

REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FISICAS Y NATURALES

EL MUNDO SENSORIAL
DEL HOMBRE Y DE LOS ANIMALES

DISCURSO DE RECEPCION

leído por el Académico electo

Prof. Dr. D. Salustio Alvarado Fernández

el día 15 de marzo de 1972

DISCURSO DE CONTESTACION

leído por el Académico numerario

Excmo. Sr. D. Florencio Bustinza Lachiondo



MADRID

Domicilio de la Academia

Valverde, 22 - Teléfono 221 25 29

Depósito legal, M. 6.508.—1972

Discurso de recepción
del Académico electo

Excmo. Sr. D. Salustio Alvarado Fernández

*Excelentísimo señor presidente.
Excelentísimos señores académicos.
Señoras y señores:*

Quisiera disponer de una pluma brillante para poder expresar a esta ilustre Corporación, en un párrafo emotivo, cuán grande es mi agradecimiento por haberme llamado a ocupar un puesto en este estrado. Por desgracia, mis menguadas dotes literarias me impiden exteriorizar de una manera satisfactoria ese sentimiento. Tras fracasados intentos, he llegado a la triste conclusión de que para expresar mi gratitud me tengo con contentar con un sencillo «¡muchísimas gracias!». Estoy seguro de que ustedes, que han mostrado tanto benevolencia para conmigo, tendrán la amabilidad de adornar esas escuetas palabras con la elocución que yo no he sabido darles.

Sucedo en la medalla núm. 7 de esta Academia, al ilustre geólogo don Primitivo Hernández Sampelayo, que ha dejado en la Ciencia de nuestra patria numerosas pruebas de su sapiencia y de su enorme capacidad de trabajo.

Antes de dar comienzo a la lectura de mi discurso quiero dedicar un tributo de admiración y afecto a mi insigne predecesor.

Aunque madrileño de nacimiento, a Sampelayo se le podría considerar como gallego de adopción, pues desde que entró en Galicia, como ingeniero de minas, se sintió cautivado por esa región, y a su estudio consagró los mejores años de su vida y un gran número de publicaciones. Entre éstas quiero hacer una mención especial de su discurso de recepción en esta Academia, leído el 5 de diciembre de 1934, que lleva por título «Geología Gallega». Este discurso viene a ser como una síntesis de sus estudios. En sendos apartados expone la morfología, la tectónica y la minería de la región, pues su condición de ingeniero le lleva no sólo a cultivar la geología pura, sino también la aplicada. En este respecto hay que destacar la magnífica obra en tres tomos «Hierros de Galicia».

Pero no sólo de Galicia se ocupó Sampelayo. Casi se puede decir que ha realizado estudios geológicos en toda la Península y hasta en

el Norte de Africa. Así vemos en su bibliografía trabajos dedicados a los criaderos de hierro de Asturias; a los yacimientos catalanes de bauxita; a las minas de mercurio de Almadén; a los esquistos bituminosos de Ribesalbes, en la provincia de Castellón; al criadero de Moncorvo, en Portugal; a los fosfatos de Túnez, Argelia y Murcia; a la hidrología subterránea de la provincia de Alicante; a los arqueociátidos de Ifni, y a los vertebrados fósiles miocénicos; pues Sampelayo fue también un eminente paleontólogo.

La falta de tiempo me obliga a reducir esta semblanza de mi predecesor a las pocas líneas que habéis escuchado.

Pasemos, pues, a la lectura de mi discurso, que lleva por título:

«El mundo sensorial del hombre y de los animales.»

EL MUNDO SENSORIAL DEL HOMBRE Y DE LOS ANIMALES

I. RELACIONES ENTRE LOS ESTIMULOS Y LAS SENSACIONES

El conocimiento del mundo que nos rodea y del que formamos parte, por medio de los órganos de los sentidos, plantea una serie de graves problemas de extraordinaria complejidad. Problemas anatómicos, físicos, químicos, fisiológicos, psicológicos y filosóficos. Dicho está que no tengo la osadía de pretender resolverlos.

El principal problema fisiológico y psicológico que presenta el conocimiento del mundo por medio de los órganos de los sentidos, es la misteriosa aparición del fenómeno de la sensación, que, como se sabe, es el acto elemental de la conciencia.

El aspecto psicológico del problema es, por el momento, al menos, imposible no ya de resolver, sino incluso de plantear. En cambio, de los procesos fisiológicos y del sustrato anatómico en que dichos procesos se verifican, tenemos ya una gran cantidad de datos. Pero, por desgracia, esos datos no nos acercan gran cosa a la resolución del problema. El estudio de los procesos fisiológicos de la sensibilidad nos lleva a la conclusión a que había llegado hace más de cien años una de las mentes más considerable de todos los tiempos, el gran físico y fisiólogo HERMANN VON HELMHOLTZ. Esa conclusión es la siguiente: los órganos de los sentidos no nos pueden dar un «retrato» del mundo que nos rodea. Nos proporcionan tan sólo «signos», con los cuales nosotros construimos una imagen coherente, pero más o menos incompleta y más o menos falsa del mundo real.

Los estímulos del medio, cuando impresionan los órganos sensoriales, no producen de buenas a primeras las sensaciones. Determinan tan sólo un fenómeno fisiológico, llamado *excitación*, cuyo rasgo más importante es la aparición de un estado de electronegatividad, llamado *potencial de acción*, que puede registrarse mediante galvanómetros extraordinariamente sensibles; por ejemplo, los oscilógrafos. Este estado de electronegatividad se propaga por el correspondiente nervio sensitivo hasta el sistema nervioso central. Esto es lo que se llamó antaño «corriente nerviosa» y hoy se llama *impulso nervioso*. El oscilógrafo permite seguir el curso del impulso nervioso registrando el paso de la onda de negatividad a lo largo de las fibras del nervio sensitivo. En la figu-

ra 1 (página 18) puede verse el aspecto que tienen los oscilogramas. Las «puntas» que le caracterizan llamadas *espigas* (en inglés «spikes») representan los potenciales de acción. En esta forma envían los órganos sensoriales al centro nervioso el llamado *mensaje sensorial* que contiene la información sobre el acontecimiento estimular.

En el sistema nervioso central los mensajes sensoriales son «elaborados» y, eventualmente, transmitidos a diferentes centros. En la mayoría de los casos, la elaboración final de los impulsos centrípetos determina la creación de otros impulsos que se propagan centrífugamente, por los llamados *nervios efectores*, a los órganos encargados de dar la respuesta del organismo a las impresiones recibidas. Como es sabido, estos actos involuntarios (y generalmente inconscientes) se llaman *actos reflejos*. Mas los órganos de los sentidos propiamente dichos están relacionados, dentro del sistema nervioso central, con los *centros sensoriales primarios* de la corteza cerebral y, cuando los impulsos originados en los receptores llegan a esos centros, determinan sensaciones.

Nuestras sensaciones son sumamente variadas. Un gran número de palabras de todos los idiomas designan sensaciones, por ejemplo, azul, verde, rojo, frío, caliente, dulce, salado, etc., etc. Todas estas sensaciones son sustancialmente diferentes. Pero es fácil notar que aquellas sensaciones que tienen su origen en el mismo órgano sensorial son, por decirlo así, parientes. En 1879, el gran HELMHOLTZ dio el nombre de *modalidades sensoriales* a las categorías de sensaciones características de los diferentes órganos sensoriales. Y designó con el nombre de *cuantidades sensoriales* a las sensaciones diferentes producidas por la estimulación de un mismo órgano sensorial. Así, las sensaciones rojo, verde, amarillo, blanco, etc., son de diferente cualidad, pero pertenecen a la misma modalidad (sensaciones ópticas). Lo mismo puede decirse de las sensaciones amargo, dulce, salado y agrio. Son cualitativamente diferentes, pero pertenecen a la modalidad gustativa o sávida.

Tan maravilloso como el fenómeno de la sensación, que se produce en lo recóndito del cerebro, es el fenómeno de su localización en sitios determinados de la periferia del cuerpo, y el de su proyección al mundo exterior. La sensación amargo la localizamos en la lengua; el frío que sentimos al tocar un trozo de hielo, lo localizamos en la mano. Pero el tañido de una campana, o el fulgor de un relámpago, los proyectamos al espacio, más o menos lejos de nuestro cuerpo.

Es el fenómeno de la localización y de la proyección de las sensaciones el que permite al hombre y a los animales el tener un cierto conocimiento del mundo en que viven. Empieza ese conocimiento desde el momento mismo del nacimiento, y todos estamos conformes en que el cielo es azul; los prados, verdes; roja, la sangre y la amapola; blanca, la nieve y la azucena; negro, el carbón; dulce, el azúcar, y maloliente, la carne putrefacta.

Pero, ¿hasta qué punto el mundo creado por nuestras sensaciones es concordante con el mundo «real»? ¿Hasta qué punto las sensaciones que se presentan en nuestra conciencia son la manifestación fidedigna de atributos inherentes a los agentes del mundo exterior? La amapola, ¿es verdaderamente roja, como nosotros la vemos? ¿Es roja también para la abeja que la visita? He aquí unas preguntas cuyas contestaciones sólo pueden emitirse después de un detenido análisis de los fenómenos sensoriales.

Este análisis supone la consideración de una serie de fenómenos fisiológicos, a saber: 1.º Establecer la relación existente entre los órganos sensoriales y los agentes estimulares que les afectan. 2.º Establecer en qué consiste el fenómeno de la excitación. 3.º Desentrañar el mensaje sensorial. 4.º Descubrir las relaciones morfológicas y fisiológicas que se establecen entre las células en que se verifican los fenómenos de la sensibilidad. 5.º Finalmente, establecer el significado (objetivo o subjetivo) de las sensaciones que se originan.

II. RELACIONES ENTRE LOS ORGANOS DE LOS SENTIDOS Y LOS AGENTES ESTIMULARES

La simple observación vulgar indica que cada órgano sensorial está organizado para recibir o dejarse impresionar por una determinada modalidad de estímulo. El ojo —la retina— se impresiona por las radiaciones luminosas; el oído —el órgano de Corti— por las ondas sonoras; la membrana pituitaria, por ciertas sustancias volatilizadas; etc., etc. Este hecho fue expresado por el gran fisiólogo alemán JOHANNES MÜLLER, diciendo que cada órgano sensorial tiene una disposición específica para ser impresionado por un *estímulo adecuado*.

Pero, además de esta excitabilidad polarizada, los órganos de los sentidos conservan una excitabilidad general, en virtud de la cual pueden ser excitados por *estímulos inadecuados*, es decir, por estímulos para los cuales no tienen organización idónea. Lo sorprendente, en este caso, es que los estímulos inadecuados no determinan en el sensorio las sensaciones correspondientes a ellos, sino sensaciones semejantes a las que se producirían si el órgano en cuestión hubiera sido estimulado por el estímulo adecuado. Así, por ejemplo, la excitación de la retina por la presión determina los llamados *fosfenos*, o sea, ráfagas luminosas; la presión producida en el oído por flemas catarrales o por un golpe, o por estimulación mecánica del conducto auditivo externo, ocasiona zumbidos; los puntos de frío, estimulados con una punta metálica calentada a más de 45°, nos produce una sensación de frío (frío paradógico); la excitación mecánica de la punta de la lengua produce un sabor ligeramente agrio.

He aquí dos sencillos experimentos bien demostrativos. Si, teniendo cerrados los ojos, presionamos con la yema del dedo meñique sobre la región nasal del párpado superior de un ojo, se verá aparecer en el ángulo temporal del mismo ojo un círculo luminoso. Si tocamos ligeramente la punta de la lengua con la punta de un dedo notaremos un sabor ligeramente agrio, como si la hubiéramos tocado con un pincelito mojado en zumo de limón.

Estas observaciones condujeron a JOHANNES MÜLLER (1834) a enunciar su famosa *ley de la especificidad de los sentidos*, que puede formularse diciendo que cuando se estimula un órgano sensorial por un estímulo cualquiera, adecuado o inadecuado, se produce en el sensorio una sensación de la modalidad característica del órgano estimulado.

La aplicación de los estímulos eléctricos ha dado a la ley de JOHANNES MÜLLER un sólido punto de apoyo. Nosotros no tenemos ningún órgano específico para detectar la energía eléctrica. Por tanto, la energía eléctrica no puede provocar en nosotros una sensación especial. Pero esta forma de la energía puede actuar como estímulo inadecuado en todos los órganos sensoriales. Pues bien, cuando se estimula el ojo por una débil descarga eléctrica, se provoca un fosfeno; si se estimula el oído se obtiene una sensación acústica; si la piel, sentimos como un pinchazo (si se trata de un choque de inducción) o un cosquilleo (si se trata de una corriente alterna); si la lengua, percibimos, además del cosquilleo producido por la estimulación de los órganos táctiles de la mucosa lingual, una sensación sávida.

Como vemos, las sensaciones no dependen realmente de la índole de los agentes estimulares que las originan, sino de las propiedades de los órganos sensoriales. Entonces, éstos pueden definirse como dispositivos orgánicos, cuya activación desencadena una determinada modalidad de sensaciones.

Ahora bien, como las sensaciones se producen en los centros sensoriales primarios de la corteza cerebral, es evidente que, desde el punto de vista fisiológico, un órgano sensorial no es sólo el «receptor» de los estímulos adecuados —el órgano sensorial anatómico—, sino que forman parte de él la vía conductora centripeta, y el centro nervioso en el cual la excitación origina la sensación —el «centro sensorial»—. Y es la naturaleza del centro sensorial la que da a los órganos de los sentidos su especificidad. El receptor no hace otra cosa que transformar los estímulos que recibe en impulsos nerviosos. Estos tienen todos la misma naturaleza fisicoquímica, es decir, carecen de especificidad. En este respecto, la relación de los estímulos con las excitaciones respectivas es nula. Esto se ve muy bien en los estímulos térmicos. No puede caber duda de que no es calor ni frío lo que se propaga por los nervios sensitivos desde los puntos de calor y de frío de la piel hasta los centros cerebrales en los que se producen las sensaciones térmicas correspon-

dientes. Tampoco es luz lo que corre por el nervio óptico, etc., etc. Sólo al llegar al sensorio adquieren los impulsos nerviosos rasgos diferenciales y se manifiestan en las distintas modalidades y cualidades sensoriales conocidas.

El gran fisiólogo ruso PAULOW denominó «anализador» al conjunto orgánico formado por un receptor de estímulos, el nervio sensitivo correspondiente y el centro sensorial de la corteza cerebral en el que se originan las sensaciones.

La relación existente entre el componente inicial y el componente final de un analizador ha sido puesta de relieve por el fisiólogo alemán DU BOIS REYMOND de la siguiente manera: Si se consiguiera conectar el nervio acústico con el centro visual, y el nervio óptico con el centro auditivo, oiríamos los relámpagos y veríamos los truenos.

Así pues, la relación del mundo de las sensaciones que puebla nuestra mente, con el mundo de agentes estimulares que pueblan el mundo real, es demasiado alambicada para que podamos considerar al mundo sensorial como una réplica fidedigna del mundo físico.

Sin embargo, en el proceso de la evolución del reino animal los fenómenos adaptativos han ido modelando los órganos sensoriales de tal manera que éstos resultan organizados para detectar tan sólo una única categoría de estímulos y para enviar al centro sensorial un mensaje explicativo. Entonces hay una cierta congruencia entre los estímulos y las sensaciones, siendo este hecho la base sobre que descansa el conocimiento de la realidad.

Mas el problema que nos hemos planteado no queda resuelto con este aserto. Podemos seguir preguntándonos si las sensaciones son realmente la expresión de los estímulos, o si no son otra cosa que fenómenos subjetivos y, por tanto, diferentes en los distintos animales.

En todo caso hay que resaltar el hecho de que la especificidad de los órganos de los sentidos ha planteado a los animales un trascendental problema, a saber, el de elegir el estímulo adecuado y excluir los inadecuados. Veamos de qué manera se ha conseguido resolver el problema.

La manera más eficaz que tienen las células sensoriales para seleccionar un determinado tipo de estímulo es rebajando el umbral estimular para el mismo, es decir, aumentando su excitabilidad para dicho estímulo. Un órgano táctil no puede ser igualmente excitable por el calor que por la presión. Si así fuera, el animal no podría distinguir el contacto mecánico de un cuerpo sólido de la aplicación de una temperatura elevada. A la cabeza de esta forma de electividad están las células visuales. Los bastones de nuestra retina, gracias al pigmento fotosensible que llevan, la rodopsina o púrpura visual, han llegado al máximo teórico de la excitabilidad lumínica. SELIG HECHT y sus colaboradores han demostrado, en 1942, que dichos receptores, especializados para la visión

crepuscular y nocturna (lo que se llama *visión escotópica*), son capaces de impresionarse por un cuanto de luz. También las células olfatorias de determinados animales macrosmáticos han logrado grados de excitabilidad asombrosos para determinadas substancias que tienen para ellos gran importancia biológica.

Esta forma de elegir el estímulo adecuado podemos calificarla de lógica, pues la excitación de las células receptoras se realiza por el propio agente estimular. Que la luz excite las células visuales; que los contactos exciten los corpúsculos táctiles; que el flujo térmico excite los corpúsculos de KRAUSE o los de RUFFINI, parece cosa natural.

Pero hay agentes que son inoperantes para las células sensoriales, ya por su naturaleza (por ejemplo, la gravedad o la aceleración), ya por su débil energía (por ejemplo, las ondas sonoras). Si esos agentes son capaces de estimular a determinados receptores, ello se debe a ciertos mecanismos mediante los cuales dichos agentes se hacen operantes.

Los órganos barorreceptores o georreceptores (estaticistas) se componen, como se sabe, de células táctiles sobre las cuales gravita el estatolito. Gracias a la pesantez de esa masa, la fuerza de la gravedad se transforma en presión, y las células táctiles de las manchas estáticas resultan así, indirectamente, sensibles a la fuerza gravitatoria.

Cosa parecida ocurre en el receptor acústico. Las células auditivas, que son, simplemente, células táctiles, yacen sobre la membrana basilar de la cóclea, que vibra por la acción de las ondas sonoras. De esta manera esas células son estimuladas mediante contactos con la membrana tectoria.

La sensibilidad de las células táctiles de las crestas dinámicas de los canales semicirculares para las aceleraciones se logra mediante un curioso fenómeno transformador, puesto en claro por MACH y BREUER. Dicho mecanismo no es otro que la gran inercia que, como todos los líquidos, tiene la endolinfa. El más insignificante cambio de velocidad que experimente la cabeza, repercute en la endolinfa exactamente igual a como repercute en un plato de sopa el más insignificante movimiento de la mesa. Y son los movimientos inerciales de la endolinfa, en los canales semicirculares, los que actúan como estímulo en las crestas dinámicas, moviendo las colas de las cúpulas terminales. Particularmente eficaces son los movimientos de tipo rotatorio de la cabeza. Por ejemplo, el determinado por la caída hacia adelante a consecuencia de un tropezón, o el ocasionado cuando, yendo en automóvil, éste toma una curva con cierta velocidad.

En el sentido del tacto se utiliza en muchos casos el principio de la transformación. Ciertos pelos de los mamíferos (los de nuestras pestañas, los de los bigotes de los gatos, focas, etc., los ochenta pelos que poseen las ballenas en su desnudo cuerpo, etc., etc.), están destinados a la sensibilidad táctil. En realidad todos los pelos tienen el papel de

órganos táctiles mediante el mecanismo de la transformación. El bulbo piloso está rodeado de una rica arborización sensitiva que se impresionada cuando el pelo es movido. Por su forma de inserción, cada pelo es una palanca de primer género de brazos muy desiguales, siendo la raíz el brazo corto, correspondiente a la resistencia. Gracias a esto el más insignificante roce en la punta del pelo puede ejercer una acción estimular intensa sobre las terminaciones nerviosas del folículo piloso.

Como vemos, en todos los casos en que se hace uso del principio de la transformación, las excitaciones sensoriales no tienen nada que ver, ni cualitativa ni cuantitativamente, con el agente estimular.

La elección del estímulo adecuado queda, en muchos casos, asegurada por el hecho de que la estructura del receptor es tal que hace imposible que le afecten los estímulos inadecuados. Este tipo de órganos sensoriales se denomina *topoelectivo*. Las células sensoriales de esta clase de receptores son excitables por varias clases de estímulos. Pero, debido a la estructura del receptor, sólo pueden ser impresionadas por un estímulo determinado. Ejemplo: las células de los tres receptores sensoriales del oído interno: manchas estáticas, crestas dinámicas y órgano de Corti. Todas ellas son verdaderas células táctiles, pero sólo pueden ser estimuladas, respectivamente, por la gravedad, la aceleración y las ondas sonoras. Su posición recóndita en el laberinto membranoso, incluido en el hueso petroso, excluye el que pueda estimularlas ningún otro agente estimular que el adecuado.

III. EL MUNDO FISICO Y EL MUNDO DE LOS SENTIDOS

Pasemos ahora a comparar el mundo físico u objetivo con el mundo sensorial o subjetivo. Una enorme diferencia existe entre ambos. El conocimiento que actualmente tenemos del mundo físico es un producto de la investigación científica de la Edad Moderna. La descripción de ese mundo se hace en el lenguaje de las Matemáticas. Si le queremos llamar *mundo real* o *mundo objetivo* debemos afirmar que ese mundo es desconocido del *hombre natural*, es decir, del hombre enciclopédicamente ignorante. Este no conoce otra realidad que la que le ofrecen sus órganos sensoriales. Es el *mundo de los sentidos*.

El conocimiento natural (puramente sensorial) del mundo físico ofrece tres particularidades interesantísimas: 1.^a Está limitado, o por mejor decir *minimizado*, por lo fragmentario de la información que de él nos proporcionan las impresiones recogidas por nuestros órganos de los sentidos. 2.^a Está *deformado* por vicios constitucionales más o menos graves que taran a nuestros analizadores. 3.^a Está *modificado* o, dicho con mayor propiedad, *mixtificado* por la índole, enteramente subjetiva, de las sensaciones que se presentan en los centros senso-

riales de nuestra corteza cerebral. Y, cosa verdaderamente asombrosa e inesperada, las sensaciones *enriquecen* al mundo físico dotándole de cualidades que en él no existen en absoluto, por ejemplo, esas maravillas de los colores y de los tonos musicales.

Estos asertos son, naturalmente, válidos para todos los animales dotados de actividad psíquica, que, según toda verosimilitud, son muy numerosos.

En resumen: el mundo que nosotros y muchos animales conocemos de una manera directa, no es el mundo físico real, es decir, objetivo, sino «el mundo de los sentidos», elaborado por la mente con los *signos* que nos suministran nuestros analizadores y enriquecido con el regalo con que les obsequian ciertas sensaciones.

Dada la diversa constitución anatómica de los analizadores de los diversos animales y el distinto nivel evolutivo alcanzado por los diferentes grupos zoológicos, podemos asegurar que cada especie animal, o por decirlo más exactamente, cada grupo zoológico tiene su «mundo de los sentidos» propios, más o menos diferente del de las demás especies.

Examinaremos ahora

1. LA LIMITACION DE NUESTRO SISTEMA ANALIZADOR COMO FUENTE DE CONOCIMIENTO DE LA REALIDAD FISICA

Lo primero que llama la atención es que un crecido número de fenómenos de la Naturaleza, cuya existencia se conoce gracias a la Ciencia, no forman parte del mundo de los sentidos.

El dominio de las ondas electromagnéticas del mundo físico que llenan el Universo se extiende en serie lineal ininterrumpida, desde las larguísimas ondas hertzianas, emitidas por las estaciones radiodifusoras creadas por el hombre, y por los lejanísimos radiomanantiales descubiertos no hace mucho por los astrónomos, las cuales pueden tener más de 10 kilómetros de longitud de onda, hasta las cortísimas «ondas de los rayos Röntgen», cuya longitud de onda puede ser de sólo 0,005 nanómetro (1), las de los rayos gamma, y, sobre todo, la de los rayos cósmicos, cuya longitud de onda llega a unos 10 elevado a menos 4 nanómetros. En este inmenso campo energético, el hombre apenas puede percibir más que la estrecha zona comprendida entre 761 y cerca de 400 nm de longitud de onda, que son las llamadas ondas luminosas en razón a que en nuestro sensorio provocan las sensaciones de la modalidad sensorial de ese nombre. Poco más o menos la misma limitación se presenta en los animales dotados de sensibilidad óptica. En algunos de ellos, por ejemplo, en la abeja, la primera región de las radiaciones

(1) nm (nanómetro = 10^{-9} metros = m μ (milimicra)).

ultravioleta (de 400 a 300 nm) tiene carácter lumínico, mientras la región correspondiente a nuestro color rojo no es percibida.

Con relación a los seres vivientes, el espectro de las ondas electromagnéticas se reparte en tres dominios de distinta significación, a saber: ondas cortas (de menos de 400 nm de longitud), ondas luminosas (de 400 a 760 nm) y ondas largas de más de 760 nm). Las ondas cortas (rayos ultravioleta extremos, rayos X, rayos gamma y rayos cósmicos) tienen un nivel de energía tal alto que ejerce un efecto destructivo sobre las complejas macromoléculas que forman los compuestos nobles del protoplasma (proteínas y ácidos nucleicos). Sabido es que esas «radiaciones penetrantes» son las responsables de casi todas las mutaciones. Afortunadamente, la envuelta atmosférica evita la llegada masiva de esas radiaciones a la biosfera.

Al revés que esas radiaciones, las de onda más larga —rayos infrarrojos y toda la colección de las ondas hertzianas, desde las del radar, superiores al milímetro, las de la televisión, cercanas al metro, las de las emisoras de onda corta, de alrededor de 10 metros, y las de onda larga, del orden del kilómetro—, tienen un nivel energético demasiado bajo para producir efectos químicos y estimulares significativos en los seres vivientes. No debamos lamentarnos de eso, sino al contrario, debemos alegrarnos muchísimo. ¿No es una suerte inmensa no poder percibir la algarabía de ondas de radio y televisión que en todo momento llenan el aire?

En menor escala que en las ondas electromagnéticas, se repite la limitación sensorial en el campo de las ondas longitudinales de los medios ponderables. Percibimos nosotros como *ondas sonoras*, sólo las de frecuencias comprendidas entre 16 y 20.000 ciclos por segundo, como máximo. Para muchas personas, sus límites son mucho más estrictos, sobre todo el máximo, que, con frecuencia, se queda en 10.000 ciclos y aún en menos.

Mientras ningún animal puede percibir radiaciones sensiblemente mayores o menores que el hombre, la capacidad acústica de muchos mamíferos es bastante mayor que la nuestra; por ejemplo, el perro y el murciélago. Sabido es que se construyen silbatos silenciosos para llamar a los perros. Se trata de silbatos que dan un tono demasiado agudo para ser oído por el hombre, pero que es perfectamente audible por el fino oído del perro. En cuanto a los murciélagos, sabido es que esos animales se guían en sus vuelos nocturnos por una especie de radar acústico (*sonar*). Emiten unos sonidos altísimos (ultrasonidos) de hasta 150.000 vibraciones por segundo, y las ondas sonoras correspondientes, reflejadas en los obstáculos, las recogen con sus grandes pabellones auditivos. Ello les permite localizar en el espacio los obstáculos y sus presas, que son insectos voladores.

En cambio, para la mayoría de los animales inferiores, el mundo

es completamente tácito, pues la mayoría de esos seres carecen en absoluto de órganos auditivos. Sin embargo, gracias al reciente empleo de micrófonos, se ha descubierto que muchos animales que hasta hace poco se tenían por sordos y mudos, son capaces de emitir y detectar ultrasonidos a la manera de los murciélagos. La fisiología comparada ha deparado curiosas sorpresas de todo género. He aquí un bonito ejemplo. Algunas mariposas nocturnas de las familias Noctuidas, Geométridas y Arctiidas, poseen dos tipos de audición. Uno lo utilizan para el encuentro conyugal, la llamada de los sexos. El otro les sirve sólo para detectar los ultrachillidos de sus enemigos, los murciélagos. Cuando la mariposa recibe un estímulo acústico de ese tipo, pliega las alas súbitamente y se desploma al suelo librándose de ser apresado por la boca del murciélago.

El sentido del olfato, como fuente de información del mundo que nos rodea, no tiene apenas interés para el hombre y para los monos, que son animales microsmáticos. No ocurre lo mismo para los animales macrosmáticos, cuya sensibilidad olfatoria causa justamente nuestro asombro. Entre estos animales el mejor estudiado es el perro. El mundo visual del perro deja bastante de desear, pues su vista adolece de considerables deficiencias. Si el perro conoce a sus amos no es por la vista, sino por el oído y, sobre todo, por el olfato. El olfato es verdaderamente el sentido informativo de los animales macrosmáticos. No cabe duda que el perro tiene del mundo un conocimiento eminentemente olfativo del que nosotros no podemos formarnos idea.

Los fenómenos magnéticos, tan importantes en la física del Globo y en la astrofísica, tiene poquísima importancia en la vida de los seres vivientes. Se ha supuesto que las respuestas magnéticas están muy extendidas en el reino animal y hasta hay quien supone que todos los organismos pueden ser influidos por campos magnéticos. Pero los hechos descritos son tan pobres que no merece la pena que les dediquemos ni un reglón más.

Como vemos, el «mundo de los sentidos» del hombre y de los animales no es más que una parte, sin duda pequeña, del mundo físico. De éste, no obstante, ha adquirido el hombre un conocimiento supra-sensorial gracias a la inteligencia, que le ha permitido, por un lado, ampliar la capacidad discriminatoria de sus órganos sensoriales mediante instrumentos, tales como el microscopio, el telescopio, el espectroscopio, el micrófono, la fotografía con radiaciones ultravioleta o infrarrojas, o con los rayos X; etc., etc. Por otro lado, le ha permitido transformar agentes físicamente indetectables, en otros detectables, como, por ejemplo, las ondas hertzianas transformadas en ondas sonoras (radio) o en ondas luminosas (televisión). Pero, sobre todo, la inteligencia es capaz de suplir el déficit sensorial de una manera asombrosa.

2. LOS MENSAJES SENSORIALES

Puesto que, 1.º los estímulos que afectan a los receptores pueden tener diferentes intensidades, y (en ciertos receptores) diferentes cualidades; 2.º los impulsos nerviosos que corren centripetamente por los nervios sensitivos tienen todos la misma naturaleza fisicoquímica (son impulsos eléctricos); y 3.º en los centros sensoriales primarios se originan sensaciones de intensidad y cualidad congruentes con la intensidad y cualidad del estímulo, resulta evidente que los receptores envían a los centros analizadores *mensajes codificados* (o *cifrados*), esto es, mensajes escritos en una clave cuyos signos tienen que estar formados con las únicas señales que las fibras nerviosas pueden transmitir, a saber: los potenciales de acción que, en los registros oscilográficos, están representados por las «puntas» o «espigas» que caracterizan los oscilogramas.

Entonces resulta también evidente que los órganos sensoriales son estructuras que tienen estas dos misiones: a) dejarse impresionar por sus estímulos adecuados, y b) elaborar un mensaje cifrado que el nervio sensitivo (las cifras del nervio sensitivo) se encarga de conducir al centro sensorial. Por su parte, los centros sensoriales primarios son unas estructuras capaces de descifrar los mensajes sensoriales codificados.

De los procesos codificador y descodificador se sabe aún muy poco. Pero del mensaje sensorial que fluye por las fibras de los nervios sensitivos se tiene un conocimiento bastante satisfactorio.

El lenguaje en que están escritos los mensajes sensoriales está determinado por una propiedad general de los fenómenos de sensibilidad, a saber: que durante el breve período que dura el paso del potencial de acción por un segmento de una fibra nerviosa, esta es inexcitable, sea cual fuere la intensidad del estímulo. Este estado de inexcitabilidad, subsidiario del de electronegatividad, es común a todas las estructuras excitables y se conoce con el nombre de *estado refractario*. El del corazón es tan largo como la sístole ventricular, siendo ello la causa del carácter rítmico de la actividad cardíaca.

En las fibras nerviosas el estado refractario es más o menos breve. En una milésima de segundo los axones de más rápida conducción de la onda de electronegatividad recobran por completo su excitabilidad. Por tanto, teóricamente, un nervio es capaz de propagar mil impulsos por segundo. Normalmente, sin embargo, sólo propagan unos pocos centenares de ellos (100-150, las fibras motoras de los nervios raquídeos; 300-400, las fibras sensitivas de los mismos).

