



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Revisión bibliográfica. A misteriosa visión dos cefalópodos

Revisión bibliográfica. La misteriosa visión de los cefalópodos

Literature review. The mysterious vision of cephalopods



Alberto Fernández Piñeiro

Junio, 2021

*Directoras Académicas: Montserrat Domínguez Pérez
Nuria Fernández Rodríguez*



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA y
CIENCIAS DE LA TIERRA

DEPARTAMENTO DE
BIOLOGÍA

Dña. Montserrat Domínguez Pérez y Dña. Nuria Fernández Rodríguez autorizan la presentación del trabajo de fin de grado “**Revisión bibliográfica. La misteriosa visión de los cefalópodos**” presentado por **Alberto Fernández Piñeiro** para su defensa ante el tribunal calificador.

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Dra. Nuria Fernández Rodríguez

En A Coruña a 21 de junio de 2021

ÍNDICE

1. Introducción	1
2. Objetivos	3
3. Material y métodos	4
4. Resultados y discusión	5
4.1 Anatomía y fisiología del ojo de los cefalópodos	5
4.2. La misteriosa visión de los cefalópodos: aberración cromática	13
4.3. La visión en profundidad de los cefalópodos	16
4.4. Creando colores: camuflaje	17
4.5. Otro posible mecanismo: fotorrecepción en la superficie corporal	19
5. Conclusiones / Conclusións / Conclusions	21
6. Bibliografía	23

RESUMEN.

Algunos cefalópodos, como los pulpos, pueden mimetizarse con objetos que están detrás de ellos. Otros, como las sepias, producen una paleta de colores excepcional aunque las evidencias fisiológicas y etológicas indican que los cefalópodos son ciegos a los colores. ¿Cómo pueden mimetizarse con el entorno copiando colores y objetos que no ven? ¿Por qué se comunican con colores cuando sus congéneres no pueden verlos?

En este trabajo de revisión bibliográfica se ha realizado una búsqueda de información con el fin de aportar una visión general y lo más clara posible del funcionamiento de la visión de la clase de moluscos *Cephalopoda*. Para ello, se analiza en primer lugar su anatomía y fisiología ocular a la vez que se compara a la de los vertebrados. Se describen también procesos físicos que posibilitarían la interpretación del color por parte de estos animales así como la visión en profundidad y se da una breve explicación de qué es y cómo funciona su característica capacidad de camuflaje y la manera a la que va ligada a los procesos físicos para la interpretación del color.

Palabras clave: cefalópodos, visión, aberración cromática, camuflaje, fotorrecepción.

RESUMO.

Alguns cefalópodos, como os polbos, poden mimetizarse con obxectos que están detrás deles. Outros, como as sepias, producen unha paleta de cores excepcional aínda que as evidencias fisiolóxicas e etolóxicas indican que son cegos á cor. Como poden fundirse co ambiente copiando cores que non ven? Por que se comunican coas cores cando os seus conxéneres non as poden ver?

Neste traballo de revisión bibliográfica realizouse unha búsqueda de información coa fin de aportar unha visión xeral e o máis clara posible do funcionamento da visión da clase de moluscos *Cephalopoda*. Para iso analízase en primeiro lugar a súa anatomía e fisioloxía ocular á vez que se compara ca dos vertebrados. Descríbense tamén procesos físicos que posibilitaran a interpretación da cor por parte destes animais así como a visión en profundidade e dase unha breve explicación de que é e como funciona a súa característica capacidade de camuflaxe, e a maneira á que vai ligada aos procesos físicos para a interpretación da cor.

Palabras clave: cefalópodos, visión, aberración cromática, camuflaxe, fotorrecepción.

ABSTRACT.

Some cephalopods, such as octopuses, can blend in with objects that are behind them. Others, like cuttlefish, produce an exceptional colour palette although physiological and ethological evidence indicates that they are colour blind. How can they blend in with the environment by copying colours they can't see? Why do they communicate with colours when their peers cannot see them?

In this bibliographic review work, a search for information has been carried out to provide a general and as clear as possible vision of the functioning of the vision of the class of molluscs *Cephalopoda*. To do this, their ocular anatomy and physiology are first analyzed while it is compared to that of vertebrates. Physical processes that would allow the colour interpretation and deep vision by these animals are also described and a brief explanation of what their characteristic camouflage capacity is and how it works is given, and the way in which it is linked to the physical processes for colour interpretation.

Key words: cephalopods, vision, chromatic aberration, camouflage, photoreception.

1. Introducción.

El término “visión” es definido por la Real Academia Española como “capacidad de ver” o “acción y efecto de ver”, pero ¿ver el qué? ¿imágenes nítidas? ¿formas? ¿distintas intensidades de la luz? Lo cierto es que si nos paramos a pensar y vamos más allá de nuestra perspectiva como humanos, podemos comenzar a atisbar la complejidad evolutiva que va ligada al sentido de la vista, desde la simplicidad de los ocelos de algunos cnidarios, hasta los complejos ommatidios de los estomatópodos capaces de detectar incluso la luz ultravioleta (Bok et al., 2018). Antes de entrar en más detalle considero necesaria una breve explicación general de los fundamentos de la fotorrecepción.

La luz es una onda periódica que fluctúa perpendicularmente entre los campos magnético y eléctrico (Figura 1), por lo que recibe el nombre de radiación electromagnética. Su longitud y frecuencia varían dentro de lo que se conoce como el espectro electromagnético. Podemos ver en la Figura 2 el espectro electromagnético en donde se representan los valores de longitud de onda (λ) y de frecuencia (f) de las diferentes clases de radiación electromagnética. Los humanos podemos detectar un rango de este espectro que va desde los 350 nm (ultravioleta) hasta los 750 nm (infrarrojo). Este rango se denomina “luz visible”, del que la mayor parte de las especies detectan normalmente solo una parte. La fototransducción, es decir, la transformación de los fotones de luz en señales eléctricas, se lleva a cabo por células especializadas denominadas fotorreceptores.

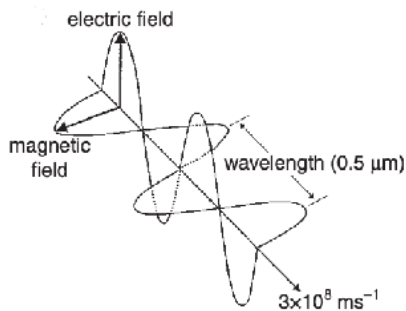


Figura 1. Propagación de la luz según Maxwell (Land y Nilsson, 2012).

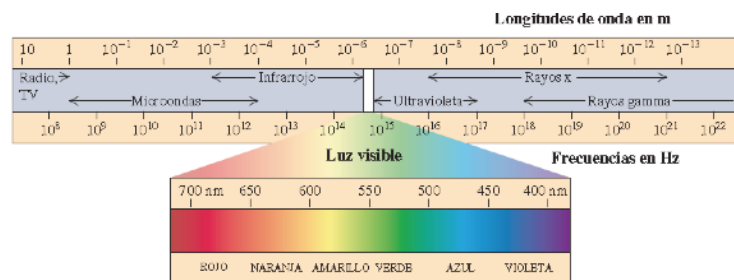


Figura 2. Espectro electromagnético (Sears et al., 2005).

La complejidad de los fotorreceptores es muy variable. Para la comprensión del trabajo es esencial prestar especial atención al ojo en cámara típico de vertebrados, incluyendo al ser humano (Figura 3). En base a ello será más fácil explicar y entender los contenidos que se tratarán a posteriori.

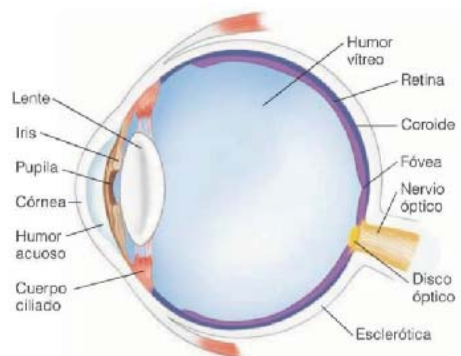


Figura 3. Ojo humano esquematizado (Moyes y Schules, 2007).

En la superficie exterior el globo ocular cuenta con la esclerótica, una capa de tejido conectivo que confiere a los ojos su característico color blanco (bajo la misma se encuentra el corioide, una capa pigmentada con vasos que irrigan el ojo). También cuenta con una capa transparente que permite la entrada de luz, la córnea.

Avanzando frontalmente hacia el interior (bajo la córnea) están situados:

- El iris, que consta de dos capas de músculo liso que bordean una abertura, la pupila. Dependiendo de la intensidad luminosa el músculo se contrae dejando entrar más o menos luz a través de ella.
- Músculo ciliar: se encarga de mantener en suspensión la lente.
- Lente que, como la córnea, tiene capacidad de enfoque. Ambas son convexas (más gruesas en el centro que en sus bordes) y por ello convergentes. Las lentes de este tipo tienen la capacidad de desviar los rayos de luz hacia un mismo punto (el punto focal, en este caso la retina), lo que recibe el nombre de refracción. La distancia del centro de la lente al punto focal se denomina distancia focal. Como la imagen es nítida solamente en el punto focal y, como la distancia focal varía dependiendo de la distancia entre objeto y ojo, es necesario que la lente cambie de posición o forma en un proceso llamado acomodación, que se realiza mediante movimientos del músculo ciliado (Moyes y Schules, 2007).

De esta manera la luz se focaliza en la retina, donde las células fotosensibles, conos y bastones, la absorben con sus fotorpigmentos (las moléculas que se encargan de absorber los fotones de luz incidentes) y son las responsables de traducirla en una señal eléctrica que viajará a través del nervio óptico hasta el cerebro, donde será interpretada. Aun así, la retina de vertebrados presenta cierto grado de procesamiento inicial *in situ* al contar con varias capas celulares aparte de conos y bastones.

