complejo patrón fisiológico encontrado en los estudios mencionados previamente.

M A T E R I A L.

Especie escogida:

Como organismo de trabajo fueron seleccionados caracoles de jardín adultos, de la especie Helix aspersa?

Reactivos:

a) Fijación: Como fijadores se utilizaron glutaraldehído al 5% y OsO₄ al 1% en soluciones amortiguadoras de fosfatos o cacodilatos a pH de 7.4.

b) Deshidratación: para deshidratar el tejido se emplearon alcoholes etílicos graduales.

c) Inclusión: Como medio de inclusión se utilizó la resina sintética Epon 812.

d) Tinción: se usaron acetato de uranilo e hidróxido de plomo fundamentalmente, ensayando se también la tinción negativa con ácido fosfotunstico.

Aparatos:

a) Microtomía: ultramicrotomo LKB o Porter-Blum MT-1.

b) Observación: Microscopios electrónicos Zeiss EM-9 y Akashi.

M E T O D O.

I.- Extracción del tentáculo ocular:

Con el animal vivo y sin anestesia, se sujeta el tentáculo en sus partes proximal y distal por medio de unas pinzas finas. El tentáculo se retrae energicamente quedando separadas en esta forma la capa muscular y la vaina nerviosa, hecho esto, se corta la última en su base y se coloca en unas gotas de fijador, manteniéndose extendida hasta que se vuelve rígida. Después se pasa a un frasco conteniendo fijador durante un tiempo variable dependiendo del tipo de fijador que se use.

Esta técnica de extracción tiene la ventaja de que no permite la contracción del tejido en la vaina, sin embargo, presenta la desventaja de que en ocasiones la pinza lesiona el tejido en la zona que se aplica.

II.- Fijación:

La fijación del tentáculo ocular se llevó a cabo fundamentalmente en OsO_4 al 1% en buffer de fosfatos a pH 7.4 el cual fué preparado de la siguiente manera:

a) Buffer de Fosfatos (Sorensen) 0.1 M.

Na₂HPO₄.....28.38 gr/l.

NaH₂PO₄.....27.60 gr/l.

Mezclar 405 ml de la solución 1 y 95 ml. de la solución 2 añadiendo además 500 ml. de agua destilada? Este buffer se usa como solución lavadora y para la preparación del fijador quedando a pH 7.4.

b) OsO₄ al 1% en Buffer de Fosfatos.

Añadir un gramo de OsO₄ al buffer de fosfatos pH 7.4, aforando a 100 ml.

La fijación se llevó a cabo dejando el tentáculo en la solución fijadora durante toda la noche a 4°C. Eliminándose posteriormente el exceso de fijador por medio de dos baños de 10 min. en la solución lavadora.

III.- Deshidratación:

En todos los casos se deshidrató con alcoholes graduales de 50, 60, 70, 80, 90, 96 durante 5 min en cada uno y dos baños en alcohol absoluto de 20 min.

IV.- Infiltración:

Para infiltrar el tejido se dieron primero dos baños en oxido de propileno de 30 min cada uno y posteriormente se colocó en una mez

cla 1:1 de óxido de propileno y epon dejandose -
en ésta a temperatura ambiente durante toda la -
noche.

V.- Inclusión:

La inclusión se efectuó en epon 812 de --
acuerdo a la técnica de Luft (24), dejandose po-
limerizar de 48 a 72 hs. a 60°C. El epon fue pre-
parado de acuerdo a las indicaciones siguientes:

Mezcla A	Epon 812.....62 ml.
	DDSA.....100 ml.

Mezcla B	Epon 812.....100 ml.
	DDSA.....60 ml.

Proporciones para el...

Mezcla C.....	6 ml.
Mezcla D.....	6 ml.
TNP-30.....	0.14 ml.

La relación entre las soluciones C y D --
se recomienda sea del 60 a 70%.

VI.- Microtomía:

Los cortes fueron hechos en ultramicroto-
mo LKB o Porter-Blum con cuchilla de vidrio, la_
cual se obtuvo cortando cuadros de 2.5 cm² a un_
ángulo de 45° en un cortador de navajas LKB. Una
vez seleccionado el filo se les sella con parafi

na una tina metálica en la que se coloca agua o acetona al 10 % para recoger los cortes extendidos.

El grosor de los cortes empleados para microscopía electrónica fue de 600 a 900 Å de acuerdo a la tabla de Peachey (fig. I), haciéndose ocasionalmente cortes de una micra para microscopía de luz.

Figura I.

<u>Color</u>	<u>Grosor</u>	<u>Comentarios.</u>
Gris	600 Å	Para alta resolución.
Plata	600-900 Å	Usualmente utilizado.
Oro	900-1500 Å	Para control a bajo aumento.
Morado	1500-1900 Å	Muy grueso.

Para observar el color de interferencia se utilizó un microscopio binocular de oblicua. Los cortes se colocaron sobre rejillas de cobre de 200 y 75/300 mallas, cubierta con o sin formvar.

VII.- Tinción:

Se empleó la técnica combinada de acetato de uranilo de Watson (38b) y plomo de Reynolds (34b), durante 30 y 10 min. respectivamente.

te, lavandose posteriormente con agua bidestilada.

VIII.- Observación:

Los cortes fueron observados en el microscopio electrónico Akashi y fotografiados - en placas de película Agfa de 7 x 7 cms. en el microscopio Zeiss EM-9. Reveladas y fijadas en forma adecuada y positivadas en papel, multiplicando cuatro veces el aumento tomado.

RESULTADOS.

La retina del caracol de jardín Helix aspersa está formada fundamentalmente por tres tipos celulares que son: células sensoriales, células pigmentarias o de sostén y células gliales (Fig. 1).

I.- Células Sensoriales:

Se caracterizan por presentar un gran número de microvellosidades que se arreglan paralelamente al eje longitudinal de la célula, en una estructura con aspecto de domo. La longitud promedio de las microvellosidades es de 10 nm. y su diámetro de 0.1 nm. Es de hacerse notar que en algunas ocasiones se observan microvellosidades posiblemente pertenecientes a otras células sensoriales, penetrando a invaginaciones de la célula (fig. 2).

Inmediatamente por debajo de las microvellosidades se encuentran gran cantidad de retículo endoplásmico agranular, a menudo asociado con numerosas mitocondrias de aspecto irregular, con sus crestas arregladas perpendicularmente a su eje mayor, así como cuerpos vesiculares y li-

sosomas. Hacia el borde externo de la célula se observa gran actividad pinocitótica y algunas inclusiones lipídicas.

A un nivel inferior, la célula sensorial parece presentar algunos gránulos de pigmento, sin embargo, como puede observarse en la fig. 3 estos gránulos se encuentran bordeados por un doble sistema de membrana, debido a lo cual son considerados como evaginaciones de las células pigmentarias hacia las células sensoriales, aparecen además en esta zona vesículas de micropinocitosis y el aparato de Golgi, así como numerosas vesículas claras de diámetro muy regular, las cuales han sido descritas anteriormente como biocristales, entre las cuales se encuentran partículas de glucógeno (fig. 4).

En una zona ligeramente mas proximal, el citoplasma de las células sensoriales se encuentra ocupado casi totalmente por pequeñas vesículas de contenido claro, así como un aparato de Golgi extremadamente desarrollado, formado por anillos concentricos de vesículas aplanadas o cisternas y el casquete celular ocupado casi ex

clusivamente por retículo endoplásmico agranular aunque en algunas regiones, grupos de polirribosomas generalmente libres, se adhieren a su superficie (fig. 5), el núcleo celular se localiza también a este nivel y se caracteriza por presentar un contenido denso (fig. 1b).

Después de ésta, la célula va disminuyendo su diámetro hasta terminar en una neurita. La estructura también se va haciendo mas simple, encontrándose representada por vesículas claras y grandes mitocondrias, sin embargo pueden apreciarse claramente grupos de neurotúbulos que siguen el eje mayor de las células. Es aquí cuando se observan ocasionalmente interrelaciones axo-somáticas, probablemente en un arreglo sináptico, caracterizadas por sus engrosamientos en las membranas y por vesículas de contenido denso que pudieran considerarse como vesículas sinápticas (fig. 6)?

II.- Células Pigmentarias:

Se caracterizan también por presentar microvellosidades, aunque en menor número y mayor diámetro (fig. 7). El citoplasma difiere del de las células sensoriales, debido a su gran concentración de gránulos de pigmento y corpúsculos de

glucógeno (figs. 1b, 7 y 8). En general hacia el borde externo, su riqueza de organitos celulares es menor que en las células sensoriales. El aparato de Golgi, aunque menos desarrollado en este tipo celular, está asociado con vesículas de tamaño y densidad variables que se considera intervienen en la formación de los gránulos de pigmento (fig. 9). Las mitocondrias en este caso son de menor tamaño y se presentan en menor número que en las células sensoriales; el retículo endoplásmico agranular se encuentra poco desarrollado, pero el retículo endoplásmico granular se aprecia claramente en las proximidades del núcleo (fig. 9). El núcleo es mas denso que en las células sensoriales, la cromatina se dispone en gránulos irregulares, especialmente hacia la membrana nuclear, entre ellos puede observarse además una gran cantidad de partículas paracromatínicas (fig. 10). En cuanto a la envoltura nuclear, su membrana externa se encuentra cubierta por partículas de aspecto ribosomal. El nucleolo se encuentra poco desarrollado. En su parte basal estas células presentan un citoplasma homogéneo, únicamente con gránulos de glucógeno (fig. 11).

