



# EL CONCEPTO DE ECOLOGÍA VISUAL

THE VISUAL ECOLOGY CONCEPT

Mario Oswaldo Tovar Bohórquez B.Sc.<sup>1,2</sup>

Sheryll Yohana Corchuelo Chavarro<sup>3</sup>

Diana Carolina Castañeda Cortes<sup>3</sup>

Hernán Hurtado Giraldo Ph.D.<sup>1</sup>

Recibido el 28 de septiembre de 2009

Aceptado el 14 de octubre de 2009

1. Laboratorio de Histoembriología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada.

2. Autor para correspondencia [mario.tovar@unimilitar.edu.co](mailto:mario.tovar@unimilitar.edu.co)

3. Estudiante Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Militar Nueva Granada.

## RESUMEN

Ecología visual es un concepto introducido recientemente en los estudios sobre sistema visual y ecología. Los primeros trabajos hacen referencia acerca de la importancia del sistema ocular en las interacciones de los vertebrados con el ambiente. Investigaciones posteriores se enfocan en la importancia de la relación estructura-ambiente-comportamiento, una interpretación novedosa que empezó a tomar importancia. Actualmente existen trabajos sobre la ecología visual en cnidarios, crustáceos, insectos, peces, lagartos, reptiles, aves, roedores, cetáceos, marsupiales, primates, y otros grupos. A pesar que se han publicado varios artículos acerca de este tema, muchos autores no definen el concepto como tal ni citan alguna existente, por lo tanto el objetivo de esta revisión es contextualizar la definición de ecología visual, teniendo en cuenta el punto de vista de diferentes autores y empleando varios aspectos que ayuden a entender dicho concepto. Aunque la ecología visual es un tema de investigación bastante amplio, la mayor cantidad de trabajos publicados se refieren a la interacción del sistema visual con el ambiente, considerando las amplitudes espectrales y la capacidad de absorción de diferentes longitudes de onda por parte de los pigmentos presentes en las neuronas visuales utilizando la espectrofotometría como técnica fundamental. En conclusión, la ecología visual, desde su sentido más básico y práctico, puede ser definida como la relación de los individuos con el ambiente que los rodea a través del sistema visual, con el fin de satisfacer las necesidades alimenticias, reproductivas y de supervivencia. Actualmente,

la ecología visual considera muchos aspectos, lo cual hace de este concepto un nuevo campo de estudio en biología básica, fisiología, histología, ecología, etología, entre otros, con gran diversidad de especies que habitan en ambientes muy variados.

**Palabras clave:** sistema visual, ecología, histología, interacciones ecológicas, ecología visual.

## ABSTRACT

Visual Ecology is a recently introduced concept in ecology and visual system researches. The first reports were about the importance between visual system and vertebrates habitats interactions. Later works were focused on the structure-environment-behavior relations, an innovative interpretation with a growing importance. Currently there are visual ecology papers about cnidaria, crustaceans, insects, fishes, reptiles, birds, rodents, cetaceans, marsupials, primates, and others. Instead of the high number of papers about this issue, these do not define the concept indeed not cite existence, so the objective of this revision is contextualize the visual ecology meaning, taking into account different authors points of view and using various aspects to understand this concept. Although is a wide research field, most works are based on the interaction between visual system and habitat considering spectral amplitudes and the pigments absorption capability of different wavelengths present in photoreceptors using spectrophotometry as fundamental technique, thus related to the light availability and its characteristics in the environment. In conclusion, Visual Ecology in its basic and practical sense is the relationship between animals with

the habitat through visual system, in order to fulfill food, survival and mating needs. Recently, studies on Visual Ecology concept consider many aspects about environment interactions, which make this concept a rising field in basic Biology, Physiology, Hystology, Ecology, Etology, among others, with a great diversity of species living in varied habitats.

**Key words:** visual system, ecology, histology, ecological interactions, visual ecology.

## INTRODUCCIÓN

El presente documento describe el contexto general sobre la definición de ecología visual, el cual es un concepto que hace parte de la ecología, y más específicamente de la comunicación entre las especies, por lo tanto se explican los aspectos más importantes que tienen influencia en esta definición y son considerados en los artículos publicados sobre este tema. Dentro de estos se encuentra el efecto causado por las condiciones ambientales sobre el sistema visual, las interacciones de los individuos con el medio, la percepción lumínica dependiendo de las condiciones físicas y biológicas del hábitat, la relación entre los pigmentos y la visión a color, utilizando algunos ejemplos de diferentes especies. Además, se presenta el enfoque del grupo de ictiología de la Universidad Militar Nueva Granada, utilizando los peces como modelo de estudio y haciendo énfasis en la importancia de la histología y la morfometría para realizar estudios de ecología visual, basados en la relación que existe entre la conformación estructural de los tejidos presentes en el ojo de una especie dada, con la morfometría de la misma y sus implicaciones para su ecología.

## Los primeros trabajos

Algunos de los primeros trabajos que reportan las relaciones entre el sistema visual y el ambiente en el que habitan las especies son: "The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation" de Walls (1942), que es una integración de varios trabajos acerca del sistema visual en vertebrados, enfocado en teleósteos, y es quizás el más importante en términos de conformación estructural básica del ojo. Él propone las primeras ideas sobre la forma y la función de las estructuras oculares, basado principalmente en la descripción histológica de varias especies. Posteriormente Lythgoe (1979) publica "The Ecology of Vision", que describe la importancia del sistema visual de diferentes especies, desde un punto de vista más ecológico. Silberglied et al. (1980) reporta los primeros estudios sobre la interacción del sistema visual, el comportamiento y la ecología de las mariposas. A partir de estos primeros reportes, se incrementa el interés por realizar trabajos acerca de las relaciones entre el ambiente y la visión en las especies.

En otras publicaciones, por ejemplo Whitteridge (1973), Hughes (1977) y Kaas (1988), se obtuvieron resultados que permiten evidenciar la estrecha relación que existe entre el estilo de vida de los organismos y la estructura del sistema visual, así como la importancia de la filogenia en los mapas topográficos del cerebro, lo cual ha producido diferencias estructurales y comportamentales entre las especies dependiendo de su desarrollo evolutivo.

Muchos factores han afectado el desarrollo filogenético del cerebro y del sistema visual. Por ejemplo, hay una tendencia evolutiva entre las especies a maximizar la densidad y disminuir el tamaño neuronal para aumentar la agudeza visual.

Generalmente son incrementos celulares localizados en la retina, que determinan el poder de resolución espacial del ojo y que reflejan, en parte, la forma como cada especie percibe el mundo (Collin y Marshall, 2003). Por otro lado, en el nervio óptico y en las regiones del cerebro especializadas en la interpretación de señales visuales, la densidad y tamaño de las neuronas se limita por el tamaño de los ojos, lo que disminuye la efectividad de captar información. Por esto, una buena solución evolutiva es generar especializaciones en la retina, para aumentar la capacidad visual, tener una alta agudeza en el centro del campo visual y desarrollar una mayor amplitud del mismo (Virsu y Hari, 1996), lo que se traduce en una mejor percepción del ambiente (Tapas, 2002).