Para la visión en color se requieren al menos tres tipos de fotorpigmentos. De entre conos y bastones, solo los primeros son capaces de procesar el color. Existen conos con pigmentos sensibles a longitudes de onda relacionadas con el azul, rojo y verde. El resto de colores proviene de combinaciones entre ellos.

Centrándonos ahora en los invertebrados, uno de los conceptos que primero podemos asociar a ellos suele ser “simpleza”. Aquí es donde sorprenden los cefalópodos, el grupo taxonómico en el que se centra este trabajo. Esta clase de invertebrados estrictamente marinos perteneciente al filo de los moluscos y que cuenta con alrededor de 800 especies (**Allcock, 2015**), se divide en tres subclases, entre ellas *Nautiloidea* y *Coleoidea*. Dentro de esta última nos encontramos dos superórdenes: *Decapodiformes* y *Octopodiformes*.

Dentro de los *Decapodiformes* se hablará en profundidad de los órdenes *Sepiida* (sepias) y *Teuthida* (calamares) y en lo que a *Octopodiformes* respecta, del orden *Octopoda* (pulpos).

La clase *Cephalopoda* es muy especial, no solo por su característico plan corporal, sino también por sus sofisticados sistema nervioso y órganos sensoriales, que sin ninguna duda despuntan entre los invertebrados y llegan incluso a rivalizar con los de algunos vertebrados (**Budermann, 1996**). Tanto es así que el ojo de los cefalópodos coleoideos y el de los vertebrados son análogos (ambos ojos son “en cámara”), es decir, se trata de un proceso de evolución convergente en el que vemos claras similitudes no solo fisiológicas, sino también genéticas entre los ojos de ambos grupos, pese a ser tan distantes filogenéticamente. De hecho, **Ogura et al. (2004)** determinaron mediante secuenciación génica EST (Expressed Sequence Tag) que el ser humano comparte con la especie de pulpo *Octopus vulgaris* un 69,3% de los genes expresados en sus ojos. Y, como ya se ha dicho previamente, para procesar toda la información que entra a través de sus ojos, los coleoideos cuentan con el sistema nervioso más desarrollado y complejo entre los invertebrados. Globalmente, los vertebrados y los cefalópodos coleoideos comparten las siguientes analogías referentes a la visión: ojos y sistemas para la visión con lóbulos ópticos, zonas especializadas del cerebro que regulan el aprendizaje y la memoria (lóbulos verticales) y un sistema vascular independiente para el sistema nervioso central (**Yoshida et al., 2015**).

2. Objetivos.

Aunque la estructura ocular de los cefalópodos es un tema bien conocido y estudiado, existen incógnitas tales como la capacidad de camuflarse en entornos cuyos colores no pueden ver o incluso con objetos que se encuentran detrás de ellos, y por tanto fuera de su campo de visión. Este trabajo busca, servir como un compendio general sobre la visión de los cefalópodos, y a la vez intentar conocer los últimos avances científicos para despejar estas incógnitas. Para ello se describirán la anatomía y fisiología del ojo de los cefalópodos, tratando tangencialmente sus similitudes y diferencias con la de los vertebrados, y se analizarán los mecanismos de fotorrecepción que han sido propuestos en este grupo animal, para que nos ayuden a entender las funciones de visión y camuflaje.

3. Material y métodos.

El grueso del trabajo se ha realizado con una revisión de literatura científica llevada a cabo entre el 14 de octubre de 2020 y el 8 de junio de 2021, en varias bases de datos: la Web Of Science, Google Scholar, Scopus, Springer, Deepdive o Willey Online Library. Dentro de esta literatura científica la mayor parte de la información ha sido obtenida de artículos, y en menor medida de resúmenes de congresos recopilados en revistas y libros de texto.

Las palabras clave utilizadas en la búsqueda de información han sido en muchos casos nombres de géneros o especies de cefalópodos acompañadas de otro término en relación al tema, como por ejemplo “*Octopus eye*”, “*Cephalopod lens*”, “*Cephalopod chromatic aberration*”. Aun así, he llegado a la mayor parte de los artículos a partir de citas y referencias de otros ya encontrados.

Quiero resaltar la importancia de algunas fuentes bibliográficas en la elaboración de esta revisión: El artículo “Cephalopod Sense Organs, Nerves And The Brain: Adaptations For High Performance And Life Style”, de **Budermann (1995)**, me dio una visión general sobre la fisiología ocular, para luego ir ampliando información.

Cabe mencionar asimismo la importancia del libro de divulgación científica “Otras mentes” de **Peter Godfrey Smith (2017)**, ya que uno de sus capítulos ha sido utilizado como base para la posterior construcción de uno de los objetivos de la revisión bibliográfica. A partir de autores, artículos y sus referencias citados en dicho capítulo, he encontrado información relevante sobre el camuflaje y la fotorrecepción cutánea.

Gracias a un artículo de periódico proporcionado por las directoras del trabajo, me percaté de que pese a que se decía que los cefalópodos son ciegos al color, recientemente se ha descubierto que gracias a un fenómeno llamado aberración cromática pueden ser capaces de distinguirlo.

Inicialmente estaba pensado tratar en el trabajo solamente aspectos sobre los coleoideos, pero tras analizar un artículo de **Yoshida et al. (2015)** y ver algunas de las diferencias en cuanto a fisiología y anatomía ocular que existen entre coleoideos y nautiloideos vi oportuno dedicar un apartado a estos últimos dentro de resultados y discusión.

El número de artículos revisados es de un total de 52, de los cuales 31 han sido utilizados para esta revisión. El criterio que se ha seguido para la selección ha sido la información de los mismos, es decir, se seleccionaron aquellos cuyo contenido estuviese más relacionado con los contenidos que se esperaban tratar. Por otra parte, para explicar la aberración cromática se utilizaron solamente aquellos que aplicasen dicho proceso a los cefalópodos.

4. Resultados y discusión.

4.1. Anatomía y fisiología del ojo de los cefalópodos.

La razón por la cual en la introducción he descrito el ojo en vertebrados es la enorme similitud que comparten con los cefalópodos coleoideos. De esta manera será más fácil explicar y entender su funcionamiento.

Es importante hacer hincapié en que esta similitud entre vertebrados y cefalópodos es referente solo a los coleoideos, es decir, a calamares, sepias y pulpos. Los nautiloideos poseen ojos con distinta morfología: los denominados ojos en copa o “*pinhole eyes*” (Figura 4), de los que se hablará a continuación.

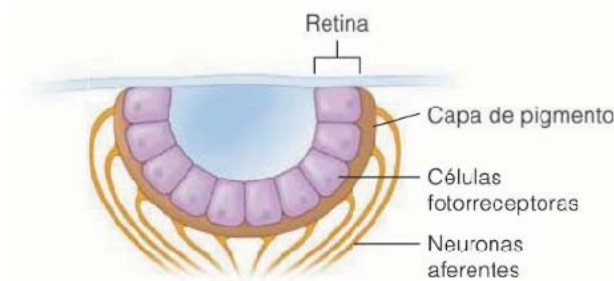


Figura 4. Esquema de un ojo en copa (Moyes y Schules, 2007).

El ojo en *Nautiloidea*.

Los nautilus actuales (Figura 5) son los únicos supervivientes de la subclase *Nautiloidea*, quedando solamente un género con unas pocas especies. Desde su aparición en el Triásico se cree que han sufrido muy pocos cambios, manteniendo muchas características primitivas, por lo que se consideran fósiles vivos. Una de esas características es la ausencia de lentes en sus ojos, de manera que su característica pupila está en contacto directo con el agua marina (Hurley et al., 1978, Muntz, 1991).



Figura 5. *Nautilus pompilius* (Hillewaert, 2008).

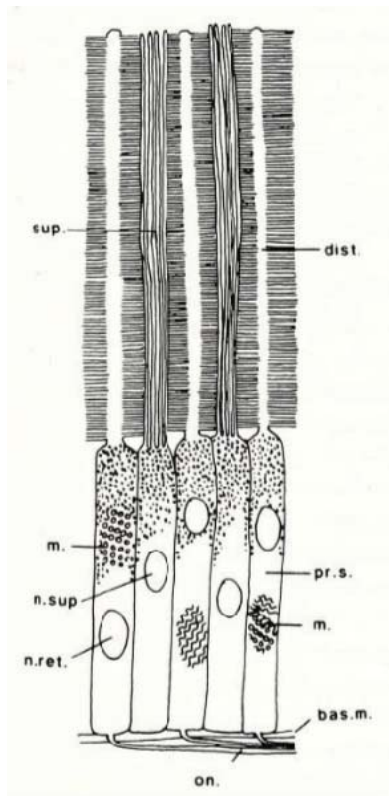


Figura 6A. Esquema de la retina de *Nautilus* en donde: bas. m, membrana basal; dist., segmento receptor distal; pr. s., segmento receptor proximal; sup., procesos de las células de soporte; m., cuerpo mioeloides; on., nervios ópticos; n. sup., núcleo de célula de soporte; n. ret., núcleo de célula de la retina (Muntz, 1991).