La existencia del período refractario tiene una consecuencia trascendental, a saber: que las estimulaciones sostenidas, por ejemplo, la luz que ilumina durante un cierto tiempo la retina; la presión ejercida por un objeto sobre la piel; la presión de la sangre sobre los presorrecepto-

res del seno carotídeo; el calor, o el frío, originan unas excitaciones que son propagadas por los nervios sensitivos en forma de *series rítmicas de impulsos nerviosos* que pueden registrarse por los correspondientes potenciales de acción, es decir, por las «puntas» o «espigas» del oscilograma correspondiente (fig. 1).

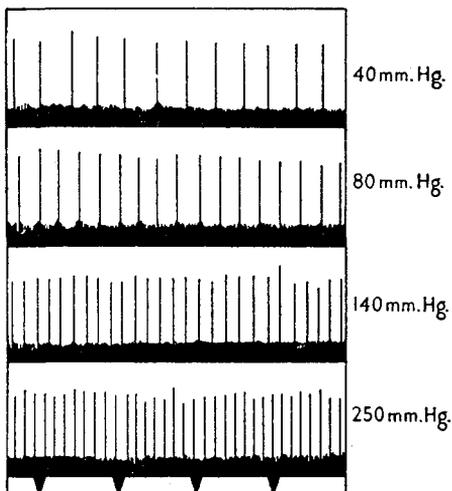


Fig. 1. La acción del aumento de la intensidad estimular sobre la frecuencia del potencial de acción.

Descargas de una fibra nerviosa del nervio del seno carotídeo estimulada por presiones sanguíneas de distinta intensidad: 40, 80, 140 y 250 mm de mercurio. La frecuencia de las descargas varía proporcionalmente a la presión, pero la intensidad de ella es constante. Las cuatro puntas de abajo marcan el tiempo en quintos de segundo. (Según BRONK y STELLA, 1935, en E. GEOFFREY WALSH, 1964.)

Respondiendo las fibras nerviosas a la *ley del todo o nada*, la magnitud del potencial de acción desencadenado en una fibra nerviosa por un estímulo, es independiente de la magnitud de éste. Un estímulo subumbrálico no desencadena el potencial de acción. Si es umbrálico o mayor origina un potencial de acción (una «espiga») de la máxima magnitud. Por tanto, la distinta intensidad de los estímulos eficientes no repercutirá en la magnitud de los impulsos descargados por los receptores (la altura de las «espigas»), sino que sólo pueden influir en el número y frecuencia (ritmo) de las mismas. Todo esto se ve muy bien en la figura adjunta, en la cual hay cuatro registros oscilográficos de los potenciales de acción («espigas») originados en un mismo axón del nervio del seno carotídeo, estimulado por cuatro intensidades diferentes de la presión arterial.

De los hechos que acabamos de exponer se infiere uno de los rasgos más característicos del funcionamiento de los receptores sensoriales: *Los receptores transforman las estimulaciones que reciben en excitaciones periódicas.*

Comprenderemos ahora muy bien cuán luminoso es, para la comprensión de los «mensajes sensoriales», el concepto de «analizador» ela-

borado por PAULOW. El centro sensorial de un analizador se puede considerar como un instrumento destinado a transcribir en un lenguaje abierto —las sensaciones— los mensajes que recibe escritos por el receptor en el lenguaje cifrado de los potenciales de acción (las «espigas» de los oscilogramas).

Este lenguaje es, probablemente, el más sencillo que cabe imaginar. En el «alfabeto genético» se emplean los cuatro símbolos de las bases púricas y pirimidínicas de los ácidos nucleicos. En el alfabeto Morse se emplean dos signos: el punto y la raya (más los espacios de separación). En el «alfabeto nervioso» sólo se emplea uno: la «espiga» o potencial de acción (más las pausas intermedias, de duración variable). Se explica, pues, que los mensajes nerviosos sólo pueda diferenciarse unos de otros por el número de «espigas» y por la frecuencia (ritmo) de las mismas (fig. 1).

La «lectura» de las «frases» criptografiadas en el «lenguaje de las espigas» constituye, quizá, el enigma más misterioso del mundo de los seres vivientes. Eso de que una serie de «espigas» origine en un centro primario de la corteza cerebral la sensación de rojo, en otro la de dulce, en un tercero la de frío, etc., etc., es absolutamente incomprensible.

No menos misterioso que el desciframiento del mensaje sensorial por los centros sensoriales primarios de la corteza cerebral es el cifrado de las impresiones estimulares por los órganos receptores.

El descubrimiento trascendental del carácter rítmico de los mensajes nerviosos y sus propiedades se debe a ADRIAN y ZOTTERMAN (1928). Estos fisiólogos deshilaron el nervio motor de un pequeño músculo torácico de la rana, llamado esternocutáneo, hasta aislar unidades fisiológicas que tenían varias neuronas eferentes (motoras), pero sólo una única neurona aferente (sensitiva). En este preparado pudieron comprobar que había una relación entre el estiramiento muscular (que es el estímulo adecuado de los receptores de tensión de los husos musculares existentes en los músculos) y la frecuencia de los potenciales de acción de las fibras nerviosas aferentes. Si se registra el potencial de acción de una única fibra nerviosa aferente, se comprueba que el reforzamiento de la estimulación no origina un aumento de la altura del potencial de acción, es decir, de la altura de las «espigas», sino un aumento de la frecuencia de las mismas.

Mensaje sencillos del nervio óptico.—El primer registro de la actividad de una única fibra del nervio óptico de un vertebrado fue logrado por H. K. HARTLINE en 1938. Bajo el microscopio liberó una sola fibra de la superficie de la retina de una rana, colocó un electrodo bajo ella y luego amplificó y llevó a un osciloscopio los impulsos nerviosos que corrían por la fibra.

En primer lugar quedó confirmado un hecho de gran importancia que hacía algún tiempo se sabía: que las células ganglionares de la retina (cuyos axones son las fibras del nervio óptico) están emitiendo continuamente impulsos nerviosos autógenos con un ritmo propio (*ritmo fundamental*). El experimento consistió en estimular la retina por diferentes estímulos visuales y observar los potenciales de acción que entonces corrían por la fibra. De esta manera HARTLINE encontró tres tipos de fibras en la retina de la rana (fig. 2). Unas responden sólo a la aper-

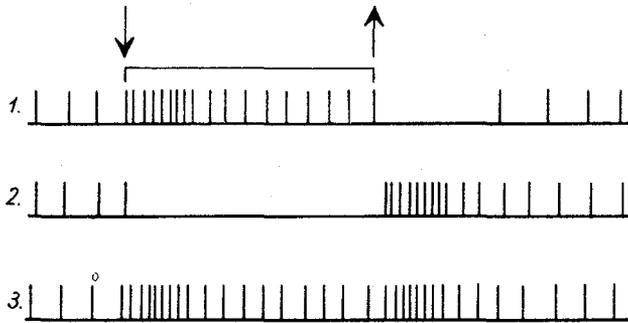


Fig. 2. Los tres tipos fisiológicos de fibras nerviosas del nervio óptico de la rana, según los experimentos de HARTLINE. (Dibujo esquemático.)

1, fibras «on». La iluminación determina un aumento del ritmo fundamental. 2, fibras «off». La iluminación inhibe la liberación de impulsos; al cesar la luz se produce un aumento de la frecuencia de los impulsos. 3, fibras «on-off». Fibras que reaccionan con un aumento de la frecuencia de los impulsos tanto al abrir como al cerrar la luz. La flecha hacia abajo indica el principio de la iluminación; la hacia arriba indica el cese de la misma.

tura de la iluminación. El las llama fibras «on» (1). La respuesta consiste en un marcado aumento del ritmo fundamental que poco a poco se atempera para dar paso a los potenciales espontáneos del ritmo fundamental. El segundo tipo, que HARTLINE llamó «off» (2), responde de la siguiente manera: al iluminarse la retina se produce una racha de es-ritmo fundamental, y al apagarse la luz, se produce una racha de espigas de corta duración, a la que sigue la serie natural de espigas de reposo. El tercer tipo, llamado «on-off» (3), es una combinación de los dos anteriores: una racha de espigas al encenderse la luz, y otra al apagarse.

Los efectos «on», «off» y «on-off» se han encontrado en todos los animales estudiados.

IV. EL PROBLEMA DE LA EXCITACION SENSORIAL

Todos los receptores tienen una función común: la generación de impulsos nerviosos que cursan centripetamente por el nervio sensitivo correspondiente. Así, impulsos nerviosos típicos son fácilmente detectables en el nervio óptico, a seguido de haber sido estimuladas por la luz las células visuales.

Problema importante es determinar de qué manera una célula receptora origina impulsos nerviosos como consecuencia de haber sido afectada por un estímulo eficiente.

ADRIAN y otros fisiólogos sugieren la idea de que la célula receptora debe, de algún modo, disminuir el potencial de reposo de la membrana de su fibra nerviosa. Es decir, debe despolarizar localmente la membrana del axón.

La existencia de potenciales locales en el ojo se conoce desde hace mucho tiempo. Un potencial de reposo de 10 a 39 milivoltios entre la parte anterior y la posterior del ojo de los vertebrados, fue descubierto en 1859 por DU BOIS REYMOND, y el aumento del mismo durante la iluminación fue descubierto por HOLMGREN en 1865. El potencial de reposo está orientado de tal manera que el extremo apical de las células receptoras es negativo respecto del extremo basal (que es el extremo anterior de las células visuales en el ojo inverso de los vertebrados).

La respuesta durante la iluminación o electroretinograma (ERG), es primeramente un aumento de la positividad del extremo basal de los receptores. En el ojo compuesto de los artrópodos y en el ojo en cámara de los cefalópodos, el signo del ERG es el inverso del de los vertebrados, es decir, la córnea acrece su negatividad respecto del fondo del ojo.

Posteriormente se señalaron potenciales similares en otros órganos sensoriales, de lo que se deduce que se trata de un fenómeno fisiológico general. Pero la relación entre esos grandes cambios eléctricos y la descarga de impulsos no era clara. Para algunos ojos sencillos, sin embargo, la polaridad de los cambios locales de potencial en los receptores es tal que parece que despolarizan las fibras nerviosas sensoriales. Esta consideración condujo a RAGNAR GRANIT a proponer para aquellos potenciales el nombre de «potenciales generadores».

La idea actual es que la estimulación de la célula receptora da origen a una sostenida despolarización local de la fibra nerviosa sensitiva, la cual, por consiguiente, genera un tren de impulsos.

Una de las primeras pruebas de la existencia de potenciales generadores, a nivel celular, fue obtenida por HARTLINE en 1935 en el ojo compuesto del *Limulus*. Pero la prueba más inequívoca de un potencial generador fue conseguida en 1950 por BERNHARD KATZ en un receptor relativamente sencillo: el huso muscular de los vertebrados.

Cuando el músculo era estirado se registraba una pequeña despolarización duradera en la fibra nerviosa procedente del huso (fig. 3). La línea base de la señal registrada en el oscilógrafo estaba desviada hacia arriba, indicando la producción de un potencial local. Sobre ese potencial local aparecían en el óscilograma una serie de «espigas» representativas de los impulsos nerviosos. Cuanto más fuerte o más rápida era

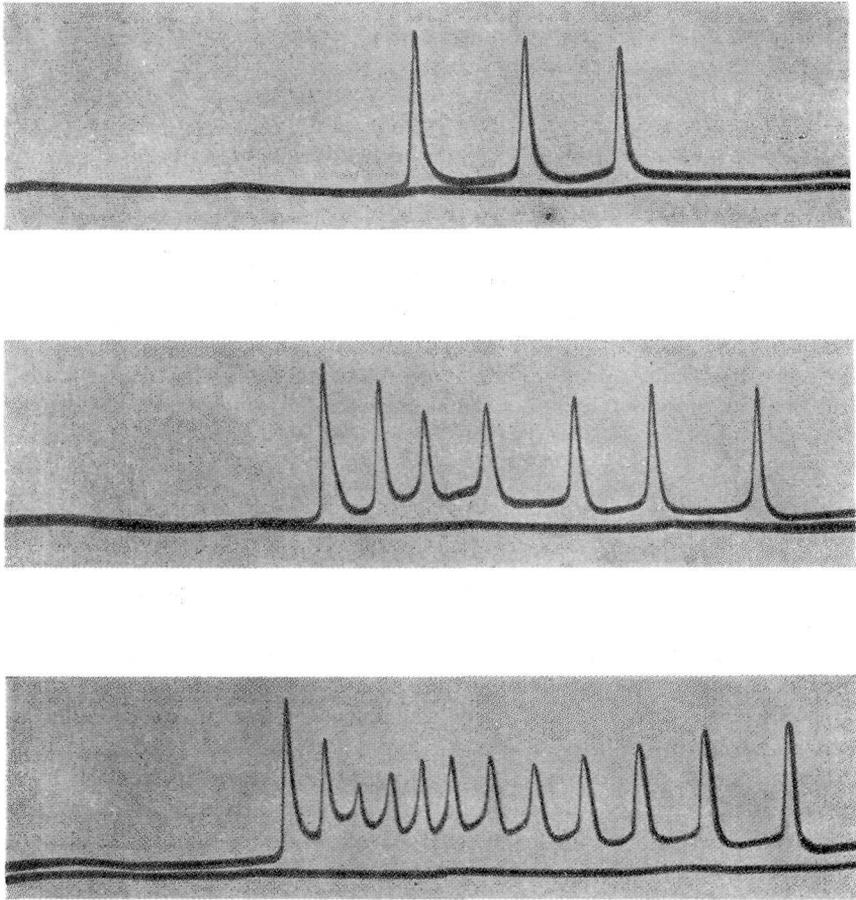


Fig. 3. Tres registros oscilográficos de los impulsos que corren por una misma fibra del nervio de un huso muscular, cuando el músculo es estirado. El grado de estiramiento aumentó de arriba a abajo. (Según R. KATZ, 1950.) Se observan dos efectos: 1.º La aparición de un potencial generador por despolarización de la fibra nerviosa (desviación hacia arriba de la línea básica del oscilograma), que es tanto mayor cuanto mayor es la magnitud del estiramiento. 2.º El desencadenamiento de impulsos nerviosos, cuyo número y frecuencia aumentan con el grado del estiramiento. Nótese que esos impulsos están sobrepuestos al potencial generador.

la distensión del músculo, tanto mayor era la magnitud de la desviación del potencial local y tanto mayor la frecuencia de los impulsos. El análisis de muchos de tales registros muestra que la frecuencia de los impulsos depende directamente de la magnitud del potencial alterado. Si se aplica un anestésico local al huso, los impulsos resultan abolidos, pero la desviación del potencial local continuaba. KATZ supone que esta desviación del potencial es un nexo esencial entre el estiramiento del músculo y la descarga de impulsos nerviosos.

Una importante confirmación del papel del potencial generador fue proporcionada en 1955 por CARLOS EYZAGUIRRE y STEPHEN W. KUFFLER, utilizando las llamadas células receptoras de ALEXANDROWICZ, de los crustáceos. Son éstas unas células de gran tamaño, cuyas dendritas están encastradas en músculos receptores especializados. Los citados autores consiguieron insertar un microelectrodo dentro de la célula nerviosa y registraron tanto su potencial de membrana como los impulsos nerviosos del axón. Cuando se distorsionaban las dendritas estirando el músculo receptor, el cuerpo celular resultaba despolarizado y la despolarización se propagaba pasivamente al punto de la generación de los impulsos, que está, probablemente, en la raíz del axón, es decir, en el sitio de donde éste emerge del cuerpo celular. Cuando este potencial generador alcanza un nivel crítico, la célula emite un tren de impulsos nerviosos. Cuanto mayor es la despolarización del axón por encima del nivel crítico, tanto mayor es la frecuencia de las descargas. [Información de KATZ (1950).]

Hoy día se tiene el convencimiento de que la iniciación de impulsos nerviosos en el axón de una célula receptora por intermedio de un potencial generador, es un fenómeno general.

¿Pero, cómo el estímulo puede originar el potencial generador? En la mayoría de los receptores no se ha encontrado datos sobre ese asunto. Sólo en las células fotorreceptoras se ha encontrado una prueba experimental directa del acontecimiento molecular inicial del proceso receptor. Como veremos (págs. 25 a 27), este proceso tiene una sencillez asombrosa.

Ya SELIG HECHT, a partir de 1918, mediante experimentos realizados en la ascidia *Ciona* y en el molusco lamelibranquio *Mya*, llegó a la siguiente conclusión:

Cuando se ilumina una célula sensible a la luz, lo primero que ocurre es un proceso fotoquímico en el cual, una sustancia *S* se descompone en los dos productos $P + A$. Este proceso puede realizarse en un tiempo muy corto, por ejemplo, en 0,07 segundo, para el citado molusco. Que esta reacción no actúa inmediatamente como estímulo sobre el nervio, se deduce del hecho de que la excitación del nervio tarda bastante tiempo en producirse. De esto deduce HECHT, que el proceso de la excitación tiene lugar en dos tiempos: un *tiempo de sensitivación* muy corto,

y un *tiempo de latencia* que, en ocasiones, puede ser muy largo. Admite HECHT que en el tiempo de latencia se realiza un «proceso catalítico» en el cual, bajo la acción de los productos *P* y *A*, una sustancia indiferente, *L*, se transforma en la sustancia estimuladora *T*. La acción estimular se presenta sólo cuando se ha formado una determinada dosis de esa sustancia estimular.

Esta hipótesis ha sido confirmada parcialmente (como luego veremos) por numerosos investigadores, entre ellos el propio HECHT, que han abordado el problema por vía experimental.

Que el primer proceso realizado por la acción de la luz es de naturaleza fotoquímica, se deduce del hecho de que el tiempo de sensitivación tiene un coeficiente térmico igual a 1 (*Mya*). Los procesos que se realizan en el tiempo de latencia dependen en gran medida de la temperatura; por tanto, no son de naturaleza fotoquímica.

Según la idea dominante, debe esperarse que para el proceso fotoquímico tenga validez la ley de BUNSEN-ROSCOE. Esto ha sido confirmado por numerosas observaciones de fisiólogos antiguos y modernos. Si se determina el tiempo mínimo que tiene que actuar una determinada intensidad luminosa para que se produzca una reacción estimular, se encuentra siempre que el producto $I \times t$ (= intensidad por tiempo) es constante. En el cuadro siguiente figuran los resultados de dos series de experimentos realizados en moluscos.

E S P E C I E	Intensidad lumínica (<i>I</i>)	Tiempo de exposic. (<i>t</i>)	$I \times t$
<i>Mya</i> (Reflejo de la iluminación)	54	0,104	5,62
	194	0,030	5,82
	334	0,016	5,34
<i>Helix</i> (Reflejo de la sombra)	76	0,158	12,01
	210	0,058	12,18
	377	0,032	12,06

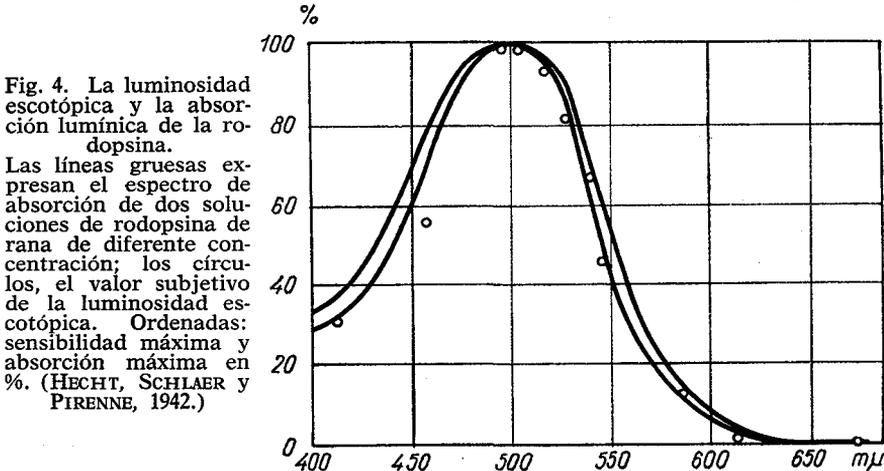
Cosa semejante se ha visto para el valor umbrálico del ojo humano, y para las corrientes de acción del ojo de los artrópodos (HARTLINE, 1927, 1928).

Una consecuencia inmediata de la gran sencillez de las normas que presiden el proceso primario de la visión es la validez que tiene en ese proceso la ley de TALBOT. Esta ley, establecida por primera vez para la fisiología humana, puede expresarse así: La sensación de luminosidad depende sólo de la cantidad de energía lumínica recibida por el ojo en la unidad de tiempo. Una luz intermitente es igualmente activa que una luz continua de correlativa menor intensidad. La retina, pues, se comporta en este respecto —sólo en este respecto— cual una placa fotográfica en las mismas circunstancias.

La validez de la ley de TALBOT se ha comprobado en distintos grupos animales. EWALD (1913), la comprobó en *Daphnia*; PATTEN (1914) en larvas de mosca.

Desde los ya lejanos tiempos de las citadas investigaciones de HECHT, se han hecho grandes progresos en la fisiología y bioquímica de la visión, habiéndose llegado a conclusiones muy precisas sobre el proceso inicial de la estimulación, sobre todo para la *visión escotópica* (visión crepuscular y nocturna, es decir con poquísima luz).

Este tipo de visión corre a cargo de los bastones, mientras la visión con mucha luz (*visión fotópica*) corre a cargo de los conos. La sensibilidad lumínica de los bastones se debe a que estos elementos (que representan el polo dendrítico de las células visuales) poseen un pigmento fotosensible, llamado *rodopsina*, que absorbe la luz según una curva en campana que tiene su cúspide en el color verde de 510 nm de longitud de onda (fig. 4). HECHT y sus colaboradores demostraron que la curva de absorción lumínica de una solución de rodopsina coincide de una manera casi perfecta, con la *curva de la luminosidad escotópica del ojo humano* (fig. 4) (el ojo adaptado a la oscuridad por haber permanecido cosa de media hora totalmente a oscuras). Este hecho es la demostración más clara de que las sensaciones luminosas que nos suministra el ojo adaptado a la oscuridad están en estrechísima rela-



ción con los procesos químicos que se verifican en el pigmento fotosensible de los bastones.

La historia de la rodopsina es fascinadora. La expondremos en resumen, dando de lado las encimas que actúan en los procesos bioquímicos y dando de lado una porción de detalles que son innecesarios para nuestro propósito.

El pigmento de los bastones fue descubierto en 1876 por el químico

alemán FRANZ BOLL, el cual observó, primeramente, que la retina de la rana, separada del ojo, era inicialmente de color rojo brillante, pero palidecía cuando se la observaba a la luz, haciéndose primero amarilla y finalmente incolora. Más tarde observó BOLL que en la rana viva, el color rojo de la retina desaparece bajo la acción de una iluminación intensa, pero recobra poco a poco su color rojo inicial si al animal se le coloca en una cámara oscura. Supuso BOLL que la sustancia en cuestión debía tener algo que ver con la capacidad de la rana para percibir la luz, y la llamó *eritropsina*, es decir «rojo visual».

Poco más tarde (en 1878) el también alemán, WILLY KÜHNE, encontró el pigmento en los bastones de la retina de muchos vertebrados y la llamó *rodopsina* o *púrpura visual*, nombres con los que se la conoce desde entonces. KÜHNE llamó al producto amarillo *amarillo visual*, y al producto incoloro *blanco visual*.

La investigación de la naturaleza química de la rodopsina fue iniciada por G. WALD en 1933. Descubrió WALD que el ojo contiene vitamina A y que esta sustancia aparece cuando la rodopsina se decolora por la luz, y desaparece cuando la rodopsina se forma de nuevo al adaptarse el ojo a la oscuridad. Estas observaciones condujeron a WALD a establecer que la rodopsina es un cromoproteido constituido por una proteína incolora (más tarde llamada *opsina*) que lleva como grupo protéico o cromóforo, un carotinoide amarillo al que llamó *retineno*. La conversión de la rodopsina en amarillo visual corresponde a la liberación del retineno de su ensamblaje en la opsina. El paso del amarillo visual al blanco visual resulta de la conversión del retineno en vitamina A. Durante la adaptación a la oscuridad, la rodopsina se resintetiza a expensas de esos productos.

La relación entre el retineno y la vitamina A fue esclarecida por R. A. MORTON en 1944. El retineno se forma cuando la vitamina A (que es un alcohol) pasa a aldehído por separación de los dos átomos de hidrógeno del carbono terminal de la molécula. Como resultado de este hallazgo, el nombre de retineno se cambió recientemente por el de *retinal*.

En 1952, RUTH HUBBARD, en el laboratorio de WALD, demostró que de los muchos isómeros del retinal, sólo el 11-*cis* puede servir como cromóforo de la rodopsina. Desde entonces se ha comprobado que eso ocurre en todos los pigmentos visuales estudiados. En unos casos se trata del retinal propiamente dicho, llamado retinal₁, en otros de una modificación del mismo llamado retinal₂.

En 1959 RUTH HUBBARD y ALLEN KRUPF, comprobaron que lo único que la luz realiza en la visión es cambiar la configuración del retinal isomerizándolo de la configuración 11-*cis* a la *holo-trans*. Todo lo demás—ulteriores cambios químicos, excitación nerviosa, percepción de la luz, etcétera— son consecuencia de ese modesto fenómeno fotoquímico.

El cambio de configuración del cromóforo altera sus relaciones con la opsina. En los vertebrados, el isómero *holo-trans* del retinal y la opsina son incompatibles y se disocian. En algunos invertebrados, tales como el calamar, el pulpo y el bogavante, se alcanza un estado metastable en el cual el cromóforo *holo-trans* permanece ligado a la opsina.

Es digno de ser resaltado el hecho de que todos los sistemas visuales de los animales estudiados dependen de la fotoisomerización del retinal. Tres troncos importantes del reino animal —moluscos, artrópodos y vertebrados—, han desarrollado tipos de ojos que difieren enormemente por sus rasgos morfológicos y por su significación filogenética. Pero por lo que respecta a la fotoquímica el parecido es sorprendente y ofrece amplio campo para las especulaciones filogenéticas.

Aun cuando todos los ojos parece que emplean el 11-*cis* retinal como agente fotosensible, hay ligeras variaciones en las correspondientes opsinas, lo cual es cosa obligada dada la especificidad específica de las proteínas.

La sensibilidad de la rodopsina para la luz es asombrosa. En una serie de notables experimentos realizados hacia 1940, SELIG HECHT y sus colaboradores, vieron que el ojo humano adaptado a la oscuridad detecta un relámpago de luz cuando sólo cinco cuantos de luz son absorbidos por cinco bastones. De esto deduce HECHT que un simple cuanto de luz es suficiente para producir la descarga de un bastón adaptado a la oscuridad. Según la ley de la equivalencia fotoquímica de EINSTEIN, un cuanto de energía lumínica descompone una molécula de rodopsina.

V. LA DEFORMACION DEL MUNDO FISICO POR LOS ORGANOS SENSORIALES

El estudio de estas deformaciones lleva a resultados que nos causan el mayor asombro. Nos vamos a limitar, por un lado, a examinar las deformaciones producidas en el espacio y en el tiempo, y por otro, a estudiar el enriquecimiento de los caracteres físicos del mundo exterior por obra de las impresiones sensoriales producidas.

Empecemos por el espacio.

1. EL ESPACIO EN EL MUNDO SENSORIAL.

No cabe duda que los animales viven en el mismo espacio físico que los demás seres, vivientes o no, que se encuentran en la Tierra, y en los astros que pueblan el Universo. Pero los animales, así como también el hombre en estado natural, ignoran el espacio físico y viven realmente en tres espacios subjetivos diferentes, que son: el espacio de las acciones, el espacio táctil y el espacio visual. Algunos animales

viven incluso en un estado olfatorio, que como hemos dicho anteriormente, para ellos puede tener un valor preponderante.

a) EL ESPACIO DE LAS ACCIONES.

Cuando con los ojos cerrados, movemos libremente nuestros miembros, estos movimientos nos son conocidos tanto en su dirección como en sus dimensiones. Con estos movimientos nosotros (y los animales) trazamos rutas en un espacio que podemos considerar como la palestra de nuestra actividad y que podemos designar como *el espacio de nuestras acciones*. Las infinitas sendas de nuestros movimientos los medimos mediante «pasos» que se designan con el nombre de *pasos direccionales* en razón a que nosotros (y los animales) conocemos la dirección de esos pasos por una vaga sensación que se conoce como *signo direccional*.

Experimentos bien llevados han demostrado que el paso más corto que nosotros podemos dar, medido con el dedo índice del brazo extendido, es de unos dos centímetros. Como se ve, estos «pasos» no proporcionan una medida exacta para el espacio en el cual se realizan. De esta inexactitud podemos convencernos cuando se intenta, con los ojos cerrados, poner en contacto a una cierta distancia del rostro, nuestros dos dedos índices. Observaremos que el intento fracasa las más veces y que esos dedos pasan uno sobre otro a unos dos centímetros de distancia.

Tiene gran importancia para el animal que el camino recorrido se retiene fácilmente en la memoria, lo que a nosotros nos permite escribir o tocar el piano a ciegas, y a los animales retornar a su guarida.

Cuando nuestros remotos antepasados se percataron de que el Sol salía por un punto determinado del horizonte y se ponía por un punto opuesto, y que había en el cielo una estrella que no se movía de su sitio, debió llegar al conocimiento de que el espacio no se componía de las infinitas direcciones diferentes que un hombre o un animal puede seguir con sus pasos direccionales, sino de sólo tres.

Para el pequeño territorio en que nos desenvolvemos, esas tres direcciones son las líneas Norte-Sur, Este-Oeste y Cenit-Nadir, las cuales se cortan ortogonalmente determinando el clásico sistema de coordenadas con el que trabajan, por ejemplo, los arquitectos. Como vemos, el sistema de coordenadas que da estructura tridimensional al espacio en que el hombre se desenvuelve, es fijo para cada lugar, pues está determinado de una manera objetiva por la estructura de nuestro planeta y del sistema solar.

Son muchos los animales que disponen, consciente o inconscientemente, de un sistema de coordenadas como el que acabamos de describir. Por lo que respecta al eje cenit-nadir, la cosa no ofrece la menor

duda. Los estatocistos (o dispositivos equivalentes) están al servicio de la función de situar al animal con arreglo a la fuerza de la gravedad. Por lo que respecta a los otros dos ejes, la cosa varía sustancialmente, aun cuando es sabido que son muchos los animales que se guían por el Sol y las estrellas, y hasta por la Luna.

Los animales bilaterales, incluyendo entre ellos al hombre en estado «natural», es decir, al hombre ayuno de conocimientos reflexivos, disponen también de un sistema orientador de tres direcciones capitales que se cortan ortogonalmente determinando tres pares de sentidos opuestos, a saber: delante-detrás, derecha-izquierda, arriba-abajo. Realmente este es el sistema que todos empleamos en nuestra vida cotidiana. Como se ve, estas direcciones capitales del mundo de las acciones de los animales bilaterales, las refiere el sujeto, no al mundo exterior, sino a su propio cuerpo, aun cuando, de la conformación del mismo no tenga ninguno de esos seres —el hombre inclusive— el menor conocimiento. Con los ojos cerrados, y en un ambiente confortable, nuestro cuerpo prácticamente no existe, pues no lo sentimos, y con los ojos abiertos no solemos ver de él más que las manos, que, cuando nos expresamos, revolotean cual alocadas mariposas en nuestro campo visual, y cuya pertenencia a nuestro ser hemos aprendido dolorosamente en los primeros meses de la vida.

¿De dónde les viene a los animales bilaterales ese sistema subjetivo de coordenadas? Por lo que respecta al eje arriba-abajo, la cosa no ofrece duda. Ese eje está determinado por un elemento objetivo que casi todos los organismos perciben: la dirección de la fuerza de la gravedad. Las direcciones delante-detrás y derecha-izquierda, le vienen impuestas a los animales bilaterales por dos fenómenos biológicos de gran hondura. Uno es el proceso de la *cefalización*, consistente en la diferenciación de un polo cefálico y un polo caudal dotados de propiedades morfológicas, fisiológicas y bioquímicas diferentes. (La falta de tiempo me impide abordar la explicación de esta particularidad.) El otro proceso es la *bilateralidad*, que está condicionada por varios factores, por ejemplo, la diferenciación de un *plano sagital*, determinado por el eje céfalo-caudal (= antero-posterior) del cuerpo, y por la dirección de la fuerza de la gravedad. El plano sagital es un plano de simetría que hace que la mitad izquierda del cuerpo sea la imagen especular de la mitad derecha. Tanto los polos cefálico y caudal como el plano sagital del cuerpo, están ya presentes en la célula huevo.

Al servicio de los planos coordinados subjetivos de los animales bilaterales, tienen los vertebrados los canales semicirculares.

b) EL ESPACIO TÁCTIL.