III.- Células Gliales:

Constituye el tercer tipo celular en la retina, difiere notablemente en tamaño de los otros dos tipos celulares, invaden los espacios entre ellas, así como entre sus prolongaciones, fundamentalmente en el caso de las células sensoriales, ya sea rodeándolas individualmente o en haces nerviosos. Se caracterizan por su alta actividad metabólica y su gran plasticidad (fig. 21).

El núcleo de este tipo celular difiere también en tamaño de los citados en las células sensoriales y pigmentarias por presentar un contenido más grueso y el núcleo más claro (fig. 21). Estas células nerviosas se relacionan íntimamente con células de otro mismo tipo.

En la región proximal de la retina se observan haces de cilindros que corren en diferentes direcciones, los cuales están formados por axones de diferentes calibres y proyecciones citoplásmicas de células gliales. Es frecuente observar gran actividad pinocitótica en los axones de mayor calibre, tanto en los que forman haces internos en el nervio como en

los colocados directamente en la membrana y lamina basal (figs. 12 y 13).

Es de hacer notar que por fuera de la retina, las células sensoriales forman cilindroejes los cuales se asocian para formar el nervio óptico (figs. 14 y 17), en él las fibras corren a todo lo largo de la vía en grupos o haces de diversos calibros rodeados por células gliales o de Schwann. Aparentemente no hay asociación con neuronas de relevo, ya que el número de axones se mantiene constante en los conteos realizados a diferentes niveles del nervio óptico y nunca se observan patrones sinápticos a lo largo de dicha estructura.

Los axones de las células sensoriales se caracterizan por presentar neurofibrillas arregladas en forma paralela a su longitudinal, con mitocondrias repartidas a todo lo largo. Un hecho interesante encontrado en el nervio es que, aunque las fibras son normalmente amielínicas, presentan en ocasiones principios de mielinización (figs. 15 y 16).

Los únicos núcleos presentes en el ner

vio corresponden a las células de Schwann; el citoplasma de éstas células es más o menos com-
plicado, en la proximidad del núcleo hay un --
aparato de Golgi bién desarrollado y en las --
prolongaciones citoplásmicas que separan los -
haces de axones se encuentran abundantes micro-
fibrillas, así como gránulos de glucógeno, - -
observándose mejor cuando el tejido es fijado -
con glutaraldehido (fig. 18).

DISCUSION.

Como se ha considerado en la introducción, algunas características morfológicas, fisiológicas y embriológicas de la vía óptica del caracol de jardín Helix aspersa han sido estudiadas recientemente. Principalmente los estudios fisiológicos han llevado a considerar la existencia de sinápsis en esta vía y la investigación de este punto ha dado base al presente estudio para el que se hizo uso de la microscopía electrónica.

Si bien es cierto que por medio de este estudio no ha sido posible demostrar definitivamente la presencia de sinápsis, al menos, sí ha sido encontrado inmediatamente por fuera de la retina lo que podría ser considerado como patrones sinápticos, con engrosamientos en las membranas y presencia de vesículas de contenido denso, además de una compleja organización submicroscópica en los tipos celulares que constituyen la retina.

Podemos considerar que el sistema óptico del caracol de jardín es muy complejo, tanto morfológica como fisiológicamente, ya que

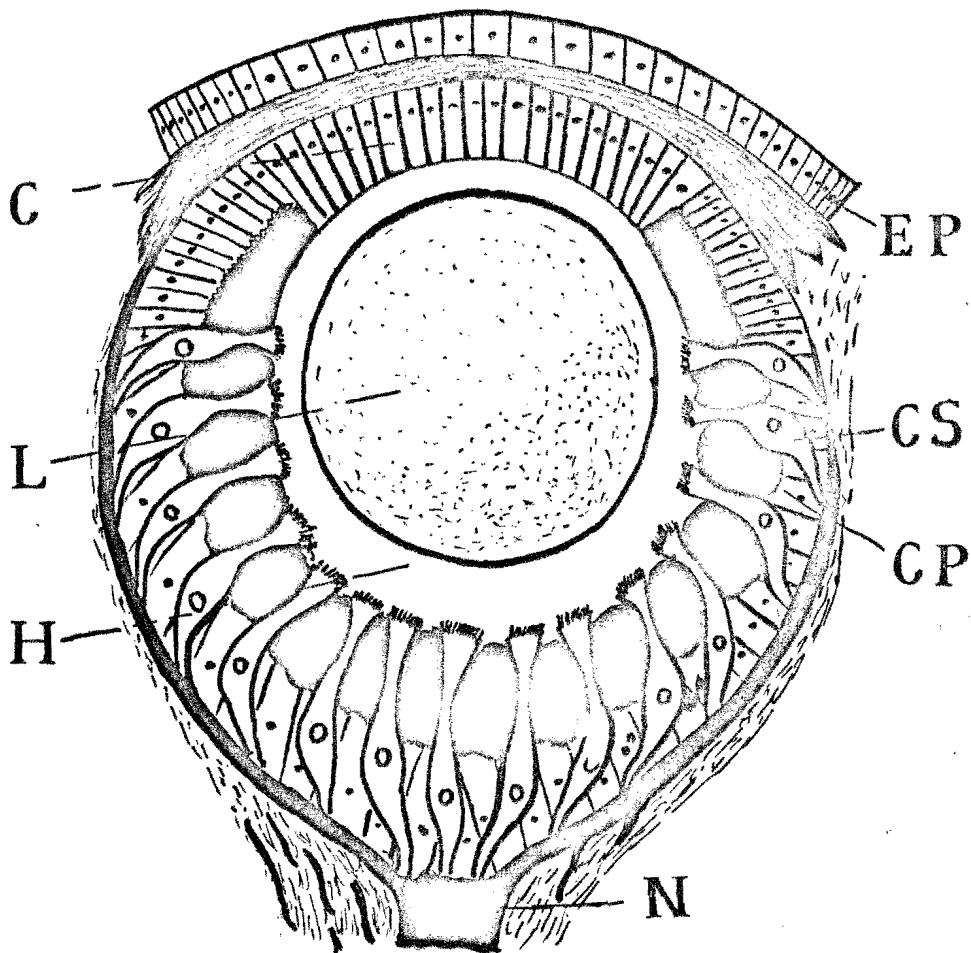


Fig. A Esquema que representa los componentes del ojo vesicular de *Helix aspersa*: EP: epitelio; C: cornea; L: lente o cristalino; CS: célula sensorial; CP: célula pigmentaria; N: nervio óptico; H: humor vítreo. -- (Tomado de Duke- Elder (7)).

como fué demostrado por Pérez (32) y con base a las descripciones de Schmith (36), el ojo de éste organismo posee características estructurales que podría permitir, incluso, la formación de imágenes (Fig. A).

Como estos autores describen, el ojo de Helix se encuentra sobre un par de tentáculos cefálicos retráctiles y es del tipo de vesícula cerrada. Posee una cornea con un espesor de una célula y un cristalino en forma casi esférica que ocupa gran parte de la vesícula óptica, motivo por el cual, autores como Fretler y Gibson, consideraban que carecía de humor vítreo, aunque los estudios de Sarin, 1967 demuestran la existencia de éste material, el que de acuerdo con Pérez, permite que la imagen se forme exactamente en la retina, aunque la distancia focal en este tipo de organismos sea únicamente de unos cuantos milímetros.

Por otra parte, la retina es de tipo directo, ésto es, las células fotorreceptoras se encuentran dirigidas hacia la fuente luminosa, característica que comparte con la mayo

ría de los moluscos en los que las microvellosidades están dirigidas hacia la cavidad ocular y las terminaciones nerviosas en sentido contrario, por lo que difiere de lo encontrado en organismos superiores en donde la orientación de las células retinianas es opuesta a la descrita anteriormente.

Es de hacerse notar que a pesar de que con base en los estudios de microscopía de luz se postula un arreglo rabiométrico de las células retinianas formado por cuatro células pigmentarias que flanquean a una sensorial, nuestros estudios con microscopía electrónica indican que este tipo no corresponde a la realidad ya que en ocasiones las células sensoriales presentan un contorno extremadamente irregular con numerosas prolongaciones citoplásmicas, además de que, en ocasiones, se encuentran también pequeños grupos formados exclusivamente por células sensoriales o pigmentarias.

Este hecho podría ser de gran interés en la interpretación de los patrones electrofisiológicos de respuesta a la luz encontrados en Helix, ya que esto, junto con las invagina-

ciones de microvellosidades que penetran en - -
otras células sensoriales, podría permitir rela-
ciones eléctricas entre los somas de las célu-
las sensoriales.

Por otra parte, se ha considerado tradi-
cionalmente que las células sensoriales en la -
retina de éste organismo posee también granulos
de "pigmento", sin embargo, como ya se ha men-
cionado anteriormente, nuestros resultados de-
muestran más bien que el pigmento que se encuen-
tra en estas células no pertenece a ellas sino
que se encuentra dentro de digitaciones de las
células pigmentarias que penetran a invaginacio-
nes de las células sensoriales, lo cual se dedu-
ce de la presencia de dobles sistemas de membra-
na encontrados en éstas zonas.