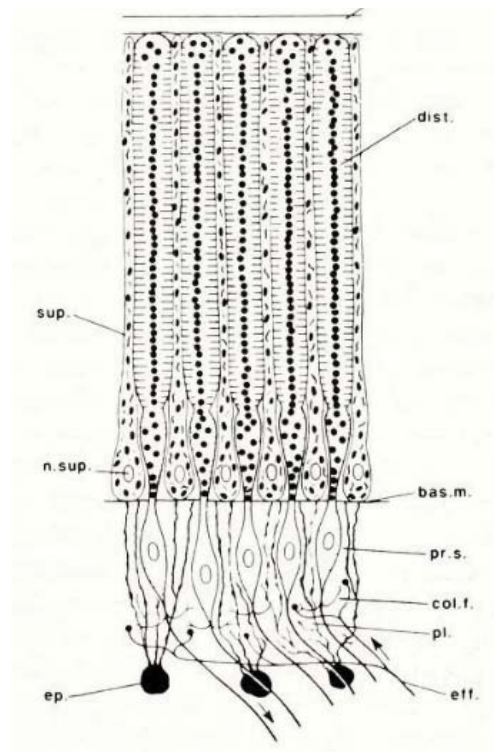


Figura 6B. Esquema de la retina de *O. vulgaris* en donde: rh., rabdoma; pig., gránulo de pigmento; ret., célula de la retina; l. m., membrana límite; dist., segmento receptor distal; bas. m, membrana basal; pr. s., segmento receptor proximal; col. f., procesos dendríticos de las células de la retina; p. l., plexo nervioso de la retina; eff., fin de la fibra eferente en la retina; ep., célula epitelial; n. sup., núcleo de célula de soporte; sup., procesos de las células de soporte (Muntz, 1991).

La pupila de *Nautilus* se encuentra rodeada por un iris pigmentado y es ajustable, es decir, tiene la capacidad de contraerse y relajarse en función de la intensidad luminosa a la que esté expuesto el ojo del animal. Aun así, su velocidad de contracción (con un tiempo de 90 s para pasar de 4 mm² a 2 mm² de área) es significativamente más lenta que la de otros cefalópodos y que la del ser humano (con un tiempo de constricción de menos de 1 s en el paso de la oscuridad a condiciones luminosas según Douglas et al., 2005) (Hurley et al., 1978).

Los elementos básicos de su retina, (Figura 6A) son las células receptoras, cuya parte distal consta de un cuerpo del que centrifugamente irradian unas microvellosidades que contienen el fotopigmento. Las microvellosidades de células adyacentes se superponen unas sobre otras formando unas estructuras denominadas rabdomeros (Talbot y Marshall, 2011). Tienen también unas células de soporte entre las receptoras y sus microvellosidades (Muntz, 1987, 1991). Pese a presentar la misma estructura, la retina de los coleoideos, como por ejemplo *Octopus vulgaris* (Figura 6B), presenta algunas diferencias con respecto a la de los nautiloideos (Muntz, 1991).

Pese a parecer bastante complejos, los ojos de *Nautilus* presentan una visión mucho más pobre y menos nítida que la de sus parientes coleoideos como consecuencia de la ausencia de lentes (Muntz, 1991).

El ojo en *Coleoidea*.

Los ojos de los coleoideos responden al característico esquema del ojo en cámara de los vertebrados. Si los comparamos con los nuestros tenemos en común:

- Párpados.
- Córnea. Este punto presenta cierta controversia, como se ampliará más adelante.
- Iris.
- Pupila que cambia de tamaño en función de la intensidad luminosa (Douglas et al., 2005).
- Lente suspendida por un músculo ciliar.
- Retina.
- Plexo nervioso encargado de transmitir información al cerebro.

Pese a ser increíblemente parecidos (Figura 7), presentan algunas diferencias importantes:

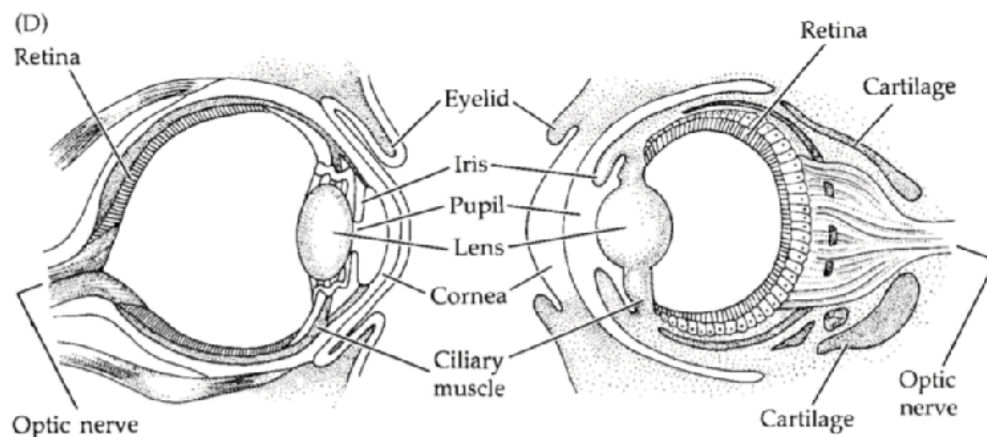


Figura 7. Esquema comparativo del ojo de un vertebrado (izquierda) y el de un pulpo (derecha) (Brusca y Brusca, 2003).

La primera y más evidente a simple vista es la forma de la pupila. En el caso del ser humano es circular, y en el caso de los coleoideos puede ser también circular (Figura 8), en forma de ranura horizontal (Figura 9), en "u" y "w" (Figura 10), "w" con una "v" en la parte superior y ranuras horizontales desplazadas dorsalmente (Talbot y Marshall, 2011), aunque pueden cambiar de forma dependiendo de las condiciones de iluminación.



Figura 8. *Loligo vulgaris* (Cabanellas, 2010).

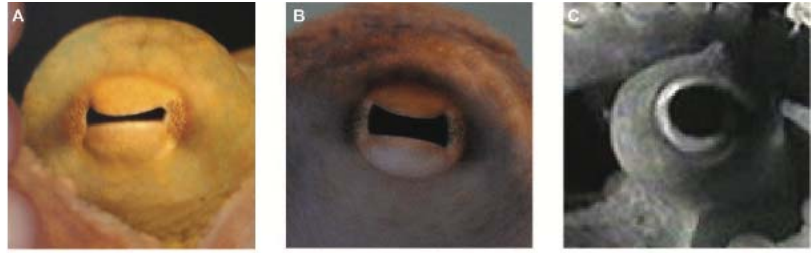


Figura 9. Pupila de *Octopus vulgaris* en distintos estados de iluminación: de más (A) a menos (C) (Talbot y Marshall, 2011).



Figura 10. Pupila de *Sepia officinalis* en distintos estados de iluminación: de más (A) a menos (C) (Mätgher et al., 2013).

En cuanto a la velocidad de la respuesta pupilar en relación a la iluminación se realizaron distintos estudios. Muntz (1977) (según Talbot y Marshall, 2011) y Hurley et al. (1978) publicaron que la velocidad de respuesta en cefalópodos es considerablemente más lenta que en otros animales, sin embargo Douglas et al. (2005) contradicen esa información al realizar un estudio en dos coleoideos. En el pulpo *Eledone cirrhosa* la velocidad de constricción total a partir de condiciones de oscuridad es de 1 segundo, y en *Sepia officinalis* es todavía menor (menos de un segundo), como se puede ver en la Figura 11.

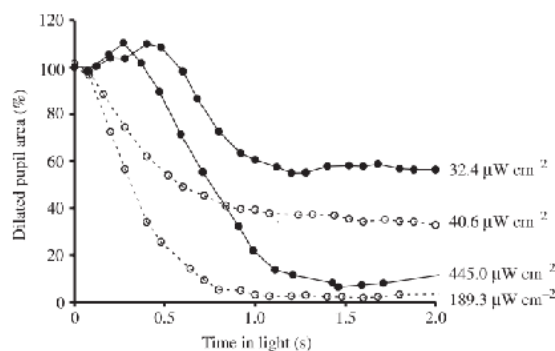


Figura 11. Área relativa de la pupila de *E. cirrhosa* (líneas continuas y puntos) y *S. officinalis* (líneas discontinuas y círculos) después de la exposición a diferentes intensidades de luz (Douglas et al., 2005).

Compararon también la velocidad de contracción pupilar de *Sepia officinalis* con la del pez teleosteo *Porichthys notatus*, teniendo la de este último un tiempo de contracción de 0,75 s, de las más rápidas en peces y de valor similar a la del ser humano. Si tenemos en cuenta los datos de la

Figura 11, vemos que el tiempo de contracción pupilar en cefalópodos, sobre todo en *Sepia officinalis*, no es tan lento como se creía anteriormente al tener este un tiempo cercana a la de *Porichthys notatus*.

En cuanto al iris, los cefalópodos son los únicos invertebrados que lo poseen, siendo parecido al de los vertebrados: trabaja rápidamente, a modo de diafragma (dejando entrar más o menos luz), con partes que reflejan la luz (los iridiosomas) y partes que absorben la luz (cromatóforos y epitelio pigmentario). Cuenta también con esfínteres y músculos dilatadores (**Froesch, 1973**).

Otro punto a tener en cuenta son la córnea y el cristalino. El grado de refracción que existe entre el aire y la córnea es mayor que el que existe entre esta y las lentes como consecuencia de la diferencia entre la densidad del aire y el tejido corneal. De esta manera, la córnea tiene un papel fundamental enfocando imágenes en los vertebrados terrestres. El cristalino realizará un enfoque aún más fino (**Moyes y Schules, 2007**). Por su parte, en vertebrados acuáticos (peces, por ejemplo) la córnea será menos importante para el enfoque al tener el agua una densidad similar, y por ello prácticamente el mismo índice de refracción, pero ¿es así en cefalópodos? **Jagger y Sands (1999)** publicaron un estudio sobre la lente del ojo de los pulpos *Octopus australis* y *Octopus pallidus*, que es comparada con el de la trucha. Los autores ratifican la ausencia de poder óptico en la córnea de la trucha y concluyen que el pulpo carece de ella. Sin embargo, estudios posteriores indican que todos los coleoideos poseen córnea, con excepción de los géneros de calamares *Todarodes*, *Illex* y *Ommastrephes* (**Budermann, 1995 y 1996**), si bien tienen un poder de enfoque nulo, dependiendo este de la lente en su totalidad (**Muntz, 1999; Kröger y Gislén, 2004**). Finalmente, **Hanke y Kebler (2020)** corroboran la existencia de una córnea en el ojo de *Octopus vulgaris* apreciable a duras penas *in vivo*. Citan además publicaciones como las de Schöbl (1877) y Amore et al. (1959) que la identifican como una “pseudo-córnea”, y que de acuerdo a otros estudios y que ellos mismos han confirmado, la córnea no es una parte del ojo como tal, al no poder ser extraída junto con el resto de las partes del ojo del animal. Recomiendan por ello su estudio para determinar si tiene una función concreta. Por tanto, habrá que aguardar para sacar conclusiones en este aspecto, lo que sí está claro es la poca relevancia en el enfoque que tiene la córnea en estos animales.