Mientras el espacio de las acciones es la integración de elementos objetivos del mundo exterior y elementos subjetivos de los organismos, cuyos elementos son los signos direccionales suministrados por los movimientos, el espacio táctil es un espacio totalmente subjetivo. Sus elementos son los llamados *signos locales* que resultan de la singular propiedad de que gozan las sensaciones determinadas por los receptores cutáneos de ser transferidas a zonas concretas de la superficie del cuerpo llamadas *loci*, es decir sitios o lugares (singular, *locus*).

El locus táctil es un área más o menos extensa de la periferia del cuerpo que tiene para el sujeto una realidad puntiforme. Su existencia se debe exclusivamente a un signo receptor del sujeto, de ninguna manera a elementos inherentes a los caracteres del mundo exterior. La prueba de este aserto la suministra uno de los más sencillos y conocidos experimentos de WEBER. Cuando se aplican sobre el codo las puntas de un compás espaciadas una de otra un centímetro, se perciben las dos con toda seguridad. Cada una de ellas se encuentra en un locus diferente. Si manteniendo la misma abertura del compás vamos aplicando sus puntas dorso abajo, observaremos que éstas parece que se van aproximando una a otra cada vez más en nuestro espacio táctil, hasta acabar por yacer en un mismo locus. En este momento, en vez de las dos puntas existentes percibimos una sola.

Los distritos de nuestra piel que, al ser tocados, desencadenan el mismo signo local, varían extraordinariamente de tamaño, según la importancia que el distrito cutáneo en cuestión tenga para el tacto. Después de la lengua, que es capaz de distinguir el ojo de una aguja, poseen las yemas de los dedos los distritos locales más pequeños y pueden distinguir un gran número de loci. Cuando palpamos un objeto, repartimos su superficie, con ayuda de nuestros dedos, en un fino mosaico de loci. Al palpar, se ensamblan los loci con los signos direccionales y nos dan conjuntamente idea de la forma.

El espacio táctil desempeña en muchos animales un papel sobresaliente. Las ratas y los gatos se desplazan en la oscuridad sin tropiezo, en tanto conservan sus pelos táctiles. Todos los animales nocturnos y cavernícolas viven realmente en un espacio táctil integrado por loci y pasos direccionales.

c) EL ESPACIO VISUAL.

En los animales sin ojos que, como la lombriz de tierra, poseen un tegumento sensible a la luz (sentido dermatóptico), parece ser que los mismos lugares de la piel sirven para proporcionar signos locales tanto para los estímulos lumínicos como para los táctiles. Loci visuales y loci táctiles coinciden en el mundo sensorial de esos seres.

Sólo en los animales provistos de ojos el espacio visual y el espacio táctil son enteramente diferentes. Esta diferencia se debe a que los animales con ojos gozan de la maravillosa propiedad de proyectar las sensaciones ópticas fuera del cuerpo, a distancia más o menos considerable. En un ambiente iluminado nuestro espacio visual lo vemos ocupado por los objetos que el sistema dióptrico del ojo ha proyectado sobre la retina. Cosa notable: mientras la imagen retiniana no tiene más que dos dimensiones, su proyección en el espacio tiene tres (incluso prescindiendo de la visión binocular, que no hace otra cosa que aumentar la sensación de relieve).

La congruencia entre la imagen retiniana y su proyección en el espacio se debe a un rasgo constitucional común a toda clase de ojos, a saber que las retinas están constituidas, desde el punto de vista fisiológico, por un mosaico de *elementos visuales*, cada uno de los cuales corresponde a un locus del mundo sensorial y tiene su signo local propio.

El análisis de las particularidades del espacio visual de los animales se hace ventajosamente en los insectos, a causa de la estructura compuesta de los mismos y de la forma prácticamente hemisférica que poseen.

No es posible que descendamos en este discurso a hacer un estudio detallado de los ojos compuestos. Pero es necesario que demos una idea somera de la constitución y fisiología de los mismos.

Los ojos compuestos son propios, casi exclusivamente, del tipo de los artrópodos. Los presentan muchos crustáceos, todos los insectos, y los merostomas, grupo, este último, representado en la fauna actual, por el género *Limulus* —el cangrejo de las Molucas, al cual los marinos españoles dieron, por su forma, el nombre de cacerola.

Visto por fuera, un ojo compuesto se compone de un número más o menos grande de facetas hexagonales yustapuestas a la manera de las losetas de un pavimento. Cada faceta corresponde a un elemento visual que recibe el nombre de *ommatidio*. Dada la forma hemisférica de los ojos compuestos, los ommatidios tienen forma de pirámides truncadas, siendo las bases de las mismas las que constituyen las facetas.

Un típico ommatidio (fig. 5) tiene la siguiente constitución: en el extremo distal se encuentra la llamada *lente corneal*, que representa la cutícula de una célula ectodérmica. A continuación se encuentra el llamado *cono cristalino*, que, junto con la córnea, constituye el aparato dióptrico del ommatidio. La parte más interna, finalmente, constituye la *retínula*. La retínula está formada por un corro de *células retinulares* (generalmente ocho, en los insectos), las cuales, todas juntas o cada una por separado, diferencian el llamado *rabdoma*, una estructura en forma de bastón situada en el eje del ommatidio. El rabdoma es el constituyente fotosensible del ommatidio. Equivale a los conos y bastones del ojo de los vertebrados.

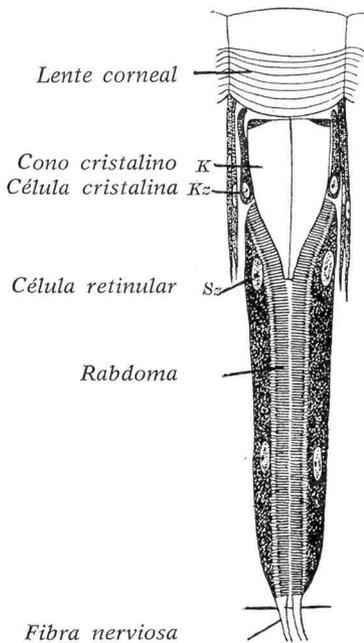


Fig. 5. Ommatidio del ojo compuesto de la cucaracha (*Periplaneta*), según HESSE.

El campo visual de un ojo compuesto es la suma de los campos visuales de los ommatidios que los forman. Mas no se crea que cada ommatidio representa un ojito que forma en su fondo (en el rabdoma) una imagen de su campo visual, y por tanto un trozo de la imagen total formada por el ojo entero. Cada ommatidio es un elemento visual; corresponde a un locus, y por tanto, todos los objetos de su campo visual se apretujan para dar un área casi puntiforme en la cual sus componentes no son discriminables.

Esta interpretación del ojo compuesto fue ideada hace más de ciento cincuenta años por JOHANNES MÜLLER. Durante mucho tiempo esta teoría se fundó exclusivamente en datos morfológicos. El ommatidio es una unidad en cuanto posee un único aparato dióptrico formado de una lente cuticular y un cono cristalino. Asimismo lo es en cuanto que está separado de los ommatidios vecinos por un manto pigmentario, mientras dentro del ommatidio no hay pigmento separador alguno.

Las pruebas fisiológicas de la singularidad del ommatidio se han logrado en 1932 por HARTLINE y GRAHAN mediante el registro oscilográfico de las corrientes de acción del ojo del *Limulus*, y en 1933 por VON BUDDENBROCK y SCHULZ estudiando ciertas reacciones en diferentes insectos y crustáceos (*Asselus*).

Suponiendo que esta interpretación tenga un valor general, y que, en efecto, el ommatidio sea la unidad fisiológica de los ojos compuestos,

entonces estamos en condiciones de deducir el funcionamiento de los ojos compuestos de los diferentes animales con sólo el estudio de su estructura.

En efecto: es evidente que las imágenes de los objetos vistos por los ojos compuestos tienen que estar formadas tan sólo por tantos puntos luminosos como ommatidios intervengan. En consecuencia, el poder de resolución del ojo compuesto está condicionado por el número de ommatidios que caben en un determinado espacio angular. Será tanto mayor cuanto menor sea el ángulo que abarque cada ommatidio. Así, en la figura 6, arriba, los tres puntos que se encuentran en *a* excitan

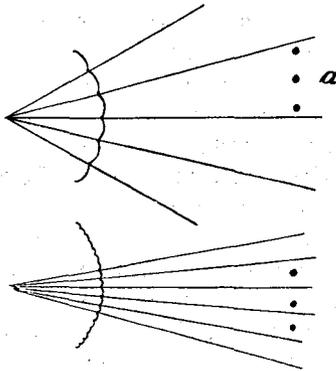


Fig. 6. Ojos compuestos, arriba con ángulo ommatídico grande; abajo, con ángulo ommatídico pequeño. (BUDDENBROCK.)

un único ommatidio y por tanto no son discriminables uno de otro, es decir, se ven como un punto único. En cambio, en la figura de abajo, el ojo, de ángulo ommatídico tres veces más agudo, percibe los tres puntos perfectamente separados, ya que cada uno de ellos cae en un ommatidio (un locus) diferente.

La observación microscópica ha revelado que el ángulo ommatídico determinante del poder resolutivo de los diferentes artrópodos puede tener diferentes valores. Los ángulos más pequeños son ligeramente inferiores a 1.º (abejas, libélulas, etc.); los ángulos mayores, y por tanto los de menor poder resolutivo, los tienen las cochinillas de humedad (cerca de 20º en *Porcellio*). El cuadro siguiente recoge unos cuantos datos numéricos muy significativos.

Angulo ommatídico de diferentes ojos compuestos

<i>Apis mellifica</i> (abeja)	1,0º
<i>Eristalis tenax</i>	1,3º
<i>Pieris brassicae</i> (mariposa de la col)	1,8º
<i>Coccinella septempunctata</i> (mariquita de siete puntos) ...	2,9º
<i>Forficula</i> (tijereta)	8,0º
<i>Oniscus murarius</i> (cochinilla de humedad)	13,7º
<i>Porcellio scaber</i> (cochinilla de humedad)	20,0º

Como se observará, incluso los más perfectos ojos compuestos, comparados con los ojos de los vertebrados, tienen unos poderes resolutivos extraordinariamente pobres. Nuestra retina, por ejemplo, posee cerca de 130 millones de receptores visuales (conos y bastones), mientras que el ojo de una mosca no tiene más que 4.000 ommatidios, y el de la libélula, que es uno de los más perfectos ojos compuestos conocidos, no tiene más de 30.000. Un objeto visto bajo un ángulo de 10° por un ojo compuesto de ángulo ommatídico de 1° (que es el propio de la abeja), no puede ser resuelto más que en un centenar de puntos, mientras en un vertebrado de buena vista participarían en la resolución de la imagen cientos de miles de células visuales.

Se puede uno convencer de que incluso los insectos más perfectos sólo pueden tener un muy limitado poder de resolución visual por el siguiente razonamiento. Si un insecto de un centímetro de longitud —por ejemplo, un abejorro— vuela a un metro de distancia de una libélula, ésta lo verá bajo un ángulo de $1,6^\circ$. Por tanto, sólo uno o dos ommatidios, como mucho, podrán ser excitados simultáneamente. Para la libélula el abejorro no será más que un punto negro completamente indiferente. (Más, la libélula, como en general los animales cazadores, suelen tener unas reacciones visuales significativas para los «puntos» u objetos pequeños que se desplazan en su campo visual impresionando sucesivamente a una serie de elementos visuales, sean bastones, conos u ommatidios). Sigamos, después de este paréntesis, con la libélula y el abejorro. Sólo cuando el abejorro esté a 10 centímetros de la libélula verá ésta a su presa, pero sólo como algo carente de detalles.

Conclusión interesante: Es evidente, que los insectos libadores no encuentran las flores que visitan identificando sus formas individuales, sino atraídas por sus colores y por sus aromas, sobre todo.

CÓMO ES EL ESPACIO VISUAL

Debido (en los ojos compuesto) a la forma hemisférica de los mismos y a la forma piramidal de los ommatidios, y (en los ojos en cámara) a las propiedades de su sistema dióptrico, el espacio visual de los animales se caracteriza por estos tres rasgos:

1.º Porque la porción de espacio correspondiente a cada unidad de superficie de la retina aumenta de extensión proporcionalmente al cuadrado de la distancia.

2.º Porque el tamaño aparente de los objetos que se alejan de los ojos y las distancias que los separan van haciéndole cada vez más pequeños hasta llegar a fundirse en un locus, pues, repito, el locus es el recinto espacial más pequeño para cada animal, dentro del cual no cabe discriminación alguna.

3.º Porque, en oposición al espacio táctil, y al espacio de las acciones, el espacio visual está limitado por una superficie virtual impenetrable.

Analicemos estos dos últimos rasgos.

El cambio de tamaño de los objetos con la distancia no se da en el espacio táctil. Este es el punto en el cual el espacio visual y el espacio táctil entran en competencia. Experimentos recientes demuestran la preponderancia de la vista sobre el tacto. Pero no siempre es así. En efecto, cuando yo tomo esta copa y me la llevo a los labios, el tamaño de la misma va aumentando en mi espacio visual, pero no varía en mi espacio táctil. En casos semejantes, que se dan de continuo en nuestro quehacer diario, el espacio táctil es dominante, pues para notar el aumento del tamaño aparente de los objetos que acercamos a los ojos, es necesario recurrir a un experimento. He aquí uno tan sencillo que en este mismo momento podemos realizarlo todos los presentes. El dedo índice de la mano izquierda puesto vertical, lo acercamos hasta pocos centímetros de un ojo, estando el otro cerrado. El dedo índice de la mano derecha, también en posición vertical, lo alejamos de la vista todo lo que nos lo permita la longitud del brazo. Este dedo parecerá tres o cuatro veces más pequeño que el otro, y si lo acercamos a la vista irá aumentando de tamaño.

LOS LÍMITES DEL ESPACIO VISUAL

En oposición al espacio de las acciones y al espacio táctil, el espacio visual está limitado por una superficie que se conoce con los nombres de bóveda celeste, horizonte y superficie más lejana. El Sol, la Luna y las estrellas tachonan esa bóveda sin que nos sea posible apreciar la distancia a que se encuentran ni tampoco el tamaño real que tienen. Más allá de esa superficie, los objetos parecerán más grandes o más pequeños, pero no más lejos o más cerca, pues para todo ser dotado de ojos, la dimensión llamada profundidad falta más allá de la superficie más lejana. Gracias a la inteligencia, el hombre ha conseguido escudriñar más allá de esa superficie limitante del espacio visual y ha averiguado las distancias a que están innumerables cuerpos celestes.

¿A qué distancia real se encuentra esa superficie que limita el espacio visual de los animales? Experimentos y observaciones han demostrado que la posición de dicha superficie varía de unos animales a otros, y, por lo que respecta al hombre, varía con el estado del individuo y con la edad.

Son factores anatómicos y fisiológicos del aparato visual los que nos permiten apreciar la distancia a que se encuentran los objetos que aparecen en el campo visual.

El cristalino de nuestro ojo tiene la misión de realizar el enfoque,

esto es, hacer que la imagen de los objetos que miramos se proyecte netamente sobre la retina, fenómeno que, en el caso del ojo, se llama acomodación. Este tipo de enfoque se realiza, en los vertebrados superiores, no como en la máquina fotográfica, acercando o alejando el cristalino de la placa fotosensible, sino variando su poder convergente. Esto se consigue gracias, por una parte, a que el cristalino es elástico, y por otra a la actividad del llamado *músculo de la acomodación*, o *músculo ciliar*: un musculito de cortas fibras dispuestas en corona sobre el borde del cristalino. Contrayéndose y relajándose convenientemente, el músculo ciliar deforma el cristalino haciéndolo más o menos convergente. La actividad del músculo ciliar está sustraída totalmente a nuestra voluntad y a nuestra conciencia. Funciona, pues, reflectóricamente (reflejo de la acomodación). No obstante, durante la contracción del músculo ciliar recibimos signos direccionales que nos informan sobre la dirección atrás/adelante. Cuando el músculo ciliar se relaja más o menos, sus fibras son estiradas en grado mayor o menor por la elasticidad del cristalino, y recibimos signos direccionales que nos informan sobre la dirección delante/atrás.

Cuando el músculo ciliar está enteramente relajado, y por tanto el cristalino adopta la forma que corresponde a su elasticidad, el ojo normal o emétrope resulta enfocado para la distancia de diez metros hasta el infinito. Dentro de un círculo de diez metros de radio a nuestro alrededor, gracias a la información inconsciente que nos suministra el músculo de la acomodación, los objetos de nuestro mundo visual están lejos o cerca. Fuera de ese círculo, no hay, originariamente, más que un agrandamiento o un empequeñecimiento de los objetos. A diez metros de distancia termina el espacio visual del niño de pocos meses. Sólo andando el tiempo aprendemos, con auxilio de signos de distancia que nos proporciona la experiencia, a desplazar cada vez más lejos la superficie más lejana. Pero incluso en los adultos esa superficie no está más allá de seis u ocho kilómetros. A esa distancia está la bóveda celeste.

La diferencia entre el espacio visual de un niño y un adulto fue descubierta por el gran HELMHOLTZ al meditar sobre una experiencia personal de su infancia. Cuenta HELMHOLTZ que, cuando, en compañía de su madre, pasaba por delante de la Iglesia de la Guarnición de Postdam, vio en la galería de la torre unos obreros. Entonces él pidió a su madre que le cogiera uno de aquellos muñecos. La iglesia y los obreros estaban ya en la superficie más lejana del pequeño Hermann, y por consiguiente, no estaban lejos, sino que eran pequeños, y creía que su madre podría muy bien alcanzarlos. No sabía él que en el mundo visual de su madre, la iglesia, tenía muy otras dimensiones y que en la galería de la torre no había unos pequeños muñequitos, sino unos hombretones que estaban lejos.

Todos nos hemos reído con el cuento del niño que fue al aeropuerto a despedir a su padre y preguntó: ¡Mamá, qué le pasará a papá cuando el avión se vuelve tan pequeño? Esta anécdota se considera como un chiste. Pero después de la anécdota de HELMHOLTZ tenemos que considerarla como algo muy serio.

La situación de la superficie más lejana es difícil de averiguar en el mundo sensorial de los animales, pues no es fácil, en general establecer experimentalmente cuándo un objeto que se va desplazando hacia el sujeto, en el mundo sensorial de éste, no sólo se va haciendo mayor sino más cercano. El pasatiempo de cazar moscas parece indicar que en el mundo sensorial de estos animales la superficie más lejana de su espacio visual está a cosa de medio metro. Cuando la mano cautelosa del cazador se aproxima a unos cincuenta centímetros de la mosca, ésta emprende el vuelo.

Determinése en una u otra forma, la superficie limitante del espacio visual de los animales existe siempre. En consecuencia, como dice VON UEXKÜLL, debemos imaginarnos a todos los animales como unas pompas de jabón cuyas películas limitan su espacio visual y dentro de las cuales está encerrado todo lo visible para el sujeto.

MUNDO Y CIRCUNMUNDO

Como se deduce de lo que acabamos de decir, el hombre vive en verdad en dos mundos diferentes que, en muchos puntos se contradicen. Uno de esos mundos es el mundo real objetivo que conocemos gracias a la Ciencia. El otro, es el mundo subjetivo, que conocemos gracias a nuestros sentidos.

El tamaño visible de un objeto depende de nuestro punto de vista subjetivo. Este es decisivo para justipreciar el tamaño y la forma de los objetos que nos rodean. Pero, cuando comparamos entre sí los objetos prescindiendo de nuestro punto de vista, entonces el tamaño y la forma son factores permanentes que pueden medirse o calcularse con mayor o menor exactitud. La realidad subjetiva de los objetos no concuerda con su realidad objetiva. El Sol y la Luna son para nosotros dos discos de igual diámetro. Pero, como todo el mundo sabe porque se lo han enseñado, la Luna es una esfera 49 veces menor que la Tierra, y el Sol otra esfera 1.300.000 veces más voluminosa. Toda persona medianamente culta puede aducir un gran número de ejemplos similares.

Si designamos al conjunto de las realidades objetivas con el nombre de *Mundo físico*, entonces podemos denominar *Circunmundo* o *Mundo de los sentidos*, al conjunto de las realidades subjetivas que rodean a cada sujeto (1).

(1) ¡Huyamos de llamar al circunmundo «circunstancia», que es una desafortunada traducción de la expresión alemana «Umwelt» popularizada por VON UEXKÜLL!

La contradicción entre las dos realidades —la subjetiva y la objetiva— se manifiesta de una manera verdaderamente dramática en el problema del espacio.

Cuando camino por una llanura, el horizonte, es decir, la línea limitante entre la Tierra y el Cielo, retrocede ante mis ojos, mientras a mis espaldas me sigue paso a paso. La bóveda celeste, que como superficie más lejana de mi espacio visual esta tachonada por todos los objetos lejanos, participa igualmente en mi desplazamiento, así que puedo afirmar que mi espacio subjetivo —el espacio de mis acciones tanto como el espacio de mis percepciones— se desplaza conmigo. Mi circunmundo cambia su contenido, pero por lo que respecta a su forma resulta siempre una semiesfera en derredor de mi persona, que de esta manera se convierte en el centro del Mundo. Pero tan pronto como yo me represento el mundo sin referencia a mi persona, no sólo se presentan invariantes todos los objetos en su tamaño real y en sus particularidades, sino que también el firmamento deja de ser una esfera que me rodea y en la cual yo ocupo el centro. Y entonces, los astros, en vez de estar como clavados en la bóveda celeste, están desparramados en un espacio inmenso.

Sobre la extensión de ese espacio, así como también sobre la bóveda celeste que le rodea, han opinado los hombres de las distintas épocas de una manera muy diferente.

En la Antigüedad clásica, la bóveda celeste cubría, cual la tapa de una quesera, el plato llano de la Tierra. Cuando se admitió la forma esférica de la Tierra, la bóveda celeste se convirtió en una gigantesca esfera hueca en cuyo centro estaba el «Globo terráqueo». El Mundo dejó de ser antropocéntrico y se hizo geocéntrico. NICOLÁS COPÉRNICO (1473-1545) colocó al Sol en el centro del Mundo fundando la teoría heliocéntrica con la correspondiente dilatación de la bóveda celeste. Pocos años más tarde, el famoso dominico de Nola, GIORDANO BRUNO (1548-1600) hizo saltar los límites copernicanos del Universo, es decir, la antigua bóveda celeste, y el espacio, desprovisto ya de sus límites se expandió en todas direcciones. ¡Colosal revolución ideológica la de GIORDANO BRUNO! Por primera vez en la Historia, GIORDANO BRUNO vio en las poéticas estrellas otros tantos soles flotando libremente en un espacio ilimitado e infinito. Y a los soles los vio rodeados de planetas, de Tierras semejantes a la nuestra, y al igual que ésta, poblada de seres vivientes.

La idea de la no existencia objetiva de una bóveda celeste condujo a las más graves convulsiones ideológicas y sentimentales, pues la bóveda celeste ocultaba la sede de los dioses de la vista de los hombres. GIORDANO BRUNO, condenado como hereje, pagó su genial osadía en la hoguera.

Se discute hoy día sobre si el espacio es realmente infinito e ilimi-

tado, pero son verdades incommovibles que ni el hombre, ni la Tierra, ni el Sol ocupan una posición central en el Universo y que la bóveda celeste no tiene más que una realidad subjetiva.

¡Pero qué enorme fuerza tiene la realidad subjetiva! Nos es absolutamente imposible sustituir nuestra realidad subjetiva por la realidad objetiva. La bóveda celeste continúa limitando nuestro espacio visual, y el Sol recorre diariamente su camino en el cielo alrededor de la quieta Tierra. Todo el mundo, hasta los astrónomos, dice que el Sol sale y se pone, y en las esquelas de los infantes difuntos se dice, no que fallecieron, sino que subieron al Cielo.

2. EL TIEMPO EN EL MUNDO SENSORIAL

El tiempo físico es un continuo que se proyecta hacia el futuro huyendo del pasado. La realidad del tiempo es, quizá, pura consecuencia de la existencia de acontecimientos en el espacio. En un espacio vacío el tiempo no existe. Seguramente que sin algo tangible no existiría tampoco el espacio. Pero no es mi intención abordar aquí un tema tan resbaladizo.

Para medir el flujo del tiempo el hombre ha creado unidades de medida cuya duración se acomoda a la velocidad con que corren los acontecimientos que se quieren medir. Yo no sé si todo lapso de tiempo puede dividirse en dos mitades o si este supuesto es una falacia del tipo de la de Aquiles y la tortuga. Lo que sí se puede afirmar es que, para los animales, el tiempo no es un continuo, sino que se compone de una sucesión de fracciones indivisibles denominadas *momentos*. Según el número de momentos que el sujeto percibe en el mismo lapso de tiempo físico, el tiempo, en el mundo sensorial de los animales varía de unas especies a otras. Al gran biólogo KARL ERNST VON BAER se debe el servicio de haber hecho patente que el tiempo es un producto del sujeto.

Los momentos son las más pequeñas e indivisibles fracciones de tiempo físico percibidas por los organismos, pues son la expresión de sensaciones elementales indivisibles, llamadas *signos moménticos*.

Para la especie humana la duración de su momento específico es 1/18 segundos. El mismo para todos los dominios sensoriales, pues todas las sensaciones van acompañadas del mismo signo moméntico.

Diez y ocho vibraciones por segundo del aire no se perciben por separado, sino que se oyen como una cosa enteramente nueva que no existe en la realidad, a saber, como la nota musical —es decir, el tono— más grave audible por la especie humana. He aquí uno de tantos hechos que demuestran la disparidad que hay entre el mundo físico y el mundo de los sentidos.

De la misma manera, diez y ocho golpecitos por segundo aplicados a nuestra piel nos dan la sensación de una presión continua.

La cinematografía hace uso de nuestro signo momentáneo proyectando sobre la pantalla una sucesión de imágenes al ritmo de diez y ocho por segundo, que nosotros fundimos en una escena continua sin que percibamos las breves pausas que hay entre fotograma y fotograma.

Si queremos seguir los movimientos que, para nuestra vista, cursan con demasiada rapidez, nos servimos de la *lupa para el tiempo*. Se denomina así lo que en el lenguaje corriente se llama cámara lenta. Consiste en tomar un gran número de fotogramas por segundo y luego proyectarlos en nuestro tiempo normal. De esta manera se estiran sobre un largo lapso de tiempo los procesos que integran un movimiento y tenemos la posibilidad de percibir procesos que, para nuestro tiempo subjetivo de diez y ocho momentos por segundo, son demasiado rápidos. Por ejemplo, el batir de las alas de un pájaro.

Así, como mediante la lupa del tiempo, podemos retardar los procesos de movimientos rápidos, con una práctica inversa podemos acelerar los procesos demasiado lentos. Si nosotros fotografiamos uno de estos procesos de hora en hora, y luego lo proyectamos al ritmo de diez y ocho fotogramas por segundo, entonces se aprietan las imágenes en un corto lapso de tiempo y logramos comprimir fenómenos que, como la apertura de una flor, son demasiado lentos para nuestro tiempo.

Estas consideraciones nos permiten preguntar si hay animales cuyo tiempo posee momentos más cortos o más largos que el nuestro y en cuyo mundo sensorial los procesos de movimiento transcurren más lenta o más rápidamente que en el nuestro.

El primer experimento en este sentido fue realizado en Alemania estudiando la reacción del pez de pelea a su propia imagen cinematografiada.

Para comprender este experimento es necesario que diga unas palabras acerca de ese pez. Se trata de un teleosteo de agua dulce oriundo de la región indomalaya que se ha introducido en los acuarios como ornamental por el esplendor de sus colores. (Su nombre científico es *Betta splendens*.) En él se ha desarrollado en grado máximo una particularidad común a todos los peces llamados «laberínticos», a saber: la belicosidad de los machos en la época de la freza. Los siameses y vietnamitas hacen uso de esta particularidad para montar peleas de peces semejantes a nuestras peleas de gallos.

El espectáculo comienza con dos peces, cada uno en su pecera. En cuanto se ponen frente a frente, los dos peces se reconocen como rivales y se lanzan furiosos uno contra otro erizando los opérculos y adquiriendo los colores más vistosos. Cuando están bien excitados, se les mete a los dos en una misma pecera. Inmediatamente se acometen furiosamente dándose tremendos mordiscos con sus cortantes dientes. El primero que se va al fondo es el vencido. Casi siempre el vencedor no llega

a saborear su triunfo y se va también al fondo cubierto de heridas y con el cuerpo desgarrado. Volvamos a nuestro asunto.

Si a un pez de pelea se le proyecta su imagen cinematográfica a nuestro tempo de diez y ocho momentos por segundo, él no la reconoce. Para que la reconozca y reaccione como le corresponde ante un rival, es necesario proyectársela al menos treinta veces por segundo.

En otro experimento se adiestró a uno de estos peces a abalanzarse sobre la comida cuando detrás de ésta giraba un disco gris. En cambio, un disco con sectores blancos y negros alternantes que se hacía girar lentamente, actuaba como signo de precaución, pues el animal, cuando se aproximaba al cebo, recibía una ligera descarga. Si, después de haber adiestrado al animal a estas dos reacciones, se hace girar el disco blanco y negro cada vez más deprisa, la reacción del pez se hace vacilante cuando el disco gira a una determinada velocidad, y a poco la reacción se invierte. Esto ocurre cuando los sectores blancos y negros se suceden al ritmo de cincuenta veces por segundo. A esa velocidad, el disco de peligro blanco y negro se ha vuelto gris en el mundo sensorial del pez. (Para los observadores, dicho disco se había vuelto gris cuando los sectores blancos y negros se sucedían al ritmo de diez y ocho veces por segundo.)

De estos experimentos se deduce con seguridad, que en los citados peces, que viven de presas de rápida natación, todos los procesos de movimiento —al igual que con la lupa para el tiempo—, acacen en su mundo sensorial más despaciosamente que en el nuestro.

Lo contrario que en el pez de pelea ocurre en el lento caracol.

Un caracol, fijo por su concha mediante una pinza, se coloca sobre una pelota de goma flotante en un barreño de agua, que así puede resbalar bajo el pie del caracol sin el menor rozamiento. De esta manera el animal puede reptar sobre la pelota sin la menor dificultad, pero permaneciendo en el mismo sitio. Si entonces se le desliza al caracol debajo de la cabeza una delgada varilla de madera, el animal intenta reptar sobre ella. La varilla está montada sobre un juego de ruedas dentadas que permite dar con ella golpecitos al animal. Si le propinamos dos o tres golpes por segundo, el animal se retrae. Si repetimos los golpes cuatro o más veces por segundo, el caracol, en vez de retraerse, empieza a montarse sobre la varilla.

Evidentemente, en el mundo sensorial del caracol, una varilla que vibra cuatro veces por segundo se ha convertido en una varilla quieta. La conclusión es obvia: el tiempo perceptible del caracol corre al ritmo de cuatro momentos por segundo. Por consiguiente, en el mundo sensorial de esos animales todos los movimientos fluyen con mayor velocidad que en el nuestro. También, para el caracol, su deslizamiento no es tan lento como a nosotros nos parece.

VI. MODIFICACIONES QUE LAS SENSACIONES IMPRIMEN A LOS DATOS OBJETIVOS QUE NOS SUMINISTRA EL MUNDO EXTERIOR

La cosa es por demás patente en los campos de la sensibilidad dolorosa, de la sensibilidad térmica y de la sensibilidad lumínica. Merece la pena que fijemos la atención en este punto. El nos va a demostrar claramente que los órganos de los sentidos no nos dan una réplica del mundo que nos rodea, sino que nos proporcionan *signos*, con los cuales construimos una representación utilitaria, pero más o menos falsa del mismo.

1. LA SENSIBILIDAD DOLOROSA

Por su localización se distinguen tres clases de dolor: *a)* cutáneo o superficial; *b)* profundo (músculos, tendones, articulaciones); *c)* visceral. Nos ocuparemos sólo del dolor superficial, que es el único que aquí nos interesa.

El sentido del dolor difiere de los demás por carecer de estímulo adecuado. Se puede originar esa sensación de las más variadas maneras, a saber: por la electricidad; por agentes mecánicos (golpes, pinchazos, etcétera); por el calor; por el frío, y por sustancias químicas (saliva de los insectos hematófagos, líquidos urticantes, etc.). En general, la sensación dolorosa se produce cuando el estímulo empleado sobrepasa una cierta intensidad. Por ejemplo: aplicando sobre un centímetro cuadrado de la piel 0,00015 Cal durante tres segundos, se siente una sensación de calor suave; aplicando 0,218 Cal se produce una sensación térmica dolorosa.