Las células sensoriales presentan una ul-
trasestructura sumamente complicada, se caracte-
rizan por presentar una enorme superficie mem-
branosa formada por gran número de microvellosi-
dades de diámetro y longitud constantes en las
cuales se supone que se espase el fotopigmento
cuya presencia permite suponer que las micro-
vellosidades sean los elementos fotorreceptores
reales de la célula.

Otra característica de las membranas de estas células es la presencia de diferenciaciones de tipo desmosómico en las zonas de contacto con las células pigmentarias y gliales. En lo que respecta a la ultraestructura citoplásmica, como puede verse en los resultados, un hecho que destaca es el enorme desarrollo que sufre el aparato de Golgi, encontrándose constituido en un arreglo laminar por varios círculos concéntricos de vesículas aplanadas o cisternas, indicio de su gran actividad metabólica.

Las características mencionadas, su gran contenido de mitocondrias con crestas mitocondriales abundantes y el núcleo poco denso y con escasas zonas heterocromáticas, nos llevan a considerar que este tipo celular es metabólicamente muy activo, hecho esencial en las funciones de fotosíntesis y transmisión del impulso nervioso. Así mismo el desarrollo del retículo endoplásmico agranular puede estar relacionado con la síntesis del transmisor.

Las células pigmentarias poseen también microvellosidades, pero menos numerosas y más

cortas que en las células sensoriales, lo cual puede considerarse debido a que ambos tipos celulares se originan ontogenéticamente a partir de mismo tejido epitelial, sin embargo, se considera que las células pigmentarias no presentan microvellosidades asociadas con el fotopigmento, de ahí que no posean actividad sensorial.

El aparato de Golgi de las células pigmentarias está menos desarrollado, pero claramente asociado con la elaboración de pigmento, hecho con el cual se relaciona también la presencia de un retículo endoplásmico granular -- más desarrollado, característico de células -- con una activa secreción o elaboración de pigmentos.

En cuanto al tercer tipo celular en la retina, las células gliales o de Schwann, se puede considerar que su papel fundamental es el de actuar como sostén, ya que su actividad metabólica es más baja que la encontrada en los otros tipos celulares, hecho que podría estar en relación con la presencia de un núcleo muy denso formado por gran cantidad de hetero-

cromatina.

Un hecho interesante es que únicamente fuera por fuera de la retina, en la zona de formación de neuritas, se encuentran probables patrones sinápticos del tipo axo-somático. Esto es de gran interés si consideramos que el objetivo inicial del presente trabajo fue la comprobación de la presencia de sinápsis en la vía óptica de Helix, cuya presencia era sugerida por los conteos de fibras nerviosas realizados por nosotros, los cuales presentaban una constancia entre las 1100 y 1200 fibras, y el número de 4000 células retinianas dado por Eakin, ya que esto era indicio de un fenómeno de convergencia. Sin embargo, si nos basamos en las observaciones de microscopía de luz en que se postula un arreglo rabdomérico de las células retinianas en el cual una célula sensorial se encuentra bordeada por cuatro células pigmentarias, consideramos más bien que la vía óptica en este organismo es del tipo directo y que la discrepancia entre el número de células sensoriales y el de fibras nerviosas, se debe a que Eakin, aunque no lo especifica claramente en su trabajo, contó el número total de células en la retina y no exclusivamente el de fotorreceptores. Por tanto

consideramos que las sinápsis sólo se presentan ocasionalmente sin formar una zona de sinápsis.

Por otra parte, a la sugestión de la presencia de núcleos en la vía óptica, cabe mencionar que pertenecen a células de Schwann y no a neuronas de relevo. El gran interés también es el principio de mielinización de algunas fibras del nervio óptico, lo cual nos indica un inicio de diversificación funcional además del que sugiere el diferente diámetro de las mismas.

CONCLUSIONES

De todo lo mencionado anteriormente, podemos concluir que el sistema óptico del caracol de jardín Helix aspersa es sumamente complejo, tanto morfológica como funcionalmente, hecho que se desprende de los estudios de tipo fisiológico, dióptrico y ultraestructural que nos conducen a considerar a éste animal capacitado para percibir imágenes o cuando menos patrones y que si esto no fuera cierto, como se ha considerado tradicionalmente, no sería debido a las características de la

estructura receptora y codificadora, sino mas
bién al sistema decodificador o interprete de
los mensajes recibidos, como sería el ganglio
cerebroide que posiblemente no hubiera evolu-
cionado en forma paralela al fotorreceptor.

- 24.- Luft J.R., 1961 Improvements in epoxy-resin embedding methods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 9: 409-414.
- 25.- Merton H., 1905 Uber die retina von Nautilus undeinnigen dibranchiaten cephalopoden. *Z. Wiss. Zool.* 79: 325-396.
- 26.- Miller W.H., 1958 Derivatives of cilia in -- the distal sense cells of the retina of Pecten J. *Biophys. Biochem. Cytol* 4: 227-228.
- 27.- Milne L.J. and Milne M., 1955 *Neurophysiology* I: 621-645.
- 28.- Millioning G., 1961 A modified procedure for lead staining of thin sections. *J. Biophys Biochem. Cytol.* 11: 736.
- 29.- Moody M.F., 1964 Photoreceptor organelles in animals. *Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc.* 39: 43-86.
- 30.- Morton J.E., 1958 *Molluscs*. Hutchinson, London
- 31.- Newell G.E., 1965 The eye of Littorina litorea. *Proc. Zool. Soc. London* 144: 75-86.
- 32.- Pérez G.J., 1967 La visión en el ojo de Helix aspersa Tesis U.N.A.M., México, D.F.
- 33.- Prosser C.L. & Brown F.A. Jr., 1965 *Comparative animal physiology* 2a. ed. W.B. Saunders Co. Philadelphia and London.
- 34.- Rohlich P. & Török L.J., 1963 Die feinstruktur des auges der weinsberdschnecke (Helix pomatia). *Z. Zellforsch* 60: 348-368.
- 34 b.- Reynolds E.S., 1963 The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208-212.
- 35.- Sandborn et al, 1964 Cytoplasmic microtubules in mammalian cells. *J. Ultrastruct. Res.* 11: 123-138.

36.- Schmith G., 1906 The eyes of certain pulmonate gastropods with special reference to the neurofibrills in Limax maximus. Bull. Mus. Comp. Zool. Horn. 48: 231- 283.

37.- Schwalbach G. et al., 1963 Der mikromorphologische aufbau des linsenauges der weiberschnecke (Helix pomatia). Protoplasma 56: 242-273.

38.- Wald D., 1960 The distribution and evolution of visual system. In comparative biochemistry (ed. M. Florkin & H.S. Mason) Vol I: 311-345 Acad. Press. New York & London.

38 b.- Watson M.L., 1958 Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4: 475-478.

39.- Wilbur M.K. & Yonge C.M., 1966 Physiology of molluscs Vol. II. Acad. Press. New York & London.

40.- Wolken J.J., 1963 Structure and molecular organization of retinal photoreceptors. J. Opt. Soc. Am. 53: 1-19.

41.- Yung

Fig. 1a. Micrografía electrónica de una porción de retina mostrando los diferentes tipos celulares que la constituyen. GG: células gliales; CP: células pigmentarias; CS: células sensoriales. 16,000 X.

Fig. 1b. Micrografía electrónica de una porción de retina mostrando la distribución de las células sensoriales y pigmentarias. CP: células pigmentarias; CS: células sensoriales. 8,000 X.

Figura 1a.