En cuanto a la lente de los coleoideos, generalmente es muy similar a la de los peces, siendo prácticamente esférica, libre de aberración esférica (proceso por el cual los rayos de luz paralelos que inciden en una lente a cierta distancia del eje óptico, lo que sería su centro, convergen en un punto distinto a los rayos que inciden cerca del mismo eje) y con distancias focales de 2,5 veces el radio de la lente. Esta lente se encarga de enfocar la imagen en la retina (**Muntz, 1999 y Sweeney et al., 2007**). Se encuentra suspendida por un músculo ciliar y está compuesta por dos partes (*Figura 12*): una anterior (AL) y otra posterior (PL) (**Budermann, 1996**).

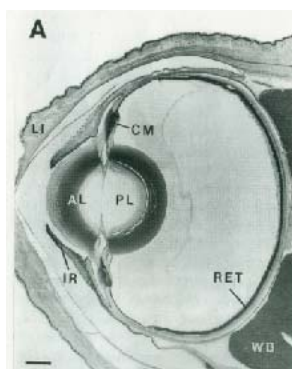


Figura 12. Sección del ojo de *Octopus* (Budelmann, 1996).

Otra diferencia entre coleoideos y vertebrados es la estructura y disposición de la retina (Figura 13). En vertebrados los fotorreceptores se encuentran hacia el fondo, por lo que la luz debe atravesar varias capas de células, entre las cuales se encuentran unas interneuronas que contribuyen al procesamiento inicial de la señal. Sin embargo, los cefalópodos presentan sus fotorreceptores acompañados de células de soporte en una única capa orientada hacia la luz, con lo cual no existiría ese procesamiento inicial de la señal, típico en vertebrados. (Moyes y Schules, 2007).

Como se puede ver en la Figura 13, en el caso de los vertebrados las células fotorreceptoras se encuentran en sinapsis con distintas capas de células. La última de estas capas se constituye de células ganglionares conectadas al nervio óptico. En cefalópodos son las propias células receptoras las que van conectadas al nervio.

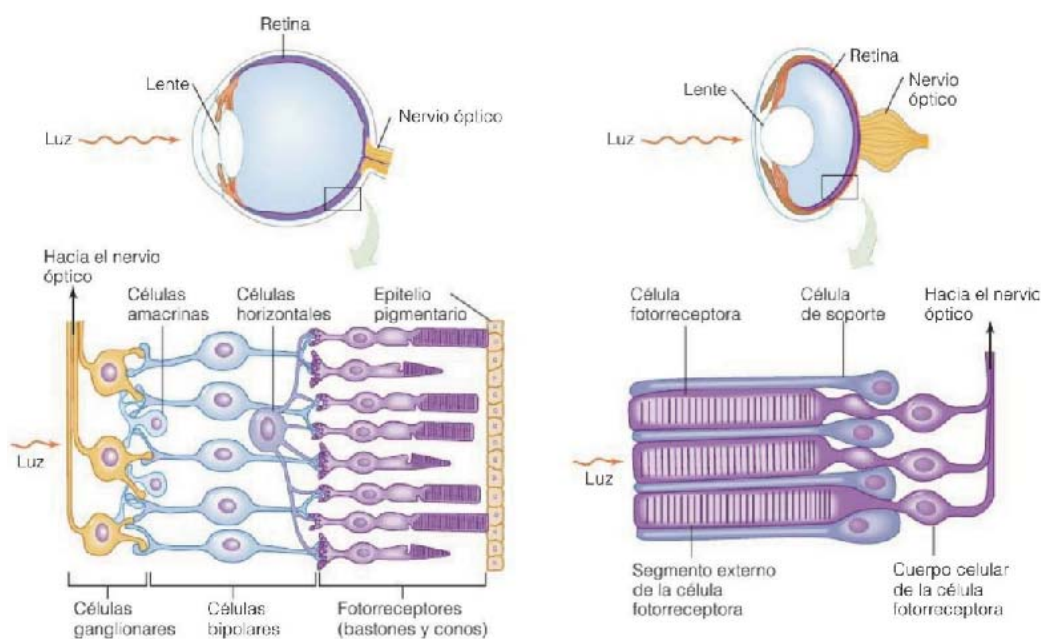


Figura 13. Estructura de la retina en vertebrados (izquierda) y cefalópodos (derecha) (Moyes y Schules, 2007).

La distribución de fotorreceptores a lo largo de la retina de los cefalópodos es variable. **Talbot y Marshall (2011)** publicaron un estudio comparativo entre la topografía retinal de tres especies distintas de cefalópodos, con un representante de *Sepiida* (*Sepia plangon*), uno de *Teuthida* (*Sepioteuthis lessoniana*) y otro de *Octopoda* (*Octopus cyanea*). Cada una de estas tres especies posee una zona en su retina con mayor densidad de fotorreceptores. En algunos casos estas zonas de mayor densidad se corresponden con la forma de su pupila. Se sugiere que el motivo de esto último no es otro que la especificidad de ciertas áreas de la retina de acuerdo con la ecología de cada animal:

Así, en el caso de *S. plangon* y *O. cyanea* la mayor densidad de fotorreceptores se encuentra en la banda horizontal que se corresponde con la pupila (*Figura 14*).

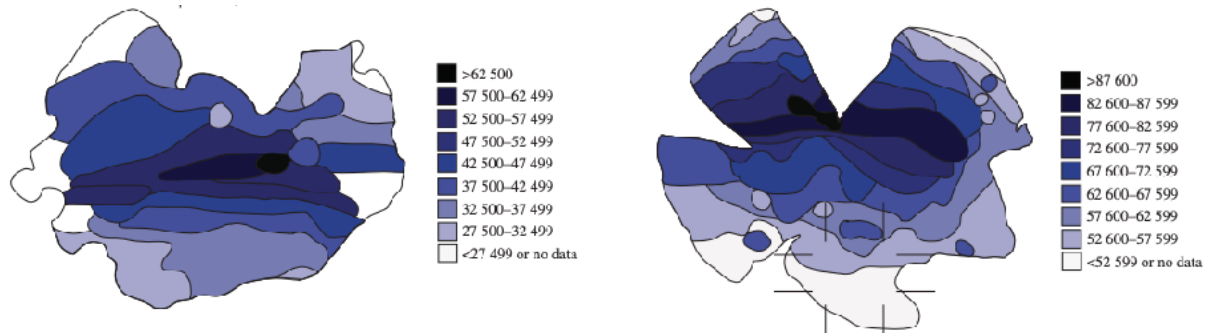


Figura 14. Topografía retinal de *S. plangon* (izquierda) y *O. cyanea* (derecha). La densidad de fotorreceptores viene dada en células/mm² (**Talbot y Marshall, 2011**).

Ambas especies viven próximas al bentos y presentan esta configuración retina-pupila para adaptarse a la visión de su horizonte en el fondo marino, ya que detectan a sus presas mayoritariamente en ese rango. Como curiosidad, la zona de mayor concentración de fotorreceptores en *O. cyanea* está situada en una zona ligeramente superior que la de *S. plangon*. La razón de esto último puede que *S. plangon* se encuentra normalmente nadando en una zona superior en la columna de agua mientras que *O. cyanea*, se desplaza sobre el lecho marino.

Esto es algo que también comparten con algunos vertebrados. **Talbot y Marshall (2011)** hace referencia a una publicación de **Hughes (1971)**, en la que se indica que los conejos poseen también una zona de mayor sensibilidad en su retina que les ayuda, en su caso, a percatarse de la presencia de depredadores en el horizonte. Como opinión personal considero que puede tratarse de otro caso de convergencia evolutiva, ya que presentan en común una zona especializada de un órgano que ya de por sí constituye una convergencia. En este caso sería un aumento de la densidad de fotorreceptores en la misma zona para fijar un punto crítico: el horizonte.

Por su parte, el calamar *S. lessoniana* posee una pupila en forma de “u” y una mayor concentración de células fotorreceptoras en la región central de su retina (*Figura 15*), sin presentar la configuración horizontal tan acusada típica de *S. plangon* y *O. cyanea*. La razón de ello es la

necesidad de detectar potenciales presas y depredadores en cualquier dirección y no mayoritariamente en el horizonte.

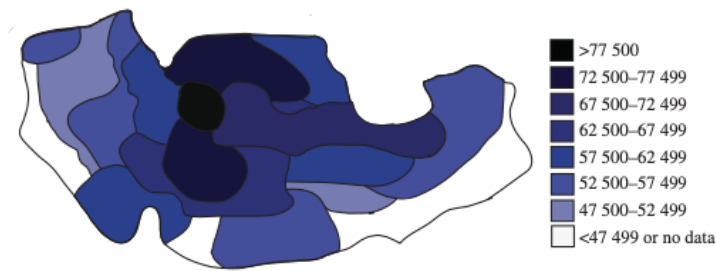


Figura 15. Topografía retinal de *S. lessoniana*. La densidad de fotorreceptores viene dada en células/mm² (Talbot y Marshall, 2011).