#### **Influencia de las condiciones ambientales sobre la estructura visual de los animales**

Las diferentes condiciones bióticas y abióticas presentes en un ambiente implican que las especies que lo habitan tengan adaptaciones estructurales en el sistema visual que optimizan la cantidad y calidad de información que es colectada (Cronin, 2005). Estas adaptaciones estructurales del sistema visual, se han llevado a cabo durante la evolución, con el fin de suplir necesidades fundamentales para el desempeño de los individuos como la alimentación, la reproducción y reconocimiento del ambiente, donde la visión juega un papel fundamental para la búsqueda de pareja, el alimento, la identificación de predadores, entre otros (Sandström, 1999; Evans 2004). Por lo tanto se hace fundamental conocer cuáles son los estímulos ambientales que influyen en la visión de los individuos, algunos de los cuales serán discutidos a continuación (Collin y Marshall, 2003).

El diseño ocular a menudo sugiere cuándo, dónde y cuáles adaptaciones visuales han generado las especies dependiendo de los retos ambientales que enfrentan. Por ejemplo, los animales que viven en planicies presentan una mayor agudeza cuando miran objetos hacia el horizonte, mientras que los individuos adaptados a la oscuridad generan una imagen "brillante" que resalta el objeto respecto al entorno que lo rodea (Hughes, 1977).

La retina es una estructura que sufre modificaciones topográficas dependiendo del ambiente y del estilo de vida de los animales, producto de la evolución; sin embargo la densidad celular puede variar durante el desarrollo de los individuos condiciones ambientales (Hughes, 1977; Zeil et al, 1986). La función de la retina es capturar, interpretar y transmitir la información desde el ambiente hacia el sistema nervioso central (Collin y Shand, 2003). Debido a que la información biológica no se distribuye de manera uniforme en el ambiente, los individuos deben orientar su campo visual dependiendo del objetivo de búsqueda. Muchos sistemas visuales, concentran más información a través de una mayor resolución espacial y mayor sensibilidad a diferentes espectros de luz, de manera que el sistema visual tiene más probabilidad de capturar mejor la información espacial y los eventos relevantes que ocurren a su alrededor (Collin y Pettigrew, 1988 a, b).

La arquitectura de las estructuras sensoriales (retina y cerebro) y las propiedades sensitivas de las neuronas, necesitan ser entendidos desde el contexto natural en el que se desenvuelven los animales. Los estímulos dinámicos en el sistema visual (ej. variaciones en el campo receptivo o en las propiedades de las neuronas)

causados por las interacciones con el ambiente (David *et al*, 2004), en la actualidad han generado un interés creciente sobre la importancia en la implementación de ambientes artificiales con condiciones controladas para realizar experimentos neurofisiológicos, debido a la facilidad para crear modificaciones y a la calidad de la información visual percibida por los individuos. Se ha reportado que algunas de estas variaciones presentan cambios en las propiedades neuronales de los fotorreceptores (Simoncelli y Olshausen, 2001; Körding *et al*, 2004) y en el comportamiento, desde el movimiento de los ojos hasta la locomoción (Koenderink y van Doorn, 1987; Eckert y Zeil, 2001; Sparks, 2005).

La mayor parte de los estudios acerca de ecología visual se han realizado en vertebrados acuáticos, porque el habitar ambientes muy variados y presentar gran diversidad de comportamientos, los convierte en un buen modelo de estudio, donde se reflejan las adaptaciones espectrales de los fotorreceptores, dependiendo de la disponibilidad lumínica del ambiente que habitan (Partridge y Cummings, 1999). Estos resultados pueden ser utilizados en estudios del sistema visual de vertebrados terrestres ya que la función y morfología de su aparato visual es similar en muchos aspectos (Sandström, 1999).

El color y la composición de la columna de agua influyen directamente sobre las características lumínicas del hábitat. En 1997, Fleishman reportó tres tipos de adaptaciones evolutivas del sistema visual a la calidad espectral del agua en peces. Primero, hay una correlación positiva entre la sensibilidad espectral y la longitud de onda dominante en el agua (Bowmaker *et al*, 1994; Lythgoe *et al*, 1994). Segundo, hay una aparente correlación entre la profundidad del hábitat y

la sensibilidad escotópica de los fotorreceptores (Kobayashi, 1962; Lythgoe, 1979), no siendo claro si es una adaptación a la longitud de onda dominante en el hábitat o a la disminución en la intensidad de luz asociada a la profundidad (Bowmaker *et al*, 1994). Finalmente, se ha reportado que, en general, las especies de peces que habitan aguas someras y/o aguas claras, presentan un incremento en la sensibilidad espectral, a diferencia de las especies que habitan aguas profundas (Levine y MacNichol, 1982).

Las interacciones de los organismos con el ambiente, por medio de diferentes comportamientos, también pueden modificar la información visual captada (Krebs, 2009). Una de las modificaciones frecuentes es la generación de cambios en el ángulo de percepción visual, principalmente en especies de aguas profundas (Eckert y Zeil, 2001). Además, se ha descrito que la organización de secuencias comportamentales complejas como la evasión de predadores, pueden estar relacionadas con un incremento en la calidad de la información visual y con un esfuerzo por disminuir las tasas de predación (Zeil y Hemmi, 2006). Osorio y colaboradores (2001), sustentan la posibilidad de predecir, a partir de estas modificaciones estructurales presentes tanto en el ojo como en las respuestas neuronales, los hábitos comportamentales de las especies y/o viceversa.

La señalización visual generada por las especies puede variar según: (1) las propiedades de coloración de los individuos, (2) el comportamiento, (3) las propiedades lumínicas del ambiente, (4) las características del substrato y (5) el sistema de percepción que utilizan. Estas características moldean el comportamiento de las especies de acuerdo a un amplio número

de variables involucradas en su ecología visual. Por ejemplo, la señalización visual que presentan los cangrejos violinistas mediante patrones de coloración corporal y la presencia de una tenaza de gran tamaño utilizada principalmente para el cortejo y la defensa, son aspectos importantes para la comunicación intraespecífica y la selección sexual de la especie (Latruffe *et al*, 1999; Zeil y Hemmi, 2006). Estos patrones visuales se presentan en un gran número de animales y son utilizados como herramientas de reconocimiento sexual o como un mecanismo de alerta frente a diferentes riesgos como potenciales predadores (Cummings *et al*, 2007).

Dependiendo de qué tan conspicuas sean las señales de comunicación, los estímulos pueden ser reconocidos porque son fácilmente memorizables (Guilford, 1988), o porque son inusuales en el ambiente en que se encuentran (Marples *et al*, 1998; Marples y Kelly, 2001). Pero, si el reconocimiento es importante, por ejemplo para aparearse o para diferenciarse como especie, una población críptica, que necesita pasar desapercibida, no puede presentar señales llamativas, pues sería desventajoso para la conservación y sobrevivencia de la misma (Endler, 1988; Lindstrom *et al*, 1999).

### Percepción y disponibilidad de luz en los ambientes acuáticos

Se debe ser cuidadoso al extrapolar la percepción visual humana con la de otras especies, debido a que los animales tienen una representación del mundo diferente a la de los humanos (Guilford y Dawkins, 1991; Bennett *et al*, 1994). A pesar de esto, para los humanos los patrones de señalización visual de las especies (ej. formas y colores), con frecuencia son

atractivos y el camuflaje es efectivo, ya que los individuos pueden pasar desapercibidos debido a la semejanza con su entorno (Cott, 1940; Guilford y Dawkins, 1991; Osorio y Srinivasan, 1991). La percepción y diferenciación de estos patrones de señalización depende de varios mecanismos visuales, por ejemplo, la sensibilidad espectral de los fotorreceptores, afecta la discriminación de los colores, mientras que la detección depende del procesamiento neuronal (Osorio y Srinivasan, 1991; Osorio, 1996).