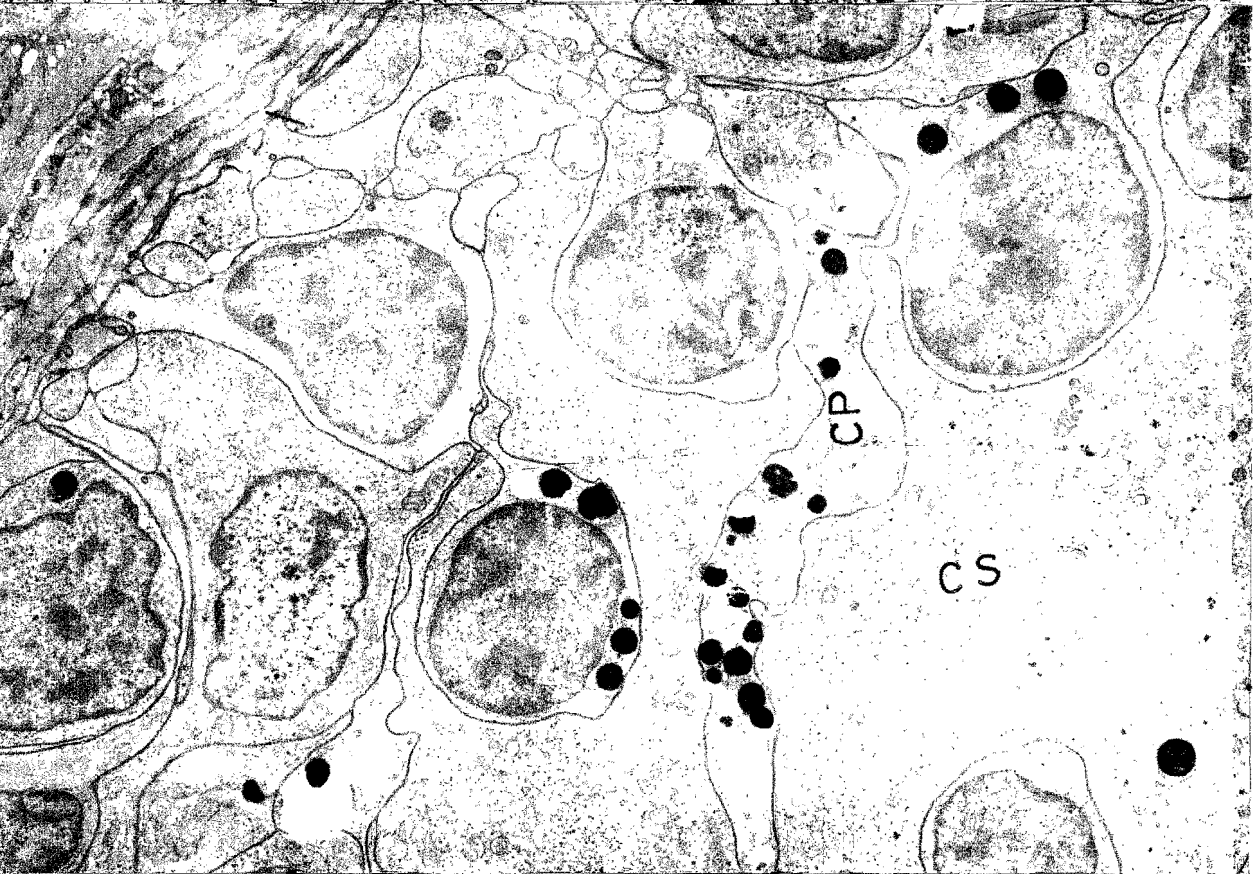
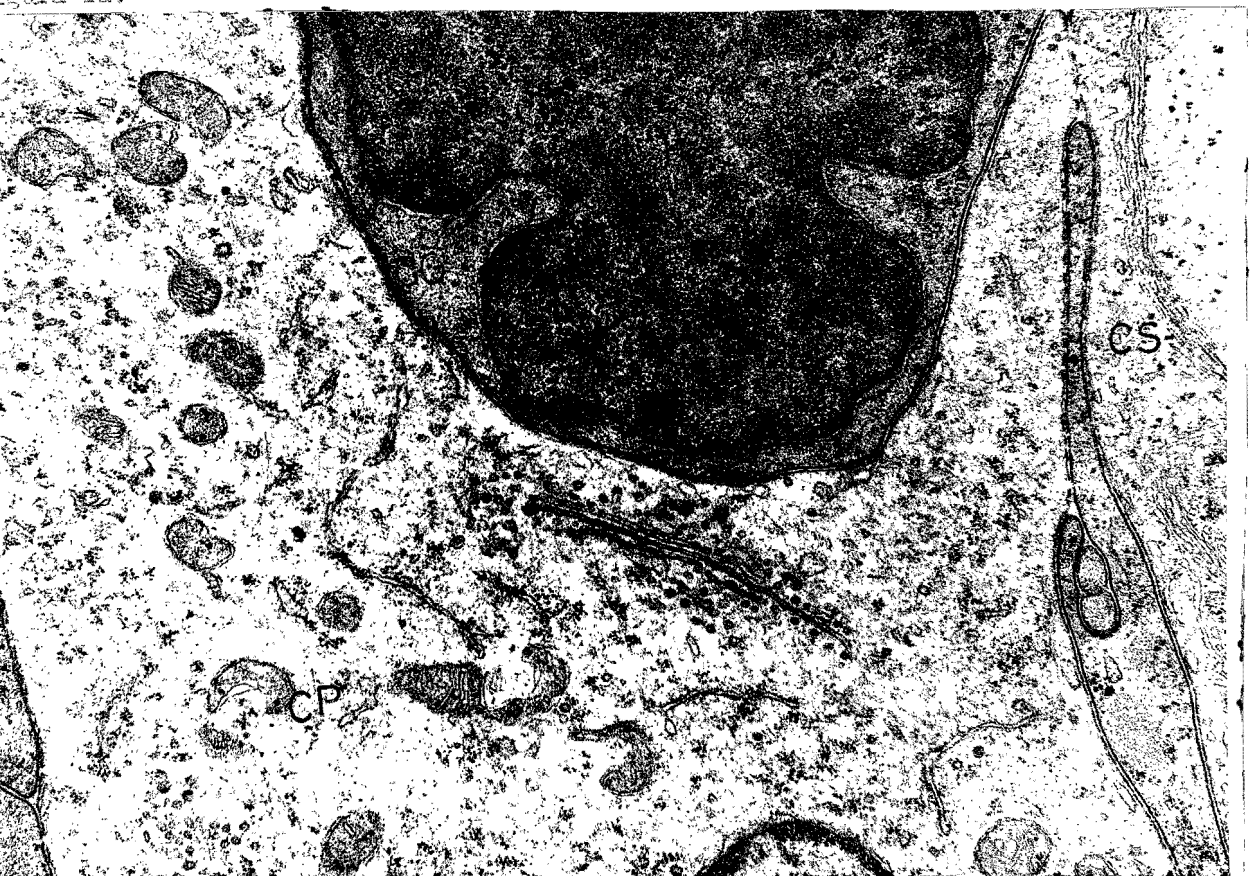


Figura 1b.

Fig. 2 Micrografía electrónica de una célula sensorial mostrando la invaginación de microvellosidades en una célula sensorial, así como su gran complejidad estructural. CMV: cuerpos multivesiculares; INV: invaginación de microvellosidades; REA retículo endoplásmico agranular. 16,000 X.

Fig. 3 Micrografía electrónica de una célula sensorial al mismo nivel de la fig. 2 mostrando la evaginación de una célula pigmentaria penetrando en la célula sensorial. CP: célula pigmentaria; CS: célula sensorial; EP: evaginación de célula pigmentaria. 16,000 X.

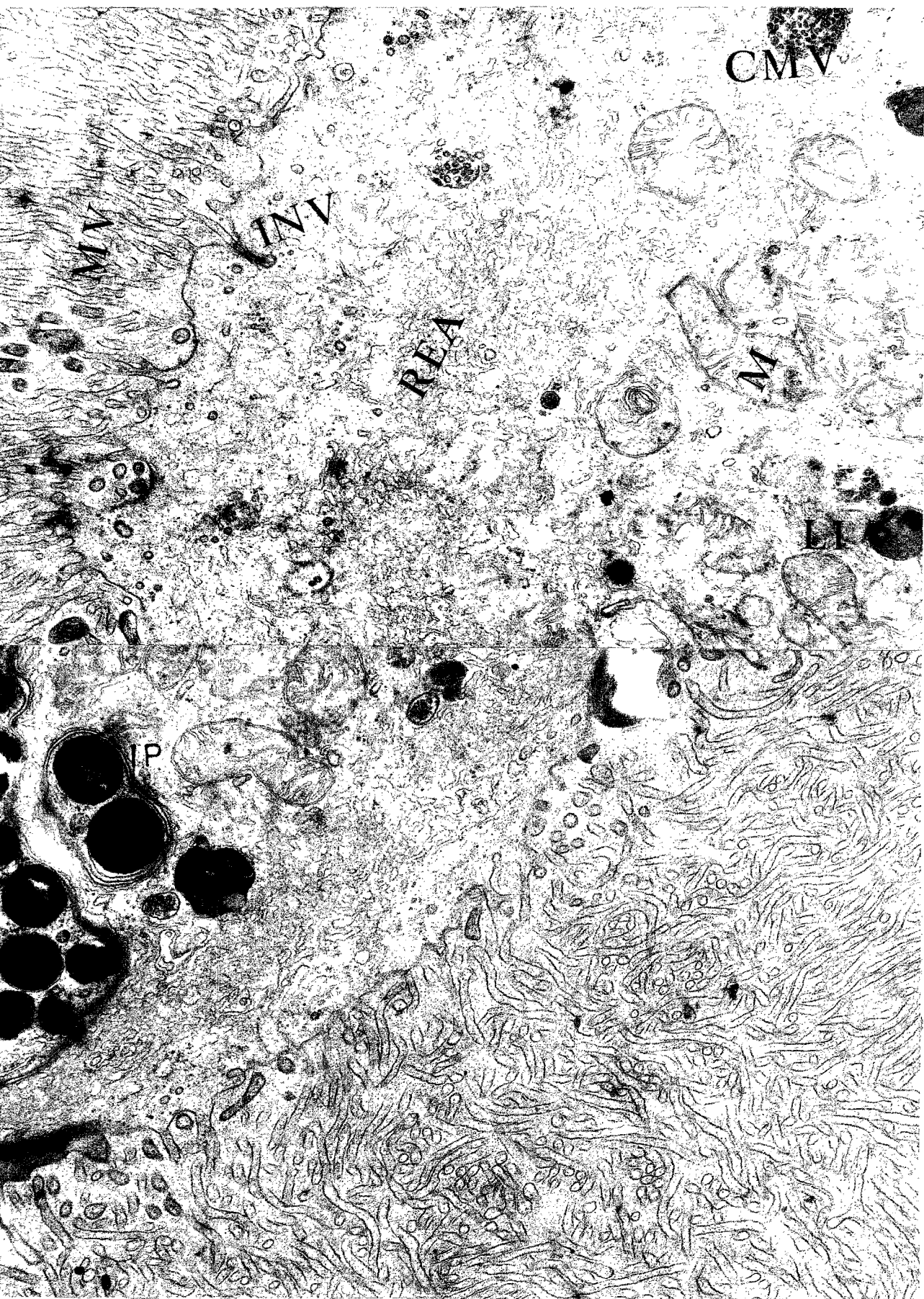


Fig. 4 Micrografía electrónica de una célula sensorial mostrando el núcleo, así como el aparato de Golgi muy desarrollado y gran cantidad de vesículas claras. R: retículo endoplásmico, rugoso. 16,000 X.