Finalmente, Talbot y Marshall (2011) hacen una pequeña reflexión sobre filogenia y evolución. Aunque sepias y calamares se encuentren más próximos en el árbol filogenético, *Sepia plangon* presenta una topografía retinal más similar a la de *Octopus cyanea* que a la de *Sepioteuthis lessoniana* como consecuencia de presiones ambientales y, por tanto, esta configuración no tendría que ver con procesos filogenéticos.

Con lo que a células fotorreceptoras respecta, en cefalópodos no existe la característica división entre conos y bastones de los vertebrados. Todo se reduce a un solo tipo de células receptoras, muy similares en *Nautiloidea* y *Coleoidea*, es decir, un cuerpo central del que irradian microvellosidades apiladas (rabdomeros) con el fotopigmento o fotopigmentos.

Considero importante para abordar el siguiente punto aportar información sobre los fotopigmentos en la retina de los cefalópodos coleoideos. Messenger (1991) (según Budelmann, 1996) describió la distribución general de los fotopigmentos en los rabdomeros de su retina: los segmentos exteriores contienen el principal fotopigmento, la rodopsina ($\lambda_{\text{max}} = 470\text{-}500$ nm). Cuentan también con un segundo pigmento ubicado en los segmentos interiores, el retinocromo ($\lambda_{\text{max}} = 490\text{-}552$ nm), aunque se encontraron excepciones. El calamar de aguas profundas *Watasenia scintillans* cuenta con tres fotopigmentos (Matsui et al., 1988) y, el pulpo *Octopus vulgaris* cuenta con solo un fotopigmento, una r-opsina (Hanke y Kebler, 2020). Puesto que la visión en color requiere la existencia de tres fotopigmentos, estos autores consideraban que al menos la mayoría de los cefalópodos coleoideos eran ciegos al color. También Budelmann (1995) basándose en los estudios de comportamiento de Messenger (1973 y 1977), concluyó que los pulpos no distinguen el color o bien no hacen gala de poder hacerlo al no mostrar resultados positivos en su entrenamiento para ello.

Aun teniendo en cuenta la hipotética ceguera al color de los coleoideos es bien sabido que muchos de ellos cuentan con una increíble capacidad de camuflaje, mimetizándose con su entorno hasta el punto de desaparecer casi por completo. Pero ¿cómo siendo ciegos al color pueden estos

cefalópodos imitar tan bien el de su alrededor? Esta incógnita nos lleva al siguiente punto de la revisión: la aberración cromática.

4.2. La misteriosa visión en color de los cefalópodos: aberración cromática.

La capacidad de distinguir el color en los cefalópodos coleoideos es un tema controvertido. Ha despertado curiosidad desde hace al menos un siglo. De hecho **Dröscher (2016)** publicó una revisión de los estudios sobre la visión de los cefalópodos realizados entre 1883 y 1997 en la Stazione Zoologica Anton Dohrn (Nápoles). Los pioneros fueron Carl Von Hess y Karl von Frisch, que hicieron experimentos no solamente con cefalópodos, sino también con peces y abejas. De hecho hubo varias polémicas y desavenencias entre ambos al seguir procedimientos experimentales totalmente distintos. Hess, en sus intentos por obtener reacciones deseadas, utilizaba métodos de oftalmología con unas condiciones precisas para los sujetos. Por su parte Frisch, como naturalista, buscaba condiciones lo más naturales posible. Esta disputa acabó por impulsar a varios investigadores a publicar sobre el tema a lo largo del siglo XX. Es el caso de Frölich, Bierens de Haan, Kühn, Messenger o Young. La importancia de las investigaciones de los dos últimos ha sido tenida en cuenta por muchos otros autores. Según **Dröscher (2016)**, Young (1960) desarrolló en la hipótesis de que los pulpos pueden ver luz polarizada, es decir, en un solo plano (al contrario que la luz natural, en varios planos), que más tarde sería confirmada experimentalmente por Moody y Parris (1961). Por otro lado, Messenger (1973 y 1977) demostró que los pulpos sí pueden ser entrenados para distinguir rectángulos con distintas luminosidades, pero no para distinguir diferentes colores.

Las conclusiones de Messenger son correctas si las tomamos al pie de la letra, es decir, desde el sentido tradicional de lo que se conoce como “ser ciego al color”. En cierto modo los pulpos sí son ciegos al color al no poder verlo tal y como lo hacemos, por ejemplo, los seres humanos, pero sí son capaces de distinguirlo. Eso explican **Stubbs y Stubbs (2016a)**. Propusieron un mecanismo mediante el cual “organismos con una visión monocromática del mundo pueden alcanzar la distinción del color”. El funcionamiento de dicho mecanismo se basa en la combinación de una pupila sin eje y el fenómeno de la aberración cromática. La aberración cromática es un proceso físico que consiste en el enfoque en distintos planos focales de diferentes longitudes de onda tras una lente.

Un punto de vital importancia para lograr ese efecto es, como ya se ha dicho, la forma de la pupila. Como se puede ver en la *Figura 16* la disponibilidad de una pupila sin eje combinada con el índice de refracción de la lente permite dirigir hacia distintos planos focales rayos con distinta longitud de onda. Esto genera también un desenfoque cromático, perdiendo nitidez la imagen.

El mecanismo que debe seguirse para obtener información espectral del medio consiste en hacer continuas variaciones de enfoque y desenfoque, como si el objetivo de una cámara de fotos se tratase. El animal lo consigue variando la distancia entre la retina y la lente, consiguiendo así ver los colores “por separado”.

En la *Figura 16* se muestra también cómo una pupila amplia (A) y una anular (C) producen un mayor desenfoque cromático que una pupila con eje de forma circular (B). De esa forma se consigue desviar los rayos con distintas longitudes de onda a distintas alturas. Estos animales podrían tener una mayor agudeza visual si contasen con pupilas como la (B), es decir, más pequeñas, con un eje y de forma circular, pero parece que han sacrificado esa agudeza en pro de conseguir un desenfoque cromático para conseguir información espectral del medio.

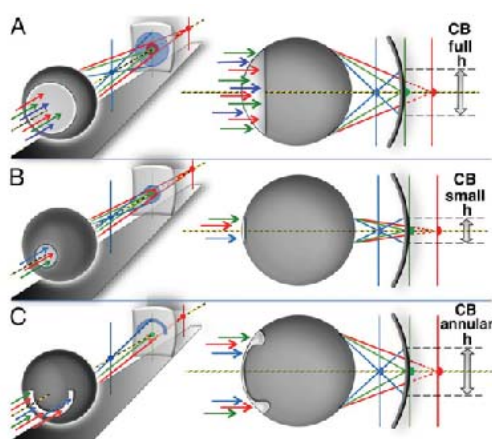


Figura 16. Simulación por ordenador de aberración cromática y relación entre la forma de la pupila y desenfoque cromático (Stubbs y Stubbs, 2016a).

Poco tiempo más tarde, en el mismo año, **Gagnon et al. (2016)** contestan a la publicación de **Stubbs y Stubbs (2016a)**. Los autores dan como válido el nuevo mecanismo presentado, pero le encuentran ciertas limitaciones en el medio natural. Explican en primer lugar que al depender la señal de la saturación del color del objeto, este debe ser enfocado en un rango estrecho de distancias focales mientras que debe permanecer desenfocado en todas las demás, y este enfoque para un objeto con reflectancia para ondas de banda ancha cambiará menos que el enfoque para un objeto con longitudes de onda estrechas, ya que los objetos más claros (de banda ancha) distribuirán su enfoque por igual en todas las distancias focales, haciendo más difícil su interpretación. Exponen que aunque la mayoría de las superficies donde se camuflan los pulpos son de banda ancha, **Stubbs y Stubbs (2016a)** solo probaron el mecanismo con colores saturados.

Otro punto en contra es la distancia a la que se encuentre el objeto, ya que la turbidez del agua disminuye considerablemente el contraste de los objetos al verse aumentada su separación con el receptor de la señal. La turbidez puede incluso volver borroso el contorno de un objeto a partir de

ciertas distancias, haciéndose la señal menos perceptible a su vez. En la *Figura 17* es perceptible lo anteriormente descrito.

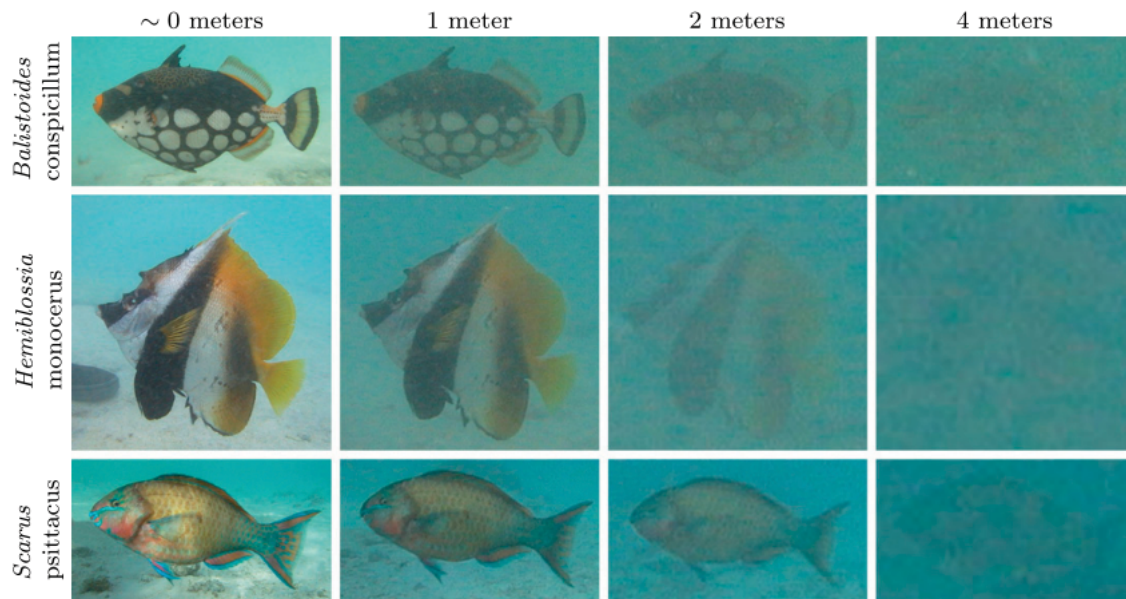


Figura 17. Deterioro del color y bordes de distintas especies de peces con la distancia (**Gagnon et al., 2016**).