SHERRINGTON (1926) señala que la propiedad común a los estímulos dolorosos es que nos avisan del riesgo de lesión que corren los tejidos, cuando la energía estimular es excesiva. El dolor es realmente un sentido de protección (*nocicepción*); los otros sentidos son sentidos de información.

El carácter protector de la sensación de dolor explica y justifica que tengamos nosotros y (muchos animales) terminaciones nerviosas específicamente dolorosas, es decir, terminaciones nerviosas que incluso por obra de estímulos suavísimos originan sensaciones dolorosas. Este tipo de protección lo necesitan evidentemente unos órganos tan delicados como son los ojos. Y en efecto, VON FREY, en 1895, comprobó que la parte central de la córnea es sólo sensible al dolor, de tal manera que hasta las impresiones mecánicas o químicas más insignificantes producen una sensación dolorosa.

También es exclusivamente dolorosa la sensibilidad de las piezas dentarias. Sabido es que en los dientes se produce un dolor agudísimo cuan-

do se estimula su pulpa, lo mismo con la punta de un alfiler que por el calor o por el frío.

VON FREY se ha esforzado en soslayar la dificultad que representa la falta de un estímulo adecuado para la correcta interpretación del sentido del dolor. Lo ha conseguido emitiendo la teoría de que el sentido del dolor es una variedad del sentido químico. Considera VON FREY que los estímulos dolorosos son ciertos productos metabólicos que se forman en las células lesionadas por cualquier agente nocivo.

2. LA SENSIBILIDAD TERMICA

La existencia de dos sentidos distintos para la sensibilidad térmica es uno de los hechos más sorprendentes del mundo sensorial. Desde el punto de vista físico no cabe hablar de calor y de frío, sino de un mayor o menor grado de temperatura, que es, justamente, como habla el termómetro. Los corpúsculos térmicos no se excitan, en realidad, por unas determinadas temperaturas concretas que llamamos «calor» y «frío». Cualquier temperatura de las compatibles con la vida pueden producir sensación de calor o de frío, o no producir en absoluto una sensación térmica. Esto último se debe al fenómeno llamado *adaptación térmica*, que consiste en que nuestra piel se adapta a la temperatura del ambiente y no siente entonces ni calor ni frío. (Es lo que se suele llamar «cero fisiológico».) Una vez alcanzado el cero fisiológico, la piel siente como calor la aplicación de un estímulo térmico positivo, y, como frío la aplicación de un estímulo térmico negativo.

La prueba del carácter subjetivo del calor y del frío la suministra el conocido experimento de WEBER. Durante unos minutos (hasta lograr la adaptación térmica) se sumerge la mano izquierda en agua caliente (a unos 35°) y la derecha en agua fría (a unos 10°). Inmediatamente después se meten las dos simultáneamente en agua tibia. La mano izquierda encontrará fría esa agua, mientras la mano derecha la encontrará caliente. Por tanto, los corpúsculos térmicos no son órganos sensoriales destinados a apreciar la temperatura, sino la dirección del flujo térmico. Cuando el flujo térmico va de dentro del cuerpo a fuera (lo que ocurre cuando la temperatura en la superficie de la piel es menor que en las capas profundas), se impresionan los corpúsculos de KRAUSE y recibimos la sensación de frío. Cuando el flujo térmico va de fuera a dentro (lo que ocurre cuando la temperatura de la superficie es mayor que la del interior), se impresionan los corpúsculos de RUFFINI y recibimos la sensación de calor, sea cual fuere, en ambos casos, la temperatura termométrica.

La «sensibilidad» de los dos sentidos térmicos es bastante diferente. El estímulo umbrálico para los receptores del frío es un descenso de la temperatura de 0,004°, aplicado durante tres segundos sobre un área

de un centímetro cuadrado. Para los receptores de calor es un ascenso de la temperatura de 0,001° durante dicho tiempo. Si aumenta el área de estimulación, disminuye el umbral estimular, en virtud de la llamada *sumación zonal*, fenómeno semejante a la sumación espacial que se observa en los arcos reflejos.

3. LA SENSIBILIDAD LUMINICA

Más llena de sorpresas y paradojas que la sensibilidad térmica es la sensibilidad lumínica.

En primer lugar destaca el hecho de que el aspecto del mundo visual cambia profundamente con el grado de iluminación. A plena luz, los objetos exhiben *sus* colores. A poca luz (de noche y en el crepúsculo) los objetos exhiben diferentes matices de gris. (Ya lo dice la frase «de noche todos los gatos son pardos».)

Esta diferencia entre la visión diurna (*visión fotópica*) y la crepuscular (*visión escotópica*) se debe a que, en nosotros, como en todos los vertebrados en general, la sensibilidad óptica está desdoblada en dos sentidos distintos, a saber: el sentido que podemos llamar *sentido fotométrico*, y el *sentido cromático*. El primero de estos sentidos se ha especializado en la percepción pura y simple de la *intensidad luminosa*, es decir, de la *cantidad* de energía lumínica.

Esta especialización ha consistido en rebajar el umbral estimular para esa forma de la energía (véase en pág. 12). El sentido cromático se ha especializado en la discriminación de la *cualidad* de la luz, o sea, en distinguir los diversos colores que puede tener la luz.

La diferencia entre esos dos sentidos afecta tanto a las particularidades morfológicas de las respectivas células receptoras —las células visuales— como a la sensibilidad lumínica de las mismas. Los fotorreceptores escotópicos son los bastones; los fotópicos, los conos. Conos y bastones constituyen el polo dendrítico de las células visuales, profundamente modificado en su estructura para albergar el pigmento encargado de absorber cuantos de luz, y para sincronizar las reacciones químicas que conducen al fenómeno de la excitación. El pigmento de los bastones es, en todos los animales, la *rodopsina*, cuyas particularidades hemos estudiado anteriormente (pág. 25). Los conos tienen pigmentos especiales, muy parecidos a la rodopsina, pero especialmente «sensibles» a determinadas longitudes de onda.

El número absoluto y relativo de los dos tipos de fotorreceptores varía con las especies. Nuestra retina, por ejemplo, tiene unos 130 millones de bastones y 6 millones de conos. También varía la distribución de los mismos en la retina, lo cual, naturalmente, tiene mucha importancia para la visión. En los primates (el hombre y los monos) la *fóvea centralis* (que es una fosita de un milímetro cuadrado de extensión si-

tuada en el extremo del diámetro antero posterior del ojo) sólo contiene conos, apretadamente adosados unos a otros. Alrededor de la fovea el mosaico de conos se afloja y entre ellos aparecen más y más bastones, de tal manera que hacia la periferia de la retina el número relativo de bastones es muy superior al de conos.

El ojo —la retina— se adapta a esas dos formas de visión. Cuando pasamos de un sitio bien iluminado a un recinto en densa penumbra, al principio no vemos nada en absoluto. Pero, poco a poco, el ojo se va *adaptando a la oscuridad* y al cabo de unos 30 minutos vislumbramos los objetos y podemos apreciar sus movimientos. Pero no distinguimos sus detalles estructurales, ni tampoco sus colores. Estos se manifiestan sólo por su diferente luminosidad.

Si teniendo la retina adaptada a la oscuridad, pasamos a la plena luz, quedamos deslumbrados. Pero, con bastante rapidez, los ojos se *adaptan a la luminosidad* y a los cinco minutos vemos perfectamente.

Los bastones son enormemente más sensibles a la luz que los conos, de tal manera que cuando hay poca luz, por ejemplo, de noche y en los crepúsculos, sólo funcionan los bastones. En cambio, cuando la luz tiene gran intensidad, sólo funcionan los conos, pues, en estas condiciones, el pigmento fotosensible de los bastones (la rodopsina) se desintegra en la forma que hemos descrito en la página 26. Con una iluminación ponderada, los dos fotorreceptores funcionan, pues la rodopsina se disocia y se resintetiza continuamente.

Dada la distribución de los conos y los bastones en nuestra retina, la fovea funciona sólo fotópicamente y es, por tanto, inadecuada para ver objetos poco iluminados. Estos se perciben bien sólo en la región estrafoveal y en la periferia de la retina. Ya lo dijo el famoso astrónomo francés, ARAGO: «para ver una estrella de pequeña magnitud no hay que mirarla». (Mirar es mover los ojos para que el objeto que queremos ver se proyecte en la fovea central.)

Observaciones de este género condujeron al anatómico alemán SCHULTZE, en 1866, a emitir la teoría de que en la retina humana los conos funcionan con altas intensidades luminosas y dan una visión detallada y coloreada, mientras los bastones funcionan con luz escasa y dan una visión borrosa e incolora. En apoyo de esta interpretación aduce SCHULTZ dos interesantes observaciones: en el búho y otras aves nocturnas hay una gran preponderancia de los bastones sobre los conos. En el halcón, la gallina y otras aves que al oscurecer se retiran, ocurre lo contrario. SCHULTZE es realmente el fundador de la teoría de la duplicidad de la visión, cuya formulación, sin embargo, se debe a VON KRIES (1890).

La cantidad de energía radiante necesaria para producir una determinada sensación de luminosidad varía —tanto en la visión escotópica

como en la fotópica— con la longitud de onda, es decir, el color, de la luz empleada.

En la visión escotópica, la zona verde del espectro es la más luminosa, mientras en la visión fotópica lo es la amarilla.

Si determinamos experimentalmente la dosis mínima de energía luminosa de cada región del espectro necesaria para impresionar una retina adaptada a la oscuridad, podemos construir la llamada *curva de la luminosidad escotópica* (fig. 7, A). Dicha curva expresa, naturalmente, la sensibilidad de los bastones para las diferentes longitudes de onda. Como se ve, el máximo de sensibilidad corresponde a la longitud de onda de 510 nm (verde).

La *curva de la luminosidad fotópica* (fig. 7, B), tiene la misma forma, pero está corrida en bloque hacia las longitudes de onda larga, de tal

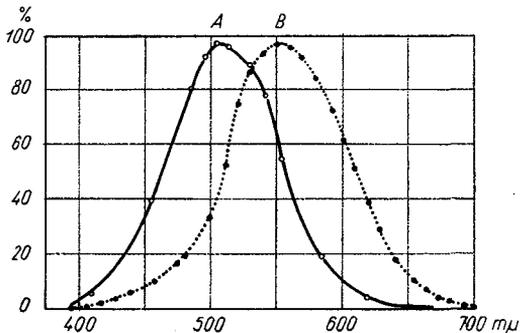


Fig. 7. Las curvas de la luminosidad escotópica (A) y fotópica (B). Ordenadas: sensibilidad relativa en %. (Según PETER BÁLINT, *Lehrbuch der Physiologie*, 1963.)

manera que su cúspide está en la longitud de onda de 550 nm (amarillo).

La existencia de estas dos curvas de luminosidad explican el clásico *fenómeno de Purkinje*, que consiste en que durante el crepúsculo vespertino, la zona de máxima luminosidad del espectro se desplace, a medida que oscurece, de la región amarilla a la verde. A este desplazamiento se debe un fenómeno que todos nosotros (y antes que nadie PURKINJE) hemos podido observar en los jardines al atardecer. Las flores rojas y las azules, igualmente luminosas cuando luce el sol, cambian su luminosidad al hacerse de noche de tal manera que las rojas se hacen negras, mientras las azules resultan más claras.

Los que vivíamos en Madrid hace cincuenta años teníamos ocasión de ver el fenómeno de PURKINJE representado por los húsares de Pavía, de uniforme rojo brillante, y los de la Princesa, de uniforme azul celeste. Al sol, los dos uniformes eran igualmente luminosos. Al oscurecer, los primeros parecían de color negro rojizo; los segundos de color gris azulado.

El fenómeno de PURKINJE constituyó el fundamento de la teoría de la Duplicidad de la visión, formulada por VON KRIES en 1890.

4. LA VISION DE LOS COLORES

Se suele decir —y nosotros lo hemos dicho anteriormente— que el sentido cromático nos informa sobre el color de los objetos. En realidad debemos decir que el sentido cromático obsequia a las radiaciones luminosas de las distintas longitudes de onda con un color que ellas, de por sí, no tienen. Es este uno de los más sorprendentes fenómenos del mundo de los sentidos.

Desde que abrimos los ojos a la luz vemos las cosas con unos colores que no dudamos, en absoluto, que no les pertenezcan. Estamos convencidos de que la sangre *es* roja; de que el oro *es* amarillo; de que la hierba *es* verde; etc., etc. Pero, si pensamos que las radiaciones de 510 nm de longitud de onda determinan en nosotros la sensación de verde, y las de 550 nm la de amarillo, comprenderemos que tan pequeña diferencia en la índole de la radiación estimular no justifica, en absoluto, una diferencia tan enorme como la que hay entre las sensaciones de verde y amarillo.

Como la visión de los colores sólo se da en animales muy evolucionados, se puede asegurar que la sensibilidad óptica primaria consiste tan sólo en apreciar la cantidad de energía lumínica recibida por los fotorreceptores. Es decir: la sensibilidad óptica primaria es el sentido fotométrico, que todos los animales fotosensibles continúan teniendo.

Que una información visual en blanco y negro (más la gama de los grises) puede ser suficiente para la vida de los animales, se desprende claramente del hecho de que hasta que fue inventada la cinematografía en colores, la gente quedaba muy satisfecha viendo las películas en blanco y negro. La capacidad para distinguir las distintas longitudes de onda de la luz no sólo por diferencias en su luminosidad, sino asignando a éstas un atributo tan llamativo, por no decir escandaloso, como el color, representa un enorme progreso en la evolución del reino animal, pues de esta manera se amplía y enriquece considerablemente la información visual.

El carácter subjetivo de los colores se aprecia de la mejor manera comparando nuestra sensibilidad cromática con la de la abeja. Merece la pena que hagamos esta comparación. Estudiemos primeramente nuestra sensibilidad cromática. (En la pág. 59 estudiaremos la de la abeja.)

a) LA SENSIBILIDAD CROMATICA DEL HOMBRE

Para nosotros, la parte lumínica del espectro solar se compone de una serie continua de radiaciones cuyas longitudes de onda van desde la de 761 nanómetros (que determina la sensación rojo oscuro) a la de 396 nanómetros (que determina la sensación violeta extremo). Entre unas y otras la única diferencia objetiva es la longitud de onda. Pues bien, nosotros distinguimos en esa serie continua un número muy cre-

cido de colores diferentes (de 150 a 160), pero ese número es mucho menor que el número de longitudes de onda diferentes existentes. Y aun así, sabido es que en realidad sólo consideramos como *colores puros* los siete que distinguió NEWTON, a saber: rojo, anaranjado, amarillo, verde, azul, añil y violeta. Los colores intermedios los consideramos como mezclas de los colores puros contiguos, y así decimos verde azulado, amarillo verdoso, amarillo rojizo, etc., etc.

En realidad, los «siete colores del arco iris» no son más que seis, pues la distinción cualitativa entre el azul y el añil, fue forzada por NEWTON para que hubiera tantos colores puros como notas musicales fundamentales. El color añil es una variedad del azul, «azul de índigo».

Según LE GRAND (1948) las longitudes de onda de esos seis colores están comprendidas entre las que se indican en el cuadro adjunto (redondeando los números).

Violeta	400 - 440 nm
Azul	440 - 500 »
Verde	500 - 570 »
Amarillo	570 - 590 »
Anaranjado	590 - 610 »
Rojo	610 - 700 »

En la apreciación de estos colores hay diferencias personales. Así, la luz de 500 nm de longitud de onda la llaman unas personas, verde; otras, azul. Esto no deja de ser un argumento en favor del carácter subjetivo de las sensaciones cromáticas.

Por otra parte, en nuestro mundo de los colores existe un color, el púrpura, que no corresponde a ninguna radiación del espectro solar, sino que resulta de la mezcla de radiaciones rojas y violetas. El púrpura, pues, es una creación sensorial, aun cuando esté vinculada a dos agentes estimulares diferentes: las radiaciones de 680 nm de longitud de onda, y las de cerca de 400.

Pero no es esto sólo lo sorprendente de la sensibilidad cromática. En efecto, se ha visto que ciertas sensaciones cromáticas que corresponden a determinadas radiaciones del espectro solar, se pueden originar también mediante la mezcla, en el aparato visual, de dos otros colores espectrales distintos, es decir, mediante la superposición en la retina de dos longitudes de onda diferentes. Así, la sensación «amarillo-verdoso», puede obtenerse de estas cuatro maneras.

- 1.^a mediante la radiación de 570 nm (amarillo verdoso espectral);
- 2.^a mediante radiaciones verdes y amarillas;
- 3.^a con ciertas radiaciones rojas y ciertas verdes;
- 4.^a con ciertas radiaciones anaranjadas y ciertas verdes.

También la sensación de blanco puede lograrse de muy diferentes maneras. El blanco de las nubes, de la nieve, del papel, es producto de la mezcla de todas las radiaciones luminosas del espectro solar, como

demonstró NEWTON con su famoso disco (síntesis de la luz blanca). Pero sabido es que puede obtenerse la sensación de blanco con la superposición, en la retina, de diferentes pares de colores espectrales debidamente elegidos, los cuales se llaman *complementarios* en razón de que el uno es el complemento del otro para originar el blanco. Los más conocidos pares de colores complementarios son los siguientes:

rojo y verde azulado;
anaranjado y azul ciánico;
amarillo y azul de 440 nm (azul de índigo);
amarillo verdoso y violeta.

Pero realmente el número de pares de radiaciones complementarias es muy considerable. Siempre (y esto es importante) uno de los miembros de la pareja corresponde a la mitad menos refrangible del espectro; el otro a la más refrangible.

Desde el punto de vista de la psicología no hay más de cuatro *colores básicos*: rojo, amarillo, verde y azul. Estos colores son los únicos que tienen en todas las lenguas europeas un nombre propio, un nombre de color. Los otros colores tienen nombres de cosa (naranja, violeta, lila, rosa, castaño, etc.).

Pero los experimentos de mezclas de colores espectrales, realizados ya por NEWTON, pero principalmente, hace más de un siglo, por MAXWELL y por HELMHOLTZ, permitieron descubrir un hecho importantísimo: que con las longitudes de onda correspondientes a los colores rojo, verde y azul (o violeta), mezcladas en proporciones determinadas, se pueden obtener todos los colores y además, el blanco. En consecuencia, los colores rojo, verde y azul fueron considerados como *colores primarios o colores fundamentales* (HELMHOLTZ).

TEORÍA DE LA VISIÓN DE LOS COLORES.

La visión de los colores es un fenómeno que ha atraído desde antiguo la atención de los físicos y de los fisiólogos, los cuales han tratado de explicarlo mediante ingeniosas especulaciones. Las dos especulaciones que han gozado de mayor predicamento son la *teoría tricromática* y la *teoría de los pares de colores complementarios*, conocida también con el nombre de *teoría tetracromática*. Examinemos esas dos teorías.

La *teoría tricromática* fue ideada por el físico inglés THOMAS YOUNG a principios del siglo XIX (1802-1807), época en la cual no se conocía la estructura de la retina ni se sabía nada de la existencia de la rodopsina ni de los pigmentos fotosensibles de los conos. En la segunda mitad de dicho siglo (en 1852) el gran físico y fisiólogo, HERMANN VON HELMHOLTZ, contribuyó eficazmente al desarrollo de la misma, la cual se denomina frecuentemente «teoría de Young-Helmholtz».

Se funda esta teoría en el hecho de que mezclando los tres colores

espectrales primarios, rojo, verde y azul, se pueden obtener todos los demás y también el blanco.

Con objeto de abreviar, no expondré esa teoría en la forma en que fue formulada por sus fundadores, sino como la hubieran formulado hoy día.

Según esa teoría deben existir en la retina tres clases de elementos —conos— cada una de ellas sensible a uno de los tres colores primarios. Los llamaremos conos R (= rojo), conos V (= verde) y conos A (= azul).

Según MAXWELL, las longitudes de onda de los tres colores primarios son: 630,8 nm (rojo), 528,6 nm (verde) y 457,4 nm (azul de índigo). Pero la excitabilidad de esos elementos no estaría limitada a una estricta longitud de onda, sino que se extendería a la casi totalidad del espectro. Pero en el color respectivo tendría cada uno de esos tipos de conos su máxima excitabilidad. En la figura 8 están representadas las curvas teóricas de la excitabilidad espectral de esos tres tipos de conos.

Si, por ejemplo, la retina es iluminada con luz monocromática de 580 nm de longitud de onda, que corresponde a lo que llamamos *ama-*

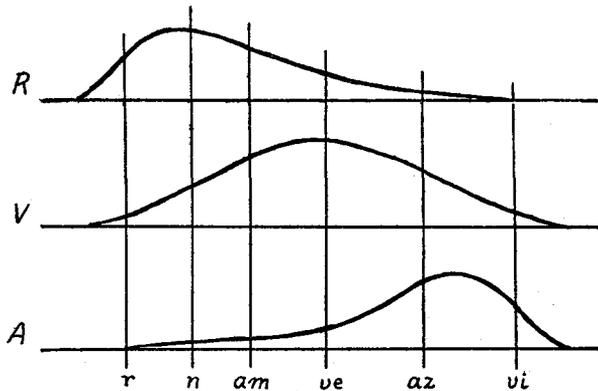


Fig. 8. Curvas que expresan la «sensibilidad» para las diferentes longitudes de onda del espectro solar, de los tres tipos de receptores cromáticos (conos) de nuestra retina, según la teoría de YOUNG-HELMHOLTZ. R, conos de máxima excitabilidad para el rojo; V, ídem para el verde; ídem para el azul de índigo.

rillo espectral, los tres tipos de conos resultan excitados, pero (como se puede comprobar en la figura) con diferente intensidad. Cada uno de esos elementos enviaría a la corteza visual, por medio de fibras específicas del nervio óptico, el impulso nervioso respectivo, que, en el centro visual originaría la sensación cromática correspondiente, que llamaremos «rojo elemental», «verde elemental» y «azul elemental». La fusión en el sensorio, de las tres sensaciones cromáticas elementales en una

determinada proporción, originaría *nuestro amarillo*, es decir, el *amarillo psíquico* que nosotros vemos, el cual no tiene nada que ver, evidentemente, con el *amarillo espectral* de 580 nm de longitud de onda que ha impresionado la retina.

De la misma manera, si hubiéramos estimulado la retina con la longitud de onda de 528 nm (correspondiente al *verde espectral*) se originaría en el sensorio *nuestro verde*. Y así sucesivamente.

Según esta teoría, nuestro aparato visual no trata como cosa homogénea la luz homogénea (monocromática) de una estricta longitud de onda, sino que la transforma en tres excitaciones diferentes: una «roja», otra «verde» y otra «azul», que en el sensorio se funden en una *unidad cromática psíquica*.

Esta ingeniosa teoría está de acuerdo con la idea de las energías sensoriales específicas, de JOHANNES MÜLLER. En efecto, sería indiferente que los conos R fueran estimulados por una u otra clase de radiaciones luminosas. En el centro visual, esa excitación provocaría siempre la sensación «rojo elemental», si bien con una intensidad condicionada por la curva de excitabilidad espectral de dicho tipo de conos. Lo mismo cabe decir de los conos V y de los A.

En resumen: según la teoría tricromática, los distintos colores percibidos por el aparato visual serían el resultado de las distintas intensidades relativas de las tres sensaciones cromáticas elementales. La sensación de «blanco» sería el resultado de una intensidad equilibrada de las tres sensaciones cromáticas elementales.

Séanos permitido insistir en que, verdaderamente, los tres colores fundamentales que se mezclan en el sensorio para dar todos los matices cromáticos percibidos por el hombre, no son las longitudes de onda correspondientes a los *colores espectrales* rojo, verde y azul, sino los *colores sensoriales elementales* «rojo», «verde» y «azul», que en realidad no tienen nada que ver con aquéllos.

Contra la ingeniosa teoría tricromática se han aducido algunas objeciones. Ciertos fenómenos visuales son difíciles, si no imposibles de explicar con la teoría de YOUNG. El mayor defecto de esta teoría fue, hasta hace pocos años, su carácter puramente especulativo. Los histólogos no encuentran diferencias morfológicas entre los conos de la retina, y los bioquímicos, durante más de cien años de pesquisas, no lograron detectar los presuntos pigmentos fotosensibles de esos elementos. En la actualidad la cosa ha variado favorablemente, pues diversos investigadores han logrado identificar en los conos de algunos vertebrados, incluso de la especie humana, algunos pigmentos fotosensibles de los que luego hablaremos.

Por lo que respecta al mensaje cromático que el nervio óptico envía a los centros visuales del encéfalo, las investigaciones modernas han demostrado que YOUNG estaba equivocado. No hay vías centripetas inde-

pendientes para las tres clases de conos. Como veremos más adelante, la retina es un centro elaborador de las impresiones visuales, y las células ganglionares, origen de las fibras del nervio óptico, envían al cerebro, por esas fibras, el resultado o producto neto de dicha elaboración. Por tanto, en contra de lo que YOUNG pensaba, la «mezcla» de las excitaciones cromáticas de las tres clases de conos, no se verifica en el centro visual de la corteza visual, sino ya en la propia retina. Hay que reconocer, sin embargo, que con esta rectificación la teoría de YOUNG no aclara satisfactoriamente el problema de la visión de los colores, pues seguimos ignorando cuál es el «producto neto» de la elaboración retiniana.

Teoría de Granit.—Como una modificación de la teoría de YOUNG y HELMHOLTZ puede considerarse la emitida por el gran fisiólogo sueco RAGNAR A. GRANIT, de la que me permitiré tan sólo dar de ella una ligera idea.

Mientras YOUNG y HELMHOLTZ desarrollaron la teoría tricromática por vía puramente teórica, GRANIT abordó el problema de la visión por vía experimental. A este efecto registró mediante microelectrodos especiales los impulsos nerviosos que emitían células ganglionares individuales cuando se estimulaba la retina con longitudes de onda de diferentes regiones del espectro.

De esta manera llegó GRANIT a la conclusión de que había en la retina *dos grupos fisiológicos* de fotorreceptores. Los del primer grupo responden con emisión de impulsos nerviosos a los estímulos lumínicos de cualquier longitud de onda. Pero, según la intensidad de la iluminación, se originan dos curvas cuyas cúspides yacen en las longitudes de onda de 550 y de 510 nm (fig. 9). Dichas curvas coinciden, respectivamente, con las curvas de la luminosidad fotópica y escotópica del ojo humano (véase fig. 7). A estos receptores les dio GRANIT el nombre de *dominadores*. Pertenecen a este tipo de receptores, según GRANIT, todos los bastones y una parte de los conos. Cuando la luminosidad es baja funcionan sólo los bastones; pero cuando la luminosidad aumenta, entran en función los conos dominadores. De ahí la existencia de las dos curvas descubiertas por GRANIT. El nombre de «dominadores» indica que el número de receptores que sirven para la sensibilidad lumínica acromática domina cuantitativamente sobre los receptores del otro sistema, que está formado exclusivamente por conos. De este hecho deduce GRANIT que la forma básica de la sensibilidad lumínica es la percepción acromática de la luz.

Los receptores del segundo grupo, que GRANIT denomina *moduladores*, funcionan solamente cuando el ojo está adaptado a la luminosidad, es decir, a la visión fotópica. Reaccionan, emitiendo impulsos, a las bandas espectrales de las longitudes de onda correspondientes a

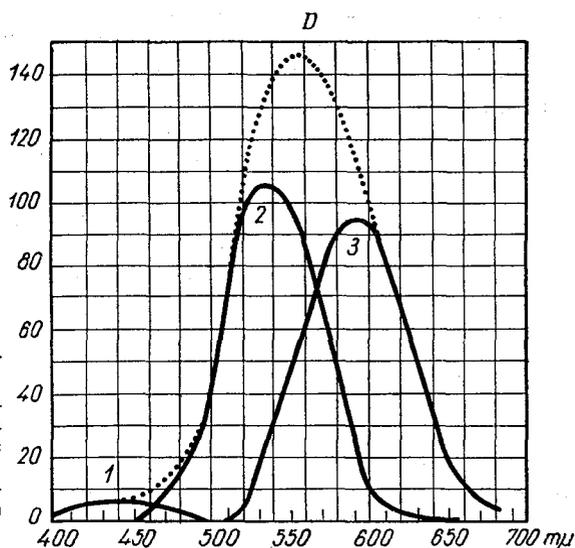


Fig. 9. La excitabilidad espectral de los moduladores. 1 = azul; 2 = verde; 3 = rojo. La línea de puntos indica la curva fotópica de los dominadores de la totalidad del ojo. Ordenadas: intensidad estimular en unidades caprichosas. (Según GRANIT.)

los tres colores primarios de la teoría tricromática, a saber (fig. 9): 600 nm (rojo), 540 nm (verde) y 425 nm (azul). Si, por ejemplo, se estimula el ojo por luz roja de 600 nm de longitud de onda, resultan estimulados esos tres tipos de moduladores en la relación 92 : 8 : 0. En la corteza cerebral la relación 92 de «rojo elemental» por 8 de «verde elemental» y cero de «azul elemental» determina la sensación de «rojo». Cuando los moduladores rojos y verdes son estimulados en la misma medida (p. ej., 72 : 72 : 0) entonces aparece en el sensorio la sensación de amarillo de longitud de onda de 570 nm.

La curva de luminosidad fotópica de esos tres diferentes receptores representa la curva de luminosidad del ojo (fig. 9). Por estimulación simultánea equitativa de todos los moduladores se obtiene la sensación de blanco.

La teoría de los pares de colores complementarios.—Mientras la teoría tricromática es una teoría eminentemente fisiológica, la teoría de los pares de colores complementarios, ideada por EWALD HERING en 1872-1878, es una teoría eminentemente psicológica. Se apoya, en efecto, en el hecho de que, psicológicamente, no hay más que cuatro colores básicos: rojo, amarillo, verde y azul, que constituyen dos parejas complementarias: rojo/verde, amarillo/azul. En alusión a este hecho, la teoría de HERING se suele llamar *teoría tetracromática*. Pero, en realidad, la especulación de HERING es una teoría de tres variables, como la de YOUNG.

En efecto, supone HERING que hay en el aparato visual tres «substancias visuales» (Sehsubstanzen), cuyo signo metabólico (catabolismo/anabolismo) está dirigido por la energía lumínica. De esta manera se originarían seis sensaciones luminosas fundamentales, asociadas formando tres parejas: blanco/negro, rojo/verde, amarillo/azul.

La primera de estas sustancias (Weisschwarzsubstanz) se catabolizaría (se descompondría) por la luz, y se anabolizaría (se resintetizaría) por la oscuridad. Por la reacción catabólica se originaría la sensación de blanco. Por la anabólica, la de negro. La competencia de las dos reacciones contrarias originaría la sensación de gris.

La segunda de las sustancias visuales (Rotgrünsubstanz) se descompondría por la luz roja, dando la sensación de «rojo», y se resintetizaría por la luz verde, dando la sensación de «verde».

La tercera sustancia (Gelbblausubstanz) se descompondría por la luz amarilla, dando la sensación de «amarillo», y se resintetizaría por la luz azul, dando la sensación de «azul».

Supone también HERING que la sustancia «blanco/negro» se descompone por cualquier clase de luz, con lo cual el color evocado por cualquier estímulo luminoso no está saturado al máximo, sino que, además de su «valencia cromática», tiene una cierta «valencia blanco».

Este supuesto nos da una sugestiva explicación del extraño fenómeno de los colores complementarios. Cuando se ilumina el ojo simultáneamente con luz amarilla y luz azul de la misma intensidad, entonces se anulan por compensación recíproca los procesos catabólico y anabólico de la «sustancia amarillo/azul», y no debería producirse sensación alguna. Pero, como tanto la luz amarilla como la luz verde descomponen a la «sustancia blanco/negro», se origina en el sensorio la sensación de «blanco».

También encuentra una explicación en la teoría de HERING la influencia que tiene la intensidad de la luz sobre la luminosidad y la saturación de los colores. Se sabe que por estímulos luminosos muy fuertes, el rojo y el verde van debilitándose progresivamente hasta ser reemplazados por tonos amarillos y azulados. Al final éstos también se esfuman y queda sólo el blanco.

Se comprende por sí mismo que los colores intermedios se originen por el juego de dos «substancias visuales». Así, la sensación verde amarillento se originaría por el catabolismo de la «sustancia amarillo/azul» y el anabolismo de la «sustancia rojo/verde».

Como vemos, en la teoría de HERING, las sensaciones blanco y negro tienen gran importancia en la visión de los colores. Si prescindimos de la pareja blanco/negro, la teoría de HERING puede calificarse de *tetracromática*.