Fig. 5 Micrografía electrónica de una célula sensorial mostrando el núcleo, así como el aparato de Golgi muy desarrollado y gran cantidad de vesículas claras. G: aparato de Golgi; N: núcleo; VC: vesículas claras. 16,000 X.

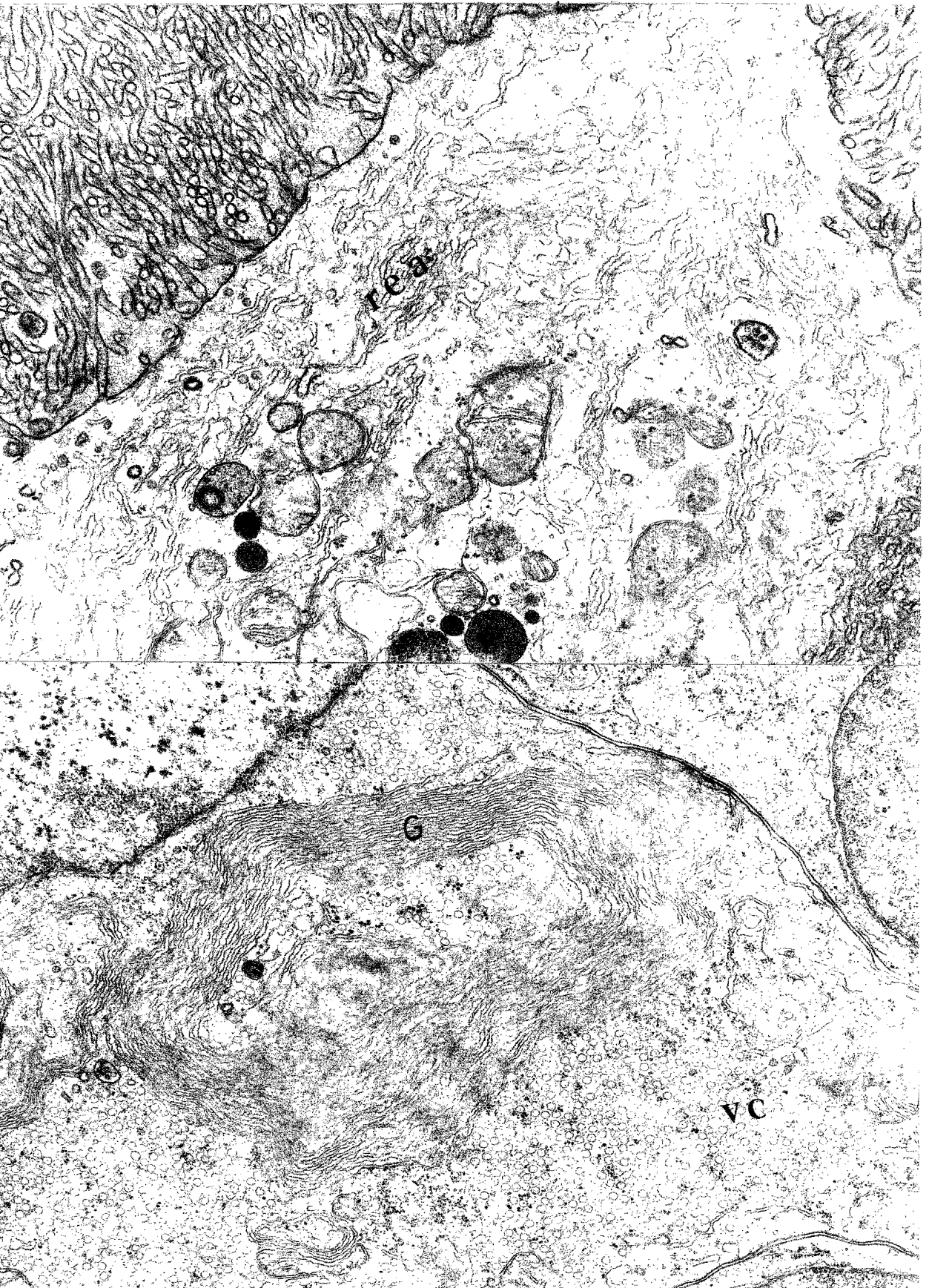


Fig. 6 Micrografía electrónica de la porción proximal de la retina mostrando posibles arreglos sinápticos. AX: axones; NT: neurotúbulos; SN: sinápsis; VS: vesículas sinápticas. 16,000 X.

Fig. 7 Micrografía electrónica de una porción de retina mostrando las microvellosidades de las células pigmentarias. CP: células pigmentarias; CS: células sensoriales; MV: microvellosidades de las células pigmentarias. 8,000 X.

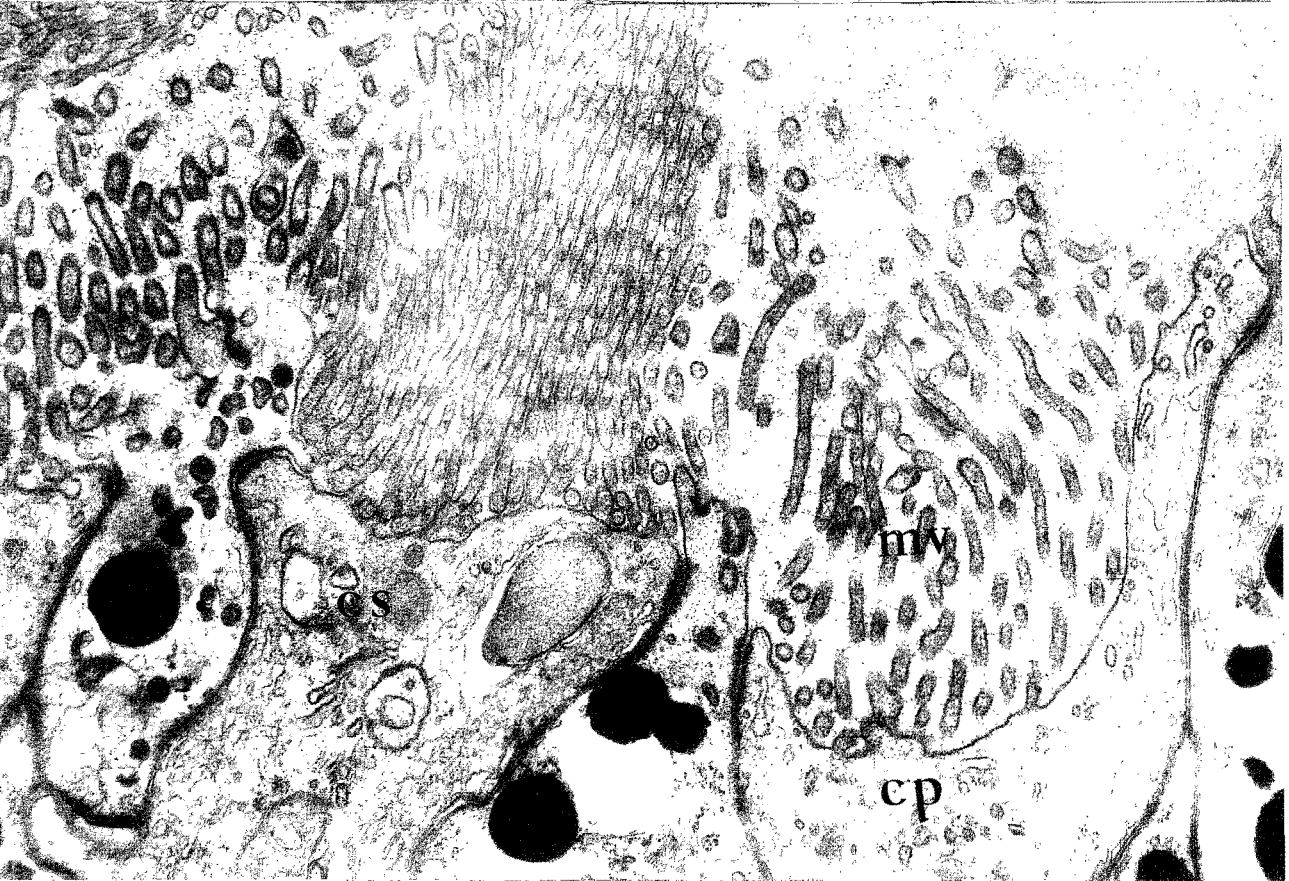


Fig:8 Micrografía electrónica de una porción de retina mostrando el citoplasma de una célula pigmentaria con numerosos gránulos de pigmento. Cf: célula pigmentaria; Gl: gránulos de glucógeno; - Pig: pigmento. 15,000X.

Fig. 9 Micrografía electrónica de una célula pigmentaria mostrando la presencia de retículo endoplásmico granular y el aparato de Golgi. G: aparato de Golgi; LI: lisosomas; NP: núcleo de célula pigmentaria; REG: retículo endoplásmico granular. 16,000 X.