Finalmente se expone que con el aumento de la profundidad el espectro de la luz visible se vuelve cada vez más estrecho, dificultando la interpretación para longitudes de onda tanto más cortas como más largas. Los cálculos realizados por **Stubbs y Stubbs (2016a)** son propuestos para una profundidad de 3 metros en aguas pelágicas ultraclaras (con un valor de densidad de clorofila de $0,043 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), y con una distancia de observación próxima a 0 m. **Gagnon et al. (2016)** proponen que en una zona de aguas costeras bentónicas a una distancia significativa la señal se debilitaría considerablemente. Además, dicen que los pulpos utilizan mayoritariamente la visión monocular, lo que dificulta la percepción de la distancia.

Teniendo en cuenta todo lo anterior los autores concluyen que el mecanismo de **Stubbs y Stubbs (2016a)** funcionaría a partir de distancias, ni demasiado cercanas para que el mecanismo de discriminación espectral fuese efectivo, ni a distancias demasiado largas, para que la turbidez del agua no afecte excesivamente a la señal.

Puede que los cefalópodos hayan desarrollado adaptaciones para evitar estas limitaciones y utilizar incluso este mecanismo para identificar señales aposemáticas (colores que exhiben algunos animales a modo de advertencia), pero **Gagnon et al. (2016)** esperan ver como un animal que presente tal mecanismo pueda hacer ventaja a dichas limitaciones en futuros estudios.

La contestación de **Stubbs y Stubbs (2016b)** no se hizo esperar, y de nuevo publican su respuesta, defendiendo su primera publicación de las incongruencias que fueron propuestas por **Gagnon et**

al. (2016). En primer lugar se defienden del argumento de que los colores utilizados en su primer estudio no son apropiados, y confirman que su mecanismo presenta limitaciones para la discriminación espectral, pero también lo hacen otros sistemas de visión.

Además exponen que la visión en color en aguas turbias no solo es limitante para los organismos que utilizan la aberración cromática, sino también para aquellos con otro tipo de mecanismo, por eso los animales que viven a grandes profundidades presentan una visión en color deficiente. En lo que a distancias respecta, **Gagnon et al. (2016)** dicen que la visión monocular dificulta su medida (algo que no es definitivo, ya que recientemente se ha publicado un artículo en el que se habla de la visión binocular en sepias, que se tratará en el siguiente apartado), pero **Stubbs y Stubbs (2016b)** citan un mecanismo por el cual animales con visión monocular pueden medir las distancias claramente: moviendo la cabeza hacia arriba y hacia abajo, utilizando el paralaje para medir la distancia. Además los pulpos de arrecife cambian de color generalmente tras tocar el objeto con el que intentan mimetizarse, por lo que es de suponer que el contacto físico podría dar pistas a estos animales sobre el espacio entre ellos y ese objeto.

Concluyen diciendo que lo más fiable para estudiar si los pulpos explotan realmente ese mecanismo no son los experimentos numéricos ni cualitativos, sino los estudios comportamentales, y esperan que el diálogo establecido con Gagnon y sus colaboradores sirva en algún momento para la realización de este tipo de experimentos.

4.3. La visión en profundidad de los cefalópodos.

La convergencia evolutiva de la que ya hemos hablado va más allá de la anatomía y fisiología ocular, ya que recientemente **Feord et al. (2020)** han demostrado que la especie de sepia *Sepia officinalis* utiliza la estereopsis, al igual que el ser humano y los vertebrados en general. La estereopsis consiste en la capacidad de recomponer una imagen en tres dimensiones a partir de dos imágenes ligeramente distintas.

Los investigadores utilizaron unas lentes anaglíficas (*Figura 18*) con el fin de demostrar la hipótesis de que las sepias sí utilizan la estereopsis durante la caza. Con el uso de los lentes se crea una sensación ilusoria de profundidad solamente si el animal es capaz de interpretar imágenes binoculares.



Figura 18. Sepia officinalis con lentes anaglíficas (**Feord et al. 2020**).

Para verificar como el animal interpreta los estímulos se utilizaron vídeos con imágenes de siluetas de camarones sobre un patrón de puntos aleatorios a modo de fondo en tres condiciones, de manera que la silueta sea indistinguible en cualquier fotograma percibido de manera monocular: con correlación (*Figura 19A*, la escena es idéntica para ambos ojos) con anticorrelación (*Figura 19B*, se invierte la coloración de los puntos para ver si afecta la intensidad luminosa) y sin correlación (el patrón de puntos mostrado difiere entre los dos ojos del animal). De las 11 sepias utilizadas, 5 no fueron capaces de detectar la silueta del camarón en ninguno de los casos, por lo que se descartaron para la prueba. En cambio las otras 6 fueron capaces de percibir satisfactoriamente aquellos casos con correlación y anticorrelación, pero en ningún caso sin correlación. Esto dio lugar a un último experimento en el que se buscaba comprobar el nivel de control de la superposición ocular durante la caza, en el que se descubrió que los ojos de la sepia se movían de forma independiente, como en los camaleones, siendo la diferencia con respecto a la línea media de hasta 10° antes de atacar a la presa.

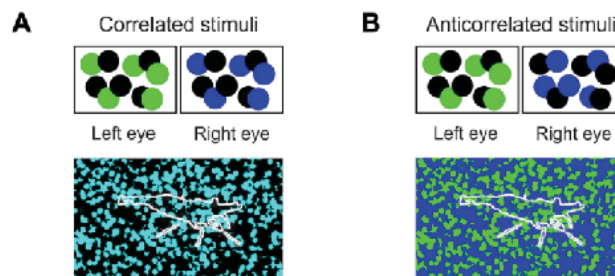


Figura 19. Patrones de puntos correlacionados (A) y anticorrelacionados (B) (Feord et al. 2020).

4.4. Creando colores: camuflaje.

Antes de entrar en más detalle con respecto a la visión de los coleoideos, considero oportuno detenerme a explicar qué es y cómo funciona de manera general el camuflaje en cefalópodos para más tarde explicar su relación con el tema del trabajo.

Ya en el siglo IV a. C. el mismo Aristóteles se fijó en la increíble capacidad que tienen los pulpos para mimetizarse con casi cualquier entorno, por encima incluso de cualquier animal terrestre, y es que esta clase de moluscos ha llevado la capacidad de camuflarse hasta un nivel francamente alto. Cuentan con un sistema visual y patrones corporales controlados neuronalmente con cambios rápidos y lo suficientemente sofisticados para burlar a sus depredadores (Hanlon, 2007), e incluso la forma de su pupila puede ayudar a hacer sus ojos menos conspicuos (Talbot y Marshall, 2011). Tal y como se puede ver en las Figuras 20 y 21, de elaboración propia, el pulpo mostrado (posiblemente *Octopus vulgaris*), es capaz de imitar perfectamente el color de su entorno en el momento en el que se siente amenazado. El tiempo de intervalo entre los dos fotogramas

pertenecientes a un vídeo grabado en la playa de Adormideras (A Coruña) es de menos de 2 s, y el tiempo que tarda en cambiar de color es de menos de 1 s.



Figura 20. *Octopus sp.* nadando.
(Elaboración propia, 2017).



Figura 21. *Octopus sp.* camuflado.
(Elaboración propia, 2017).

Estos cambios de color se consiguen mediante una células denominadas cromatóforos (*Figura 22*) que están distribuidas por todo el cuerpo del animal. Cada una de estas células está constituida por un saco que contiene gránulos de pigmento. A ese saco van unidos un conjunto de músculos radiales estriados de forma oblicua, con nervios y glía. Cuando el músculo se contrae, expande el cromatóforo, y cuando se relaja, el cromatóforo se retrae. El tamaño y densidad de los cromatóforos variará según los hábitos y estilo de vida del animal. Los cromatóforos de distintos colores se distribuyen ordenadamente entre sí y con células reflectantes bajo ellos. No están innervados de manera uniforme, ya que existen fibras nerviosas específicas que innervarán grupos de cromatóforos formando “unidades fisiológicas”. Son controlados a partir de la coordinación de distintos niveles. Por ejemplo, en el nivel más alto se situarían los lóbulos ópticos, procesando la información visual y seleccionando patrones corporales específicos. En el nivel más bajo actuarían las motoneuronas de los cromatóforos, encargadas de ejecutar dicho patrón. El color producido dependerá del grado de contracción al que estén sometidos los gránulos, del número de cromatóforos para cada color y de la luz que incide en ellos. (Messenger, 2001).

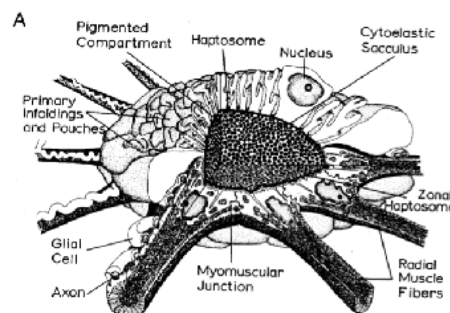


Figura 22. Diagrama de un cromatóforo retraído de *Loligo opalescens* (Messenger, 2001).