Por la manera de originarse las sensaciones cromáticas fundamentales en la teoría de HERING, los colores de cada pareja son antagónicos,

es decir, contrarios. Algunos autores llaman a la teoría de HERING teoría de los *pares de colores antagónicos*. Otros la denominan teoría de los *pares de colores oponentes*.

El antagonismo entre los miembros de cada pareja de colores de la teoría de HERING se manifiesta por un curioso fenómeno psíquico: mientras la sensación cromática de los miembros de una de esas parejas la podemos combinar con una u otra de las de la otra pareja, obteniendo colores mixtos, las sensaciones cromáticas de los miembros de cada pareja son incompatibles.

Se comportan esas dos parejas de sensaciones cromáticas igual que las dos parejas de puntos cardinales N/S, E/W. Hay los colores rojo-amarillento, verde-azulado, amarillo-verdoso, amarillo-rojizo, etc., exactamente igual a como hay un noreste, un suroeste, un nornoroeste, etcétera. Pero no hay un verde rojizo, ni un amarillo azulado, exactamente igual a como no hay un nortesur o un esteoeste.

La comparación que acabamos de hacer indica claramente que la introducción de la pareja blanco/negro en el esquema de HERING no tiene razón de ser. La sensación de blanco y la de negro se combinan en todas proporciones dando la extensa gama de los grises. El biólogo francés H. PIERON ha insistido mucho en que hay que excluir del esquema de HERING la pareja blanco/negro. Para PIERON las palabras blanco y negro no designan sensaciones, sino percepciones.

HERING localiza el proceso antagónico no en las sustancias químicas de la retina, que él denomina «Empfangstoffen», esto es, «sustancias receptoras», sino en lo que él llamó «Sehsubstanzen», es decir, «sustancias visuales», que no hay que entender como sustancias en el sentido químico, sino como la suma de retina, nervio óptico y centros cerebrales de la visión.

Como se habrá notado, la teoría de HERING es una pura especulación. Sin embargo, es compatible con el principio neurofisiológico de la excitación e inhibición recíproca, principio que campea en tantos y tantos procesos fisiológicos.

Teoría sintética de la visión cromática.—La existencia de los dos pares de sensaciones cromáticas antagónicas (rojo/verde, amarillo/azul) es un hecho que no tiene explicación, de buenas a primeras, en la teoría de YOUNG, pero que no puede ignorarse a la hora de elaborar una teoría de la visión de los colores. De esto se han percatado todos los investigadores. Revisando la literatura se descubren repetidos intentos de ensamblar en una teoría única la teoría de YOUNG y la de HERING. Así ha ido surgiendo en la palestra la que podemos llamar *teoría sintética de la visión de los colores*.

Quizá el primer intento de asociar a HERING con YOUNG sea el elaborado por L. M. HURVICH y su colaboradora DOROTHEA JAMESON (1958).

Postula HURVICH la existencia de tres sustancias fotosensibles independientes α , β , γ , que constituyen los eslabones entre los estímulos lumínicos y los tres pares de procesos visuales de respuesta: amarillo/azul, verde/rojo, blanco/negro. Estas tres sustancias fotoquímicas casi independientes estarían contenidas en unidades retinales discretas, y estarían interconexionadas de una manera muy compleja con los sistemas neuronales de respuesta. De esta manera, la sensibilidad cromática respondería a la teoría de YOUNG en el componente receptor (los conos) y a la teoría de HERING en el resto del aparato visual (nervio óptico y centros visuales encefálicos).

Más elaborada resulta la teoría sintética de la visión de los colores en los trabajos de varios autores recientes, principalmente en uno debido a G. SVAETICHIN, K. NEGISHI y R. FATEHCHAND, titulado «Cellular mechanisms of a Young-Hering visual system», publicada en 1965.

Para estos autores, el hecho de que haya cuatro sensaciones cromáticas fundamentales, y sólo tres clases diferentes de receptores cromáticos, indica que los tres espectros de absorción de los pigmentos de los conos no corresponden, en manera alguna, a ninguna de aquellas sensaciones. Por otra parte, los procesos oponentes de HERING, fundados en el mecanismo de excitación e inhibición recíproca, necesitan operar con un máximo de dos cualidades de información antagónicas. En consecuencia, hay que admitir que, en la retina, la información suministrada por los tres tipos de receptores, tiene que transformarse en dos procesos oponentes paralelos, cada uno de los cuales suministrará a la corteza visual una única información para componer las variadas sensaciones cromáticas.

Tres es el número mínimo de receptores en que se puede basar el sistema oponente de HERING. Cuatro receptores podrían, desde luego, servir para ese menester, pero —dice SVAETICHIN y colaboradores— «la naturaleza es ahorrativa». Hablando por mi cuenta, me permito recordar que hace más de cien años MAXWELL, al elegir como colores primarios el rojo, el verde y el azul, decía que los fenómenos de las mezclas de colores implicaban que los receptores cromáticos tuvieran tres maneras y sólo tres de captar luz, y que, por tanto, parecía razonable que hubiera tres y sólo tres pigmentos en dichos receptores.

Pigmentos de los conos.—Para explicar la sensibilidad cromática de los vertebrados hay que admitir que los conos deben elaborar pigmentos especialmente sensibles a determinadas longitudes de onda. El aislamiento o al menos la identificación de dichos pigmentos ha resultado extraordinariamente difícil.

El primer pigmento de los conos fue aislado por GEORGE WALD, en 1937, en la retina del polluelo, la cual tiene pocos bastones (un bastón por cada seis conos). Es de color lila y WALD le llamó *yodopsina*. Se compone de una opsina especial (*fotopsina*) y de un carotinoide que ha

resultando ser el mismo que el de la rodopsina (*retineno*). Su curva de absorción es semejante, en aspecto, a la de la rodopsina, pero está desplazada en bloque hacia el rojo. El máximo de absorción está en la longitud de onda de 562 nm, coincidiendo casi con la curva de la sensibilidad fotópica del ojo. Por la acción de la luz, la yodopsina se decolora.

Los primeros pigmentos de los conos de los mamíferos fueron identificados en el ojo humano, por W. A. H. RUSHTON y su colaborador F. W. CAMPBELL, en 1955. Para ello utilizaron fóveas aisladas, las cuales, como es sabido, carecen de bastones. Encontraron dos pigmentos. Uno, que RUSHTON llamó *chlorolabe*, era más sensitivo a la región verde del espectro, con un máximo en la longitud de onda de 540 nm. El otro pigmento, al que denominó *erythrolabe*, tiene su máximo de sensibilidad en el amarillo de 590 nm. No encontraron un pigmento especialmente sensible al azul, que hubiera sido llamado *cyanolabe*, pero RUSHTON no parece dudar de su existencia. En todo caso no pudo determinarse si los dos pigmentos estaban localizados en conos diferentes o si estaban mezclados en el mismo receptor. (Información de RUSHTON, 1962.)

Para dilucidar este importante problema, el único método de investigación consiste en determinar, con un microespectrofotómetro, el espectro de absorción de conos individuales. La cosa, como se comprende, no es fácil. W. B. MARKS lo consiguió mediante un método muy ingenioso que no tenemos tiempo para explicar. Se trata de un dispositivo bastante sensible como para poder determinar las curvas de absorción de conos individuales del pez de colores (*Carausius auratus*), cuya visión cromática ha sido perfectamente establecida.

MARKS llegó a calcular los espectros de absorción de los tres tipos de pigmentos característicos de tres clases fisiológicas de conos existentes en la retina de ese pez. Las cúspides de las correspondientes curvas de absorción yacen en las longitudes de onda de 455, 535 y 625 nm, que corresponden a los colores espectrales azul de índigo, verde y rojo.

La teoría de YOUNG-HELMHOLTZ, de los tres tipos de receptores cromáticos, resultó así plenamente confirmada.

La teoría tricromática ha podido extenderse a la rana, al macaco (*Macaca nemistrina* y *M. mulatta*) y al hombre, por G. WALD y P. K. BROWN (1963-1964) y por W. B. MARK, W. H. DOBELLE y E. F. MACNICHOL (1964), pese a que los conos de los primates son mucho más finos que los del *Carausius*, pues miden sólo dos micras de diámetro en la base del segmento externo. Los datos logrados por WALD y BROWN en conos humanos revelaron tres diferentes curvas de absorción (fig. 10), cuyas cúspides estaban en 450, 525 y 555 nm, o sea, en los colores espectrales azul de índigo, verde y amarillo, respectivamente. En la nomenclatura de RUSHTON esos pigmentos serían cianolabe, clorolabe y eritrolabe. Como se ve, esos valores no difieren gran cosa de los hallados por MARKS en el pez de colores.

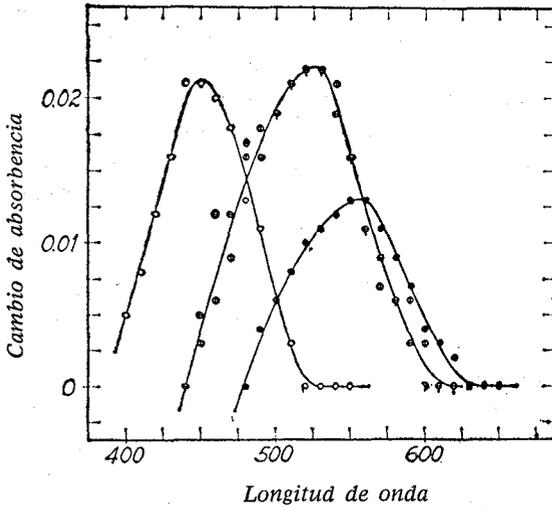


Fig. 10. Espectros de absorción de los pigmentos visuales de conos de la región parafoveal de la retina humana. (Según BROWN y WALD, 1964.) (B. H. CRAWFORD, 1965.)

Uno de esos conos, al parecer un receptor de azul, tiene su λ máximo en unos 450 nm; dos conos, al parecer receptores del verde, lo tienen en 525 nm; y uno, al parecer receptor del rojo, lo tiene en 555 nm. El rayo luminoso atravesaba el cono en dirección axial.

Merece mención el hecho de que la cúspide de la curva de sensibilidad de nuestros receptores «rojos» esté en el amarillo, y no en el rojo. Pero, se ha observado que esa curva se extiende considerablemente sobre la banda roja del espectro y no cabe duda de que ese pigmento es lo suficientemente sensible a la luz roja como para enviar un mensaje que nuestro cerebro puede interpretar como «rojo». (Al fin y al cabo, el color de una radiación luminica no es una propiedad de las ondas electromagnéticas, sino una propiedad de los centros sensoriales.)

Para terminar este estudio de los pigmentos de los conos diremos que todos ellos son cromoproteidos que tienen como grupo prostético retineno, exactamente igual que la rodopsina. Este hecho tiene gran importancia teórica. Revela que la especificidad funcional de los pigmentos visuales no se debe al cromóforo (siempre retineno), sino a la opsin, la cual, por ser una proteína, tiene no sólo una especificidad específica, sino también una especificidad funcional.

Por tanto, los pigmentos visuales constituyen un caso paralelo al de la hemoglobina. Las curvas de disociación de la oxihemoglobina varían con la ecología del animal. Y estas variaciones se deben a la globina, que es una proteína con especificidad específica y funcional, no al grupo prostético, el hemo, que es siempre el mismo.

El número de receptores rojos y verdes de la retina del *Carausius* es unas cinco veces mayor que el de receptores azules. En los primates, el hombre incluido, se ha encontrado algo parecido. Los receptores rojos, verdes y azules están en la proporción de 13 : 15 : 2. Se supone que en nuestra fóvea hay siete veces más receptores rojos y verdes que azules.

Teoría de la visión de los colores de Jarczyk.—Recientemente (en 1968) NOEBERT JARCZYK ha desarrollado una nueva teoría de la visión de los colores apoyada en varios argumentos y observaciones. Uno de los principales es que la curva de la sensibilidad escotópica de las personas de vista normal (los tricromáticos) es muy parecida a la curva de la sensibilidad fotópica de los protánopes (1). De este hecho deduce JARCZYK que los protánopes ven sólo con los bastones. Pero, como a pesar de esto esas personas ven bien de día y pueden distinguir el azul y el amarillo, es evidente que sus bastones no pueden tener ceguera diurna. En consecuencia, según JARCZYK, los bastones participan en la visión fotópica.

Después de hacer una serie de consideraciones en las que no vamos a entrar, sobre los pigmentos visuales, admite JARCZYK que no hay más que dos pigmentos visuales: la rodopsina y la yodopsina y supone que esos pigmentos están distribuidos formando cuatro tipos de receptores, a saber:

Bastones con rodopsina	Conos con yodopsina y
Bastones con yodopsina	Conos con rodopsina.

Admite JARCZYK la existencia de los pares de colores antagónicos rojo/verde, amarillo/azul, pero rechaza la teoría tricromática en todas sus formas.

Teoría de la visión de los colores de Land.—En 1959 el físico EDWIN H. LAND dio cuenta de una serie de experimentos notabilísimos que causaron sensación. En la imposibilidad de exponerlos in extenso en este discurso, me limitaré a hacer una síntesis de los mismos.

LAND parte de la idea de que los experimentos de mezclas de colores, iniciados por NEWTON y proseguidos principalmente por MAXWELL y HELMHOLTZ, tiene poco que ver con el color, tal como lo vemos normalmente cuando contemplamos una escena, un panorama o un cuadro.

Esos investigadores experimentaron con manchas de luz y en particular con pares de manchas de luz superpuestas. Las conclusiones a que llegaron —las leyes de las mezclas de colores— fueron tácitamente aplicadas a todas las sensaciones de color.

Los experimentos realizados por LAND revelan que la sensación de

(1) La protanopia es una anomalía de la visión cromática debida a la pérdida de la actividad de los conos sensibles al rojo. El protánope construye su mundo cromático con sólo los colores primarios verde y azul.

Anormalidades gemelas de la protanopia son la deuteranopia y la tritanopia, debidas, respectivamente, al fallo de la función de los conos sensibles al verde o al azul.

Los protánopes y deuteránopes son los llamados «ciegos para el rojo y el verde», y también daltónicos, nombre alusivo al físico y químico inglés DALTON, que padecía esa anomalía y la estudió con gran penetrancia. Hoy se sabe que DALTON era protánope. Describe así su espectro visual: «Mi amarillo comprende el rojo, anaranjado, amarillo y verde de las demás personas, y mi azul y púrpura (quiere decir, seguramente, azul de índigo) coincide con los de ellas.»

color, cuando se examinan escenas completas, responde a elementos muy diferentes de los que presiden las sensaciones cromáticas producidas por manchas de luz sobre pequeñas áreas de la retina. La certeza de este aserto se comprueba de una manera sensacional comparando un clásico experimento de NEWTON con uno de los primeros realizados por LAND.

ISAAC NEWTON utilizó dos estrechas bandas del espectro solar proyectándolas sobre una pantalla. El resultado fue la aparición de un tercer color, generalmente yacente entre las dos bandas espectrales empleadas. Si se utilizan las radiaciones extremas de la banda amarilla (por ej., las de 579 y 599 nm) el color obtenido es naturalmente, el amarillo.

EDWIN LAND modificó el experimento de NEWTON en la siguiente forma: enfrente de las rendijas por las que salían los dos haces luminosos, colocó sendas diapositivas en blanco y negro hechas en la forma que luego diremos, las cuales se superpondrán sobre la pantalla. Comparando las dos fotos se ve que no son absolutamente idénticas. Algunos de los objetos de la escena son más claros y otros más oscuros en una de ellas que en la otra. Los rayos amarillos pasan a través de esas diapositivas y caen sobre la pantalla. Proyectando por separado las diapositivas, cada una de ellas da un fotograma en blanco y negro en tonalidad amarilla. Proyectando las dos simultáneamente, no aparece el amarillo que cabría esperar. En la pantalla surge la escena fotografiada exhibiendo los colores del original.

A la vista de este experimento —dice LAND— nos vemos forzados a admitir que los rayos luminosos no son en sí mismos los causantes del color, sino que son los portadores de una información que el aparato visual utiliza para asignar colores apropiados a los variados objetos del mundo exterior.

Para LAND esta conclusión está en pugna con la teoría tricromática. En esta teoría se supone que el color que se ve en cualquier punto del campo visual depende de las longitudes de onda que salen de ese punto y de sus intensidades relativas. Pero en el experimento de LAND la luz en cualquier punto de la pantalla está compuesta de sólo dos longitudes de onda, ambas «amarillas», y, sin embargo, la imagen exhibe todos los colores.

La calidad de las fotografías es decisiva para que la superposición de ellas en blanco y negro origine la imagen a todo color de la escena fotografiada. Si las dos fotos son absolutamente iguales, es decir, hechas con el mismo negativo, el color no se produce. Para que se produzca es necesario que las dos diapositivas sean diferentes.

Esta desigualdad de las dos diapositivas puede lograrse fácilmente fotografiando la escena a través de dos filtros que dejen pasar dos bandas diferentes del espectro solar. De esta manera uno de los negativos habrá sido fotografiado con unas longitudes de onda largas; el

otro lo habrá sido con unas longitudes de onda cortas. LAND usa generalmente un filtro rojo para las ondas largas, y uno verde para las cortas.

Cuando se proyectan las correspondientes diapositivas con un par cualquiera de longitudes de onda (una larga y otra corta) obtenemos una imagen coloreada. Si enviamos la luz de onda larga a través de la diapositiva cuyo negativo habría sido hecho en onda larga, y enviamos la luz de onda corta a través de la diapositiva cuyo negativo había sido hecho con onda corta, obtendremos los colores de la escena natural en sus lugares correctos. Si invertimos el proceso, los colores de la imagen se invierten: los rojos se ven verdes azulados, y así sucesivamente.

Parece, por tanto, que el color, en las imágenes visuales, resulta no de la elección de unas determinadas longitudes de onda, sino de la interacción de ondas largas y cortas en el campo visual.

Es interesante el hecho de que si se emplea luz roja como onda larga para proyectar la diapositiva correspondiente al negativo hecho con onda larga, puede emplearse luz blanca como onda corta para proyectar la diapositiva procedente del negativo hecho con onda corta.

Una ventaja de este procedimiento es que un observador puede comprobar la realidad del fenómeno de una manera impresionante. De acuerdo con la teoría clásica de la mezcla de colores, la combinación de rojo y blanco no origina más que rosa. Sin diapositivas en ambos proyectores y con un filtro rojo en uno de ellos, la pantalla resulta de hecho iluminada de rosa. Si ahora colocamos las diapositivas en el proyector, en la pantalla aparece la imagen a todo color de la escena fotografiada. Si quitamos el filtro rojo, los colores desaparecen y vemos la escena en blanco y negro. Cuando el filtro se coloca de nuevo, los colores surgen como por encanto.

De éstos y otros experimentos deduce LAND que lo que necesita el aparato visual para ver colores es una información a cerca de las longitudes de onda largas y cortas que emite la escena que se mira.

En nuestro sentir los experimentos de LAND no son incompatibles con la teoría de YOUNG-HELMHOLTZ, pues los receptores cromáticos son estimulables por amplias bandas de longitudes de onda (fig. 8).

Desde luego LAND hace hincapié en que al interpretar los resultados de sus experimentos no ha estado describiendo una teoría dicromática de la visión.

b) LA SENSIBILIDAD CROMATICA DE LA ABEJA

Pasemos ahora a estudiar la sensibilidad cromática de la abeja.

Diremos, en primer lugar, que la sensibilidad cromática es una adquisición filogenética propia de los animales superiores. La poseen típicamente, los vertebrados, los cefalópodos y numerosos crustáceos o insectos. Los animales inferiores carecen de sensibilidad cromática.

Ha resultado muy trabajoso llegar a esa conclusión. Y se comprende. No podemos preguntar a los animales *si ven colores*. (Huimos de decir *si distinguen los colores*.) Sólo mediante experimentos bien elaborados podemos llegar a conclusiones científicamente aceptables. Para los fines que perseguimos en este discurso, polarizaremos nuestra atención sobre la abeja, que es el insecto mejor estudiado a este respecto.

De buena gana expondría aquí, in extenso, la historia de estas investigaciones, pues de esa manera nos haríamos cargo de cuántas precauciones hay que tomar en este tipo de pesquisas. Pero no hay tiempo para tanto. Me limitaré a hacer una exposición somera del problema.

Las investigaciones básicas se han realizado mediante el método del adiestramiento.

Ya LUBBOCK, en 1885, y FOREL, en 1910, demostraron que es posible adiestrar a las abejas a libar agua azucarada en pocillos colocados sobre papeles de determinados colores. Mediante este método creyeron haber demostrado que las abejas distinguen con seguridad el rojo y el azul.

VON HESS, en 1913, hizo notar que esta capacidad de discriminación de colores no es, de ninguna manera, una prueba de sensibilidad cromática, pues las personas ciegas para los colores pueden distinguir el rojo del azul a causa, simplemente, de la distinta luminosidad de esos colores. El rojo les resulta mucho más oscuro que el azul. (Véase anteriormente, pág. 46) VON HESS suponía que los peces y todos los invertebrados concuerdan con el hombre ciego para los colores en su *sentido fotométrico*, que se caracteriza porque el espectro resulta acertado en su extremo de onda larga, y la zona de mayor luminosidad del mismo comprende desde el verde amarillento al verde. Pero este hecho, claro está, no es una prueba de ceguera cromática propiamente dicha. Es cosa de la visión escotópica, no de visión fotópica.

En 1914 —dos años después de VON HESS— KARL VON FRISCH, demostró, por primera vez, que las abejas tienen realmente sensibilidad cromática. En efecto, comprobó VON FRISCH que las abejas adiestradas a libar en pocillos de agua azucarada colocados sobre papel Hering azul, distinguen con seguridad ese color de toda una serie gradativa de grises. Quiere esto decir que distinguen *cualitativamente* el azul del gris de la misma luminosidad. Este descubrimiento tiene una enorme importancia teórica. Revela que hay invertebrados en los cuales, como en nosotros, el sentido de la vista está desdoblado en un sentido fotométrico y un sentido cromático.

El experimento resultó positivo con otros colores, a excepción de dos, a saber: el rojo escarlata, que confunden con el gris muy oscuro y con el negro, y el verde azulado, que confunden con grises de mediana luminosidad.

Observó también VON FRISCH, que dentro de la gama de «colores» distinguibles de los grises de su misma luminosidad, las abejas no distin-

guen unos de otros los colores anaranjado, amarillo y verde, ni tampoco el azul, el violeta y el púrpura. Esta conclusión resulta de la imposibilidad de adiestrar a las abejas a libar exclusivamente en uno de esos colores. Las abejas adiestradas a libar en el color amarillo, acuden igualmente al anaranjado y al verde, siempre, naturalmente, que sean de la misma luminosidad.

En estos experimentos de VON FRISCH, el comportamiento de las abejas recuerda la ceguera rojo-verde del hombre, especialmente a la protanopia. (Ver pág. 59, nota al pie.) Por ese motivo VON FRISCH supuso que las abejas eran daltónicas.

En 1921, KÜHN y POHL repitieron los experimentos de VON FRISCH utilizando, en vez de papeles de colores HERING, colores espectrales. Los resultados obtenidos fueron sorprendentes. En parte confirmaron los obtenidos por VON FRISCH; en parte los rectificaron sustancialmente.

El hecho más importante fue el descubrimiento de que las radiaciones ultravioleta, comprendidas entre 400 y 300 nm, que para nosotros son invisibles, las ven las abejas como un color «sui generis», que distinguen de todos los demás.

Sintetizando los resultados de VON FRISCH y los de KÜHN y POHL, se puede decir que se han establecido los siguientes hechos fundamentales:

1.º Que la abeja es ciega para el rojo, color que confunde con el gris muy oscuro y con el negro.

2.º Que la región menos refrangible del espectro solar (entre 650 y 500 nm) en la cual nosotros distinguimos los colores anaranjado, amarillo y verde, produce en el sensorio de la abeja una única sensación cromática.

3.º Que la abeja distingue una segunda cualidad cromática en la estrecha zona del espectro solar comprendida entre 510 y 480 nm, que en nosotros corresponde al color verde azulado. Este segundo dominio cromático de la abeja, fue descubierto por KÜHN y POHL.

La contradicción entre los resultados de KÜHN y POHL (1921) y los de VON FRISCH (1915) en lo que toca al color verde azulado, se debe a que el papel verde azulado de HERING, empleado por VON FRISCH, refleja, junto con las radiaciones de ese color, radiaciones ultravioleta, las cuales, como veremos, en el mundo cromático de la abeja son precisamente complementarias de las verde azulado, lo que determina la recíproca anulación cromática de las mismas, y por tanto una tonalidad gris.

4.º Que un tercer color del mundo cromático de la abeja abarca toda la región más refrangible de nuestro espectro, desde 480 nm a 400 nm, que en nosotros comprende los colores azul, añil y violeta.

5.º Que la abeja distingue como una cuarta calidad visual las radiaciones ultravioleta, comprendidas entre 400 y 300 nm, que en nosotros no producen sensación alguna.

Como es natural, no podremos saber jamás qué sensaciones provocan en el sensorio de la abeja esos cuatro dominios espectrales. Para entendernos podemos imaginar que las cuatro cualidades fundamentales del mundo cromático de la abeja son:

Amarillo (650-500 nm),
Verde azulado (500-480 nm),
Azul (480-400 nm) y
Ultravioleta (400-300 nm),

siendo el «ultravioleta» un color totalmente inimaginable.

Entre el amarillo y el verde azulado, y también entre el verde azulado y el azul, encontró KÜHN pequeños dominios espectrales de tránsito que, para las abejas, tienen semejanza con los dominios vecinos.

Descubrió KÜHN también que en el ojo de la abeja se da el fenómeno del contraste simultáneo de colores. En efecto, las abejas adiestradas a libar sobre el azul, sobrevuelan también una tira gris colocada sobre un fondo amarillo. Este descubrimiento tiene gran importancia. Si un fenómeno tan típico de la visión cromática del hombre se da también en la abeja, hay que concluir que, pese a las enormes diferencias anatómicas entre el ojo del hombre y el de la abeja, los fundamentos fisiológicos de la visión cromática son los mismos, o por lo menos idénticos en ambos casos.

Un gran avance en nuestro conocimiento de la visión cromática de la abeja fue iniciado en 1956 por DAUMER, un discípulo de VON FRISCH. Hasta entonces no se sabía si las leyes de las mezclas de colores, tal como se conocen para la especie humana, se cumplen también en los insectos, o bien si estos animales se comportan, ante las mezclas de diferentes longitudes de ondas luminosas, como nosotros nos comportamos ante una mezcla de diferentes longitudes de ondas sonoras. DAUMER ideó un aparato especial en el cual era posible realizar mezclas de diferentes longitudes de ondas electromagnéticas, incluyendo las ultravioleta.

Los resultados experimentales obtenidos revelan que en la abeja rigen las leyes de las mezclas de colores, bien entendido que se trata de los colores característicos de la sensibilidad cromática de esos animales. También este hecho es de gran importancia teórica, pues revela que en todo el reino animal los sentidos del oído y de la vista tienen signo contrario: el sentido de la vista es de tipo sintético, mientras el del oído es de tipo analítico. Una mezcla de impresiones acústicas diferentes, que estimulen simultáneamente el receptor auditivo es descompuesta en el sensorio en sus componentes integrantes.

Pero quizá lo más importante que se descubrió con el aparato de DAUMER fue la especial importancia que tiene la sensibilidad para las radiaciones ultravioleta en la visión cromática de la abeja. El ultravioleta

leta es no sólo el más luminoso de los colores del espectro de la abeja, sino el más saturado. Esta afirmación se ha deducido de experimentos en los cuales, tras adiestramiento a un color espectral se determinaba la mínima intensidad de ese color necesaria para que las abejas puedan diferenciar un campo iluminado con él de uno diferentemente iluminado. Cuanto más pequeña es la intensidad suficiente para la percepción del color, tanto mayor es la acción estimulante del mismo.

Tomando como unidad el verde, la acción estimulante relativa de las radiaciones lumínicas del mundo cromático de la abeja es: anaranjado: 0,3; verde azulado: 0,5; amarillo: 0,8; verde: 1,0; violeta azulado: 1,5; ultravioleta: 5,8.

En esta acción estimular participa tanto la claridad de los colores (para el ojo de la abeja) como su saturación. La saturación se determina probando qué dosis de un determinado color se necesita para dar a una luz blanca de intensidad conocida una tonalidad cromática reconocible por la abeja. La saturación mayor corresponde al ultravioleta; la menor, al verde azulado.

Las refinadas investigaciones modernas han demostrado que la capacidad discriminatoria para tonalidades cromáticas, por parte de la abeja es mayor de lo que antes se hubo creído. Así, las radiaciones anaranjadas, amarillas y verdes son para la abeja muy semejantes en tonalidad, pero no idénticas. También las radiaciones azules y violeta son semejantes, pero diferenciables. No obstante, continúan teniendo validez los viejos conceptos de «dominio amarillo» y «dominio azul» para la visión cromática de la abeja, pues esos distritos espectrales, relativamente anchos, son para las abejas muy semejantes, mientras para nosotros comprenden, respectivamente, tres y dos colores muy diferentes (anaranjado, amarillo y verde, el primero; azul y violeta, el segundo).

Por lo que respecta al ultravioleta, se ha demostrado que las abejas distinguen en ese dominio espectral varias tonalidades diferentes.

Así como, para nosotros, por mezcla de rojo y violeta resulta el color púrpura, que no existe en nuestro espectro, y la banda espectral se cierra en anillo, así también, para la abeja, por mezcla de los dos dominios terminales del espectro por ella percibido, es decir, por mezcla de amarillo y ultravioleta, se origina un nuevo color que no existe en el espectro lumínico de esos animales, y al cual le daremos el nombre de «apispúrpura», es decir «púrpura de la abeja» (*Bienenpurpur* de los autores alemanes).

También se ha visto que por mezcla de violeta azulado y ultravioleta se originan varias cualidades cromáticas hasta ahora desconocidas, que, en conjunto, pueden designarse con el nombre de «apisvioleta» (*Bienen-violet* de los alemanes).

El análisis del blanco, en el mundo visual de las abejas es sumamente interesante.

De la misma manera que se puede obtener, para la vista humana, un blanco incoloro no sólo por la mezcla de todos los colores espectrales sino también mezclando sólo, en las debidas proporciones, los tres colores fundamentales: rojo, verde y azul, así también, se puede lograr, para la abeja, una luz neutra que, para ellas no tiene semejanza con ninguno de los colores espectrales, por la mezcla de 55 por 100 de amarillo + 30 por 100 de violeta azulado + 15 por 100 de ultravioleta. Esta sensación lumínica neutra es, para la abeja, subjetivamente equivalente a nuestro blanco y la llamaremos «apisblanco» (*Bieneweiss*).

Puesto que en el «apisblanco» participa el, para nosotros, invisible ultravioleta, los objetos que, para nosotros resultan blancos, pueden ser de diferentes colores para las abejas. Serán blancos cuando reflejen toda la luz visible para esos animales, es decir también el ultravioleta. Cuando no reflejan las radiaciones ultravioleta o reflejen poca cantidad de ellas serán coloreados. Un blanco pobre en ultravioleta es confundido por las abejas con verde azulado. Un papel verde azulado que refleje también el para nosotros invisible ultravioleta, pierde para las abejas toda su coloración. Por este motivo M. HERTZ (1939) considera el verde azulado y el ultravioleta como colores complementarios para el ojo de la abeja. Esto fue confirmado por DAUMER con su aparato. Por el contrario, la suposición de HERTZ de que el amarillo y el azul eran colores complementarios para la abeja, se ha visto que era errónea.

Según los experimentos de DAUMER los pares de colores complementarios del mundo sensorial de las abejas, que, por mezcla en determinadas proporciones dan apisblanco son:

Amarillo y apisvioleta.
Verde azulado y ultravioleta.
Azul y apispúrpura

Con la inclusión del apisvioleta y del apispúrpura, las cuatro cualidades cromáticas capitales de las abejas, hasta ahora conocidas, se elevan a seis. El sistema cromático de la abeja puede considerarse como tricromático, como el del hombre, del cual se diferencia principalmente por el desplazamiento de todo el dominio de sensibilidad hacia la parte de onda corta del espectro, es decir, abandonando el rojo e invadiendo el ultravioleta.

Las leyes de las mezclas de colores, aplicadas a la abeja, se explican admitiendo también en estos animales la existencia de tres tipos de receptores visuales con diferente sensibilidad espectral. Las reacciones cualitativas de las abejas en los experimentos de DAUMER (1958) inclinan a este autor a postular un receptor del amarillo, otro del azul (o azul-violeta) y otro del ultravioleta.