La percepción de los patrones en un ambiente acuático depende de la cantidad de luz transmitida desde la superficie, que en parte es afectada por el ángulo de incidencia y por la uniformidad de la misma (Pekcan, 2007). A medida que aumenta el ángulo de reflexión, más luz se dispersa, y entre más rugosa sea una superficie mayor cantidad es reflejada. Una vez la luz atraviesa la columna de agua, se ve afectada por varios fenómenos, ya que puede ser absorbida o dispersada tanto por el agua como por las partículas que se encuentran suspendidas, o por diferentes elementos del ambiente (Pumphrey, 1961).

Dependiendo de la composición de las sustancias presentes en el agua, la cantidad de luz disminuye en diferentes proporciones (Evans, 2004). Hay cuatro causantes principales de absorción de luz en los ambientes acuáticos. 1) el agua por sí misma, la cual absorbe la mayor cantidad de luz en el espectro ultra violeta, verde y rojo; 2) las sustancias orgánicas disueltas, absorben principalmente parte del espectro UV, violeta, azul y verde; 3) el fitoplancton y diatomeas (Gogoi *et al*, 2009), que absorben la luz dependiendo de la composición de pigmentos; como por ejemplo la clorofila, que absorbe principalmente la luz verde y azul del espectro;

4) las sustancias inorgánicas particuladas absorben luz en diferentes longitudes de una manera más uniforme (Sandström, 1999).

Los factores mencionados anteriormente, tienen influencia directa en la turbidez del agua. El incremento de la turbidez disminuye la distancia de percepción del campo visual (Meager *et al*, 2005; Swift *et al*, 2006). En los peces, la disminución de la luminosidad, afecta el contraste, produce desenfoco de la imagen y dependiendo de por qué se esté causando, cambia selectivamente la composición de la longitud de onda transmitida en el agua (Zanuy y Carrillo, 1990). Todos estos factores influyen en las interacciones de los animales con el ambiente, pero no necesariamente de manera negativa. Por ejemplo, los cambios en la disponibilidad de luz en el fondo pueden mejorar el contraste para identificar las presas; pero altos niveles de turbidez disminuyen la distancia máxima de penetración de la luz, por lo tanto imponen limitaciones espaciales para el forrajeo de ciertas especies (Sandström, 1999).

Los hallazgos durante las primeras décadas de investigación en ecología visual, generan un interés creciente sobre la relación entre la fisiología y la ecología de especies. Johnsen en el 2005, publica un trabajo centrado en la fisiología sensorial, definido como un subcampo de la fisiología, que se encarga de relacionar las capacidades visuales y las propiedades ópticas de las especies con su comportamiento, distribución y diversidad. Discute sobre la alta variabilidad en la naturaleza del ambiente visual acuático, comparado con los ambientes terrestres, debido a que en los ambientes acuáticos, los niveles de iluminación y turbidez pueden cambiar dramáticamente por factores naturales y antropogénicos, los cuales

tienen consecuencias importantes en la predación, el apareamiento y en otras actividades. Cómo interactúan estos cambios con otras variables físicas y biológicas para influenciar la ecología en las zonas pelágicas continuará siendo una área de investigación fructífera (Johnsen, 2005).

Probablemente la mayor cantidad de estudios en ecología visual desarrollados hasta el momento son en los arrecifes de coral. Este ambiente marino es muy interesante en términos de diversidad de especies y de ambientes (Odum, 1997). Estructuralmente, los arrecifes pueden ser divididos en diferentes nichos dependiendo del régimen de luz que penetre. Marshall (2000), distribuye el espectro visible en los arrecifes de coral, dependiendo de la profundidad, en cuatro categorías: (1) superficial, (2) Profundidad moderada, (3) De onda larga y (4) La última está determinada por especies que habitan en la superficie, pero se alimentan en aguas profundas. La disponibilidad de luz en estos ambientes es mayor que en otros, lo cual ha provocado una gran variedad de adaptaciones (Collin y Pettigrew 1988 a, b). Se cree que una de estas adaptaciones, es la gran diversidad de coloraciones cutáneas presentes en los peces, lo cual les puede brindar, por ejemplo, protección contra los rayos solares, camuflaje y reconocimiento inter e intraespecífico (Lythgoe, 1994; Marshall, 2000).

#### **Tipos de pigmento, ventajas de la visión cromática**

La retina funciona como una estructura que cuantifica la información espectral y espacial de la imagen del ambiente y la procesa de manera específica (Collin y Shand, 2003). Solo los fotones que son absorbidos por los fotorreceptores pueden ser usados para la visión.

Consecuentemente, la sensibilidad espectral, la abundancia neuronal relativa y la organización neuronal en la retina (mosaico) de los diferentes tipos de fotorreceptores, definen la capacidad visual de un animal (Munz, 1971). Entender cómo cada uno de estos aspectos del diseño de la retina se han optimizado a través del tiempo para suplir los requerimientos visuales de diferentes especies, es un principio fundamental de la ecología visual (Hart, 2001).

Numerosos estudios han planteado las ventajas de poseer una visión a color, entendida como la presencia de varios tipos de fotorreceptores sensibles a diferentes longitudes de onda, con un alto costo energético (Dacey, 2000). Uno de los beneficios es la mayor exactitud en la transmisión de la información, ya que las cromoproteínas procesan tanto la longitud de onda como la intensidad lumínica de la imagen detectada, lo cual está relacionado con la capacidad para identificar objetos en el ambiente (Thompson, 1995). Uno de los grupos de vertebrados que presenta gran diversidad de cromoproteínas, o pigmentos visuales, son los peces debido a que se han adaptado a muchos ambientes (Sandström, 1999).

La variedad en la composición química de las cromoproteínas presentes en los ojos de los animales, depende de diferentes factores. Entre estos se pueden encontrar: (1) el rango (sensibilidad espectral) y la cantidad de luz absorbida (sensibilidad lumínica) del medio que habitan (Levine y MacNichol, 1979; Thompson, 1995; Kitamoto *et al*, 1998; Hisatomi *et al*. 2002), (2) la disponibilidad de alimento según la época del año, (3) la alteración de los niveles hormonales durante la época reproductiva (Bowmaker 1991), (4) el tipo de cromóforo utilizado,

ya que existe una relación entre la absorción de los pigmentos y la visión a color. Lythgoe, 1972 y Levine y MacNichol, 1979, 1982, proponen una relación entre la absorción de los pigmentos visuales y el nicho de los animales que tienen visión a color y (5) la presencia de cristalino, que además de enfocar los haces lumínicos gracias a que no es completamente transparente, filtra las longitudes de onda que logran entrar al ojo (Warrant y Nilsson, 2006).

Osorio y Vorobyev (2008), proponen dos hipótesis para la evolución del sistema sensorial. La primera, es la variación en la percepción de señales de comunicación, generada en respuesta a sistemas visuales efectivos en la captura de la información (Endler & Basolo, 1998), y la segunda, es la posible coevolución entre los sentidos y las señales, como una especialización del sistema de comunicación. Uno de los autores que sustenta la segunda hipótesis es Allen (1879), quien propone el uso de la visión a color como una herramienta para el reconocimiento de la coloración presente en diferentes partes de la planta. Estudios realizados en primates evaluando la selección de frutos, indican que la mayoría de estos animales prefieren los frutos amarillos o rojos (Smith *et al*, 2003, Hernández *et al*, 2004).