4.5. Otro posible mecanismo: fotorrecepción en la superficie corporal.

Mäthger et al. (2010) publican un artículo en el que se habla de la posible presencia de fotorrecepción a través de la superficie corporal de la especie *Sepia officinalis*, lo cual deja entrever que haya otro posible mecanismo de detección luminosa a parte del ocular. Esto se propuso a raíz de la presencia de transcritos de opsina detectados mediante amplificación y secuenciación del mRNA de tejido de varias regiones del cuerpo del animal. Estos transcritos de opsina resultaron ser idénticos en la retina y en el tejido de la aleta del animal, mientras que en la piel de la zona ventral del animal difieren en un aminoácido (*Figura 23*).

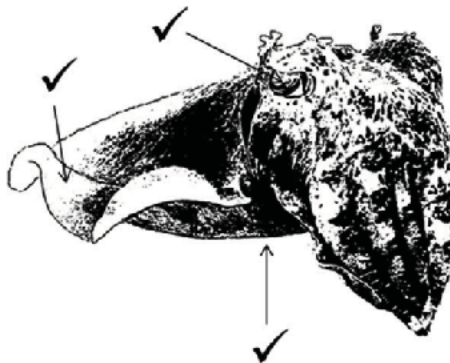


Figura 23. Localizaciones de la presencia cutánea del transcrito de opsina en *S. officinalis* (Mäthger et al., 2010).

Por aquel entonces aún no se tenía en cuenta el mecanismo de la aberración cromática para la interpretación del color del entorno y el camuflaje, y, aunque no existan evidencias comportamentales de ello, se propone ese mecanismo de fotorrecepción cutánea como una posible “ayuda” para el camuflaje, ya que aunque esas opsinas se creían capaces de discriminar longitudes de onda, podrían detectar la reflectancia de los alrededores influyendo en el grado de expansión de los cromatóforos para adoptar un brillo similar al del medio. Además, las opsinas podrían estar sincronizadas con los cromatóforos. Estos últimos actuaría como “filtros de sincronización espectral”, transmitiendo información sobre la longitud de onda a las opsinas dérmicas. También los iridióforos podrían actuar de manera similar a filtros de sincronización espectral. Pese a ello se aclara que estas opsinas podrían no tener significado alguno.

Durante los siguientes años, 2011 y 2012, otros dos autores, Ramírez y Oakley, publican sus avances en el tema de la fotorrecepción cutánea en forma de *meeting abstracts*. En primer lugar notifican el hallazgo de tres cascadas de proteínas para la fototransducción en la piel del pulpo *Octopus bimaculoides* (r-opsina, proteína G α -q y fosfolipasa C), que son idénticas a las de los ojos del animal. Sin embargo, aparentemente solo se usa para la fotorrecepción tanto ocular como cutánea la ruta de fototransducción de la r-opsina (Ramírez y Oakley, 2011). Ramírez y Oakley (2012) hablan del descubrimiento de 5 genes de fototransducción distintos para la r-opsina en la piel de *O. bimaculoides* y *S. officinalis*, además de que las secuencias de esta proteína son muy

similares a las que se encuentran en sus ojos y ambos fotosistemas podrían ser mediados por las mismas cascadas, lo que deja entrever que esto podría tener algún significado a nivel taxonómico. Se sugiere un origen común a la aparición de estos genes para la fototransducción que se encuentran dispersos, aunque esto no sea así a niveles taxonómicos más amplios, como es el caso del gasterópodo *Lymnea stagnalis*, que cuenta con la ruta de la c-opsina al contrario de las dos especies de cefalópodos mencionadas, por lo que seguramente la fotorrecepción haya evolucionado varias veces en las distintas clases de moluscos.

Tiempo después, **Ramírez y Oakley (2015)** publican un artículo hablando de nuevo sobre la fotorrecepción cutánea en *Octopus bimaculoides*, demostrando esta vez que aunque los cromatóforos localizados en la piel del animal son controlados por el sistema nervioso central (SNC), también lo son localmente por el sistema nervioso periférico. Según **Ramírez y Oakley (2015)**, Florey (1966) y Packard y Brancato (1993) se habían ya dado cuenta de esa posibilidad en calamares y pulpos, pero nadie continuó sus estudios sobre ello. Teniendo ya conocimiento de que las rutas de fototransducción en piel y ojos de cefalópodos son las mismas y la independencia de los cromatóforos del sistema nervioso central, demuestran el proceso que ellos denominan LACE (Light-Activated Chromatophore Expansion) en fragmentos de piel de pulpos adultos y larvas. Cuando los cromatóforos son expuestos a luz blanca se expanden notablemente. Si son expuestos prolongadamente, comienzan a palpar y en algunos casos, se contraen de nuevo. Por otro lado, cuando se apagaba la luz blanca y eran expuestos a luz roja, volvían a su estado base. En cuanto a sus absorbancias (*Figura 24*), la mayor rapidez de expansión se da en torno a la luz azul ($\lambda = 470-480$ nm).

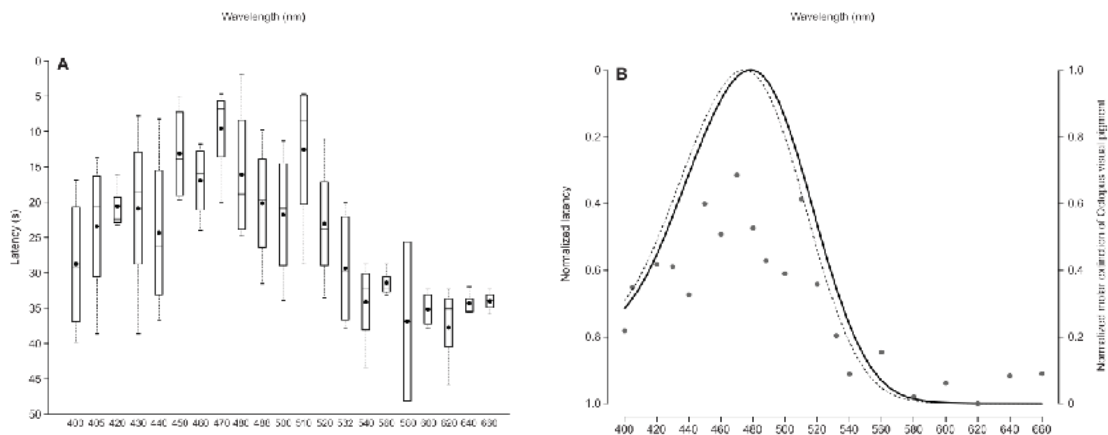


Figura 24. Comportamiento de LACE en función de la longitud de onda (**Ramírez y Oakley, 2015**).

La *Figura 24A* muestra el tiempo de latencia en segundos para que se produzca LACE. Como se puede observar, el tiempo más corto para que se produzca es a longitudes de onda pertenecientes a la luz azul. Cada caja representa cuatro puntos de datos para cada longitud de onda, correspondientes a las latencias medias en tres ensayos de una muestra de piel de cuatro pulpos adultos. Los puntos negros son los promedios en cada longitud de onda promedio en cuatro

animales. La *Figura 24B* se corresponde con la absorbancia máxima predicha por Grovardovskii et al. (2000) para la opsina ocular del pulpo, representada por la línea continua, y la estipulada por Brown y Brown (1958) para *Octopus vulgaris* (según **Ramírez y Oakley, 2015**). Ambos estudios llegaron a la conclusión de que la λ_{\max} es de 474 nm.

Pese a los hallazgos de Ramírez y Oakley, no se han dado evidencias de un posible mecanismo en la piel que de información sobre la coloración del entorno del animal o señales producidas por individuos de la misma especie al carecer de un elemento de enfoque (**Stubbs y Stubbs, 2016a**).

5. Conclusiones.

Pese a ser un tema que lleva más de un siglo estudiándose, la visión de los cefalópodos sigue siendo un enigma en muchos aspectos. Aunque en cuanto a anatomía y fisiología ocular se hayan logrado enormes avances aún existen ciertas incógnitas, como por ejemplo la funcionalidad de la córnea del pulpo al no tener poder de enfoque.

En relación a la visión en profundidad y binocular, que está demostrada en sepias, quedaría pendiente estudiar el fenómeno de estereopsis en otras especies de cefalópodos, ya que hasta este punto se pensaba que todos poseían visión monocular.

También es necesario continuar la línea experimental en cuanto a la visión cromática, puesto que hasta hace no mucho se creía que los cefalópodos eran ciegos al color, pero un estudio reciente sugiere una hipótesis por la cual los cefalópodos podrían interpretarlo gracias a la aberración cromática. Esperan que su diálogo y colaboración entre autores sirva para ayudar en los avances en este campo.

La fotorrecepción cutánea sigue siendo una incógnita en cuanto a su relación con la visión. Está claro que los cromatóforos son sensibles a la luz y que la fototransducción es muy similar en la piel y el ojo de algunos cefalópodos, pero ¿puede influir la fotorrecepción cutánea en la visión de los cefalópodos sin contar con elementos de enfoque? Al igual que con los otros temas será necesario seguir investigando para llegar a concretar el papel de la activación de los cromatóforos gracias a la luz ambiental y su influencia en la visión.

Conclusiones.

A pesar de ser un tema estudiado durante más dun século, a visión dos cefalópodos segue a ser un enigma en moitos aspectos. A pesar de que se produciron enormes avances en termos de anatomía e fisioloxía ocular, aínda existen certas incógnitas, como por exemplo a funcionalidade da córnea do polbo ao non ter poder de enfoque.

En relación coa visión en profundidade e binocular, que está demostrada nas sepias, quedaría por estudar o fenómeno da estereopsis noutras especies de cefalópodos, xa que ata este momento pensábase que todos tiñan visión monocular.

Tamén é necesario continuar a liña experimental en termos de visión cromática, xa que ata non hai moito tempo críase que os cefalópodos eran cegos á cor, pero un estudo recente suxire unha hipótese pola que os cefalópodos poderían interpretala grazas á aberración cromática. Agardan que o seu diálogo e colaboración entre autores servan para axudar nos avances neste campo.