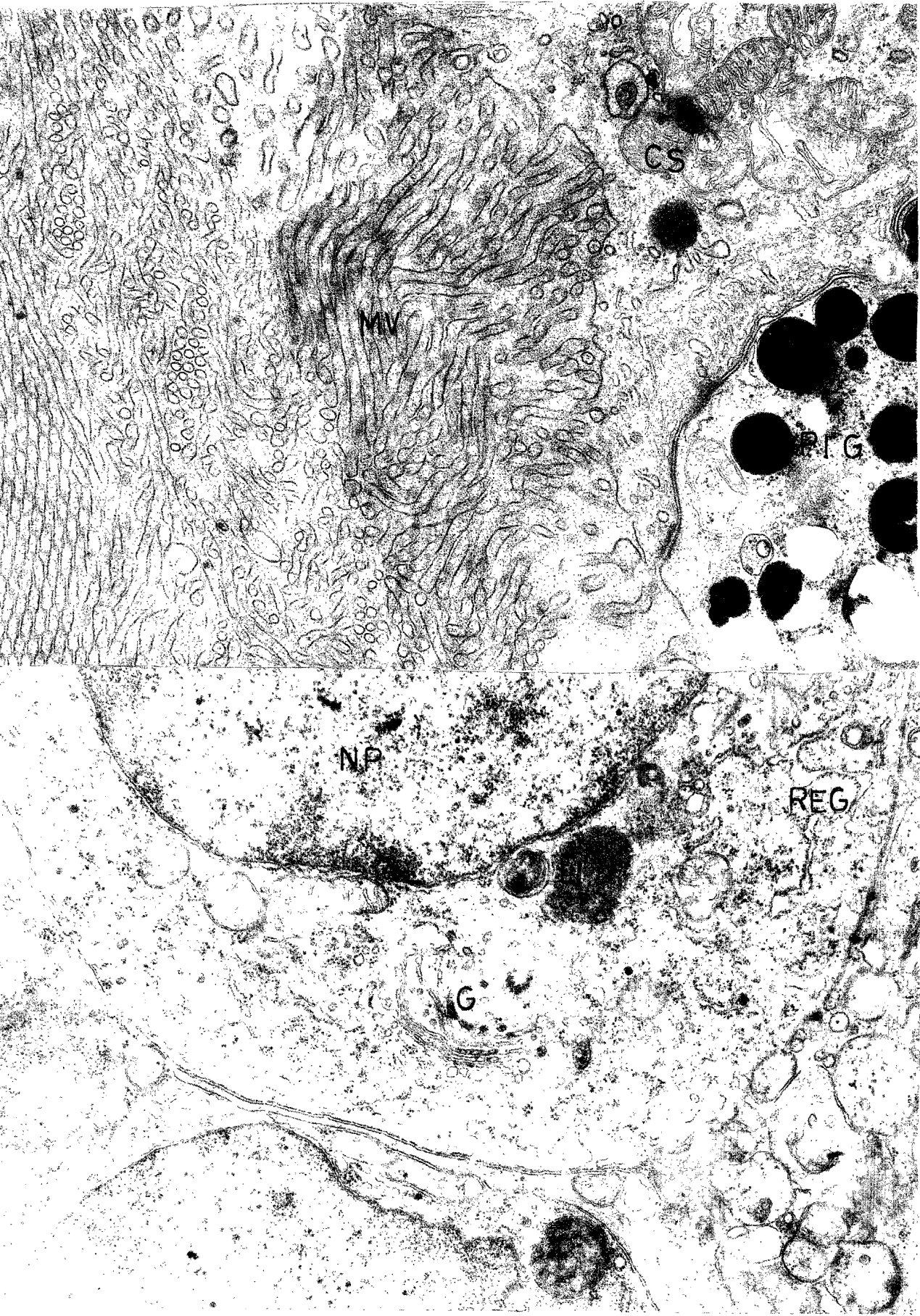
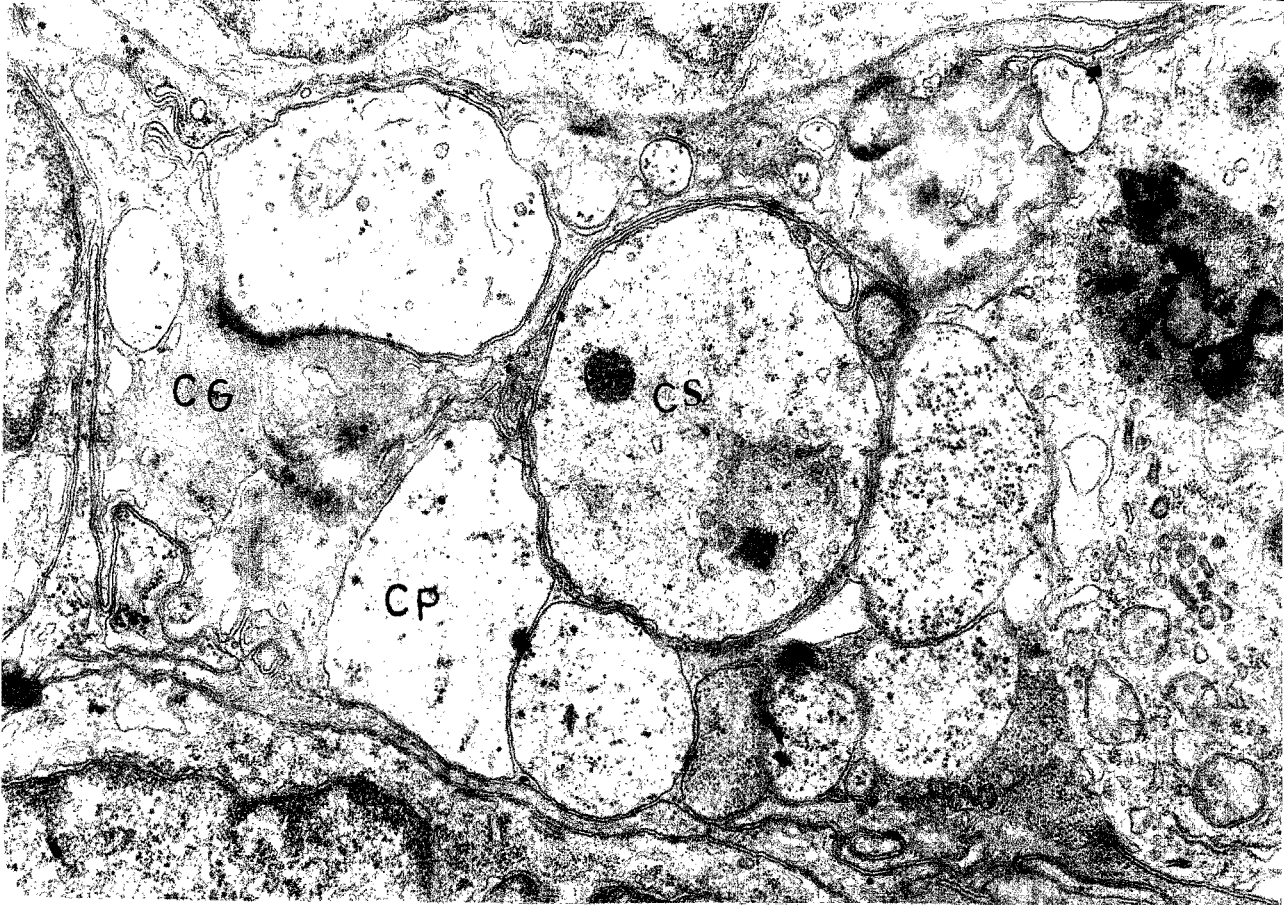
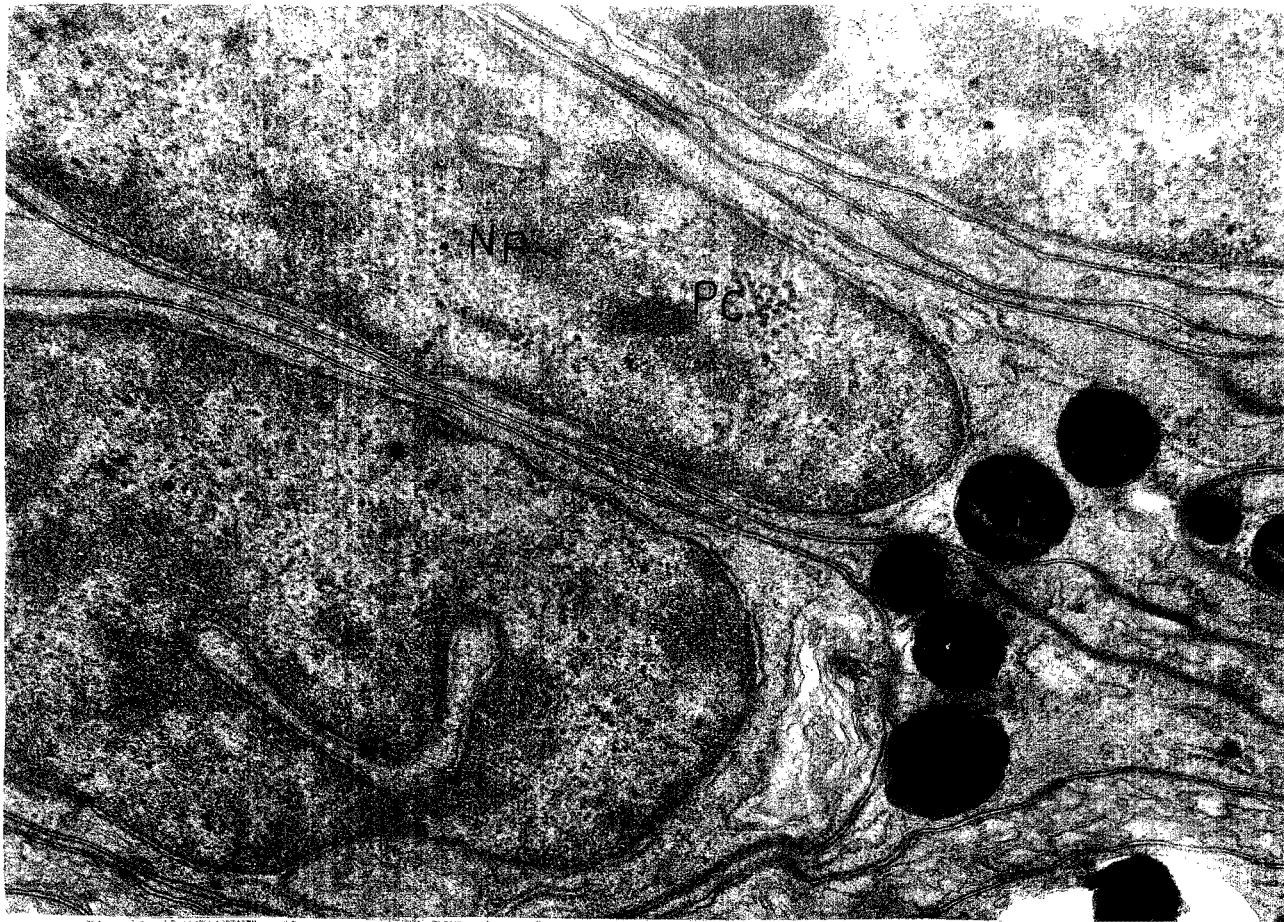