### **Tipos de interacciones: predador-presa y búsqueda de alimento**

En muchas especies, la visión es la modalidad sensorial que provee mayor información sobre el entorno en el que se encuentra un animal, por lo tanto, frecuentemente es la forma más efectiva para la detección de predadores o presas, permitiendo de esta manera tomar decisiones sobre las acciones apropiadas



que se deben efectuar luego de detectar o de ser detectado (Hart, 2001). Es más, se ha argumentado que la aparición temprana, filogenéticamente hablando, de sistemas visuales más eficientes, impulsó la evolución hacia animales más complejos (Cronin, 2005).

Dependiendo de la posición del animal en la cadena alimenticia, como presa o predador, el sistema visual requiere diferentes especializaciones, por el riesgo que se corre al ser detectado como presa y las ventajas de detectar siendo un predador (Krebs, 2009). Es por esto que los sistemas visuales en presas tienden a tomar un campo visual amplio relativamente uniforme, buscando predadores virtualmente en cualquier posición. Mientras que para los predadores, existe la tendencia a enfocar campos visuales pequeños, buscando presas ocultas y tomando decisiones acerca del potencial para realizar un ataque exitoso (Cronin, 2005). Por lo tanto, la visión depende del contexto ecológico en el cual se encuentre el animal y del procesamiento de la información capturada visualmente, influenciada por los diferentes niveles de complejidad social, que a su vez son afectados por más factores (Zeil y Hemmi, 2006).

La conformación estructural del ojo puede afectar las interacciones predador-presa y los patrones comportamentales de los peces (Barrett *et al*, 1992, Sandström, 1999). Cuando se analizan los mecanismos que influyen en las interacciones de los individuos con el ambiente, es fundamental entender las relaciones generales entre las condiciones visuales, la función de la visión en peces, su comportamiento y las adaptaciones de las especies (Sandström, 1999).

Un trabajo práctico que integra los conceptos tratados hasta el momento es el realizado por Silberglied *et al.* en 1980, a partir de este

reporte, surgieron nuevos intereses acerca de la interacción entre el sistema visual, el comportamiento y la ecología de las mariposas por varias razones: En la actualidad se conoce un poco más acerca de la complejidad y la diversidad de los comportamientos que son guiados visualmente en las mariposas; además, existe nueva información sobre la estructura visual de las mariposas en la literatura. Además el entendimiento general del sistema visual en artrópodos se ha incrementado (Warrant y McIntyre, 1992; Rutowski, 2003). Finalmente, hay una tendencia a profundizar el conocimiento de las interacciones ecológicas para examinar las características adaptativas de la visión y de los comportamientos que son guiados visualmente (Rutowski, 2003).

### Definición de ecología visual

Considerando todo el contexto explicado anteriormente y teniendo en cuenta los factores que influyen en la ecología visual de las especies, a continuación se presenta la definición de ecología visual que ha sido apropiada por varios autores. Es necesario presentar la definición de ecología y de sistema visual con el fin de contextualizar la definición de ecología visual.

Dependiendo del autor, la ecología puede tener múltiples definiciones con cuatro enfoques: genético, evolutivo, fisiológico y comportamental (Krebs, 2009); principalmente debido a que es una ciencia que abarca numerosos aspectos de los ecosistemas y de los animales (Odum, 1997). Pero, en general algunos autores coinciden en una definición: la ecología es el estudio de la relación, distribución y abundancia de las comunidades o las poblaciones con el ambiente que los rodea (Krebs, 2009; Dodson *et al*, 1998). En ecología visual, hay una tendencia

a utilizar el enfoque de la ecofisiología y ecología de especies, centradas en el estudio de cómo los individuos interactúan con su ambiente para llevar a cabo los procesos bioquímicos y expresar las adaptaciones para mantener la homeostasis y sobrevivir (Dodson *et al*, 1998; Krebs, 2009). También es común encontrar trabajos con una tendencia hacia la ecología comportamental, fundamentada en cómo se adaptan los animales a partir de su comportamiento al ambiente por medio del sistema visual. La ecología comportamental examina los patrones e interacciones de los grupos o agregaciones de diferentes especies (Dodson *et al*, 1998).

El sistema visual está conformado por diferentes tejidos que se pueden dividir en tres grupos principalmente. El primero está conformado por un sistema de protección (ej. osículos y/o esclera); el segundo es un sistema de regulación de la cantidad de luz y la nutrición, conformado por la cornea, el iris, el cristalino y el sistema de irrigación, este último puede variar. El tercero, está conformado por el sistema sensorial, principalmente neuronas, que conforman los diferentes tipos celulares presentes en la retina, el nervio óptico y el cerebro (Smith, 2008; Westheimer, 2008).

La ecología visual ha sido enfocada hacia la capacidad que tienen las especies para captar y diferenciar los colores. En general los autores buscan relacionar la capacidad visual de una especie, algunas veces mirando su conformación estructural, con el ambiente en el cual habitan, o sea su ecología, y con las interacciones que le permite el sistema visual con el hábitat. Por lo tanto se debe considerar que dentro de la definición de ecología, la visión ocupa un lugar importante para las especies (Stuart

*et al*, 2007). Teniendo en cuenta las tendencias ecológicas, la ecología visual se puede definir como las interacciones de las especies con el ambiente que las rodea por medio del sistema visual, con el fin de satisfacer las necesidades fisiológicas.

También se debe considerar un componente evolutivo, que está relacionado con el entendimiento de los mecanismos visuales implicados en el procesamiento de información (Fernald, 2008), lo cual requiere un conocimiento de las condiciones naturales en las que se desenvuelven los animales y estudios acerca del tipo de especializaciones que puede tener el sistema visual y sus requerimientos (Cronin, 2005; Zeil y Hemmi, 2006), y de esta manera hacer inferencias acerca del desempeño funcional de los ojos a partir de su estructura (Rutowski, 2003).

Por lo tanto y considerando su definición, la pregunta central en la ecología visual es si existe una relación entre la calidad espectral del hábitat de un animal y la sensibilidad espectral de su sistema visual, o al menos parte del sistema visual (Fleishman *et al*, 1997).

### **Nuestro enfoque de la ecología visual**

El grupo de ictiología ha centrado sus estudios en peces, debido a que son un modelo de estudio interesante por varios aspectos:

- Existe una gran diversidad de especies a nivel mundial, debido a que han colonizado prácticamente todos los ambientes acuáticos: aproximadamente 25000 especies de peces teleósteos, representan una proporción considerable dentro de los vertebrados (Collin y Shand, 2003).
- Las especies pueden presentar dos tipos de crecimiento, determinado e indeterminado, lo cual las hace interesantes en términos de

regeneración, especialización y crecimiento celular (Mommensen, 2001).

Colombia es uno de los países más diversos en ictiofauna a nivel mundial. Una gran cantidad de especies tienen importancia económica por su aprovechamiento para el consumo o para uso ornamental. Paradójicamente, constituye un grupo de vertebrados muy descuidado en términos de investigación básica a nivel nacional (Mojica *et al*, 2002).

- Las especies colombianas, tanto las ornamentales como las de consumo, tienen alta aceptación en el mercado nacional e internacional (Mancera-Rodríguez y Álvarez-León, 2008).
- En general son animales fáciles de mantener en cautividad, de manipular y de consecución (FAO, 1996; Garutti, 2003).
- Debido a la gran diversidad de especies presentes, hay una alta diversidad de sistemas visuales, que reflejan parte de las interacciones visuales de las especies con el hábitat (Evans, 2004).
- Son un modelo interesante en términos de regeneración celular en el ojo, pues son una de las pocas especies que la presentan, incluso en varios tejidos (el iris, la retina y cornea) (Devadas *et al*, 2000).