Este supuesto ha sido confirmado, en parte, recientemente (1971). Según me ha dado a conocer el profesor BUSTINZA (véanse los últimos

párrafos de su discurso de contestación al mío) M. I. MOTE y T. H. GOLD-SMITH, han logrado identificar dos clases de fotorreceptores en el mismo ommatidio del mutante «ojos blancos» de la cucaracha *Periplaneta americana*. Uno está especializado para el ultravioleta, teniendo su máxima sensibilidad para la radiación de 365 nm. El otro lo está para la luz verde, con máxima sensibilidad a 510 nm.

La visión cromática no es una especialidad de la abeja melífera. Se ha encontrado en tantos órdenes de insectos que VON FRISCH se pregunta si hay en verdad insectos totalmente acromatópsicos. Mas aún, no se ha podido demostrar la existencia, en los insectos, de una ceguera cromática como la que tienen los vertebrados cuando sus ojos se han adaptado a la oscuridad, es decir, en la visión escotópica. Ahora bien, se ha demostrado que no todos los insectos coinciden con la abeja en su sensibilidad cromática. Particularmente interesante es el hecho de que algunos insectos tienen sensibilidad para el rojo, por ejemplo, ciertas mariposas diurnas estudiadas por KÜHN y su discípula DORA ILSE (1925, 1929), y la luciérnaga *Photinus pyralis* que, según BUCK (1937), reacciona incluso a fognazos de color rojo oscuro (690 nm).

Por lo que respecta a la sensibilidad cromática para las radiaciones ultravioleta, al parecer es un rasgo muy extendido en los insectos. BERTHOLF (1932) la ha demostrado en la drosófila.

La significación biológica de la sensibilidad cromática de la abeja (y de los insectos libadores en general) es clara. No cabe duda que se ha debido desarrollar filogenéticamente a la vez que los pigmentos de las flores, en virtud de las relaciones de recíproca dependencia entre las flores y los animales polinizadores.

Ahora bien, debido a la falta de coincidencia entre nuestro mundo cromático y el de los insectos, no podemos considerar los colores de las flores (ni los de los objetos del mundo exterior) con arreglo a nuestra vista. Así, por ejemplo, la amapola, que para nosotros es una escandalosa flor roja, para la abeja, animal ciego para el rojo, tiene un color del que nosotros no podemos tener la menor idea. Es el «color» correspondiente a las radiaciones ultravioleta, que la amapola refleja en gran cantidad, pero para las cuales somos ciegos nosotros (LOTMAR, 1933; DAUMER, 1958). Asimismo, la clorofila —el pigmento que tiñe las hojas de verde— refleja la luz de los tres dominios espectrales de la abeja en las justas proporciones para dar, por mezcla aditiva, un «gris neutro» o ligeramente «amarillo pálido». ¡Cuán diferente que para nosotros es un prado o un árbol para las abejas!

De la misma manera, muchas flores que, para nosotros, tienen el mismo color, pueden tenerlo diferente para las abejas. Todo depende de la distinta capacidad de sus pigmentos para reflejar el ultravioleta.

Las flores blancas para nosotros, absorben casi sin excepción el ultravioleta, por lo cual resultan para las abejas de color verde azulado, que

es el color complementario del ultravioleta (HERTZ, 1937; DAUMER, 1958). Esta coloración es biológicamente muy importante. No solamente porque lo coloreado es, para la abeja, como para nosotros, más llamativo que lo blanco, sino, sobre todo, porque determina que esas flores resulten muy visibles sobre el follaje, el cual, como acabamos de decir, para las abejas no es verde sino de una tonalidad amarillo pálido, casi incolora, sobre la cual las flores apiblanas apenas se distinguirían.

A causa del destacado papel que desempeñan las radiaciones ultravioleta en la visión cromática de las abejas y de la diferente cantidad de dichas radiaciones que las diferentes flores reflejan, resulta el hecho singular de que flores que, para nosotros tienen el mismo aspecto, son claramente distinguibles por el ojo del insecto. Así, por ejemplo, las crucíferas *Erysimum helveticum*, *Brassica napus* y *Sinapis arvensis* son para nosotros casi iguales, no sólo por su color amarillo sino también por su morfología cruciforme. Experimentos de adiestramiento han demostrado que las abejas las distinguen perfectamente por su color. Los de *Erysimum helveticum*, por no reflejar apenas las radiaciones ultravioleta, las ven amarillas; las de las otras dos especies, que reflejan el ultravioleta en dosis diferente, las ven apispúrpura de dos tonalidades distintas.

Las flores que, para nosotros, son azules, pueden serlo también para las abejas, o pueden ser de color apisvioleta, si reflejan, además del azul, el ultravioleta.

Como vemos, el estudio comparado de la sensibilidad cromática revela estas tres cosas: 1.^a cuán grande es la diferencia que hay entre el mundo físico y los numerosos mundos de los sentidos de los diferentes animales; 2.^a cómo los animales obsequian a los estímulos lumínicos con cualidades que ellos de por sí poseen; 3.^a cómo esos atributos subjetivos están estrechamente relacionados con los factores ecológicos y etológicos.

VII. LA RETINA COMO ORGANO MODIFICADOR DE LA IMAGEN OPTICA

1. COMPLEJIDAD DE LA VIA VISUAL

Si consideramos lo que hoy día sabemos de la complejidad histológica de la retina, comprenderemos que este órgano tiene que originar modificaciones más o menos considerables en la imagen que el sistema dióptrico del ojo ha proyectado sobre el mosaico formado por los elementos receptores.

Por lo que se refiere al hombre y a los demás mamíferos, las impresiones visuales recibidas por los conos y bastones, se propagan hasta los centros sensoriales primarios de la corteza cerebral, a lo largo de una vía de transmisión de impulsos nerviosos que consta de seis tramos

diferentes. Cada uno de ellos se compone de una capa de células nerviosas con sus dendritas y su cilindroeje. El primer tramo está formado por las células visuales, cuyos polos dendríticos son los bastones y los conos. El segundo tramo es el de las células bipolares. El tercero, el de las células ganglionares, cuyas neuritas forman los nervios ópticos. Terminan esas fibras en los cuerpos geniculados laterales. El cuarto tramo está formado por las neuronas de esos cuerpos, cuyos axones llegan a la corteza visual de los hemisferios cerebrales. Los tramos quinto y sexto están en la corteza cerebral misma.

Las «estaciones» que hay entre cada dos tramos de esa larga vía, están constituidas por las respectivas sinápsis. En la retina corresponden a las capas plexiformes, interna y externa.

El funcionamiento de las sinápsis, del que hablaremos seguidamente, nos permite afirmar que en las cinco estaciones de la vía óptica no se hace un simple transbordo de la «mercancía» que se trasportaba en el tramo precedente —el impulso nervioso— sino que se elaboran *nuevos impulsos*. Por consiguiente, los mensajes sensoriales que llegan, después de tantas vicisitudes, a los centros sensoriales corticales, tienen que ser cosa distinta, seguramente muy distinta, del mensaje inicial, cifrado en la primera estación.

Esta descripción de la vía visual indica ya cuán grande es su complejidad anatómica. Pero esa descripción es nada más que un esquema muy simplificado. La realidad sobrepasa todo lo imaginable. En efecto, la histología de la retina (fig. 11) revela cuán intrincadas son las relaciones entre las células que la componen. En primer lugar destaca el hecho de que la distribución de los conos y los bastones no es igual en toda la retina (ver pág. 44). En segundo lugar llama la atención la distinta composición numérica de los componentes de los tres tramos retinianos de la vía visual. La retina del hombre tiene 120 millones de bastones, 6 millones de conos, y sólo un millón de células ganglionares, y por tanto, de fibras del nervio óptico. Pensemos lo que ocurriría en una estación ferroviaria a la que llegaran 126 vías y no contara más que con una de salida. Seguramente que los ferroviarios seleccionarían las mercancías más útiles y valiosas y abandonarían las otras. Pero lo más interesante de la estructura de la retina es la manera de relacionarse unas con otras las neuronas que la integran (fig. 11).

Los conos de la fóvea central están conectados cada uno con una sola célula bipolar, y ésta con una única célula ganglionar (células monosinápticas). Hacia la periferia de la retina varios, y aun muchos receptores (a 10° de la fóvea 200-250) convergen en una única célula ganglionar (células polisinápticas). De esta manera cada fibra del nervio óptico no perteneciente a la fóvea, conduce al cerebro mensajes que se han originado en un número mayor o menor de receptores.

Pero no es esto sólo. En general, cada elemento visual, sea como o

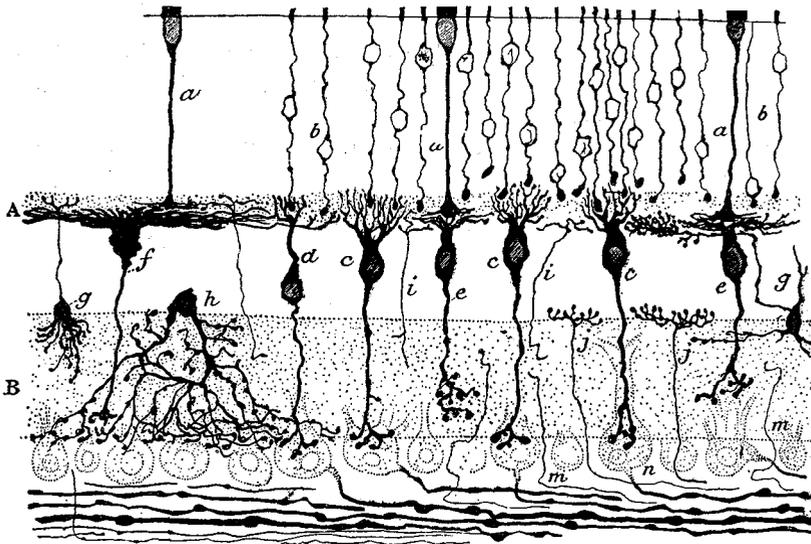


Fig. 11. Corte semiesquemático de la retina de un mamífero, según las enseñanzas del método de Golgi. (CAJAL.)

A, capa plexiforme externa; B, capa plexiforme interna. *a*, fibra y cuerpo de cono; *b*, fibras y cuerpos de bastones; *c*, *d*, células bipolares para bastón; *e*, bipolares para cono; *f*, bipolar gigante para cono; *g*, célula con axón ascendente; *h*, célula amacrina difusa; *i*, fibra nerviosa ascendente; *j*, fibra centrífuga exógena (lleva a la retina impulsos emanados de centros encefálicos); *m*, fibra nerviosa que penetra en la capa plexiforma interna; *n*, célula ganglionar, cuyo axón será una fibra del nervio óptico. (En esta figura no están representadas las células horizontales, ni las ganglionares de asociación, que mencionamos en el texto.)

sea bastón, no está conectado con una sola célula bipolar, ni éstas con una única célula ganglionar, sino con varias. De esta manera la impresión lumínica producida en un receptor determinado llega al cerebro por varios canales diferentes.

Por si esto fuera poco, hay en la retina además de las células visuales, bipolares y ganglionares, que forman la vía sensorial directa, otros tipos de células nerviosas cuyas prolongaciones contribuyen en gran parte a formar las capas plexiformes. Dichos tipos de células son: las *células horizontales*, cuyas expansiones se ramifican en la capa plexiforme externa; las *amacrinas* (carentes de axón) cuyas dendritas se ramifican en la plexiforme interna, y las *ganglionares de asociación* cuyas dendritas y axones forman igualmente parte de la capa plexiforme interna, según han visto recientemente (1965) A. GALLEG0 y J. CRUZ. En un trabajo que se publicará en el libro de homenaje al profesor B. L. VELÁZQUEZ, GALLEG0 nos ofrece una luminosa información sobre la morfología y presunto papel fisiológico de los tres tipos de células citadas. Desde luego esas células relacionan sinápticamente unos con otros los

diferentes elementos retinianos. Ya CAJAL, en 1911, supuso que las células horizontales internas conectaban con los conos, y las externas lo hacían con los bastones. Mediante el microscopio electrónico, STELL (1965) y MISSOTTEN (1965), demostraron que CAJAL estaba en lo cierto. (Información de GALLEGÓ.)

Estos hechos morfológicos indican que los impulsos nerviosos que corren centripétamente por las fibras del nervio óptico son el resultado de un complicado proceso de elaboración de las excitaciones que han experimentado las células visuales.

En realidad, la retina no es sólo un órgano receptor de estímulos, sino un centro nervioso encargado de «elaborar» las impresiones visuales sufridas por los bastones y los conos. La organogenia de la retina apoya esta interpretación. La retina no es más que una complicada evaginación del tubo neural. En consecuencia, no podemos esperar que en la corteza visual se proyecte una réplica de la imagen del mundo exterior que el aparato dióptrico del ojo ha proyectado sobre el mosaico de conos y bastones.

¿Qué ocurre en la sinápsis existentes en la retina?—No es cuestión de describir aquí las particularidades anatómicas de las sinápsis ni descender al detalle de la fisiología de las mismas. Pero juzgamos convenientemente recordar que los impulsos nerviosos que llegan a los botones sinápticos, estimulan a la neurona postsináptica mediante una neurohormona que vierten en la fisura sináptica. Se sabe que en las sinapsis pueden actuar dos tipos antagónicos de neurohormonas: excitadoras e inhibitoras. Las primeras determinan el incremento del estado natural de excitación espontánea de dicha neurona. Las segundas actúan rebajando ese estado e incluso bloqueándolo. En muchos casos el soma de las células nerviosas y los troncos de las dendritas están materialmente tachonados de botones sinápticos. Microscópicamente no se puede saber si un botón sináptico es excitador o inhibitor, pero los experimentos neurofisiológicos descubren que, en general, cada neurona recibe botones sinápticos de los dos tipos. No todas las sinapsis de una célula funcionan a la vez; pero las que funcionan, suman sus efectos algébricamente, y la neurona postsináptica responde al efecto neto.

Es en las sinápsis donde se verifica el análisis y el cifrado (codificación) de los mensajes. Este género de análisis depende en parte de la einteracción competitiva de las dos clases de sinapsis que actúan en un momento dado.

Habiendo en la vía visual cinco estaciones sinápticas, y produciéndose en cada una de ellas un análisis y una nueva codificación del mensaje sensorial, es evidente que el mensaje inicial tiene que sufrir gran cantidad de cambios.

2. CAMPOS RECEPTIVOS Y FENOMENOS DE INHIBICION

Dadas las relaciones sinápticas entre las células de la retina, es posible influir sobre una célula ganglionar desde varios y aun muchos elementos receptores, y por tanto desde un área más o menos extensa de la retina. El área del mosaico de receptores de la retina que determina una respuesta en una determinada célula ganglionar, se llama *campo receptivo* de dicha neurona. La misma denominación se aplica a las demás neuronas de la vía visual, por ejemplo, a las del cuerpo geniculado.

KUFFLER fue el primero que observó que, en los mamíferos, las células ganglionares de la retina son influidas por un fino haz luminoso proyectado sobre una pequeña región más o menos circular del mosaico de receptores. Esta región pertenece, desde luego, al campo receptivo de aquella célula ganglionar. Según el sitio del campo en que cae el haz luminoso se produce una u otra de estas dos respuestas: a) Una respuesta «on», caracterizada porque la tasa de impulsos de reposo de la célula aumenta bajo la acción del estímulo luminoso. b) Una respuesta «off», en la cual el estímulo luminoso determina una disminución de la tasa de los impulsos espontáneos de la célula ganglionar, y además, cuando la luz se apaga, se produce en dicha célula un estallido de impulsos. KUFFLER llamó a las regiones retinianas desde las cuales pueden ser evocadas esas respuestas en las células ganglionares, regiones «on» y regiones «off».

Cartografiando los campos receptivos de un gran número de células ganglionares retinianas dentro de regiones «on» y regiones «off», KUFFLER descubrió que había dos tipos distintos de esas células (fig. 12). En uno, el campo receptivo consiste en una pequeña área circular «on» y una aureola que origina respuestas «off». KUFFLER las llamó *células de área receptiva central «on»* («on»-center cell). El segundo tipo, que KUFFLER llamó *células de área receptiva central «off»* («off»-center cell) tiene un campo receptivo de constitución inversa: un centro «off» y una aureola «on». Para una célula dada, los efectos de la iluminación varían marcadamente según el lugar del campo receptivo herido por el rayo luminoso. Dos puntos de luz en partes separadas de un área «on» producen una respuesta «on» más vigorosa que cualquiera de ellos por separado, mientras que si un rayo de luz cae en un área «on» y el otro en una región «off», los dos efectos tienden a anularse recíprocamente dando por resultado una respuesta «on» u «off» mucho más débil. En un centro «on» la iluminación de toda la región central evoca una máxima respuesta. Una mancha de luz algo mayor o algo menor es menos efectiva. Este último efecto parece paradójico, pero no lo es. Se debe a que la mancha de luz afecta entonces a la totalidad del centro «on» y a una parte de la aureola «off».

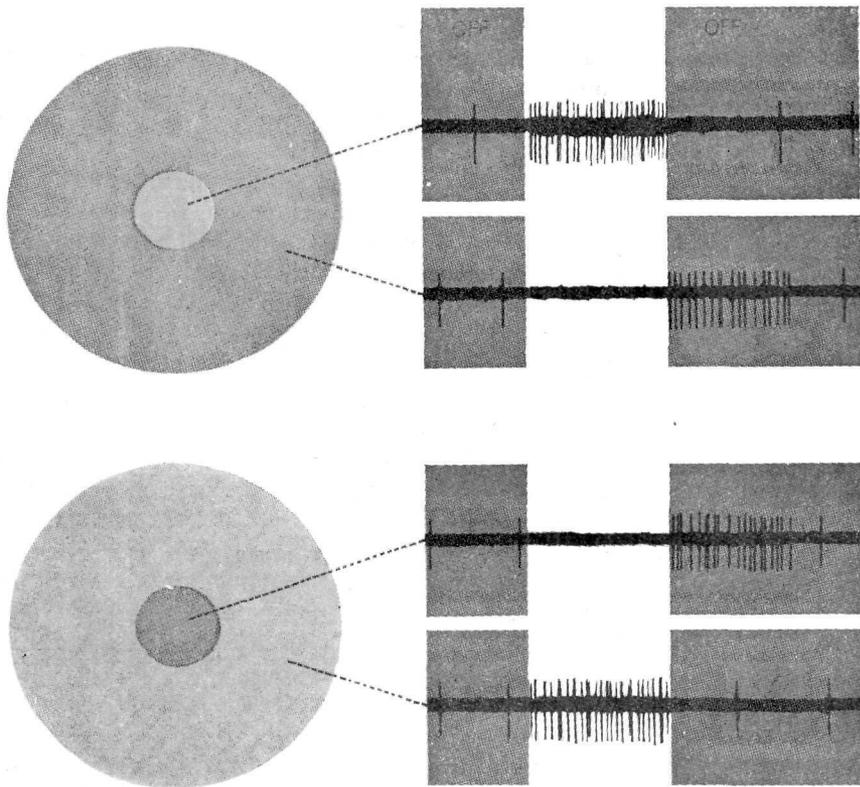


Fig. 12. A la izquierda: Esquema de los dos tipos de campos receptivos de sendos tipos de células ganglionares de la retina y de sendos tipos de células de los cuerpos geniculados. Arriba, campo con centro «on» y aureola «off». Abajo, campo con centro «off» y aureola «on». A la derecha: Registros oscilográficos.

Arriba: cuando un rayo luminoso incide sobre el centro de un campo «on», se origina inmediatamente una racha de impulsos, que cesa cuando la luz se apaga. Cuando el rayo de luz cae sobre un punto de la aureola, los impulsos autógenos de la célula ganglionar resultan inhibidos; pero cuando la luz se apaga, la célula ganglionar reacciona con una racha de impulsos.

Abajo: efectos inversos de los anteriores, producidos por la iluminación puntiforme de un campo de centro «off». Según D. M. HUBEL, Scient. Amer. Nov. 1963.

Como vemos, las células ganglionares de la retina están bajo el influjo competitivo de sinápsis estimuladoras e inhibitoras que suman sus efectos algebricamente.

Las células ganglionares de la retina difieren mucho unas de otras por el tamaño de sus campos receptivos. Como sabemos, la fóvea es la región de la retina especializada para una visión altamente discriminativa, es decir, detallista. Las células ganglionares correspondientes a la fóvea tienen campos receptivos muy pequeños. En el macaco, y segu-

ramente también en el hombre y los demás primates, los campos receptivos de esas células tienen aproximadamente el tamaño de un simple cono, un área que sostiene unos pocos minutos de grado en la córnea. La histología apoya, en este caso, a la fisiología. Como ya hemos dicho, las ganglionares de la fovea se conectan con una sola célula visual por intermedios de una sola célula bipolar.

En oposición a las ganglionares de la fovea, las ganglionares de la periferia de la retina pueden tener centros de campo de más de un milímetro de diámetro, que, en el hombre, corresponden a arcos de tres grados del campo visual de 180 grados. Estas células ganglionares con tan grandes centros receptivos están especializadas para funcionar con luz muy escasa (visión escotópica), puesto que de esa manera pueden sumar mensajes de un gran número de receptores.

Como vemos, los elementos de la imagen retiniana llegan muy trabajados a las células ganglionares, y por lo tanto, los mensajes que éstas envían al cerebro por las fibras del nervio óptico deben contener tan sólo una selección de los elementos de la imagen retiniana. No tenemos tiempo para entendernos en este punto. Diremos únicamente que la conclusión a que han llegado los fisiólogos es la siguiente: la retina, al igual que los demás sentidos de tipo informativo, principalmente el del oído y el del olfato (en los animales macrosmáticos), realiza una selección de las impresiones que recibe, enviando a los centros encefálicos sólo la información útil para el animal.

Como lo que es útil para el animal varía con las especies, la selección retiniana varía de unos animales a otros. Por tanto, el ojo sólo se puede comparar a una máquina fotográfica en el mecanismo, puramente físico, mediante el cual proyecta sobre la retina una imagen del mundo exterior. La retina ya no es comparable a una placa fotográfica. Es algo enormemente más complicado. Es un órgano encargado de seleccionar, en la imagen retiniana, aquellos elementos interesantes al animal. Y son estos elementos los que las células ganglionares envían a los centros visuales. Se puede asegurar que la imagen visual que se proyecta en lo que suele llamarse «retina cortical» es cosa más o menos diferente de la imagen que el aparato dióptrico del ojo ha proyectado en la retina propiamente dicha.

Quizá pueda admitirse que en la especie humana las imágenes retiniana y cortical tienen el máximo parecido, en casi todos los detalles visuales del mundo exterior. Pero en animales mentalmente muy inferiores al hombre, la discrepancia entre la imagen retiniana y la imagen cortical del mundo exterior puede ser muy considerable. Tal es el caso de la rana, animal cuyas reacciones a los estímulos visuales son sumamente pobres. Quiere esto decir que para la rana resultan útiles y aprovechables sólo unos pocos elementos de los numerosos que están presentes en la imagen retiniana, la cual es muy detallada por que, desde

el punto de vista del fotógrafo, el ojo de la rana no es mucho peor que el ojo humano.

En 1959, J. Y. LETTVIN y sus colaboradores (H. R. MATURANA, W. S. McCULLOCH y W. H. PITTS) descubrieron que cuatro atributos específicos del campo visual de la rana originaban respuestas en cuatro tipos específicos de fibras del nervio óptico, cada uno de los cuales termina en una de las cuatro capas del tectum. Distribuyéndose topológicamente, esos cuatro tipos de fibras originan *cuatro mapas selectivos tectales* de la imagen retiniana, cada uno de los cuales lleva la información de uno de aquellos atributos. La exploración la realizaron LETTVIN y colaboradores con auxilio de un microelectrodo especial que hundían en la sustancia nerviosa del tectum hasta una de las capas. De buena gana daría cuenta detallada de los resultados de esta notable investigación. Pero no lo juzgo necesario, pues esta labor ha sido realizada ya por GARCÍA SANTESMASES en su magnífico discurso inaugural del año académico 1970-1971, leído en la sesión celebrada por esta Real Academia el 25 de noviembre de 1970.

En este notable trabajo, cuyo título es «Cibernética y proceso de la información visual en los seres vivos y en las máquinas», nos ofrece nuestro ilustre compañero un sugerente estudio del aspecto cibernético y biónico de algunas de las cuestiones que trato yo en este discurso. Por lo que atañe al fenómeno de la inhibición quiero destacar la que se verifica en el ojo compuesto del *Limulus*.

H. K. HARTLINE y sus colaboradores (F. RATLIFF, H. G. WAGNER, D. LANGE y algún otro) han realizado un admirable estudio experimental de la fisiología del ojo del citado merostoma, poniendo de relieve las particularidades de la inhibición lateral. J. GARCÍA SANTESMASES y su colaborador F. RUBIO ROYO (1868) han estudiado el asunto matemáticamente y han propuesto un modelo del ojo del *Limulus* basado en la interacción lateral entre los elementos retinales y que da lugar a un sistema de ecuaciones lineales que permiten definir su funcionamiento generalizando los resultados a una retina continua, es decir, teniendo gran número de elementos.

La interacción inhibitoria puede producir —lo mismo en el *Limulus* que en los vertebrados— interesantes efectos visuales que deforman la realidad objetiva. Así, las regiones retinianas más iluminadas ejercen una inhibición más fuerte, sobre las menos iluminadas, que estas últimas sobre las primeras. El resultado de este fenómeno inhibitorio es la exageración sensorial de las diferencias estimulares. De esta manera los contrastes resultan reforzados y ciertos rasgos significativos de la imagen retiniana tienden a acentuarse a expensas de la fidelidad de la representación sensorial.

3. FENOMENOS DE INHIBICION EN LA VISION CROMATICA

El fisiólogo sueco GUNNAR SVAETICHIN, en los años 50 registró en la retina de ciertos peces unos cambios singulares de potencial en respuesta a relámpagos de luz. Estos *potenciales-S*, como se llaman, son de dos tipos. Uno, que SVAETICHIN llamó «respuesta de luminosidad», se caracteriza por un aumento del potencial negativo de reposo de la retina por la acción de la luz. Las longitudes de onda más efectivas están distribuidas en una ancha cúspide en la parte central del espectro. Este tipo de respuesta ha sido encontrado en gran número de peces, en el gato y en la rana. Seguramente es común a todos los vertebrados.

La otra respuesta intrarretinal es muy diferente. Cuando la luz estimular es de la parte de menor longitud de onda, es decir, de la región azul del espectro, se produce un incremento de la negatividad del potencial negativo de reposo de la retina. Cuando, progresivamente, se van empleando como estímulo longitudes de onda más largas, las respuestas disminuyen de amplitud hasta un punto neutro de respuesta cero. A partir de ese punto, todo aumento de la longitud de onda empleada engendra un potencial positivo. Esta «respuesta cromática» tiene, indudablemente, una relación con el mecanismo de la discriminación de los colores. Indica, por de pronto, que las longitudes de onda de la región más refrangible del espectro, actúan en la visión de una manera opuesta a las de la región menos refrangible. Recordemos que, en la teoría de HERING, los colores antagónicos difieren, causalmente, en el sentido opuesto en que cursan los procesos catabólico y anabólico de la sustancia fotosensible.

En 1957 SVAETICHIN, en colaboración con MACNICHOL, encontró la respuesta de luminosidad en un gran número de peces de diferentes nichos ecológicos, pero la respuesta cromática sólo en especies que nadan en la capa superficial del agua, en la cual penetra una ancha banda de longitud de onda. (Información de SVAETICHIN y col., 1965.)

Los resultados obtenidos fueron del mayor interés. En algunas especies, la respuesta cromática mostró un pico negativo en la zona verde del espectro, y una cúspide positiva en la zona roja. En otras especies, las cúspides estaban en el azul (la negativa) y en el amarillo (la positiva). Sólo en el mujol (*Mugil braziliensis*) encontraron los citados investigadores las dos respuestas: «verde-rojo» y «azul-amarillo».

El análisis de estas respuestas cromáticas mostró que cada una de ellas está integrada por dos procesos fisiológicos opuestos combinados algébricamente: negativos en el azul y en el verde, positivos en el rojo y en el amarillo. La independencia de los dos procesos fue demostrada por experimentos de adaptación.

E. F. MACNICHOL y sus colaboradores M. L. WOLBARSHT y H. G. WAGNER, han estudiado los efectos de la longitud de onda en las respues-

tas de las células ganglionares de la retina del pez de colores (*Carasias auratus*), que, como ya hemos dicho, tiene un sentido cromático muy bien desarrollado.

Explorando con microelectrodos las células ganglionares, los citados autores vieron que la mayoría de esas células respondían con una racha de impulsos cuando se encendía una luz blanca, y con otra racha cuando la luz se apagaba (efecto «on-off»). La luz coloreada produce una respuesta que depende de la longitud de onda. Empleando cortas longitudes de onda (con las cuales la retina da una respuesta negativa ancha) una célula ganglionar produce vigorosas descargas «on». Con longitudes de onda intermedias (con las cuales el potencial cromático de la retina es vecino de cero) la célula ganglionar muestra una transición de «on» a «off». Con longitudes de onda largas (con las cuales la retina da una respuesta positiva ancha) las células ganglionares individuales quedan inhibidas en su actividad durante la iluminación y cuando la iluminación cesa, dan descargas «off».

Diversos experimentos demuestran la independencia de los procesos de onda corta y onda larga, y atestiguan que el sistema «off» es de naturaleza inhibitoria.

Es muy interesante el hecho de que unas células ganglionares son «verde-on» / «rojo-off», mientras otras se comportan al revés: son «verde-off» / «rojo-on». Pero en ambos casos, la respuesta «off» está asociada con la inhibición de impulsos nerviosos que actúan durante la iluminación.

Los resultados obtenidos por los citados autores demuestran que, en *Carasius*, la información relativa a la longitud de onda es llevada por el nervio óptico en forma de descargas de las células ganglionares que son accionadas por grupos de receptores que tienen una sensibilidad exaltada para diferentes regiones del espectro. Estos grupos de receptores, actuando seguramente mediante las células bipolares, ejercen en las células ganglionares, o bien efectos excitadores, o bien efectos inhibidores. Una determinada célula ganglionar puede, por ejemplo, ser excitada primariamente por un grupo de receptores sensibles al rojo, e inhibida por unos receptores sensibles al verde. Otras células ganglionares pueden ser afectadas a la inversa, etc., etc. (MACNICHOL y col.).

DAVID HUBEL y TORSTEN WIESEL han encontrado respuestas «on» y «off» similarmente cifradas en las fibras del nervio óptico de los monos, con lo cual es más que probable que el tipo de codificación descubierto por MACNICHOL y sus colaboradores en las células ganglionares de la retina de los peces, debe darse también en la especie humana.

BIBLIOGRAFIA

- ADRIAN, E. D.: The mechanism of the sense organs. *Physiol. Rev.*, 10 (1930).
- ADRIAN, E. D.: The electric response of the human eye. *J. Physiol.*, 104 (1945).
- ADRIAN, E. D., and MATTHEWS, R.: The action of light on the eye., I-III. *J. Physiol.*, 63 (1927); 64 (1928); 65 (1928).
- ALVARADO S.: *Biología general*, tomo II, 9.^a ed. Madrid (1969).
- ALVERDES, Fr.: Lichtsinn, Gleichgewichtssinn, Tastsinn und ihre Interferenzen bei Garneelen. *Z. wiss. Zool.*, 132 (1928).
- APTER, J. T.: Projection of the retina on the superior colliculus of cats. *J. Neurophysiol.*, 8 (1945).
- AUTRUM, H.: The physiological basis of colour vision in honeybees. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London, 1965. En este trabajo se recogen las enseñanzas de otros anteriores de ese autor y su colaborador Von Zwehl.
- BALDUS, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). *Z. vergl. Physiol.*, 3 (1926).
- BARLOW, H. B.: Summation and inhibition in the frog's retina. *J. Physiol.*, 119 (1953).
- BARTLEY, S. H.: Central mechanism of vision. *Handbook of Physiology*, Sect. I, vol. 1. Washington (1959).
- BARTLEY, S. H., and BISHOP, G. H.: The cortical response to stimulation of the optic nerve in the rabbit. *Amer. J. Physiol.*, 103 (1933).
- BAUMGARTNER, H.: Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 7 (1928).
- BERTHOLF, L. M.: The extent of spectrum for *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it. *Z. vergl. Physiol.*, 18 (1932).
- BONGARD, M. M., and SMIRNOW, M. S.: Spectral sensitivity curves for receptors connected to a single optic nerve fibre in the frog. *Biophysics*, 3 (1957).
- BRINDLEY, G. S.: Responses to illumination recorded bei microelectrodes from the frog's retina. *J. Physiol.*, 134 (1956).
- BRINDLEY, G. S.: Die Physiologie des Farbensehens. *Klin. Wschr.*, 37 (1959).
- BRINDLEY, G. S.: *Physiology of the retina and the visual pathway*. London, 1960.
- BROWN, A. F. (Jr.), and PROSSER, C. L.: Photoreception. PROSSER-BROWN, *Comparative Animal Physiology*, 2.^a edic. Chapter 12 (1961).
- BUCK, J. B.: Studies on the fireflies, I, II. *Physiol. Zool.*, 10 (1937).

