

Cátedra de Fisiología Animal de la Fac. de Ciencias de Barcelona
(Prof. F. Ponz)

Sobre el fototactismo de los rotíferos

FRANCISCO PONZ

Gracias a los recientes trabajos de VIAUD, se ha profundizado bastante en el conocimiento del comportamiento fototáctico de los rotíferos nadadores del orden Ploïma, del que se deducen interesantes consecuencias relativas a la acción dinamo-génica de la luz directamente sobre el aparato ciliar.

Funciones fotorreceptoras y reacciones correspondientes. Las características de la reacción a las diferentes modalidades de estímulos luminosos obligan a reconocer la existencia de dos clases de funciones fotorreceptoras: la sensibilidad dermatópica y la sensibilidad visual.

La sensibilidad dermatópica — que independientemente del ojo acusa estímulos fóticos sobre ciertas zonas del tegumento del rotífero — es suficiente para asegurar la progresión del animal hacia la fuente luminosa o en sentido opuesto (fototactismo positivo o negativo respectivamente). La medida de la acción fotocinética de las diversas radiaciones espectrales pone de manifiesto las características físicas de tal sensibilidad: la aceleración de la velocidad de locomoción en las reacciones positivas es mayor cuanto la longitud de onda de la radiación es menor: crece, por tanto, del rojo al violeta e incluso al próximo ultravioleta.

La sensibilidad visual, cuando existe, asegura la orientación axial — más o menos precisa — del animal respecto a la dirección del rayo de luz. Con ella se desplaza el rotífero según una trayectoria que forma un cierto ángulo, más o menos fijo, con el rayo de luz. Para establecer las características físicas de

esta sensibilidad se somete al animal a la acción simultánea de dos fuentes de luz, una de ellas blanca y constante y otra monocromática variable, de tal manera que los rayos emitidos por ambas, se cortan en ángulo recto, y se mide el «ángulo de orientación» del eje según el cual nada con el rayo de luz fija. Se consiguen fuentes de luz monocromática de igual energía que la de composición e intensidad constante; el ángulo de orientación θ es función de las intensidades de acción I' e I de las dos fuentes de luz fija y variable de igual energía sobre los fotorreceptores $\text{tg } \theta = \frac{I}{I'}$. La de la fuente fija, blanca, I' es constante; luego la intensidad de acción de la luz monocromática a estudiar es $I = K \text{tg } \theta$. Es tanto mayor cuanto mayor es θ , es decir, cuanto más se aparta la trayectoria del rotífero de la dirección del rayo de luz blanca y se acerca a la del rayo de luz monocromática.

También puede medirse el ángulo de orientación del eje del cuerpo al eje en que nada, cuando está sometido a una fuente única de luz monocromática. Por ambos métodos VIAUD llega a los mismos resultados: la curva de sensibilidad de los ojos de los rotíferos a las distintas radiaciones espectrales es del tipo general de la sensibilidad visual, con un máximo a las $540 \text{ m } \mu$ (valor máximo de $\text{tg } \theta$). Un caso curioso es el de *Polyasthra trigla*, cuyo ojo tiene una cúpula cargada de pigmento violeta oscuro (y no rojo) y que presenta un poco desplazada hacia el rojo la curva de sensibilidad (max. $530 \text{ m } \mu$).

Se comprende que utilizando estímulos luminosos de longitudes de onda correspondientes a mínimos de sensibilidad visual (azul-violeta o amarillo-rojo) se pueda investigar la sensibilidad dermatóptica con independencia de la visual, sin necesidad de cegar al animal.

Influencias sobre el fototactismo

Hay una serie de factores que influyen poderosamente en esta fototaxis. En primer lugar citaremos el *anatómico*: La morfología de los ojos de los rotíferos explica muchas diferencias en las reacciones de orientación: Especies como *Triarthra mystacina* y *Brachionus pala*, con ojos frontales o cerebrales bien desarrollados, se orientan respecto a las fuentes de luz con gran precisión; por el contrario, otras como *Hydatina*

senla, con ojos rudimentarios, sólo presentan una grosera y poco constante orientación axial. Si se ciega a individuos de una especie que normalmente tienen un ojo cerebral bien constituido (*Asplanchna brightwelli*) pierden su capacidad de orientación axialmente y sólo describiendo círculos se aproximan a la fuente de luz.

Otro factor es el *modo de vida* de la especie que se considera, del cual depende el que las respuestas fototácticas sean regulares o no. Las especies muy pelágicas (*B. pala*), tienen reacciones bien definidas y constantes; las poco pelágicas son también poco regulares y presentan comportamientos bastante caprichosos (*B. urceolaris*). Y no se crea que esta influencia ecológica está ligada a diferencias de grado de desarrollo del aparato ocular: Individuos cegados de *Asplanchna brightwelli*, muy pelágica, responden bien al estímulo luminoso, y *Reticula gelida*, especie ciega, no pelágica, no es fototáctica.