La tendencia actual a utilizar técnicas moleculares y electrofisiológicas en los estudios de ecología visual principalmente, producen trabajos de investigación que aportan información valiosa, pero que dejan a un lado un poco la investigación a partir de técnicas básicas, como la histología y la morfometría.

El grupo de Ictiología de la Universidad Militar Nueva Granada, ha venido desarrollando trabajos de investigación sobre ecología visual en peces de diferentes especies, todas del territorio

nacional. Sin embargo, influenciado por los lineamientos del grupo, la formación de los investigadores y los intereses en la investigación básica, le ha dado un enfoque particular a estos trabajos, que se tratará de explicar a continuación.

Se ha considerado que a partir de la descripción histológica de los tejidos que componen el sistema visual y, teniendo conocimiento acerca de la ecología de las especies, se pueden hacer inferencias sobre la manera como el individuo interactúa con su hábitat. Además, una herramienta muy importante utilizada en los trabajos de investigación, es la morfometría, que se basa en la cuantificación de datos, como por ejemplo el espesor, el diámetro, el área o el número de células, de tal manera que los datos obtenidos sean comparables estadísticamente. La combinación de la histología y la morfometría permite inferir varios aspectos sobre la interacción de las especies con el hábitat por medio de la visión.

Es así como se conoce que los individuos que presentan un ojo relativamente grande, comparado con el tamaño de la cabeza o del cuerpo, generalmente son especies que utilizan la visión como un sentido importante para percibir el entorno (Pankhurst, 1989; Paul, 1986), por ejemplo, los peces carnívoros, como *Oncorhynchus mykiss* (Tovar *et al*, 2008) y *Paracheirodon axelrodi* (Tovar *et al*, 2009), o algunas especies que habitan en ambientes pelágicos o de hábitos diurnos. Mientras que especies herbívoras, que habitan en ambientes oscuros o de hábitos nocturnos, donde la visión no puede tener un papel importante presentan ojos relativamente pequeños, tales como *Eremophilus mutissi* (Tovar *et al*, 2008) o *Hiporhamphus ihi* (Saunders & Montgomery,

1985). El tamaño del ojo está además relacionado con la agudeza y la sensibilidad visual, las cuales dan indicios sobre la habilidad visual de las especies (Paul, 1986; Pankhurst, 1989, Kröger y Fernald, 1994, Corti y Crosetti, 1996).

La presencia de una cornea gruesa (600  $\mu\text{m}$ ) (Zhao, 2006), generalmente está relacionada con especies que habitan en ambientes donde corren riesgo de sufrir daños en el ojo por abrasiones con elementos, por lo tanto es ventajoso poseer esta estructura que le brinde mayor protección (Tovar *et al*, 2008, 2009). El grosor de la cornea, el color y la composición química de la misma está relacionado con la cantidad de luz que penetra en el ojo, por lo tanto también es una estructura que regula la cantidad de luz que atraviesan el cristalino hacia la retina (Fernald, 2000). El iris igualmente está relacionado con la regulación de la luz hacia el interior del ojo (Ross, 2002; Douglas *et al*, 2008). Sin embargo, debido a que el cristalino se proyecta a través de la pupila (Cohen, 1990), los peces de ambientes claros generalmente no presentan movimiento pupilar, por lo tanto el iris es una estructura delgada que carece de músculo (Walls, 1942; Sivak, 1991). La abertura o pupila, está formada por el iris y puede presentar diferentes formas (Murphy & Howland 1991; Sivak & Luer 1991; Land, 2006; Douglas, 2008;); en algunas especies está relacionada con la regulación de la luz, pero en otras puede ser únicamente de camuflaje (Douglas, 2008).

El cristalino, es la única estructura refractiva en peces, generalmente es circular (Gratzek y Matthews, 1992; Tovar, 2008; 2009). La función principal del lente es enfocar los rayos de luz hacia la retina, por lo tanto existe una relación directa entre las dos estructuras, que se refleja

en el tamaño de las mismas (Sandström, 1999). Entre más área del ojo ocupe el cristalino, más luz es enfocada en la retina, por lo tanto más neuronas son estimuladas (Pankhurst, 1987).

La esclera, es la primera estructura que se encuentra, desde el exterior hacia el interior. En ocasiones puede presentar únicamente cartílago o puede estar formada por tejido óseo a manera de osículos, que son placas de hueso o cartílago alrededor del ojo. Su principal función es mantener la forma del ojo, dar rigidez y protección al mismo (Transley 1965; Munz, 1971). En general las especies de peces, que presentan tejido cartilaginoso en esta estructura, habitan en ambientes lóticos con alta velocidad de corrientes o son de nado rápido (Munz, 1971), por lo tanto el espesor de la esclera está relacionado con la forma del ojo y con la protección mecánica del mismo (Nakamura y Yamaguchi, 1991).

El sistema de nutrición y regulación de la temperatura intraocular se lleva a cabo por una red de vasos sanguíneos que reciben diferentes nombres (ej. coroides, *rete mirabile coroides*) dependiendo del área de irrigación, la cual está relacionada con las altas necesidades nutricionales de la retina (Walls, 1942; Anderson, 1974). Las especies carnívoras, como *Ariopsis seemanni* (Tovar *et al*, en preparación), tienden a presentar una alta vascularización debido a las altas necesidades metabólicas de la retina, mientras que especies de hábitos pasivos, presentan una menor irrigación (Douglas, 2002). Este sistema se puede presentar como un tejido altamente desarrollado con prolongaciones en la cavidad vítrea, que recibe el nombre de proceso falciforme (Munz, 1971; Douglas *et al*, 2002), o puede ser casi imperceptible. Generalmente

en las especies que no tienen un sistema de irrigación muy desarrollado, la nutrición ocular se realiza por difusión (Wittenberg y Haedrich, 1974; Wittenberg y Wittenberg, 1974).

La estructura más importante del ojo, es la retina, ya que es la encargada de convertir la información lumínica en información sensorial (Fernald, 2000). Está conformada por ocho capas de neuronas y dos membranas (Ali, 1976; Tovar et al, 2008). El flujo de información ocurre desde la parte más interna (cerca a la esclera) hacia la más externa del ojo (cerca al humor vítreo) y, finalmente, la información es colectada y enviada hacia el cerebro, vía el nervio óptico (Prince, 1956; Fernald, 2000; Collin y Marshall, 2003; Evans, 2004). La retina puede presentar múltiples adaptaciones, que se relacionan con las necesidades visuales de la especie, por ejemplo, estructuras que mejoren la absorción de la luz, diferentes tipos de pigmentos, como se mencionó anteriormente, diferentes tipos de neuronas con especializaciones en su interior, diferentes proporciones neuronales, entre otras (Wagner, 1990; Ostrander, 2000; Douglas, 2008).