- BUDDENBROCK, W. v.: Untersuchungen über den Schattenreflex. *Z. vergl. Physiol.*, 36 (1930).
- BUDDENBROCK, W. v.: Über die Orientierung der Krebse im Raum. *Zool Jahrb. allg. Zool.*, 34 (1914).
- BUDDENBROCK, W. v.: *Grundriss der vergleichenden Physiologie*, I. Bd. 2 Aufl. Borntraeger, Berlín, 1937. 3. Aufl. Birkhäuser, Basel, 1952.
- CAJAL, S. RAMÓN Y: *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Tome II. París, 1911. (De esta obra hemos tomado nuestra figura 11.)
- CRAWFORD, B. H.: Sketch of the present position of the Young-Helmholtz theory of colour vision. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London (1965).
- CRESCITELLI, F.: The spectral sensitivity and visual pigment content of the retina of Gekko gekko. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London (1965).
- DARTNALL, H. J. A.: Further observations on the visual pigment. *J. Physicol.*, 134 (1956).
- DARNALL, H. J. A.: Visual pigments of colour vision. *Mechanisms of Colour Discrimination*. Pergamon Press (1960).
- DARTNALL, H. J. A., and LYTGOE, J. N.: The cloustering of fish visual pigments around discrete spectral positions, and its bearing on chemical structure. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London (1965).
- DAUMER, K.: *Z. vergl. Physiol.*, 38 (1956) y 41 (1958).
- DEMOLL, R.: Die Physiologie des Facetenauges. *Erg. Zool.*, 2 (1910).
- DOWLING, J. E.: Nicht Blindness. *Sc. Amer.*, oct. 1964.
- DOWLING, J. E., and WALD, G.: The biological function of vitamin A acid. *Proc. Nat. Acad. of. Sc.*, 46 (1960).
- FREY, M. v.: Über die sinnlichen Grundlagen für die Wahrnehmung der Gliederbewegungen. *Z. f. Biol.*, 84 (1926).
- FREY, M. v.: Fortgesetzte Untersuchungen über die sinnisphysiologische Grundlagen der Bewegungswahrnehmungen. *Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiarie*, 104 (1926).
- FREY, M. v.: Die Tangoreceptoren des Menschen. *Handb. norm. u. pathot. Physiol.*, 11 (1926).
- FREY, M. v.: Physiologie der Sinnesorgane der menschlichen Haut. *Ergebn. Physiol.*, 9 (1910).
- FRISCH, K. v.: Sind die Fische farbenblind? *Zool. Jahrb. f. allg. Zool. u. Physiol.*, 34 (1912).
- FRISCH, K.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zool. Johrb. f. allg. Zool. u. Physiol.*, 35 (1915) (Publicado primeramente en 1914.)
- FRISCH, K. v.: Zur Streitfrage nach dem farbensinn der Bienen. *Biol. Ctrbl.*, 39 (1919).
- FRISCH, K. v.: Das Problem des tierischen Farbensinnes. *Naturw.* (1923).
- FRISCH, K. v.: Über den Farbensinn der Insekten. *Mechanisms of Colour Discrimination*. Pergamon Press (1960).
- GALLEGO, A.: Connexions transversales au niveau des couches plexiformes de la rétine. *Actualités Neurophysiologiques 6.º Ser.*, 5 (1965).
- GALLEGO, A.: Células horizontales de la retina de los mamíferos. *Libro de homenaje al Profesor Benigno Lorenzo Velázquez* (1971).

- GALLEGO, A.: Horizontal and amacrine cells in the mammal's retina. *Vision Res. Supplement No. 3* (1971).
- GALLEGO, A.: Conexiones centrales entre neuronas. Células moduladoras de las capas plexiformes. *Arch. Fac. Med.*, 21 (1972).
- GALLEGO, A., y CRUZ, J.: Mammalian retina: Associational nerve vells in ganglion cell layer. *Science*, 150 (1965).
- GARCÍA SANTESMASES, J.: Cibernética y proceso de la información visual en los seres vivos y en las máquinas. *Discurso inugural del año académico 1970-1971 en esta Academia de Ciencias* (1970). (En este trabajo se recogen las enseñanzas de otros del mismo autor y de sus discípulos. No obstante, citaremos aquí los más importantes.)
- GARCÍA SANTESMASES, J., y RUBIO ROYO, F.: Modelo de inhibición lateral en el ojo compuesto del *Limulus*. *An. R. Soc. Esp. Fis. y Quím.*, 64 (1968).
- GARCÍA SANTESMASES, J.; RUBIO ROYO, F., y MIRA MIRA, J.: Modelo electrónico de inhibición lateral en el ojo del *Limulus*. *An. R. Soc. Esp. Fis. y Quím.*, 65 (1969).
- GARCÍA SANTESMASES, J.; RUBIO ROYO, F.; ARES ESCOLAR, F.; MIRA MIRA, J., y HERNÁNDEZ VERDUZCO, F.: Harmonic analysis in the visual pathway of the higher mammals. *Proc. of the Intern. Cóngrss of Cybernetics*. Londres (1969).
- GALLIFRET, Y.: En *Mechanisms of Colour Discrimination*. Neurophysiological Problems. At the retinal level. Pergamon Press (1960).
- GRANIT, R.: *Sensory mechanism of the retina*. Oxford Univ. Press (1947).
- GRANIT, R.: *Receptors and sensory perception*. Yale University Press (1955).
- GRANIT, R.: The colour receptors of the mammalian retina. *J. Neurophysiol.*, 18 (1962).
- GRANIT, R.: Neural activity in the retina. *Handb. of Physiol.*, Sect. I, vol. I. Washington (1959).
- GRANIT, R.: The visual parthway. *The Eye*, Vol. II. The Visual Process. Acad. Press (1955).
- GRAY, J. A. B.: Initiation of impulses at receptors. *Handb. of Physiol.* Sect. I. Vol. I. Washington (1959).
- HARTLINE, H. K.: The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. *Amer. J. Physiol.*, 121 (1938).
- HARTLINE, H. K.: The receptive fields of optic nerve fibers. *Amer. J. Physiol.*, 130 (1940).
- HARTLINE, H. K.: The effects of spatial summation in the retina on the excitation of the fibers of the optic nerve. *Amer. J. Physiol.*, 130 (1940).
- HARTLINE, H. K.: Neural mechanisms of vision. *The Harvey Lectures*, 1941-1942, Ser. 37, 39 (1942).
- HARTLINE, H. K., and GRAHAM, C. H.: Nerve impulses from single receptors in the eye. *J. cellul. and comp. Physiol.*, 1 (1932).
- HARTLINE, H. K.; WAGNER, H. G., and RATLIFF, F.: Inhibition in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.*, 39 (1956).
- HARTLINE, H. K., and RATLIFF, R.: Inhibitory interaction of receptors units in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.*, 40 (1957).

- HARTLINE, H. K.; RATLIFF, F., and MILLER, W. H.: Inhibitory interaction in the retina and its significance in vision. *Nervous Inhibition* (1961).
- HECHT, S.: The nature of the photoreceptor process. *Handb. gen. Exp. Psychol.* (1934).
- HECHT, S.; SCHALER, S., and PIRENNE, M. H.: Energy, quanta and vision. *J. gen. Physiol.*, 25 (1942).
- HECHT, S., and WALD, G.: The visual acuity of insects. *Amer. J. of Physiol.*, 90 (1929).
- HECHT, S., and WOLF, E.: Intermitent stimulation by light. I: The validity of Talbot's law for *Mya*. *J. gen. Physiol.*, 15 (1932).
- HELMHOLTZ, H. v.: *Handbuch der physiologische Optik*. 1. Aufl., 1856; 3. Aufl., 1909-1911. (Obra clásica. En ella se recopila toda la doctrina de la visión hasta su época.)
- HERING, E.: *Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz*. Praga (1888).
- HERTZ, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *Z. vergl. Physiol.*, 8 (1929), 11 (1929) y 14 (1931).
- HERTZ, M.: Beiträge zum Farbensinn und Formensinn der Biene. *Z. vergl. Physiol.*, 24 (1937).
- HERTZ, M.: Zur Technik und Methode der Bienenversuche mit Farbenpapieren und Glasfiltern. *Z. vergl. Physiol.*, 25 (1938).
- HESS, C. v.: Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol.*, 34 (1913).
- HESSE, R.: Das musivische Auge und seine Function. *Handb. norm. u. pathol. Physiol.*, 12 (1929).
- HUBBARD, R., and KROPP, A.: Molecular isomers in vision. *Sc. Amer.* Jun. 1967.
- HUBBARD, R.; BOWNDES, D., and YOSHIZAWA, T.: The chemistry of visual photoreception. *Cold Spring Harbor Symposio on Quantitative Biology*, 30 (1965).
- HUBEL, D. H.: The visual cortex of the brain. *Scient. Amer.* Nov. 1963.
- HUBEL, D. H., and WIESEL, T. N.: Integrative action in the cat's lateral geniculate body. *J. Physiol.*, 153 (1961).
- HUBEL, D. H., and WIESEL, T. N.: Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *Pattern Recognition*. John Wiley, Nueva York (1966).
- HURVICH, L. M.: The opponent-pairs scheme. *Mechanisms of Colour Discrimination*. Pergamon Press (1960).
- HURVICH, L. M., and JAMESON, D.: Further development of quantified opponent-colour theory. *Nat. Phys. Lab. Symposium* (No. 8). London (1958).
- ILSE, D.: Über den Farbensinn der Tagfalter. *Z. vergl. Physiol.*, 8 (1929).
- JAMESON, D., and HURVICH, L. M.: Some quantitative aspects of an opponent colors theory. Cuatro trabajos publicados en *S. opt. Soc. Amer.*; los dos primeros en el tomo 45 (1955); los dos últimos en el tomo 46 (1956).
- JARCZYK, N.: Ein Beitrag zur Theorie des Farbensehns. *Die Farbe*, 17 (1918).
- JORDANO, D.: Biomatemática topológica y teorías de la visión: *Archivos Soc. Oftalm. Hispano-Americana*, 20 (1960), (Notable trabajo, lleno de ideas.)

- KATZ, B.: Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle. *J. Physiol.*, 111 (1950).
- KATZ, B.: How cells communicate. *Sc. Amer.*, sept. 1961.
- KENNEDY, D.: Inhibition in visual systems. *Sc. Amer.* Jul. 1963.
- KRIES, J. v.: Über die Funktion des Netzhautstäbchen. *Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg.*, 9 (1895).
- KRIES, J. v.: Zur Theorie des Tages- und Dämmerungsehens. *Handb. norm. u. pathol. Physiologie*, 12 (1929).
- KUFFLER, S. W.: Discharge patterns and functional organisation of mammalian retina. *J. Neurophysiology*, 16 (1953).
- KÜHN, A.: Nachweis des simultanen Farbenkontrastes bei Insekten. *Die Naturwissensch.* (1921).
- KÜHN, A.: Über den Farbensinn des Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 5 (1927).
- KÜHN, A.: Farbensinn der Tiere. *Tabulae Biologicae*, 6 (1927).
- KÜHN, A., und HERTZ, M.: Über den Farbensinn der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 5 (1927).
- KÜHN, A., und ILSE, D.: Die Auflockung van Tagfalter durch Pigmentfarben. *Biol. Zbl.*, 45 (1925).
- KÜHN, A., und POHL, R.: Zum Nachweis des Farbunterscheidungsvermögen der Bienen. *Die Naturwissensch.* (1924).
- KÜHN, A.: Farbunterscheidungsvermögen der Tiere. *Handb. norm. u. pathol. Physiol.*, 12 (1928).
- LAND, E. H.: Experiments in color vision. *Sc. Amer.*, mayo 1959.
- LAND, E. H.: The retinex. *Ciba Symposium Colour Vision* (1965).
- LE GRAND, Y.: *Light, Colour and Vision*. London (1957).
- LE GRAND, Y.: Vue d'ensemble sur les schémas psychophysiques. *Mechanisms of Colour Discrimination*. Pergamon Press (1965).
- LETTVIN, J. Y.; MATURANA, H. R.; MCCULLOCH, W. S., and PITTS, W. H.: What the frog's eye tell the frog's brain? *Proc. of the IRE*, 47 (1959). Citado por García Santesmases (1970).
- LIEBMAN, P. A.: In situ microspectrophotometric studies on the pigments of single retinal rods. *Biophysical Journal*, 2, N.º 2, Part. 1 (1962).
- LOEB, J., and NORTHROP, J. H.: Heliotropic animals as photometers on the basis of the validity of the Bunsen-Roscoe-Law for heliotropic reactions. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 3 (1917).
- MACNICHOL, E. F. (Jr.): Three pigment color vision. *Sci. Amer.* Dec., 1964.
- MACNICHOL, E. F. (Jr.): Retinal mechanisms of color vision. *Vision Research*, 4 (1964).
- MARKS, W. B.: Visual pigments in single cones. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London (1965).
- MARKS, W. E.; DOBELLE, W. H., and MACNICHOL, E. F.: *Science*, 143 (1964).

- MILLER, W. H.; RATLIFF, F. and HARTLINE, H. K.: How cells receive stimuli. *Sc. Amer.* Sept. 1961.
- MOTE, M. I., and GOLDSMITH, T. H.: Compound eyes: Localization of two color receptors in the same ommatidium. *Science*, 171 (1971). (Citado por F. Bustinza en su discurso de contestación.)
- MUNTZ, W. R. A.: Effectiveness of different colors of light in releasing positive phototactic behavior of frogs, and a possible function of the retinal projection to the diencephalon. *J. Neurophysiol.*, 25 (1962).
- MUNTZ, W. R. A.: Vision in frogs. *Sci. Amer.* Mars (1964).
- MUNTZ, F. W.: Adaptation of visual pigments to the photic environment. *Ciba Symposium. Colour Vision.* London (1965).
- PEDLER, Chr.: Rods and cones. *Ciba Symposium. Colour Vision.* London (1965).
- PICKFORD, R. W.: The genetics of colour blindness. *Ciba Symposium. Colour Vision.* London (1965).
- PIÉRON, H.: Allocution introductive du Président. En *Mechanisms of Colour Discrimination.* Pergamon Press (1960).
- PIÉRON, H.: Sur l'extension de la loi de Talbot á la phase d'établissement de la sensation lumineuse. *Cpt. rend. des séances de la Soc. de Biol.*, 98 (1928).
- PIRENNE, M. H.: En *The Eye*, Vol. 2. The Visual Process. Chap. 2, Rods and Cones. Acad. Press (1962).
- PITT, G. A. J., and MORTON, R. A.: Cis-trans isomers of retinene in visual processes. Steric Aspects of the Chemistry and Biochemistry of natural products. Cambridge University Press (1960).
- PLATE, L.: Allgemeine Zoologie and Abstammungslehre. Bd. II. Sinnesorgane der Tiere. Fischer, Jena (1924).
- PURKINJE, J.: Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. Prag (1823).
- RATLIFF, F.; HARTLINE, H. K., and LANGE, D.: The dynamics of lateral inhibition in the compound eye of *Limulus*. I. *Symposium on the compound eyes.* ESTO-COIMO (1966). Citado por García Sastesmases (1970).
- RUSHTON, W. A. H.: The physical analysis of cone pigment in the living human eye. *Nature*, 179 (1957).
- RUSHTON, W. A. H.: En *Mechanisms of Colour Discrimination.* Pergamon Press (1960). Neurophysiological Problems. At the retinal level.
- RUSHTON, W. A. H.: Visual pigment in man. *Sci. Amer.* Nov. 1962.
- SCHULTZE, M.: Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. mikrosk. Anat.*, 2 (1866).
- SJÖSTRAND, F. S.: The synaptology of the retina. *Ciba Symposium. Colour Vision.* London (1965).
- SNODGRASS, R. E.: *The Principles of Insect Morphology.* New York (1938).
- STILES, W. S.: The trichromatic scheme. *Mechanisms of Colour Discrimination.* Pergamon Press (1960).
- SVAETICHIN, G.; NEGISHI, K., and FATEHCHAD, R.: Cellular mechanism of a Young-Hering visual system. *Ciba Symposium. Colour Vision.* London (1965).

- UESKÜLL, J. v., und BROCK, Fr.: Atlas zur Bertimmung der Orte in den Seheräume der Tiere. *Z. vergl. Physiol.*, 5 (1927).
- WALD, G.: Carotinoids and visual cycle. *J. gen. Physiol.*, 19 (1935).
- WALD, G.: The photoreceptor process in vision. *Handb. of Physiology*. Sect. I, vol. I. Washington (1959).
- WALD, G.; BROWN, P. K., and SMITH, P. H.: Iodopsin. *J. gen. Physiol.*, 38 (1955).
- WIGGLESWORTH, V. B.: *The Principles of Insect Physiology*. London (1939).
- WILLMER, E. N.: Duality in the retina. *Ciba Symposium. Colour Vision*. London (1965).

Discurso de contestación
por el Académico Numerario

Excmo. Sr. D. Florencio Bustinza Lachiondo

Excelentísimo señor Presidente.

Excelentísimos señores académicos.

Señoras, señores:

Acabamos de escuchar el magnífico discurso del profesor don Salustio Alvarado y sobre cuya materia haré después un breve comentario, ya que antes y siguiendo las normas protocolarias en estas ceremonias, les presentaré mi estudio sobre la personalidad científica y docente del doctor Alvarado.

Don Salustio Alvarado Fernández, hijo de padres gallegos, nació en La Coruña, el día 2 de febrero de 1897. Estudió el bachillerato, como alumno oficial, en el Instituto de Oviedo, los tres primeros cursos y en el de Valencia los tres últimos. El Preparatorio de Medicina en la Universidad de Valencia (1913-1914), el tercer curso de la Licenciatura en Naturales en la Universidad de Barcelona y los restantes cursos, así como el Doctorado, en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Madrid con brillantes notas en toda su carrera.

En el Instituto de Valencia fue discípulo del ilustre Catedrático de Historia Natural doctor Celso Arévalo, quien ejerció tal decisiva influencia en el joven estudiante de bachillerato, que le he oído decir a don Salustio: *Mi primer maestro fue don Celso y por él fui naturalista; sin él hubiera sido historiador.*

En la Licenciatura y Doctorado en Ciencias Naturales tuvo como profesores, entre otros, a los distinguidos naturalistas: don Ignacio Bolívar, don Arturo Caballero, don Emilio Fernández Galiano, don Eduardo Hernández-Pacheco, don Luis Lozano y don Luis Simarro.

En 1920 ganó por oposición la cátedra de Historia Natural y Fisiología e Higiene del Instituto de Gerona, del cual pasó, en 1922, por permuta, al Instituto de Tarragona.

En Gerona tuvo como alumna en el sexto curso del bachillerato a la señorita Magda Ballester Escalas, hija del catedrático de Historia de dicho Instituto y con ella contrajo matrimonio en Valladolid el 15 de septiembre de 1923.

Conocí por primera vez al profesor Alvarado, en Tarragona, en el

otoño de 1923, hace por lo tanto casi medio siglo. Recuerdo que me presentó a él nuestro común amigo don Bartolomé Darder y Pericás, geólogo y catedrático de Agricultura en el Instituto de Tarragona.

En 1932, asistí como oyente a sus oposiciones a la cátedra de Organo-grafía y Fisiología Animal de la Facultad de Ciencias de Madrid, que se celebraron en el Jardín Botánico, ante un tribunal compuesto por siete jueces, uno de los cuales era el titular de Fisiología Vegetal de nuestra Facultad, profesor doctor Antonio García Varela, y actuó de presidente el profesor don Gregorio Marañón. Como resultado de sus brillantes oposiciones, que seguí día tras día, le fue adjudicada dicha cátedra que ha desempeñado junto con la de Biología General, hasta su jubilación.

Durante cuarenta y seis años ha desarrollado el profesor Alvarado su labor docente con gran competencia y un entusiasmo realmente ejemplar. Su amor a la Naturaleza y a las Ciencias Naturales los ha sabido inculcar a millares de alumnos y a sus propios hijos, el mayor de los cuales, don Rafael, es profesor de Zoología de Invertebrados no Artrópodos y actual decano de nuestra Facultad de Ciencias; su otro hijo varón, don Francisco, es distinguido bioquímico y profesor de Farmacología en la Universidad de San Juan de Puerto Rico; su hija, doña Rosa Magda, es bióloga e investigadora del Centre Nationale de la Recherche Scientifique y trabaja en el Laboratorio de Fisiología General de la Facultad de Ciencias de la Universidad de París; su hija doña Elvira es licenciada en Ciencias Naturales y sus otras dos hijas, Margarita y Lucinia, también son entusiastas de la Naturaleza, y de ellas, Lucinia, es catedrática de Inglés.

Analicemos ahora brevemente la labor científica del profesor Salustio Alvarado que se inició ya en 1914 cuando estudiaba en Madrid la Licenciatura. En el Museo de Ciencias Naturales encontró la paternal acogida de su director, don Ignacio Bolívar, y pronto entró en el Laboratorio de Anatomía Microscópica, en el cual los doctorandos don José Fernández Nonidez y don Mario García Banús realizaban sus estudios histológicos y citológicos. García Banús estaba empleando el método tano-argéntico de Achúcarro y así Alvarado se puso en contacto con el genial investigador bilbaino doctor Nicolás Achúcarro, neurólogo e histopatólogo que murió pocos años después en la flor de la edad, a los 38 años, cuando tanto podía esperarse de sus excepcionales dotes de investigador y de quien don Gregorio Marañón al día siguiente de su muerte, dijo: *«Achúcarro desaparece sin que España haya tenido tiempo de vislumbrar la pérdida que supone su irremediable ausencia»* (1). También se puso Alvarado en contacto con el no menos eximio histólogo don Pío del Río-Hortega a quien califica nuestro recipiendario como su maestro por antonomasia y con quien se perfeccionó en la técnica histológica

en la que Río-Hortega no tenía rival y permitiendo el maestro que el discípulo utilizara su método al carbonato de plata aun antes de que fuera publicado.

El primer trabajo que publicó el profesor Alvarado fue en 1917 y versó «*Sobre la estructura del pedúnculo de los Vorticellidae*» (2) en el que dio cuenta de que aplicando el método de Del Río-Hortega al estudio de las *Vorticellas* logró, no sólo confirmar los detalles estructurales del péndulo de dichos protozoos sino también descubrir otros nuevos. En este su primer trabajo presenta dos figuras sobre *Vorticella nebulifera* y en la segunda da cuenta del arrollamiento del pedúnculo y en él se aprecia perfectamente el *espasmonema* (filamento muscular formado por un haz de mionemas longitudinales que ocupa posición interna describiendo una hélice no muy curvada) y exteriormente a él el cordón plasmático (prolongación protoplásmica del cuerpo del animal) describe otra hélice, paralela a la descrita por él y se aprecia perfectamente en el dibujo cómo los septos convergen hasta el eje del helicoide formado por el pedúnculo, fijando en sus posiciones relativas todas las partes de éste.

Desde ese su primer trabajo la labor investigadora del profesor Alvarado se ha desenvuelto en dos campos: el de la Botánica y el de la Zoología. Aplicó la primera variante de Río-Hortega al método de Achúcarro al estudio del condrioma de la célula vegetal y fue el propio don Santiago Ramón y Cajal quien le estimuló en esa incursión y el principal promotor de que fuera pensionado por la Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas para realizar estudios de Botánica General en Alemania, donde estuvo desde marzo de 1922 hasta agosto de 1923 recibiendo enseñanzas de tres grandes botánicos: Haberlandt, de la Universidad de Berlín; Oltmanns, de la de Friburgo de Brisgovia y Goebel, de la de Munich. Estoy seguro que si al profesor Alvarado se le hubiera presentado la oportunidad de opositar a una cátedra de Fisiología Vegetal o de Sistemática Vegetal antes que a la de Fisiología Animal, hubiera también salido airoso en ese empeño.

Sus trabajos más importantes en el campo de la Botánica son:

«*El condrioma y el sistema vacuolar en las células vegetales*» (3). Utilizó las normas de Del Río Hortega de la primera variante del método tano-argéntico de Achúcarro y el método resultó superior a todos los otros métodos por entonces empleados para el estudio del condrioma, por su *elegancia, finura y claridad*. En este trabajo manifiesta Alvarado que el condrioma y el sistema vacuolar son dos formas absolutamente diferentes e inconfundibles en toda ocasión y fase de desarrollo en que se observen y que los plastosomas son el origen de los plastos vegetales.

«*Sobre el estudio del condrioma en las células vegetales con el método tano-argéntico*» (4) en el que destaca las ventajas y facilidades que el método empleado reporta y además su sencillez. Presenta varias microfotografías, pero las dos primeras (cortes de tallito de garbanzo y células meritemáticas de la raicilla del garbanzo) son realmente bellas como prueba de la homogeneidad y limpieza de la impregnación.

Nada me extraña el entusiasmo con que en todo momento ha defendido el profesor Alvarado la técnica empleada por él, pues como bien dice: «Con una conservación «morfológica» del condrioma, el método tano-argéntico es de una constancia y claridad tan grandes que seguramente tomará carta de naturaleza entre los botánicos.»

«*Plastosomas y leucoplastos en algunas fanerógamas*» (5). Señala que el método utilizado impregna admirablemente los plastosomas y los leucoplastos de las células vegetales, así como los granos de almidón y que los plastosomas se diferencian en leucoplastos aun sin cambiar de forma en virtud de una modificación química tal, que permite colorearlos independientemente de aquéllos, con el método del tanino. Este trabajo resultó tan del agrado del insigne Cajal, que tuvo interés en que se reprodujera en su revista «Trabajos del Laboratorio de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Madrid», T. XVI. p-15. 1918.

«*La fina estructura de los vasos leñosos*» (6). Utilizó también el método tano-argéntico de Achúcarro-Río Hortega y pudo establecer tres zonas distintas en la membrana secundaria de los vasos leñosos y observó semejanza estructural con la que tienen los granos de almidón, lo cual le llevó a decir que serían, pues los anillos y espiras de los vasos leñosos, esferocristales muy alargados de celulosa, como los granos de almidón lo son de amilosa y se pregunta: ¿No serán los refuerzos celulósicos de los vasos el producto de la actividad de las mitocondrias que, tan abundantes antes de la formación de ellos, desaparecen con todo el protoplasma después de construido el vaso?

«*El origen de los cloroplastos en las hojas del Cicer arietinum*» (7). De sus conclusiones destacaré:

5.^a La formación de los cloroplastos en las hojas definitivas de *C. arietinum* tiene lugar en dos fases consecutivas: A) Primero crecen los condriosomas, sufren una modificación química que les hace más ávidos de la plata en el método tano-argéntico de Achúcarro y Río Hortega (primera variante) y se transforman en leucoplastos. B) Después estos leucoplastos se esponjan, aumentando considerablemente de tamaño, forman abundante clorofila, elaboran en su seno varios granos de almidón y se esparcen por todo el protoplasma bajo la forma de cloroplastos.

8.^a Los elementos del condrioma que en *Cicer* participan en la for-

mación de los plastos son las mitocondrias granulosas y los condriocontos cortos. Aquéllas resultan a veces de la división de un condrioconto o de ponerse en libertad los gránulos de un condriomito.

11.^a El proceso plastogenético tiene lugar en general en las vecindades del núcleo celular, como si allí, bajo su influencia trófica, pudiera tener lugar el aumento de materia que implica la transformación de un condriosoma en plasto.

13.^a En las fanerógamas no se conoce ningún hecho para cuya explicación se necesite admitir la existencia de los dos órganos celulares diferentes, a saber: del condrioma o conjunto de mitocondrias, y del plastidoma o conjunto de plastos y de sus estados embrionarios, o si se quiere, con Guilliermond, de mitocondrias vegetativas y mitocondrias elaboradoras.

También en 1923 publicó un trabajo que realizó en el Pflanzen physiologischen Institut de la Universidad de Berlín «*Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von Mniium cuspidatum*». Berichten der Deutschen Botanischen Gessellschaft (7 bis).

«*Sobre la estructura de la epidermis foliar de las Selaginella*» (8). Da cuenta del descubrimiento en la epidermis de las hojas de *Selaginella Martensi* y de *S. Kraussiana* de un dispositivo estructural, huecos o fositas que sirven para retener por capilaridad las gotas de agua de lluvia o de rocío que caigan sobre las hojas, y como las paredes de esas fositas carecen de cutícula, absorben por ósmosis el agua retenida por capilaridad en ellas. El aparato de absorción de las Selaginellas descubierto por el profesor Alvarado, es por completo diferente de los observados en órganos aéreos de las demás plantas, constituyendo un dispositivo enteramente nuevo para esa función.

«*Constitución Morfológica y Filogenia del Calículo de las Dipsacáceas*» (9). En este trabajo presenta al final un gráfico de las relaciones filéticas entre las diferentes tribus del grupo Valerianáceas-Dipsacáceas, establecidas por el estudio de la evolución del complejo bracteolar de esas plantas. Este trabajo, con alguna variación, fue reproducido en la prestigiosa revista de Engler (9 bis).

En el año 1926 publicó dos trabajos de interés para los sistemáticos y para los profesores de Botánica:

«*La forma infantil de las plantas y su importancia para la Sistemática*» (10), y «*La forma infantil y la forma adulta en las plantas hidrófilas y en las xerófilas*» (11).

Los trabajos del profesor S. Alvarado en el campo de la Zoología, aparte de su primera nota sobre el pedúnculo de la *Vorticella*, ya men-

cionada, han versado sobre Histología y Citología de varios grupos de invertebrados: medusas, anélidos quetópodos e insectos. Veamos algunos de ellos:

«*La significación morfológica de los Nesselzellstiele de las Medusas*» (12). Aplicando el método tano-argéntico de Achúcarro-Río Hortege demostró que los pedúnculos de las células urticantes son fascículos epitelio-fibrilares enormemente desarrollados con objeto de formar potente aparato de sostén a los cnidoblastos que les mantenga fijos en lo alto del epitelio y evite que durante la descarga de la vesícula urticante la conmoción producida desgarré el epitelio.

«*Sobre la estructura de la sustancia fundamental de la mesoglea de las Hidromedusas*» (13). En este trabajo demostró que lo que se consideraba como *jalea anhistá* tiene estructura.

«*Contribución al conocimiento histológico de las Medusas. I. Los epitelios y la musculatura*» (14). Constituyó su tesis doctoral que fue dirigida por el doctor Del Río Hortege, y que le valió el Premio Extraordinario del Doctorado en 1922. En este trabajo dio cuenta del descubrimiento de numerosos detalles referentes a las estructuras de las medusas y estableció la verdadera significación citológica de detalles erróneamente interpretados antes.

El profesor Alvarado mostró en Munich las preparaciones y dibujos de su tesis doctoral al eminente zoólogo Richard Hertwig, el cual muchos años antes (1878 y 1879), en colaboración con su hermano Oskar, había realizado estudios fundamentales sobre la Histología de las medusas. Aún ahora, cuando el profesor Alvarado recuerda esa época, dice: «*Me enorgullezco todavía de la admiración que le produjeron a ese patriarca de la Zoología mis preparaciones logradas con los métodos de Achúcarro y Río Hortege, a él, que no había trabajado más que con la hematoxilina y la eosina.*»

«*Las láminas epiteliales intramesogleicas de las Traquimedusas*» (15). Describe una nueva formación intramesogleica que había descubierto en el borde umbrelar de *Olindias mülleri* a la cual denominó *lámina ectodérmica intramesogleica*, y describe también la fina estructura de la lámina endodérmica intramesogleica descubriendo en ella la diferenciación epiteliofibrilar más grande de las conocidas hasta entonces.

«*Sobre la morfología de las hidromedusas*» (16). En este trabajo llegó a la conclusión de que el cuerpo de las medusas craspedotas se compone de dos regiones de distinta significación que denominó *supraumbrela* e *infraumbrela*.

«*Las fibras de la mesoglea de las hidromedusas*» (17). Distingue tres

clases de fibras incluidas en la sustancia fundamental de la mesoglea de *Olindias mülleri*.