También afecta a la regularidad de la respuesta el *modo de alimentación*. Las especies que se alimentan de una manera constante y regular merced a corrientes de agua, provocadas por sus coronas ciliares, que les llevan partículas nutritivas (*Brachionus*, *Polyarthra*, etc.), tienen un fototactismo regular por no ocasionar perturbación tal modo de alimentarse sobre la locomoción.

Aquellas otras que toman el alimento con intermitencias, esperando que el azar les aproxime una presa de la que se apoderan por reflejos de captura (*Asplanchna*) o ramoneando las algas a su alrededor (*Reticula*), pueden presentar interferencias entre las reacciones fototácticas y las de nutrición, con lo que aquéllas quedan perturbadas e incluso inhibidas. Claro es que esta influencia es accidental y de orden muy inferior a la del modo de vida.

El signo de fototactismo.— Depende mucho de la intensidad del estímulo, de la especie y aun de los propios individuos. En *Asplanchna girodi* p. ej. se encuentran individuos muy positivos (la mayoría) y otros que lo son poco o nada; aquéllos soportan incluso intensidades luminosas fuertes y éstos con iguales intensidades son más o menos negativos.

Más interés tiene la observación de que muchas especies manifiestan cambios periódicos de signo o alternancia más o menos regular de fases de positividad y de negatividad (*B. pala*, *B. urceolaris*, *P. trigla*). Este fenómeno parece de-

pende de la causa misma del signo, es decir, de que el animal pueda o no soportar en el momento preciso la acción directa de la luz sobre las células fotorreceptoras, particularmente de los ojos. Cuando responde negativamente, consigue el rotífero ocultar tales células tras el filtro pigmentario del ojo. Junto a la influencia de la sensibilidad visual está la de la sensibilidad tegumentaria, la que a su vez depende del estado fisiológico general del organismo. Conocida es la insistencia de JENNINGS en pro de la capital importancia del estado fisiológico sobre el signo de los tactismos. En *A. girodi*, las hembras amícticas — que no pueden ser fecundadas — parasitadas por un hongo, y las mícticas — que pueden ser fecundadas — son frecuentemente negativas en tanto que los demás individuos de la especie son intensamente positivos: prueba de una relación entre la actividad reproductora y el signo fototáctico que ya señalaba *Wesenberg-Lund* (1930). Temperatura, nutrición, presión osmótica y desarrollo son factores que intervienen en muchos casos como determinantes del signo.

En la inversión del signo observada en las indicadas especies de rotíferos interviene indudablemente la sensibilidad dermatópica: para separar bien los individuos positivos de los negativos hay que acudir a estímulos de luz violeta — prácticamente ineficaces ante la sensibilidad visual —; la máxima dificultad de separarlos se presenta con la luz amarilla y resultados intermedios da la luz verde: véase cómo coinciden estos datos con la curva de sensibilidad dermatóptica.

El determinismo de las reacciones fotocinéticas

A un aumento de intensidad del estímulo fótico, corresponde el animal con una aceleración de la velocidad con que nada. El mismo resultado se obtiene sustituyendo las radiaciones estímulo por otras de menor longitud de onda.

Como se sabe, la progresión de los rotíferos se consigue merced al movimiento ciliar que les impulsa según una trayectoria helicoidal en que el cuerpo gira alrededor del eje de marcha. JENNINGS creía que este giro era en los rotíferos siempre hacia la derecha, mas VIAUD ha visto casos (*Polyarthra*) que al nadar en hélice, lo mismo giran hacia la derecha que hacia la izquierda.

Muchos rotíferos (*Brachionus*) poseen dos coronas ciliadas en el aparato rotatorio. La misión de cada una de ellas en la locomoción es muy distinta. El «pseudotrochus» parece tener muy poca importancia en ella y servir más propiamente para la nutrición; si se inmoviliza el «cingulum» por anestesia débil (cocaína), el *Brachionus* se mueve perezosamente a expensas del pseudotrochus sin nadar helicoidalmente. El desplazamiento helicoidal corre a cargo del «cingulum» que es el órgano esencial de la locomoción en *Brachionus*; sus cilios baten oblicuamente provocando corrientes de agua que deslizan sobre la lorica también oblicuamente en relación al eje longitudinal del cuerpo. En otros géneros es el «trochus» el que realmente se encarga de la locomoción, pasando el cingulum al servicio de la nutrición (REMANE).

En todo caso, las variaciones de la velocidad han de producirse por modificaciones de la actividad del cilio, sea en frecuencia o amplitud. Para el estudio de estas últimas, se ha hecho uso del estroboscopio. El que utiliza VIAUD tiene un disco que puede girar a la velocidad de 5 a 25 vueltas por segundo, con veinte orificios obturables con lo que se obtienen frecuencias desde 5 a 500 períodos por segundo. Como la frecuencia del movimiento ciliar en los rotíferos es de 10 a 40 seg. aproximadamente, cae dentro de las posibilidades del aparato.

Para las medidas se interpone el estroboscopio entre la fuente de luz y los animales (excitación intermitente) o entre el tubo del microscopio y el ocular (excitación continua), obteniendo en ambos casos iguales resultados. La medida de frecuencia de movimiento de cilios se consigue con el estroboscopio por inmovilización aparente de los cilios. La de amplitudes retrasándolo aparentemente.