El espesor de la retina también está relacionado con las necesidades visuales de las especies, las carnívoras, cazadoras o con alta actividad visual presentan una retina con mayor espesor que especies herbívoras o con menor actividad visual (Collin y Shand, 2003). El tamaño, disposición y número de neuronas también puede variar dependiendo de la ecología de las especies (Tapas, 2002). Se pueden presentar dos estrategias respecto al tamaño celular, un tipo de retina con muchas células de tamaño relativamente pequeño (Wagner, 1990; Fernald, 2000), por ejemplo la trucha arco iris

(Tovar et al, 2008), o una retina con pocas células muy grandes, como es el caso de *Panaque nigrolineatus* y *Ariopsis seemanni* (Tovar et al; Corchuelo et al, datos no publicados). La disposición celular puede ser de dos tipos, en hilera o en cuadro, que se relaciona con la percepción visual (Tapas, 2002). Otro tipo de especialización que se puede presentar, son centros con una alta densidad de cierto tipo de neuronas, lo cual está relacionado con varias cosas: (1) la posición de los ojos en la cabeza, (2) el campo visual de la especie, (3) la forma de la pupila, (4) la cantidad de ases de luz enfocados, pues generalmente ocurren mayores estímulos en los fotorreceptores en ciertas regiones de la retina, lo cual genera un incremento de la densidad con el fin de aprovechar la mayor cantidad de luz y de esta manera generar mejores imágenes (Frohlich et al, 1995; Collin y Partridge, 1996; Tapas, 2002; Collin y Marshall, 2003; Collin y Shand, 2003).

Por lo tanto, manteniendo el principio básico de forma y función aplicado en la ciencia (Odum, 1997), las publicaciones del grupo de ictiología han sido enfocadas hacia la descripción histológica de los tejidos y la morfometría de las capas que componen el ojo de los peces y su relación con la función, fundamentado en literatura primaria.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Allen G. 1879. The colour sense: Its origin and development. Londres: Trubner & Co. En: Osorio D, Vorobyev M. 2008. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48(20): 2042-2051.

2. Ali MA. Retinomotor responses p. 315-355. En: Ali MA (Ed). 1975. Vision in Fishes. Plenum Press, New York, 836 p.
3. Barrett JC, Grossman GD, Rosenfeld J. 1992. Turbidity-induced changes in reactive distance of rainbow trout. Transactions of the American Fisheries Society, 121: 437-443.
4. Bennett ATD, Cuthill IC, Norris KJ. 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. American Naturalist, 144: 848-860.
5. Bowmaker JK. 1991. Evolution of photoreceptors and visual pigments. p. 63-81. En: Thompson E. 1995. Colour Vision: A study in Cognitive Science and the Philosophy of Perception. Routledge Press, London, 168-212 p.
6. Bowmaker JK, Govardovskii VI, Shukolyukov SA, Zueva LV, Hunt DM, Sideleva VG, Smirnova OG. 1994. Visual pigments and the photic environment: the cottoid fish of Lake Baikal. Vision Research, 34: 591-605.
7. Cohen JL. 1990. In the visual system of fish. Douglas B, Djamgoz MB (Eds). Springer Verlag, Nueva York, 465 p. En: Ostrand G. 2000. The Laboratory Fish. Academic Press, Estados Unidos, 678 p.
8. Collin SP, Marshall JN. 2003. Sensory Processing in Aquatic Environments. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos, p. 139-170.
9. Collin SP, Partridge JC. 1996. Fish Vision: Retinal specializations in the eyes of deep-sea teleost. Journal Fish Biology, 49: 157-174.
10. Collin SP, Pettigrew JD. 1988a. Retinal topography in reef teleosts I. Some species with well-developed areae but poorly-developed streaks. Brain Behaviour Evolution, 31: 269-282.
11. Collin SP, Pettigrew JD. 1988b. Retinal topography in reef teleosts. II. Some species with prominent horizontal streaks and high-density areae. Brain Behaviour Evolution, 31: 283-295.
12. Collin SP, Shand J. 2003. Retinal Sampling and the Visual Field in Fishes, p. 139-170. En: Collin SP, Marshall JN. Sensory Processing in Aquatic Environments. Springer, 435 p.
13. Corti M, Crosetti D. 1996. Geographic variation in the grey mullet: a geometric morphometric analysis using partial warp scores. Journal Fish Biology, 48: 255-269.
14. Cott HB. 1940. Adaptive Coloration in Animals. Londres, Oxford Press, p. 508. En: Marshall NJ (Ed). 2000. The Visual Ecology of Reef Fish Colours. p. 83-120.
15. Cronin TW. 2005. The Visual Ecology of Predator-Prey Interactions. p. 105-138. En: Barbosa P, Castellanos I (Eds.). Ecology of predator-prey interactions. Oxford University Press. New York, 3924 p.
16. Cummings ME, Jordao JM, Cronin TW, Oliveira R. 2007. Visual ecology of the fiddler crab, *Uca tangeri*: effects of sex, viewer and background on conspicuousness. Animal behaviour, 75: 175-188.
17. Dacey DM. 2000. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. Annual Review of Neuroscience, 23: 743-775. En: Dominy NJ, Lucas PW. 2004. Significance of Color, Calories, and Climate to the Visual Ecology of Catarrhines. American Journal of Primatology, 62:189-207.
18. David SV, Vinje WE, Gallant JL. 2004. Natural stimulus statistics alter the receptive field structure of V1 neurons. The Journal of Neuroscience, 24(31): 6991-7006.
19. Devadas M, Sugawara K, Shimada Y, Sugitane K, Wu Liu Z, Matsukawa T, Kato S. 2000. Slow recovery of retinal ganglion cell's soma size during regeneration. Neuroscience Research, 37: 289-297.
20. Dodson SI, Allen TF, Carpenter SR, Ives AR, Jeanne RL, Kitchell JF, Langston NE, Turner MG. 1998. Ecology. Oxford University Press, Estados Unidos, p. 1-24.
21. Douglas DJT, Evans DM, Redpath SM. 2008. Selection of foraging habitat and nestling diet by Meadow Pipits *Anthus pratensis* breeding on intensively grazed moorland. Bird Study, 55: 290-296.
22. Douglas RH, Harper RD, Case JF. 1998. The pupil response of a teleost fish, *Porichthys notatus*: description and comparison to other species. Vision Research, 38: 2697-2710.
23. Eckert MP, Zeil J. 2001. Towards an ecology of motion vision. p. 333-369. En: Zanker JM, Zeil J (Eds.). Motion vision: computational, neural and ecological constraints. Springer, New York, 397 p.
24. Endler JA. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposomatic coloration. Philosophical transactions of the Royal Society of London B, 319: 505-523.
25. Endler JA, Basolo AL. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. Trends in Ecology and Evolution, 13: 415-420.
26. Evans B. 2004. A fish's eyes view of habitat change. p. 1-30. En: Von Der Emde G, Mordans J, Kapoor