«Zooxantelas, ficocitos y colocitos en la medusa *Cassiopea borbonica*». (18). Da cuenta del descubrimiento de células especiales, a las que llamó *ficocitos*, encargadas del transporte de las zooxantelas simbióticas.

Sus publicaciones sobre *Histología y Citología de los Anélidos Quetópodos* son las que siguen:

«La diferenciación epiteliofibrilar de las células celómicas de los poliquetos y la supervivencia de las epiteliofibrillas» (19).

«Estudios histológicos y fisiológicos de los Anélidos I. Los Quetopodios setígeros de los Sabélidos» (20).

Idem, II, «Sobre los quetoblastos setígeros de los Sabélidos» (21).

Idem, III, «Formación de las cerdas capilares de los Sabélidos» (22).

Idem, IV, «Las epiteliofibrillas de los cirros de los Filodocidos» (23).

«Formation des soies capillaires des Polychetes» (*Théorie tonofibrillaire des soies des Annélides*) (24).

«Sobre la existencia de un trofospongio conectivo en los folículos unciníferos de los Anélidos» (25).

«Estudios histológicos y fisiológicos de los Anélidos» V. «Los quetopodios unciníferos de los Sabélidos» (26).

Idem, VI. «Organogenia de los quetopodios unciníferos y sus diferenciaciones quetosas en los Sabélidos» (27).

Veamos el resumen de esas investigaciones.

En el grupo de los Anélidos quetópodos ha estudiado un Filodócido (*Eulalia viridis*) y un Serpúlido (*Megaloma vesiculosa* = *Branchioma vesiculosus*) y los hechos establecidos en sus trabajos son:

1.º El descubrimiento de las más ricas, variadas y extensas diferenciaciones epiteliofibrilares, a saber: a) la de las células celómicas de *Eulalia*; b) la de los cirros de ese gusano; c) la de los quetopodios setígeros de *Megalomma*; d) la de los quetopodios unciníferos del mismo.

2.º El descubrimiento de que las *cerdas* que dan nombre a todo el grupo de los Anélidos quetópodos, son diferenciaciones del polo mundial de los quetoblastos, y no, como se creía, un producto de secreción de los mismos.

De sus trabajos sobre la *Histología de insectos* es importante el titulado «La estructura de la cutícula de los insectos. I.ª parte: El epitelio

estomodeal de los blátidos» (28), en colaboración con su discípula Carmen Sequeros. En ese trabajo demuestra que la cutícula de los artrópodos no es un producto de secreción de las células ectodérmicas, sino el resultado de la diferenciación del estrato superficial de dichas células. Gracias a las particularidades aberrantes que ofrece el estomodeo del proventrículo de la cucaracha pudo demostrar que la cutícula es una diferenciación epiteliofibrilar y además en dicho trabajo se consignan tres hechos interesantes:

a) Se describe una diferenciación epiteliofibrilar, aún más interesante que las que había descubierto en las medusas y en los anélidos.

b) Se niega la existencia de los llamados «canales poriformes» que según Alvarado no son otra cosa que epiteliofibrillas modificadas y

c) Se da una nueva interpretación del origen y significación de la estructura estratificada que presentan las gruesas cutículas de los artrópodos.

En colaboración con su discípula María Luisa Abajo, ha publicado dos trabajos: «*Las branquias traqueales de las larvas de Anax (insecto odonato)*» (29) y «*La «membrana basal» del mesenterón de los insectos (observaciones en las ninfas de Anax)*» (30).

En el primero demuestran que las traqueolas de las papilas branquiales de las ninfas de *Anax* constituyen asas independientes que no se anastomosan unas con otras, y en el segundo trabajo demuestran la existencia de una conformación semejante en la capa citoplásmica sub-basal del epitelio del mesenterón.

En 1958, con motivo del centenario de la formulación científica de la Teoría de la Evolución por medio de la Selección Natural, leyó el profesor Alvarado, presidente de la Sección de Biología de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias, un discurso de homenaje al genial investigador inglés Charles Darwin, titulado «Cien años de darwinismo», en la sesión de clausura de la Sección de Biología del XXIV Congreso luso-español para el Progreso de las Ciencias, celebrado en Madrid del 14 al 20 de diciembre de 1958 (31).

Estuve presente en dicho acto y escuché con singular interés y complacencia aquel excelente trabajo tan necesario para poner muchas cosas en claro. De dicho discurso voy a transcribir las líneas finales: «*No es éste un discurso de polémica, sino de información. Mi propósito ha sido poner de relieve cómo las ideas de Darwin proyectaron su influjo sobre todos los movimientos culturales de nuestro tiempo. Pero insisto en que esas ideas no constituyen una doctrina ni una filosofía perniciosas. Son simplemente el descubrimiento de unas leyes naturales dolorosas,*

que están actuando en el mundo desde la aparición de la vida en la Tierra, exactamente igual que estaba actuando la gravedad antes de que Newton la descubriera.»

En el coloquio sobre Evolución Biológica presentó una interesante comunicación sobre «*Las adaptaciones orgánico-funcionales. II. Factores somáticos de la adaptación*» (32).

En 1965, con motivo del centenario del descubrimiento de las leyes de la Herencia, publicó también el profesor Alvarado un trabajo en homenaje al genial padre agustino Gregorio Mendel, a quien, bien merecidamente, se le aplica el calificativo de Padre de la Genética, esa rama tan trascendental de la Biología moderna (33).

En el libro sobre «*La evolución*» (Biblioteca de Autores Cristianos, 1966) preparó el profesor Alvarado el capítulo sobre *El problema de la adaptación* estudiando los tres tipos de adaptaciones, el origen de las adaptaciones, las adaptaciones de tipo químico, la especificidad orgánico-funcional de las proteínas y las adaptaciones organológicas.

En el *I Simposio Internacional de Zoofilogenia* celebrado del 13 al 17 de octubre de 1969, en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Salamanca, pronunció el profesor Alvarado, presidente de dicho Simposio, la *Salutación inaugural* de la que voy a reproducir las líneas finales:

«Al igual que le ocurrió a Galileo cuando despojó a la Tierra de su rango de centro del Universo, a Lamarck sus revolucionarias ideas le acarrearón hondas amarguras. Mientras su gran adversario, el fijista Cuvier, llevó una existencia feliz, llena de prestigio y de gloria, Lamarck, que seguramente fue la mente más considerable de los naturalistas de su tiempo, superior incluso a Cuvier, vivió y murió ciego y achacoso, y lo que es peor, olvidado e ignorado de sus contemporáneos. Séame permitido como homenaje a este hombre genial actualizar las proféticas palabras con que quiso consolarle su hija Cornelia: «La postérité vous honorera». Empecemos, pues, este Simposio, honrando la memoria del padre de la Zoofilogenia.»

Con ocasión del centenario de la fundación de la Real Sociedad Española de Historia Natural, leyó el día 15 de marzo de 1971, el profesor Alvarado un documentado trabajo sobre la historia de la citada Real Sociedad, de la que había sido presidente, y presentó datos de gran interés, tales como el acta de la llamada sesión preparatoria; los nombres de los fundadores; sobre algunos de los supervivientes de la famosa expedición científica al Pacífico —hermosa gesta que rivaliza —dice Alvarado— con la epopeya de los sobrehumanos conquistadores—; reproduce también el relato que hizo uno de ellos, Martínez y Sáez, en la nota

necrológica del más destacado de todos —Jiménez de la Espada— y dice más adelante Alvarado:

«¡Qué temple el de estos naturalistas! Nos cuentan sus penalidades sin darles la menor importancia... Debieron padecer las picaduras de enjambres de mosquitos, debieron sentir día tras día el ahogo de una atmósfera caliginosa saturada de humedad, debieron sentir el mal de montaña, que, por cierto, fue estudiado por primera vez por el padre José de Acosta, cuyo nombre lleva el Instituto de Zoología del C.S.I.C., que el que os habla tiene el honor de dirigir...»

Dio cuenta de la variedad de trabajos que constituyeron el tomo primero de los Anales y señaló también que algunos de los trabajos de Cajal y algunos de los de Del Río Hortega fueron publicados por primera vez por la Real Sociedad Española de Historia Natural, así como también que el profesor Severo Ochoa publicó uno de sus primeros trabajos en la revista de dicha ilustre institución.

En suma, fue una disertación de gran interés para todos los naturalistas españoles y para los historiadores de la ciencia.

En cuanto a las obras que ha publicado el profesor Alvarado con destino a la enseñanza de las Ciencias Naturales en el bachillerato y preuniversitario y a la enseñanza de la Biología General en la Universidad, todo el mundo las conoce y no necesito enumerarlas, pero sí quiero señalar que entre los naturalistas españoles actuales, nadie ha realizado una labor pedagógica-docente tan considerable como el doctor Alvarado.

El doctor Alvarado sabe mucho porque ha estudiado mucho y ha sabido asimilar ; y lo mismo de Geología que de Biología, y tiene ideas claras y su condición de Maestro se refleja en la claridad, que es su cualidad más excelsa. Ha tenido que meditar largas horas para ver de presentar los conceptos claros y ello no es tarea fácil. Es gestación difícil y penosa. Representa un gran esfuerzo cerebral hasta plasmar los conceptos de forma sencilla.

Del prólogo que puso don Gregorio Marañón al libro del profesor Alvarado, titulado *Anatomía y fisiología humanas con nociones de higiene*, que se publicó en 1934, tomo las siguientes líneas:

«Es un libro de texto modelo, en la enseñanza secundaria, porque tiene la virtud específica de saber para quién está escrito...»

»Cuando tuve el honor de presidir el tribunal de oposición en el que Alvarado ganó, reñidamente, su cátedra universitaria actual, tuve, al mismo tiempo, la alegría de participar en la unanimidad con que le

dieron el triunfo los jueces, y el pesar de que la segunda enseñanza perdía uno de sus maestros más preclaros. Por fortuna, no ha sido así. Su libro de *Fisiología e higiene* por la energía adquirida, sigue prolongando su eficacia en los medios preuniversitarios.»

Y agrega don Gregorio:

«Y acaso en la Universidad misma, el nuevo profesor encuentre en su pasado pedagógico las armas mejores para la enseñanza superior; porque no hay nada en verdad superior, si no tiene una firme base simplísima.»

No hay naturalista en España, no hay ningún opositor a cátedras de Ciencias Naturales que no haya leído y aprendido en los libros de don Salustio. Son decenas de millares los estudiantes del bachillerato y preuniversitario los que han utilizado sus libros y también son millares los estudiantes de Ciencias, de Medicina y de Farmacia que han leído su documentada Biología, de la cual ya van diez ediciones, siempre con novedades y, no se olvide, que para mantener una obra de esa índole «*up to date*», hay que estar continuamente estudiando y revisando, pero eso lo hace el profesor Alvarado con agrado, porque es un trabajador infatigable y porque su pasión es enseñar.

El libro más reciente del profesor Alvarado, publicado en octubre de 1971, se titula «*Biología para el curso de Orientación Universitaria*», y en el prólogo dice así:

«La Biología ha dejado ya de ser sólo una disciplina «científica» y ha pasado a ser también disciplina humanística. Es, como dice Monod, la Ciencia que más ha contribuido, más que cualquiera otra, a la formación del pensamiento moderno.»

Y yo, por mi parte, quiero señalar que, cuanto más familiarizados estemos con el conocimiento de las estructuras de los seres vivos y cuando mejor conozcamos los procesos maravillosos que en los mismos tienen lugar, tanto mejor comprenderemos la obra grandiosa del Creador. Un conocimiento profundo de la Biología nos pone en las mejores condiciones para comprender las reacciones humanas individuales y colectivas y también hay que tener presente que el valor formativo de la Biología es extraordinario, ya que su estudio desarrolla en nosotros el método científico.

No hay duda de que por su extraordinaria labor docente e investigadora, el profesor Alvarado era merecedor de pertenecer como académico de número a esta Real Academia de Ciencias y debo señalar, que con fecha 3 de marzo de 1960, fue elegido para la medalla número 7 que quedó vacante con motivo del fallecimiento, el 15 de septiembre de 1959, del ilustre ingeniero de Minas, don Primitivo Hernández Sampelayo, eminente naturalista, geólogo y paleontólogo.

Yo que tengo siempre en mi mente la frase de Ovidio «*Illud amicitiae sanctum et venerabile nomem*», y que rindo culto fervoroso a la amistad, pues como bien dijo Cicerón «*Solem enim e mundo tollere videntur ei, qui amicitiam e vita tollunt, qua nihil a diis immortalibus melius habemus, nihil iucundius*», no puedo por menos de dedicar en este momento un recuerdo de gratitud a don Primitivo Hernández Sampe layo, que fue para mí un amigo entrañable y quien en la primavera de 1943, cuando preparaba mi trabajo «*Sobre la presencia de cyclotellas en un esputo*», me prestó un señalado favor mostrándome en el Instituto Geológico y Minero la colección de preparaciones de diatomeas de don Florentino Azpeitia, para que yo pudiera examinar las *cyclotellas* fósiles de yacimientos españoles y, además, tuvo la amabilidad de examinar en mi laboratorio, en compañía del reverendo padre agustino Luis María de Unamuno, otro entrañable amigo mío, las *cyclotellas* que había hallado en el esputo de un enfermo, cuyo examen bacteriológico se me había confiado, y cuando presenté el 18 de junio de 1943 mi comunicación a la Real Academia de Farmacia, al final de la sesión intervino don Primitivo y tuvo la gentileza de resaltar que «aquel descubrimiento era el primer caso que se registra en la historia de la ciencia, de un investigador que, estudiando unos esputos desde el punto de vista bacteriológico, y después de un minucioso trabajo, llega a señalar un nuevo yacimiento paleontológico, en este caso, de *cyclotellas*».

Todos ustedes han podido apreciar la claridad y la precisión con las que el profesor Alvarado ha sabido presentar un tema difícil: «*El mundo sensorial del hombre y de los animales*».

Los ocho capítulos en que está dividido su discurso, han sido estructurados sin excepción con singular maestría, pero confieso que el esfuerzo y acierto del profesor Alvarado y la emoción que se experimenta al leerlos, culmina en los capítulos: IV, *El mundo físico y el mundo de los sentidos*; V, *El problema de la excitación sensorial* y el tema *El espacio visual*, dentro del capítulo VI, sobre *La deformación del mundo físico por los órganos sensoriales* y dentro del capítulo VII, *Modificaciones que las sensaciones imprimen a los datos objetivos que nos suministra el mundo exterior*, los temas sobre *La sensibilidad lumínica*, *La visión de los colores*, *La sensibilidad cromática del hombre*, *Teoría de la visión de los colores* y *La sensibilidad cromática de la abeja*, y todo el capítulo VIII, que trata de *La retina como órgano modificador de la imagen óptica*.

Gran parte del discurso ha estado dedicado a los órganos visuales y a los procesos fisiológicos de la visión, y al presentarnos la compleja estructura de la retina, el nombre de Cajal suena en nuestro centro sensorial auditivo, en el lóbulo temporal de la corteza cerebral, y nos

trae el recuerdo de la ingente obra del insigne histólogo que consagró muchos años de su vida a lo que él llamó «*el más antiguo y pertinaz de mis amores de laboratorio*», o sea, al estudio histológico y anatómico de la retina de los invertebrados y de los vertebrados.

Veamos lo que nos dice Cajal sobre *La retina y centros ópticos de los insectos* (35):

«Según recordará el lector, mis aficiones a la retina son historia antigua. El tema me cautivó siempre, porque, en mi sentir, la vida no alcanzó jamás a forjar máquina de tan sutil artificio y tan perfectamente adecuada a un fin como el aparato visual. Por raro caso, además, la naturaleza se ha dignado emplear aquí resortes físicos accesibles a nuestro saber actual. No debo ocultar que en el estudio de dicha membrana, sentí por primera vez flaquear mi fe darwinista (hipótesis de la *selección natural*), abrumado y confundido por el soberano ingenio constructor que campea, no sólo en la retina y aparato dióptrico de los vertebrados, sino hasta en el ojo más ruin de los insectos. Allí, en fin, sentí más profundamente que en ningún otro tema de estudio, la sensación escalofriante del insondable misterio de la vida...

»La complicación de la retina de los insectos es algo estupendo, desconcertante, sin precedentes en los demás animales...

El profesor Alvarado, en su discurso, ha mencionado entre otros investigadores, a los profesores G. Wald, R. Granit y H. K. Hartline, quienes fueron galardonados en 1967 con el Premio Nóbel de Fisiología o Medicina, «*for their discoveries concerning the primary physiological and chemical visual processes in the eye*».

Las conferencias que pronunciaron Wald, Granit y Hartline en Estocolmo, con ocasión de recibir el Premio Nóbel, son de extraordinario interés, pero en la imposibilidad de comentar las tres, me limitaré a la del profesor G. Wald, quien en su «Nobel Lecture», titulada «*The Molecular Basis of Visual Excitation*», manifiesta que identificó la Vitamina A en la retina, trabajando en el laboratorio de Otto Warburg, en Dahlem, de donde pasó a trabajar con Karrer, en Zurich, quien con sus colaboradores Morf y Schöpp, hacía poco que habían establecido la estructura de la Vitamina A, y luego fue a trabajar con Meyerhof en el Kaiser Wilhelm Institut, en Heidelberg, y allí dice él así:

«I found retinene, an intermediate in the bleaching of rhodopsine.»

Trabajando en los laboratorios con tres premios Nóbel, como él dice: «*Opened a new life for me: the life with molecules*».

G. Wald acomete el estudio de la rodopsina descubierta en 1877 por

Franz Boll y estudiada en 1878 y 1879 por el doctor W. Kühne, de Heil-derberg, y concluye que se trata de un carotinoide-proteína (cromoproteido) que en la retina, bajo la influencia de la luz, entra en un ciclo de reacciones con el retinal (retineno) y con la Vitamina A.

Trabajando en Woods Hole, halló en peces y ranas ese mismo ciclo rodopsina-retinal-Vitamina A.

Lo curioso es que en peces de agua dulce halló otro pigmento, la *porfiropsina*, que participa en un ciclo paralelo al de la rodopsina, pero en el cual, otros carotinoides reemplazan al retinal y a la Vitamina A o retinol y son el retinal₂ y el retinol₂ que se diferencian de aquéllos por poseer otro enlace doble adicional en el anillo.

Los peces eurihalinos y potencialmente migratorios, salmón, trucha y anguila, «*fresh water eel*», poseen mezcla de rodopsina y porfiropsina. También descubrió Wald en el «bull-frog» (*Rana catesbiana*) porfiropsina en la fase de renacuajo, que cambia a rodopsina en la metamorfosis.

En la lamprea marina *Petromyzon marinus* descubrió Wald que posee fundamentalmente rodopsina en su migración «*downstream*» hacia el mar, pero que al regresar «*upstream*» como adulto sexualmente maduro para desovar, ha sido reemplazada por la porfiropsina.

Es también curioso el descubrimiento por Denton y Warren (cita de G. Wald) de que la rodopsina de peces de mar profundo tiene el espectro de absorción con el máximo en longitud de onda más bajo que el máximo en el espectro de absorción de la rodopsina, correspondiente a peces superficiales y, también, el que la anguila europea, cuando madura sexualmente y se prepara para emigrar al mar de los Sargazos para desovar, transforma la mezcla de rodopsina y porfiropsina en *deep-sea rhodopsin*.

Creo también muy interesante, reproducir la siguiente frase de G. Wald:

«*I am glad to say that the pursuit of molecules has not taken me out of Biology, but led me more deeply into it.*»

Gracias a los trabajos del profesor Wald y colaboradores, entre los que figura su esposa, la doctora Ruth Hubbard, conocemos el mecanismo mediante el cual, la luz provoca la reacción de las células sensoriales de la retina. Cuando un cuanto de luz es fijado por una molécula de la rodopsina, provoca una reacción fotoquímica —que ya la ha mencionado el profesor Alvarado—, que se traduce en una transformación molecular, es decir, la isomerización del cromóforo o retinal de la configuración 11-cis a la configuración all trans (holo-trans), y dice el propio G. Wald:

«Everything else that happens —chemically, physiologically, indeed psychologically—represents «dark» consequences of this one light reaction»

En su discurso, el profesor Alvarado ha aludido al discurso del profesor García Santesmases, leído en esta Real Academia el 25 de noviembre de 1970, sobre *«Cibernética y proceso de la información visual en los seres vivos y en las máquinas»* y yo también me referiré muy brevemente al trabajo de nuestro distinguido compañero.

El profesor García Santesmases, al considerar los objetivos y campo de actividad de la Biónica nos indica que se investigan posibles aplicaciones de los sistemas de inteligencia artificial mediante la simulación de neuronas y redes neuronales; se estudian mecanismos sensoriales y su simulación, así como las funciones de autoadaptación de los organismos vivos y su aplicación al guiado y control y señala que los elementos sensoriales de ciertos animales (vista, oído, etc.) son extraordinariamente sensibles, a veces superiores a los del hombre y, por consiguiente, su estudio ofrece un gran aliciente como fuente de información para intentar la realización de máquinas y aparatos de automática provistos de elementos receptores que permitan captar y después interpretar lo percibido del mundo exterior.

La Biónica —sigue informándonos el profesor García Santesmases— ofrece amplios horizontes porque la naturaleza viva pone a nuestra disposición modelos muy perfeccionados y, por consiguiente, un material inagotable para nuevas ideas.

En su discurso nos informó también el profesor García Santesmases que, junto con su colaborador F. Rubio, habían propuesto un modelo de ojo de *Limulus*, basado en la interacción lateral entre los elementos retinales y que da lugar a un sistema de ecuaciones lineales que permiten definir su funcionamiento generalizando los resultados a una retina continua, es decir, teniendo un gran número de elementos.

Felizmente en estos últimos años, se advierte una colaboración estrecha entre físicos y biólogos, dentro del nuevo y prometedor campo de la Biónica.

En un librito titulado *«The Science of Seeing»*, por I. Mann y A. Pirie (1950), se dice así:

«If now substitute a mosaic of light sensitive cells of the eye for selenium cells, and nerve cells connecting these to the brain for the electric wires which join the photoelectric cells to their individual receiving mechanisms, we have a mechanistic picture of the way the picture formed within the eye is transmitted to the brain».

«The analogy is, however, lacking in one respect since the light falling on the photo-voltaic cells does not cause a chemical change in the normal sense, whereas the eye cells generate an electric current by producing a chemical reaction which in turn starts the current in the nerves.»

Y en el número de *New Scientist* correspondiente al 17 de junio de 1965 pág. 795, leí una nota que me llamó mucho la atención sobre *Selenium photo-cells in the eye?* en la que se daba cuenta, en pocas líneas, de que el doctor M. J. Sirén, biólogo del Royal Veterinary College de Estocolmo, sugería que algo parecido a las fotocélulas de selenio podría ser responsable de la conversión de la luz en señales eléctricas en el ojo. Sirén ha descubierto que la cantidad de selenio en peso, en las retinas de varios animales, varía de acuerdo con su agudeza visual. En la referencia inglesa a que aludo, se dice así:

«The guinea-pig has about as much selenium in its retina as in other parts of its body —0.001 per cent— whereas the reindeer and the tern, whose eyesight is very sensitive, have about a hundred times as much.»

Ignoro el progreso que en estos últimos años haya podido lograr el doctor Sirén en sus investigaciones sobre la presencia del selenio en la retina.

Hay que consignar que en estos últimos años se asigna a las células de la neuroglia de la retina, además de misión de soporte y trófica de las neuronas, papel importante en la organización de los impulsos nerviosos que pasan a través de la retina y, además, ellas mismas son generadoras de impulsos nerviosos.

R. Fatehchand, del Departamento de Neurobiología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, ha estudiado las retinas de peces capturados en aguas próximas a las costas de Venezuela, y que poseen células gliales grandes, lo que facilita el estudio de sus actividades, y dice (37) así:

«There is now considerable evidence that the retinal glial cells are intimately concerned in important visual mechanisms.»

También estimo que son importantes, las investigaciones —publicadas en marzo de 1971— realizadas por Mote y Goldsmith y por Bitensky, Gorman y Miller.

Las investigaciones de M. I. Mote y T. H. Goldsmith versaron «Sobre localización de dos clases de fotorreceptores para el color en el mismo ommatidio (38) en *Periplaneta americana* (white eye mutant)», una clase para la luz ultravioleta con máxima sensibilidad a los 365 nm y la otra para la luz verde con máxima sensibilidad a 510 nm. Dicen así:

«At least some of the ommatidia of cockroach compound eye contain ultraviolet and green receptors.»

Las investigaciones de M. W. Bitensky y colaboradores (39) trataban de la *Adenil ciclasa*, como enlace entre la captura de fotones y cambios en la permeabilidad de los fotorreceptores de la rana, y dicen así:

«The retinal rod outer segments of the frog contain an adenyl cyclase that is active in darkness and inactivated by light. This cyclase has a specific activity ten times higher than the activity in previously described tissues. It is suggested that cyclic AMP is an intermediate in the light —and dark— induced changes in sodium permeability in the photoreceptor cell.»

Y para terminar, quiero manifestar en este día de júbilo para la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales que constituye para mí un gran honor dar la bienvenida en nombre de esta docta Corporación al ilustre profesor doctor Salustio Alvarado, investigador escrupuloso, bien destacado por sus descubrimientos en el campo de la Citología vegetal y animal y que ha consagrado toda su vida a la docencia y que aun después de su jubilación oficial, sigue enseñando, pues ahí están sus magníficos libros, siempre en vigencia, porque constantemente los renueva y moderniza, y ese es un gran servicio que ha prestado y que sigue prestando a la patria.

BIBLIOGRAFIA

- (1) T. HERNANDO: "Recuerdos de la vida y labor de Nicolás Achúcarro". *Gaceta Médica del Norte*. Número extraordinario dedicado al Dr. Nicolás Achúcarro. Junio de 1968, p. 197.
- (2) S. ALVARADO: "Sobre la estructura del pedúnculo de los Vorticellidae". *Boletín de la Real Soc. Española de Historia Natural*. T. XVII, p. 125 (1917).
- (3) S. ALVARADO: "El condrioma y el sistema vacuolar en las células vegetales". *B. de la Real Soc. Esp. de H. Natural*. T. VIII, p. 385 (1918).
- (4) S. ALVARADO: "Sobre el estudio del condrioma en las células vegetales por el método tano-argéntico". *B. de la Real Soc. Esp. de H. Natural*. T. XVIII, p. 434 (1918).
- (5) S. ALVARADO: "Plastosomas y Leucoplastos en algunas Fanerógamas". *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, núm. 13 (1918).
- (6) S. ALVARADO: "La fina estructura de los vasos leñosos". *B. de la Real Soc. Española de H. Natural*. T. XIX, p. 66 (1919).
- (7) S. ALVARADO: "El origen de los cloroplastos en las hojas de *Cicer arietinum*". *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, núm. 17 (1923).
- (7 bis) S. ALVARADO: "Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mniun cuspidatum*". *Ber. der Deut. Bot. Gesellschaft*. Band XLI, p. 85 (1923).
- (8) S. ALVARADO: "Sobre la estructura de la epidermis foliar de las Selaginella". *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, núm. 19 (1925).
- (9) S. ALVARADO: "Constitución morfológica y filogenia del cálculo de las Dipsacáceas". *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica*, núm. 21 (1925).
- (9 bis) S. ALVARADO: "Der morphologische Aufbau des Hüllkelches der Dipsacaceen". *Bot. Jahrb.* Bd. 61, Beiblatt, núm. 138, p. 10 (1927).
- (10) S. ALVARADO: "La forma infantil de las plantas y su importancia para la Sistemática". *Revista de Escuelas Normales*. Guadalajara, 1926.
- (11) S. ALVARADO: "La forma infantil y la forma adulta en las plantas hidrófilas y en las xerófilas". *Revista de Segunda Enseñanza* 1926.
- (12) S. ALVARADO: "La significación morfológica de los Nesselzellstiele de las Medusas". *Bol. de la Real Soc. Esp. de H. Natural*. Tomo del 50.º aniversario, p. 460 (1921).

- (13) S. ALVARADO: "Sobre la estructura de la sustancia fundamental de la mesoglea de las Hidromedusas". *Bol. de la Real Soc. Esp. de H. Natural*. T. XXIII, p. 167 (1923).
- (14) S. ALVARADO: "Contribución al conocimiento Histológico de las Medusas. I. Los epitelios y la musculatura". *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Zoológica*, núm. 47 (1923).
- (15) S. ALVARADO: "Las láminas epiteliales intramesogleicas de las Traquimedusas". *Reseñas Científicas Soc. Esp. de H. Natural*, T. VI, p. 71 (1931).
- (16) S. ALVARADO: "Sobre la Morfología de las Hidromedusas". *Reseñas Científicas de la Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. VI, p. 89 (1931).
- (17) S. ALVARADO: "Las fibras de la Mesoglea de las Hidromedusas". *Revista Española de Biología*, T. I, p. II (1932).
- (18) S. ALVARADO: "Zooxantelas, Ficocitos y Colocitos en la Medusa Cassiopea Borbonica". *Rev. Española de Biología* T. III, p. 31 (1934).
- (19) S. ALVARADO: "La diferenciación epiteliofibrilar de las células celómicas de los poliquetos y la supervivencia de las epiteliofibrillas". *Memorias de la Real Soc. Española de H. Natural*, T. XV, publicado en homenaje a don Ignacio Bolívar (1929).
- (20) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. I. Los quetopodios setíferos de los Sabélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. XLIII, página 229 (1945).
- (21) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. II. Sobre los quetoblastos setíferos de los Sabélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. XLIV, p. 87 (1946).
- (22) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. III. Formación de las cerdas capilares de los Sabélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. XLV, p. 345 (1947).
- (23) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. IV. Las epiteliofibrillas de los cirros de los Filodócidos". *Bol. de la Soc. Esp. de H. Natural*, T. XLIX (1951).
- (24) S. ALVARADO: "Formation des soies capillaires des Polychetes (Théorie tonofibrillaire des soies des Annélides)". *XIII^e Congrès International de Zoologie*, tenu a Paris du 21 au 27 juillet 1948, p. 452.
- (25) S. ALVARADO: "Sobre la existencia de un trofospongio conectivo en los folículos unciníferos de los Anélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. extraordinario, p. 191 (1946).
- (26) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. V. Los quetopodios unciníferos de los Sabélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. L, núm. 2, p. 239 (1954).
- (27) S. ALVARADO: "Estudios Histológicos y Fisiológicos de los Anélidos. VI. Organogenia de los quetopodios unciníferos y sus diferenciaciones quetosas en los Sabélidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. LIV, p. 11 (1956).
- (28) S. ALVARADO y C. SEQUEROS: "La estructura de la cutícula de los insectos. Primera parte: El epitelio estomodeal de los blátidos". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. LV, p. 159 (1957).

- (29) S. ALVARADO y MARÍA LUISA ABAJO: "Las branquias traqueales de las larvas de *Anax* (insecto odonato)". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural* (B), T. LXI, página 127 (1963).
- (30) S. ALVARADO y MARÍA LUISA ABAJO: "La 'membrana basal' del mesenterón de los insectos (observaciones en las ninfas de *Anax*)". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. LXV, p. 425 (1967).
- (31) S. ALVARADO: "Cien años de Darwinismo". *Las Ciencias*. Año XXIII, núm. 4, p. 751. Madrid (1958).
- (32) S. ALVARADO: "Las adaptaciones orgánico-funcionales. II. Factores somáticos de las adaptaciones". *Bol. Real Soc. Esp. de H. Natural*, T. LX, p. 205 (1962).
- (33) S. ALVARADO: "El centenario del descubrimiento de las leyes de la herencia". *Las Ciencias*. Año XXX, núm. 6, p. 413. Madrid (1965).
- (34) F. BUSTINZA: "Sobre la presencia de *Cyclotellas* en un esputo". *An. Real Academia de Farmacia*, Año IX, núm. 4, p. 315 (1943).
- (35) S. RAMÓN Y CAJAL: "Recuerdos de mi vida", 1923, p. 389.
- (36) G. WALD: "The molecular basis of visual excitation". *Les Prix Nobel en 1967*, páginas 260-280.
- (37) R. FATEHCHAND: "The cells that organise vision". *New Scientist*, 10 dec. 1964, páginas 726-728.
- (38) M. I. MOTE and T. H. GOLDSMITH: "Compound eyes: Localization of two color receptors in the same ommatidium". *Science* V, 171, p. 1254 (1971).
- (39) M. W. BITENSKY, R. E. GORMAN and W. H. MILLER: "Adenyl Cyclase as a link between photon capture and changes in membrane permeability of frog photo-receptors". *Proc. of the Nat. Ac. of Sciences*, V. 68, núm. 3, p. 561 (1971).