De los resultados se deduce que la luz no modifica la frecuencia, pero sí que aumenta la amplitud del movimiento del cilio.

Con luz monocromática se aprecia un aumento de tal amplitud, del amarillo al violeta, correspondiendo al aumento de velocidad del desplazamiento positivo. Con luces blancas de intensidades distintas se reconoce una relación directa entre aceleración positiva y aumentos de amplitud. Otro tanto ocurre en los desplazamientos negativos, aun cuando aquí el incremento de velocidad por incremento de intensidad de luz es menor; quizás se deba a que al nadar «de espaldas» a la luz

les llegan menos rayos de ésta a la corona que si lo hicieran de frente.

Necesariamente los cambios de velocidad de los rotíferos, en las respuestas fototácticas positivas y negativas son función de la amplitud y no de la frecuencia con que batan los cilios.

Esta acción dinamogénica de la luz es independiente del sistema nervioso. Cuando se ha visto una acción central sobre los cilios de los rotíferos, siempre se ha tratado de inhibiciones: No es difícil observar cómo un *Brachionus* puede inhibir durante 15 o más minutos el batir de los cilios de su pseudotrochus total o parcialmente por contacto con alguna briznilla; o cómo disminuye la frecuencia de los del cingulum al cambiar la dirección del eje según el cual nada.

La inhibición nerviosa se consigue mediante disminución de la frecuencia. La impulsión motora, debida a la luz se produce por aumentos de amplitud. El sistema nervioso no puede hacer más que disminuir o detener; no acelerar ni provocar.

La misma acción exclusivamente inhibidora del sistema nervioso sobre el movimiento ciliar había revelado MERTON (1923) en las larvas del poliqueto *Spio*, y no es rara en otros invertebrados.

Queda, como única explicación para estos fenómenos fotocinéticos la de reconocer la acción directa de la luz sobre la célula ciliar de los rotíferos. Ella, fotoquímicamente, debe provocar un más alto nivel energético en la célula que se manifiesta con un aumento de la amplitud con que bate el cilio.

En las células ciliadas terminales de *Anodonta cygnaca*, en el epitelio ciliado lateral de los bronquios de *Mytilus edulis* y en los de la faringe de *Rana fusca*, ha encontrado VIAUD el mismo efecto de la luz aumentando la amplitud del movimiento del cilio, en preparaciones totalmente denervadas. Hay que reconocer autonomía a la célula ciliar. En los rotíferos la acción fotocinética se produce por absorción de la luz al nivel de ciertas regiones del tegumento sin interposición del sistema nervioso.

Esta consecuencia está de acuerdo con el comportamiento del animal ante estímulos luminosos por su sensibilidad dermatóptica; la luz actúa sobre las coronas ciliares motoras, responden éstas con una mayor amplitud en el batir de sus cilios que se traduce en un incremento de la velocidad. Deben ser

precisamente las células ciliadas los receptores correspondientes a la sensibilidad dermatóptica, sin necesidad de diferenciarse para tal función fotorreceptora.

Esta respuesta autónoma, dinamogénica, al estímulo luminoso, es independiente de la de orientación con relación al rayo de luz que debe tener como bases fisiológicas al ojo como órgano receptor — o a los tegumentos en individuos ciegos de *Asplanchna brightwelli* — y como efectores toda la región apical del cuerpo con el aparato ciliar locomotor, gobernado por medio de músculos apropiados en la dirección en que se orienta, y que puede someterse a la inhibición nerviosa; todos los elementos de este último reflejo estarán coordinados por el sistema nervioso.

La sencillez relativa de la organización de los rotíferos, intermedia entre los organismos fototrópicos más primitivos (Euglenas, p. ej.) y las algo más complejas (p. ej. *Daphnia*) explica la existencia de esta disociación de los dos tipos de respuesta que en animales distintos están quizá ya confundidas en parte por tener de común algunos elementos anatomofisiológicos. Por esto hemos creído particularmente interesantes estos trabajos sobre el fototropismo de los rotíferos que ofrecen características fisiológicas tan relevantes.

Bibliografía

- BEAUCHAMP, P. — Arch. Zool. exp., 1907.
JENNINGS, H. S. — Amer. Natur. t. 35, 1901.
MERTON, H. — Biol. Zentralblatt, 43, 1923.
MERTON. — Arch. ges. Physiol, 198, 1923.
REMANE, A. — Rotatoria, en Die Tierwelt der Nord-und Ostsee, Teil VII, e., p. 67, 1929.
VIAUD, G. — Bull. Biol. 74, 307, 1940.
VIAUD, G. — C. r. Soc. Physique Biol. de France, suppe. a Archiv. Phys. Biol. 16, 1942.
VIAUD. — Bull. Biol. 77, 68, 1943.
VIAUD. — Bull. Biol. 77, 224, 1943.
WESENBERG-LUND. — Mém. Acad. Roy. Copenhague, Sect. Sci. 9.^a ser., 2, p. 147, y 211, 1930.