- BG (Eds.). *The Senses of Fish, adaptations for the receptions of natural stimuli*. Kluwer Academic publishers. London, 377 p.
27. FAO. Manual on the production and use of live food for aquaculture. Fisheries Technical Paper. Lavens P, Sorgeloos P. (Eds.). University of Ghent, Belgica, 295 p.
  28. Fernald RD. 2000. Sensory systems, p. 225-233, 451-462. *En: Ostrander G (Ed.). The Laboratory Fish*. Academic Press, Estados Unidos, 678 p.
  29. Fernald RD. 2008. Evolution of Vertebrate Eyes. Elsevier Inc. Stanford University, Stanford, p. 9-21.
  30. Fleishman LJ, Bowman M, Saunders D, Miller WE, Rury MJ, Loew ER. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *Journal Comparative Physiology A*, 181: 446-460.
  31. Frohlich E, Negishi K, Wagner HJ. 1995. Patterns of Rod Proliferation in Deep-Sea Fish Retinae. *Vision Research*, 35: 1799-1811.
  32. Garutti V. 2003. *Piscicultura Ecológica*. UNESP (Eds). Brasil. 321 p.
  33. Gogoi A, Buragohain AK, Choudhury A, Ahmed GA. 2009. Laboratory measurements of light scattering by tropical fresh water diatoms. *Journal of Quantitative Spectroscopy & Radiative Transfer*, 110: 1566-1578.
  34. Gratzek JB, Matthews JR. 1992. *Aquarology: The science of fish health management*. Tetra Press, p.161-165.
  35. Guilford T. 1988. How do warning colors work? conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34: 286-288. *En: Osorio D, Miklosi A, Gonda Z. 2001. Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks*. *Evolutionary Ecology*, 13: 673-689.
  36. Guilford T, Dawkins MS. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour*, 42: 1-14.
  37. Hart N. 2001. The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20(5): 675-703.
  38. Hernández PR, Stoner KE, Osorio D. 2004. Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey *Ateles geoffroyi*, and its implications for the maintenance of polymorphic colour vision in platyrrhine monkeys. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 2465-2470.
  39. Hisatomi O, Yamamoto S, Kobayashi Y, Honkawa H, Takahashi Y, Tokunaga F. 2002. Evolution of Visual Pigments and Related Molecules. *Journal of Photoscience*, 9(2): 41-43.
  40. Hughes A. 1977. The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organization. p. 613-756. *En: Crescitelli F (Ed.). The visual systems of vertebrates*. Handbook of sensory physiology. VIII/5. Berlin: Springer. *En: Virsu V, Hari R. 1996. Cortical Magnification, Scale Invariance and Visual Ecology*. *Vision Res*, 36(18): 2971-2977.
  41. Johnsen S. 2005. Visual ecology on the high seas. *En: Weissburg MJ, Browman HI. Sensor biology: linking the internal and external ecologies of marine organisms*. *Marine Ecology Progress Series*, 287: 263-307.
  42. Kaas JH. 1988. Development of cortical sensory maps. p. 101-113. *En: Rakic P, Singer W (Eds.). Neurobiology of neocortex*. Chichester: John Wiley y Sons. *En: Virsu V, Hari R. 1996. Cortical Magnification, Scale Invariance and Visual Ecology*. *Vision Research*, 36(18): 2971-2977.
  43. Kitamoto J, Sakamoto K, Ozaki K, Mishina Y y Arikawa K. 1998. Two visual pigments in a single photoreceptor cell: Identification and histological localization of three mRNAs encoding visual pigment opsins in the retina of the butterfly *Papilio xuthus*. *The Journal of Experimental Biology*, 201: 1255-1261.
  44. Kobayashi H. 1962. A comparative study on electroretinogram in fish, with special reference to ecological aspects. *Contribution from the Shimonoseki College of Fisheries*, 353: 407-537. *En: Fleishman LJ, Bowman M, Saunders D, Miller WE, Rury MJ, Loew ER. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity*. *Journal Comparative Physiology A*, 181: 446-460.
  45. Koenderink JJ, van Doorn AJ. 1987. Facts on optic flow. *Biology Cybernet*, 56: 247-254.
  46. Körding KP, Kayser C, Einhäuser W, König P. 2004. How are complex cell properties adapted to the statistics of natural stimuli?. *Journal Neurophysiology*, 91: 206-212.
  47. Krebs CJ. 2009. *Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Sixth Edition. Pearson, Estados Unidos, p. 4-30.

48. Kröger RHH, Fernald RD. 1994. Regulation of eye growth in the African cichlid fish *Haplochromis burtoni*. *Vision Research*, 34(14): 1807-1814.
49. Land MF, Nilsson DE. 2002. *Animal eyes*. Oxford University Press, Oxford, 221 p.
50. Latruffe C, McGregor PK, Oliveira RF. 1999. Visual signaling and sexual selection in male fiddler crabs, *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 189: 233-240.
51. Levine JS, MacNichol EF. 1979. Visual pigments in teleost fishes: effect of habitat, microhabitat and behavior on visual system evolution. *Sense Process*, 3: 95-131.
52. Levine JS, MacNichol EF. 1982. Color vision in fishes. *Scientific American*, 246: 140-149. *En: Fleishman LJ, Bowman M, Saunders D, Miller WE, Rury MJ, Loew ER. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. Journal Comparative Physiology A*, 181: 446-460.
53. Lindstrom L, Alatalo RV, Mappes J, Riipi M, Vertainen L. 1999. Can aposematic signals evolve by gradual change?. *Nature*, 397: 249-251.
54. Lythgoe JN. 1972. The adaptation of visual pigments to their photic environment. *En: Handbook of Sensory Physiology. Volume VII/I. Photochemistry of Vision (de Daartnall H.J.A). En: Thompson E. 1995. Colour Vision: A study in Cognitive Science and the Philosophy of Perception. Routledge Pres., Londres, p. 168-212.*
55. Lythgoe JN. 1979. The ecology of vision. Oxford University, Press Oxford. *En: Fleishman LJ, Bowman M, Saunders D, Miller WE, Rury MJ, Loew ER. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. Journal Comparative Physiology A*, 181: 446-460.
56. Lythgoe JN, Munz WRA, Partridge JC, Shand J, Williams D McB. 1994. The ecology of the visual pigments of snappers (Lut-janidae) on the Great Barrier Reef. *Journal Comparative Physiology A*, 174: 461-467.
57. Mancera-Rodríguez NJ y Álvarez-León R. 2008. Comercio de peces ornamentales en Colombia. *Acta biologica Colombiana*, 13: 23-52.
58. Marples NM, Kelly DJ. 2001. Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?. *Evolutionary Ecology*, 13: 641-653.
59. Marples NM, Roper TJ, Harper DGC. 1998. Responses of wild birds to novel prey: evidence of dietary conservatism. *Oikos*, 83: 161-165.
60. Marshall NJ. 2000. The Visual Ecology of Reef Fish Colours. p. 83-120. *En: Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (Eds.). Animal Signals. Signalling and Signal Desing in Animal Communication. Tapir Academic Press, Trondheim, Noruega, 496 p.*
61. Meager JJ, Solbakken T, Utne-Palm AC, Oen T. 2005. Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 1978-1984.
62. Mojica JIC, Castellanos C, Usma S, Álvarez R (Eds). 2002. Libro rojo de las especies de peces dulceacuicolas de Colombia. La serie de libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogota, Colombia, p. 29-34.
63. Mommsen TP. 2001. Paradigms of the growth in fish. *Comparative Physiology and Biochemistry*, 129: 207-219.
64. Murphy CJ, Howland HC. 1991. The functional significance of crescent-shaped pupils and multiple pupillary apertures. *Journal of Experimental Zoology*, 5: Suppl. 22-28.
65. Munz FW. 1971. Vision: Visual Pigments. p. 1-3. *En: Hoar WS, Randall DJ. Fish Physiology. Academic Press, Nueva York, 27 p.*
66. Nakamura K, Yamaguchi H. 1991. Distribution of scleral ossicles in teleost fishes. *Memoirs of Faculty of Fisheries. Kagoshima University. Kagoshima. Japón*. 40: 1-20.
67. Odum EP. 1997. *Ecology: A bridge Between Science and Society*. Third edition. Sennar Associates. Estados Unidos, p. 30-40, 212-243.
68. Osorio D. 1996. Symmetry detection by categorization of spatial phase, a model. *Proceeding Royal Society London B*, 263: 105-110.
69. Osorio D, Miklosi A, Gonda Z. 2001. Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks. *Evolutionary Ecology*, 13: 673-689.
70. Osorio D, Srinivasan MV. 1991. Camouflage by edge enhancement in animal coloration patterns and its implications for visual mechanisms. *Proceeding Royal Society London B*, 244: 81-85.