A fotorrepción cutánea segue sendo descoñecida en canto á súa relación coa visión. Está claro que os cromatóforos son sensibles á luz e que a fototransdución é moi similar na pel e no ollo dalgúns cefalópodos, pero pode a fotorrepción cutánea influír na visión dos cefalópodos sen elementos fue enfoque? Do mesmo xeito que cos outros temas, serán necesarias máis investigacións para determinar o papel da activación dos cromatóforos grazas á luz ambiental e a súa influencia na visión.

Conclusions.

Despite being a subject that has been studied for more than a century, the vision of cephalopods remains an enigma in many respects. Although enormous advances have been made in terms of ocular anatomy and physiology, there are still certain unknowns, such as the functionality of the octopus cornea as it lacks focusing power.

In relation to depth and binocular vision, which is demonstrated in cuttlefish, it remains to study the phenomenon of stereopsis in other species of cephalopods, since up to this point it was thought that all had monocular vision.

It is also necessary to continue the experimental line in terms of colour vision, since until not long ago it was believed that cephalopods were colour blind, but a recent study suggests a hypothesis by which cephalopods could interpret it thanks to chromatic aberration. They hope that their dialogue and collaboration between authors serve to help with the advances in this field.

Cutaneous photoreception remains unknown in terms of its relation with vision. It is clear that chromatophores are sensitive to light and that phototransduction is very similar in the skin and eye of some cephalopods, but can cutaneous photoreception influence the vision of cephalopods without focusing elements? As with the other topics, further research will be necessary to determine the role of the activation of chromatophores thanks to ambient light and its influence on vision.

6. Bibliografía.

- Allcock, A. L. (2015). *Systematics of Cephalopods*. Evolution of Venomous Animals and Their Toxins, 1–16. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6727-0_8-1
- Bok, M. J., Roberts, N. W., & Cronin, T. W. (2018). *Behavioural evidence for polychromatic ultraviolet sensitivity in mantis shrimp*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 285(1884). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1384>
- Budelmann, B. U. (1995). *Cephalopod Sense Organs, Nerves And The Brain: Adaptations For High Performance And Life Style*. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 25(1–3), 13–33. <https://doi.org/10.1080/10236249409378905>
- Budelmann, B. U. (1996). *Active marine predators: The sensory world of cephalopods*. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 27(2–3), 59–75. <https://doi.org/10.1080/10236249609378955>
- Brusca R. C., & Brusca G. J. (2003). *Invertebrates*. 2nd ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc.
- Cabanellas, M. (2010, 20 abril). *Loligo vulgaris* [Figura]. <https://bmcecol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1472-6785-13-6> Fecha de consulta: 4 de junio de 2021.
- Douglas, R. H., Williamson, R., & Wagner, H. J. (2005). *The pupillary response of cephalopods*. Journal of Experimental Biology, 208(2), 261–265. <https://doi.org/10.1242/jeb.01395>
- Dröscher, A. (2016). *Pioneering Studies on Cephalopod's Eye and Vision at the Stazione Zoologica Anton Dohrn (1883-1977)*. Frontiers in Physiology, 7(DEC), 1–5. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00618>
- Feord, R. C., Sumner, M. E., Pusdekar, S., Kalra, L., Gonzalez-Bellido, P. T., & Wardill, T. J. (2020). *Cuttlefish use stereopsis to strike at prey*. Science Advances, 6(2), 1–10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay6036>
- Froesch, D. (1973). *On the fine structure of the Octopus iris*. Zeitschrift Für Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie, 145(1), 119–129. <https://doi.org/10.1007/BF00307193>
- Gagnon, Y. L., Osorio, D. C., Wardill, T. J., Marshall, N. J., Chung, W. S., & Temple, S. E. (2016). *Can chromatic aberration enable color vision in natural environments?* Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 113(45), E6908–E6909. <https://doi.org/10.1073/pnas.1612239113>
- Godfrey-Smith, P. (2017). *Otras mentes: El pulpo, el mar y los orígenes profundos de la consciencia*. Barcelona: Taurus.
- Hanke, F. D., & Kelber, A. (2020). *The Eye of the Common Octopus (Octopus vulgaris)*. Frontiers in Physiology, 10, 1637. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01637>
- Hanlon, R. (2007). *Cephalopod dynamic camouflage*. Current Biology, 17(11), 400–404. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.034>

- Hillewaert, H. (2008, 27 agosto). *Nautilus pompilius* [Figura]. [https://species.wikimedia.org/wiki/Nautilus_pompilius#/media/File:Nautilus_pompilius_\(detail\).jpg](https://species.wikimedia.org/wiki/Nautilus_pompilius#/media/File:Nautilus_pompilius_(detail).jpg) Fecha de consulta: 3 de junio de 2021.
- Hughes, A. (1971). *Topographical relationships between the anatomy and physiology of the rabbit visual system*. *Documenta Ophthalmologica*, 30(1), 33–159. <https://doi.org/10.1007/BF00142518>
- Hurley, A. C., Lange, G. D., & Hartline, P. H. (1978). *The adjustable “pinhole camera” eye of Nautilus*. *Journal of Experimental Zoology*, 205(1), 37–43. <https://doi.org/10.1002/jez.1402050106>
- Jagger, W. S., & Sands, P. J. (1999). *A wide-angle gradient index optical model of the crystalline lens and eye of the octopus*. *Vision Research* 39, 2841- 2852. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(99\)00012-7](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(99)00012-7)
- Kröger, R. H. H., & Gislén, A. (2004). *Compensation for longitudinal chromatic aberration in the eye of the firefly squid, Watasenia scintillans*. *Vision Research*, 44(18), 2129–2134. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2004.04.004>
- Land, M. F., & Nilsson, D.-E. (2012). *Animal eyes*. Oxford: Oxford University Press.
- Mähnger, L. M., Roberts, S. B., & Hanlon, R. T. (2010). *Evidence for distributed light sensing in the skin of cuttlefish, Sepia officinalis*. *Biology Letters*, 6(5), 600–603. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0223>
- Mähnger, L. M., Hanlon, R. T., Håkansson, J., & Nilsson, D. E. (2013). *The W-shaped pupil in cuttlefish (Sepia officinalis): Functions for improving horizontal vision*. *Vision Research*, 83, 19–24. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.02.016>
- Matsui, S., Seidou, M., Horiuchi, S., Uchiyama, I., & Kito, Y. (1988). *Adaptation of a deep-sea cephalopod to the photic environment*. *Journal of General Physiology*, 92(1), 55–66. <https://doi.org/10.1085/jgp.92.1.55>
- Messenger, J. (2001) *Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history*. *Biol. Rev.* 76, 473–528.
- Moyes, C. D., & Schulte, P. M. (2007). *Principios de fisiología animal*. Madrid: Pearson Educación.
- Muntz, W. R. A. & Wentworth, S. L. (1987). *An Anatomical Study of the Retina of Nautilus pompilius*. *The Biological Bulletin*, 173(2), 387–397.
- Muntz, W. R. A. (1991). *Anatomical and Behavioral studies on Vision in Nautilus and Octopus*. *American Malacological Bulletin*, 9, 69–74.
- Muntz W.R.A. (1999) *Visual systems, behaviour, and environment in cephalopods*. In: Archer S.N., Djamgoz M.B.A., Loew E.R., Partridge J.C., Vallerga S. (1999) *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0619-3_15

- Ogura, A., Ikeo, K., & Gojobori, T. (2004). *Comparative analysis of gene expression for convergent evolution of camera eye between octopus and human*. *Genome Research*, 14(8), 1555–1561. <https://doi.org/10.1101/gr.2268104>
- Ramirez, D., & Oakley, T. H. (2011). *Dermal expression of three phototransduction cascade genes in the cephalopod, Octopus bimaculoides*. *Integrative and Comparative Biology*, 51(1), 175-175.
- Ramirez, D., & Oakley, T. H. (2012). *Uncovering the molecular basis of dispersed photoreception in the cephalopod, Octopus bimaculoides*. *Integrative and Comparative Biology*, 52(1), 241-241.
- Ramirez, D., & Oakley, T. H. (2015). *Eye-independent, light-activated chromatophore expansion (LACE) and expression of phototransduction genes in the skin of Octopus bimaculoides*. *Journal of Experimental Biology*, 218(10), 1513–1520. <https://doi.org/10.1242/jeb.110908>
- Sears, F. W., Zemansky, M. W., Young, H. D., Freedman, R. A., Flores, F. V. A., & Rubio, P. A. (2005). *Física universitaria*. México: Addison-Wesley ; Pearson Educación.
- Stubbs, A. L., & Stubbs, C. W. (2016 a). *Spectral discrimination in color blind animals via chromatic aberration and pupil shape*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(29), 8206–8211. <https://doi.org/10.1073/pnas.1524578113>
- Stubbs, A. L., & Stubbs, C. W. (2016 b). *Reply to Gagnon et al.: All color vision is more difficult in turbid water*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(45), E6910. <https://doi.org/10.1073/pnas.1614994113>
- Sweeney, A. M., Haddock, S. H. D., & Johnsen, S. (2007). *Comparative visual acuity of coleoid cephalopods*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(6), 808–814. <https://doi.org/10.1093/icb/icm092>
- Talbot, C. M., & Marshall, J. N. (2011). *The retinal topography of three species of coleoid cephalopod: Significance for perception of polarized light*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1565), 724–733. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0254>
- Yoshida, M. A., Ogura, A., Ikeo, K., Shigeno, S., Moritaki, T., Winters, G. C., Kohn, A. B., & Moroz, L. L. (2015). *Molecular Evidence for Convergence and Parallelism in Evolution of Complex Brains of Cephalopod Molluscs: Insights from Visual Systems*. *Integrative and Comparative Biology*, 55(6), 1070–1083. <https://doi.org/10.1093/icb/icv049>