Fig. 10 Micrografía electrónica de una porción de retina mostrando varias células pigmentarias con su citoplasma característico y su núcleo denso -- con cuerpos paracromatínicos. CP: células pigmentarias; PC: cuerpos paracromatínicos; FIG: gránulos de pigmento. 8,000 X.

Fig. 11 Micrografía electrónica de la porción -- proximal de la retina mostrando la región basal -- de los diferentes tipos de células que la constituyen. CG: células gliales; CP: células pigmentarias; CS: células sensoriales; MF: microfibrillas 16,000 X.



Figs. 12 y 13 Micrografías electrónicas de la porción basal de la retina que muestran una gran actividad pinocitótica tanto en la región periférica como en la central. NB: membrana basal; VP: vesículas de micropinocitosis. 16,000 X.

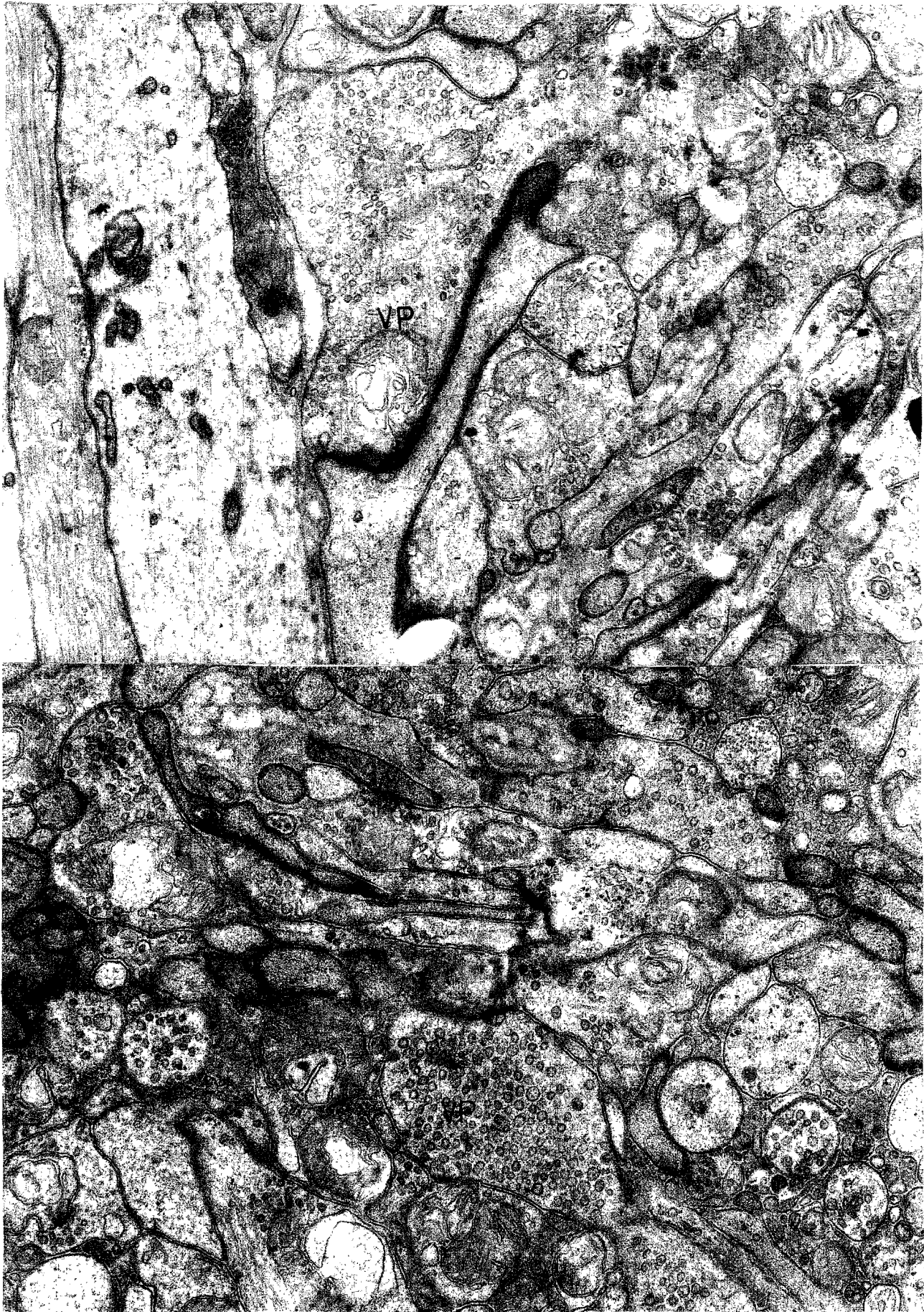
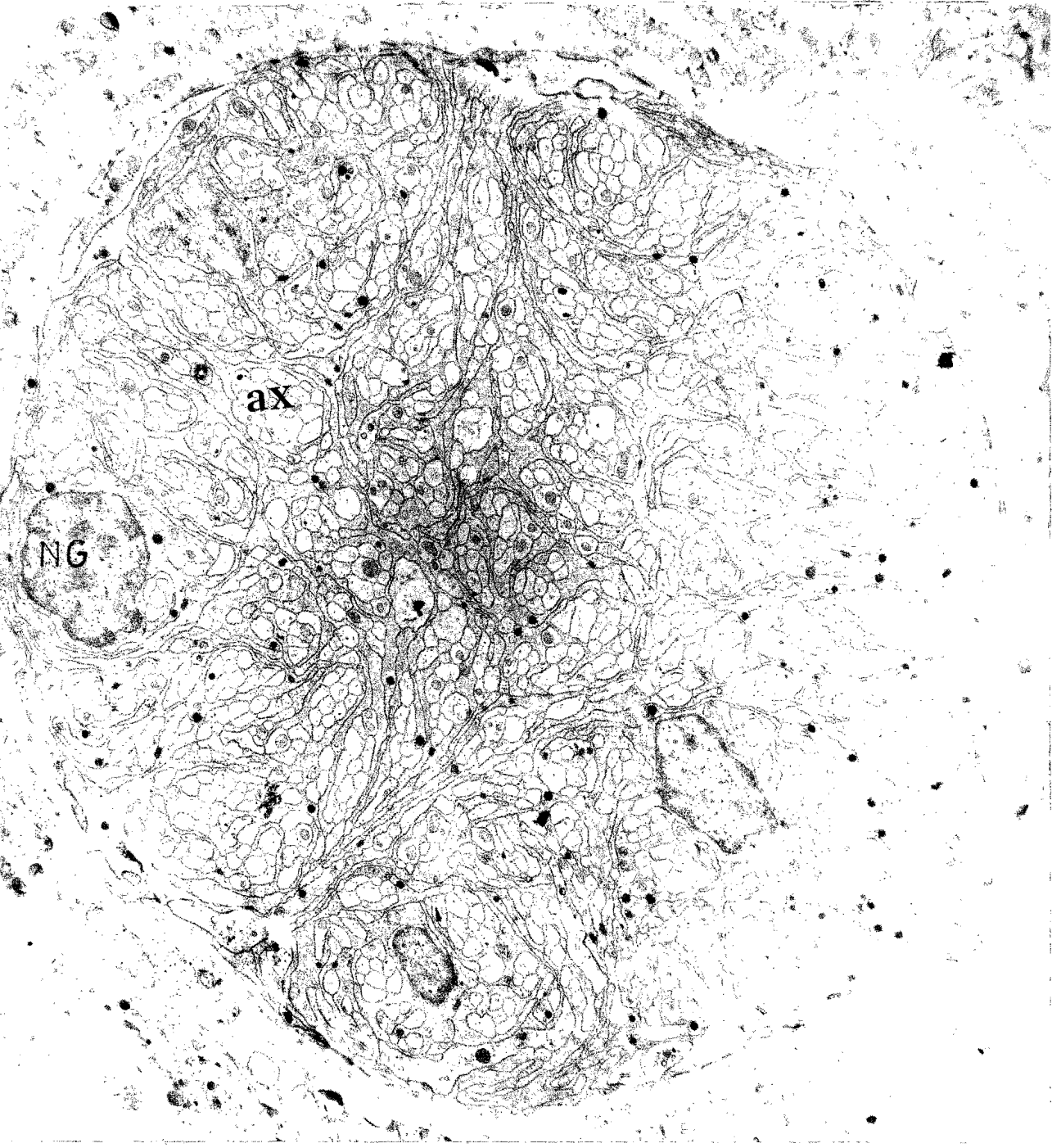


Figure 12

Fig. 14 Micrografía electrónica de un corte trans-
versal del nervio óptico mostrando haces de axones
bordeados por prolongaciones citoplásmicas de célu-
las gliales, así como núcleos de células de Schwann.
AX: axones; CG: células gliales; NG: núcleos de célu-
las gliales. 4,000 X.