71. Osorio D, Vorobyev M. 2008. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48(20): 2042-2051.
72. Ostrander G. 2000. *The Laboratory Fish*. Academic Press, Estados Unidos, 678 p.
73. Paul LJ. 1986. *New Zealand Fishes: an identification guide*. Reed Methuen. Auckland, Nueva Zelanda, 179 p.
74. Pankhurst NW. 1987. Intra and interspecific changes in retina morphology among mesopelagic and demersal teleost from the slope of New Zealand. *Environmental biology of fish*, 4: 269-20.
75. Pankhurst NW. 1989. The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleost from New Zealand. *Environmental biology of fish*, 26: 201-211.
76. Partridge JC, Cummings ME. 1999. Adaptations of visual pigments to the aquatic environment. p. 251-284. *En: Archer SN, Djamgoz MBA, Loew ER, Partridge JC, Valerga S (Eds.). Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*. Dordrecht, 668 p.
77. Pekcan-Hekim Z. 2007. Effects of turbidity on feeding and distribution of fish. Ph.D. Tesis. Programa. Universidad de Helsinki, Helsinki, Finlandia, 30 p.
78. Prince JH. 1956 *Comparative Anatomy of eye*. Charles Thomas. Springfield. Illinois. 355 p.
79. Pumphrey RJ. 1961. Concerning vision. *En: the cell and organism*. Ramsay JA, Wigglesworth VB (Ed.). Cambridge University Press. New York, p. 193-208.
80. Ross M. 2002. Eye. *En: Histology: A Text and Atlas*. 4th Edition. Lippincott Williams & Wilkins Published, p. 744-767.
81. Rutowski RL. 2003. Visual Ecology of Adult Butterflies. p. 9-25. *En: Boggs CL, Watt WB, Ehrlich PR. Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. The University of Chicago Press. Chicago, 739 p.
82. Saunders AJ, Montgomery JC. 1985. Field and laboratory studies of the feeding behaviour of the piper *Hyporhamphus ihi* with reference to the role of the lateral line in feeding. *Proceedings of the Royal Society London B*, 224: 209-221. *En: Pankhurst NW. 1989. The relationship of ocular morphology to feeding modes activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. Environmental biology of fishes*, 26: 201-211.
83. Sandström A. 1999. Visual ecology of fish – a review with special reference to percids. *Fiskeriverket rapport, Öregrund, Suecia*, p. 45-80.
84. Silberglied RE, Aiello A, Windsor DM. 1980. Disruptive Coloration in Butterflies: Lack of Support in *Anartia Fatima*. *Science New Series*, 209(4456): 617-619.
85. Smith AC, Buchanan-Smith HM, SurrIDGE AK, Osorio D, Mundy NI. 2003. The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus spp.*). *The Journal of Experimental Biology*, 206: 3159-3165.
86. Smith CUM. 2008. *Biology of Sensory Systems*. Second Edition. Wiley-Blackwell Aston University, Birmingham, p. 253-314.
87. Simoncelli EP, Olshausen BA. 2001. Natural image statistics and neural representation. *Annual Review of Neuroscience*, 24: 1193-1216.
88. Sivak JG, Luer CA. 1991. Optical development of the ocular lens of an elasmobranch. *Raja elantera*. *Vision Research*, 31: 373-382.
89. Sparks DL. 2005. An argument for using ethologically "natural" behaviours as estimates of unobservable sensory processes. Focus on "Sound localization performance in the cat: The effects of restraining the head". *Journal Neurophysiology*, 93: 1136-1137.
90. Stuart-F D, Moussalli A, Whiting MJ, 2007. Natural Selection on Social Signals: Signal Efficacy and the Evolution of Chameleon Display Coloration. *American Naturalist*, 170(6): 916-930.
91. Swift TJ, Perez-Losada J, Schladow SG, Reuter JE, Jassby AD, Goldman CR. 2006. Water clarity modeling in Lake Tahoe: Linking suspended matter characteristics to Secchi depth. *Aquatic Science*, 68: 1-15.
92. Tapas C, Josobanta B. 2002. Retinal cytoarchitecture in some mountain stream teleosts of India. *Environmental Biology of Fishes*, 63: 435-449.
93. Thompson E. 1995. *Colour Vision: A study in Cognitive Science and the Philosophy of Perception*. Routledge Press, London, p. 168-212.
94. Tovar MO, Contreras LF, Caldas ML, Rodríguez D, Hurtado H. 2008. Comparación Histológica Y Morfométrica Entre el ojo de *Eremophilus mutissi* (Trichomycteridae) Y El De *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae). *Acta biologica Colombiana*, 13: 75-90.

95. Tovar MO, Obando MJ, Gómez E, Caldas ML y Hurtado H. Histología y morfometría del pez dulceacuícola *Paracheirodon axelrodi* (Characiformes: Characidae). *Revista de Biología Tropical*, en prensa.
96. Transley K. 1965. Vision in vertebrates. Chapman & Hall. Londres, p. 100-107.
97. Virsu V, Hari R. 1996. Cortical Magnification, Scale Invariance and Visual Ecology. *Vision Research*, 36(18): 2971-2977.
98. Wagner HJ. 1990. Retinal structure of fishes. *En: Bowmaker JK, Douglas RH, Djamgoz MBA (Eds.). The Visual System of fish*. Chapman & Hall, Springer Velag, Nueva York, Estados Unidos, p. 81-108.
99. Walls GL. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Hafner, Nueva York, Estados Unidos, 785 p.
100. Warrant EJ, McIntyre PD. 1992. The trade-off between resolution and sensitivity in compound eyes. *En: Pinter R, Nabet B (Ed). Nonlinear Vision*. Boca Raton: CRC Press, p. 391-421.
101. Warrant E, Nilsson DE. 2006. *Invertebrate visión*. Cambridge University Press. Estados Unidos. 547 p.
102. Westheimer G. 2008. *The Visual System and Its Stimuli*. Elsevier Inc. University of California, Berkeley, Estados Unidos, p. 1-7.
103. Wittenberg J, Haedrich RL. 1974. The choroid rete mirabile of the fish eye II. Distribution and relation to the pseudobranch and to the swimbladder rete mirabile. *The Biological Bulletin*, 146: 137-156.
104. Wittenberg J, Wittenberg BA. 1974. The choroid rete mirabile of the fish eye I. Oxygen Secretion and structure: comparison with the swimbladder rete mirabile. *The Biological Bulletin*, 146: 116-136.
105. Whitteridge D. 1973. Projection of optic pathways to the visual cortex. p. 247-268. *En: Jung R (Ed.). Visual centers in the brain. Handbook of sensory physiology*. VII/3B. Berlin Springer. *En: Virsu V, Hari R. 1996. Cortical Magnification, Scale Invariance and Visual Ecology. Vision Res*, 36(18): 2971-2977.
106. Zanuy J, Carrillo M. 1990. La reproducción de los teleósteos y su aplicación en la acuicultura. INRA, Paris, p. 1-131.
107. Zeil J, Nalbach G, Nalbach H-O. 1986. Eyes, eye stalks and the visual world of semi-terrestrial crabs. *Journal Comparative Physiology A*, 159: 801- 811.
108. Zeil J, Hemmi JM. 2006. The visual ecology of fiddler crabs. *Journal Comparative Physiology A*, 192: 1-25.
109. Zhao XC, Yee RW, Norcom E, Burgess H, Avanesov AS, Barrish JP, Malicki J. 2006. The Zebrafish Cornea: Structure and Development. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 47(10): 4341-4348.