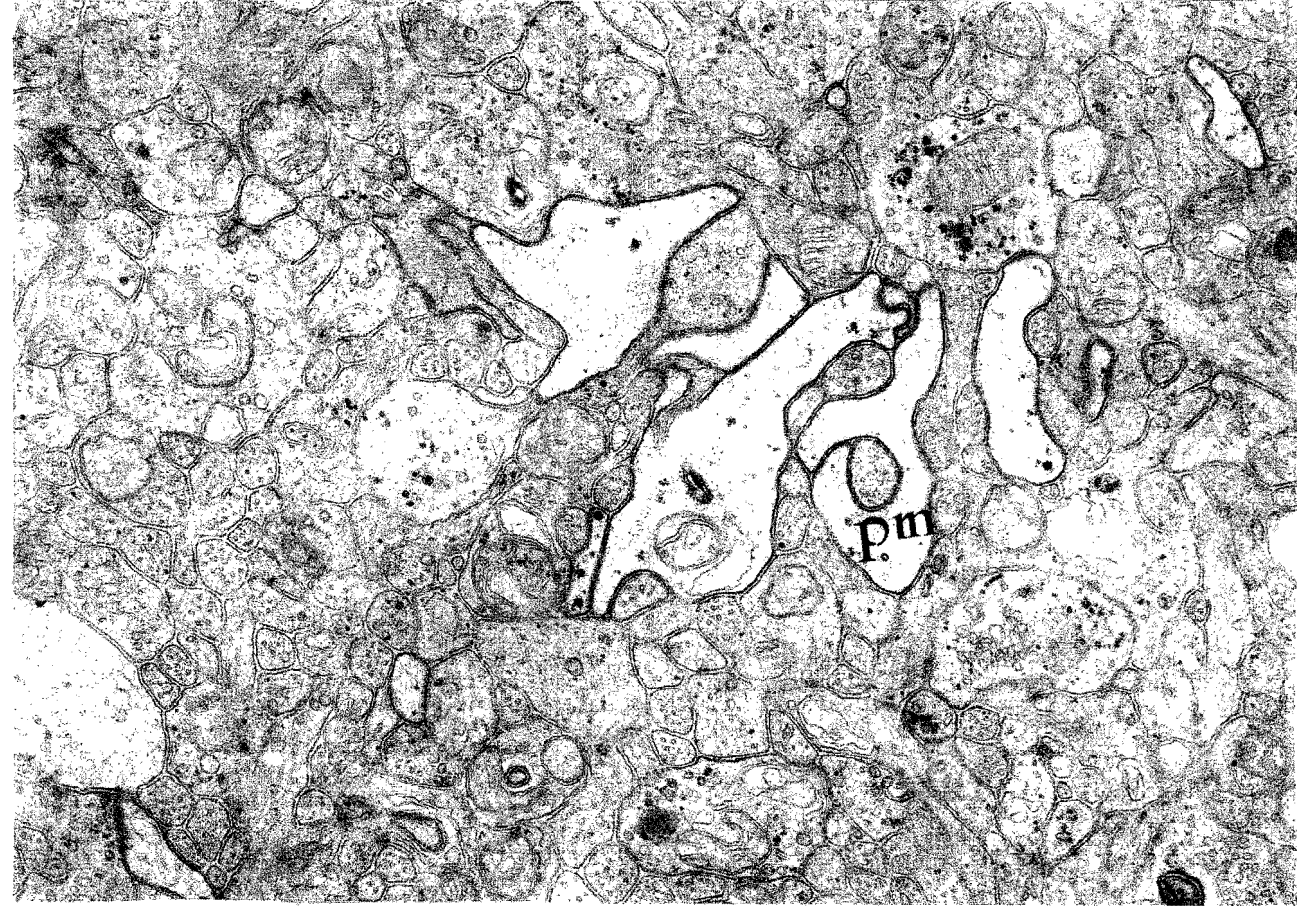
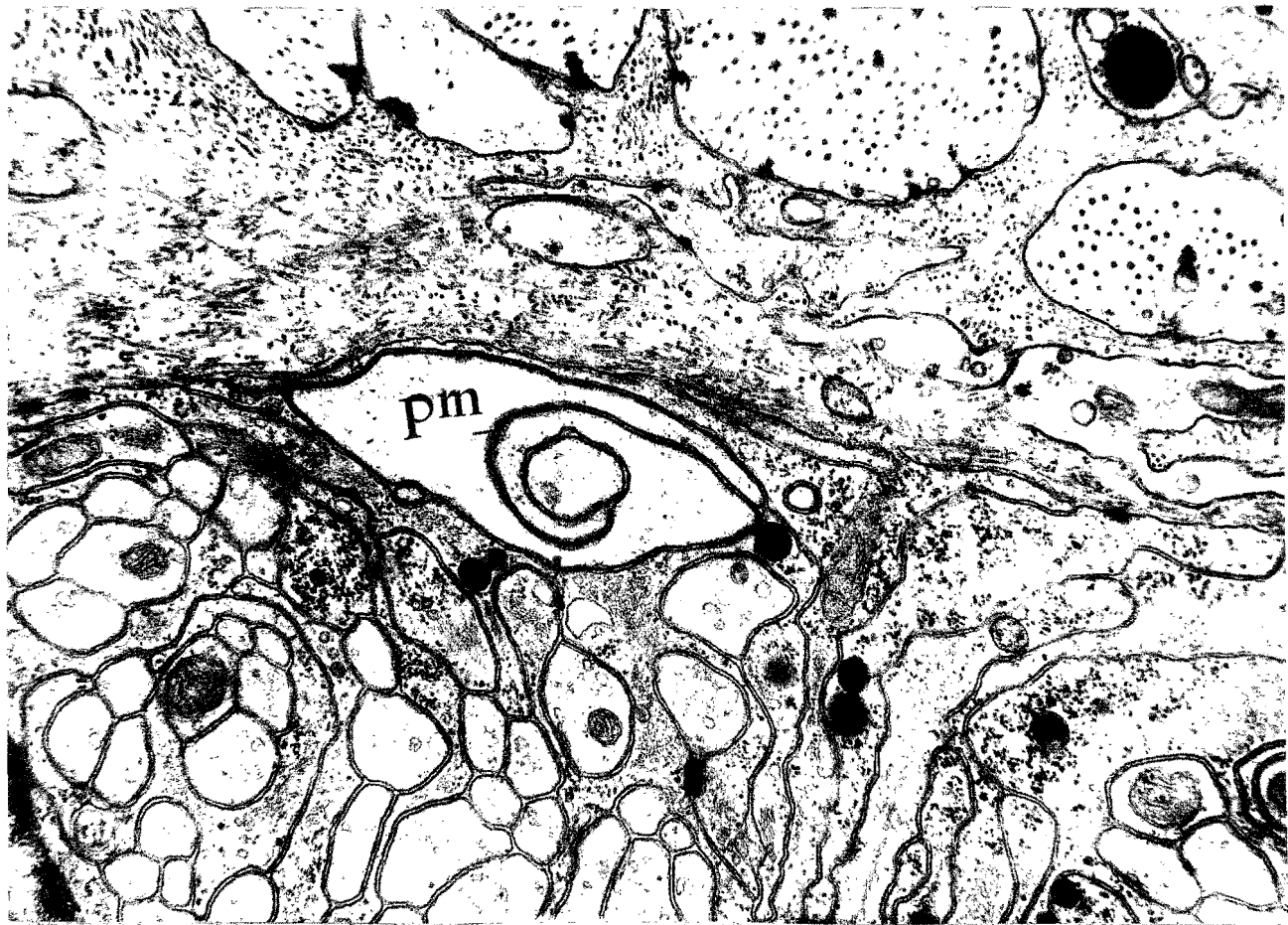


Fig. 17 Micrografía electrónica de una porción del nervio óptico mostrando la presencia de células gliales. GG: células gliales; NG: núcleos de células gliales. 16, 000 X.

Fig. 18 Micrografía electrónica de una porción del nervio óptico fijada con glutaraldehído, mostrando la preservación de un mayor número de inclusiones citoplásmicas. GL: glucógeno; MF: microfibrillas. 16,000 X.

