

O olho dos Vertebrados:

MORFOLOGIA, FISILOGIA, ADAPTAÇÃO*

José Morais

Professor Coordenador - Escola Superior de Educação de Beja

Resumo

Os olhos são uma fonte sensorial importante, na maioria das espécies animais. No caso dos Vertebrados, o olho é um órgão extremamente plástico, o que lhe permitiu atingir um nível elevado de especialização. A morfologia e a fisiologia deste órgão desenvolveram-se em relação estreita com as características do meio ambiente e como consequência do próprio modo de vida adoptado pelo animal. O olho dos Vertebrados resulta, pois, dum longo processo evolutivo e adaptativo cujo objectivo primário consistiu no desenvolvimento de uma estrutura sensorial para a obtenção de informação detalhada sobre imagem e movimento, e que, nalguns casos, produziu um órgão, de tal modo aperfeiçoado, que pode ser usado para recolher, em simultâneo, outros tipos de informação.

Palavras chave: olho, visão, adaptação, evolução.

Introdução

A visão utiliza, apenas, uma banda muito restrita do espectro electromagnético, constituída por comprimentos de onda situados entre 300 nm e 900 nm, conhecida como a "luz visível" ou o espectro do visível. Há duas razões principais e complementares que explicam porque é que a maioria dos processos fotobiológicos está confinada a essa banda. Em primeiro lugar, ela constitui a maior parte da radiação que atinge a superfície da Terra, pois a radiação cujo comprimento de onda é mais curto que 300 nm é absorvida pela camada de ozono da atmosfera, enquanto a radiação de comprimento de onda mais longo que 900 nm é atenuada pelo dióxido de carbono, pelo vapor de água e pelo ozono existentes, também, na atmosfera. No meio aquático, a luz à disposição dos organismos é ainda mais escassa devido à interacção desta com as moléculas de água, resultando na absorção da radiação mais próxima do infra-vermelho (comprimento de onda grande) e na absorção e dispersão da radiação de comprimento de onda curto. Por este facto, à medida que a luz penetra numa massa de água límpida, é confinada a uma banda de radiação muito estreita correspondente a comprimentos de onda na gama do azul (475-480 nm). A segunda razão, mais importante ainda que a primeira, relaciona-se com o facto de ser a luz que fornece a energia para as reacções fotobiológicas. Quando um fotão (ou quantum) de luz interage com uma partícula de matéria e lhe fornece a sua energia, diz-se que o fotão foi absorvido; a energia do fotão é

*Lição elaborada no âmbito das provas públicas para o concurso de Professor Coordenador, Área Científica de Ciências da Natureza, realizadas em Janeiro de 2000 na Escola Superior de Educação de Beja, de acordo com a alínea a) do n.º 1 do artigo 26º do Decreto-Lei n.º 185/81.

$E = hc/\lambda$, sendo h a constante de Planck, c a velocidade da luz e λ o comprimento de onda do fóton. A luz de comprimento de onda longo, correspondente à zona do infra-vermelho, é constituída por fótons pouco energéticos, capazes, apenas, de aumentar as vibrações e rotações de grupos atómicos na molécula que os absorve. Por seu turno, a luz da região ultravioleta do espectro possui fótons tão energéticos que podem provocar estados de excitação nos átomos e alterações químicas nas proteínas e ácidos nucleicos, interferindo, deste modo, com a integridade da célula. A região mais importante do espectro de radiação para a ocorrência de reacções fotobiológicas é, pois, a região do visível, dado que os seus fótons possuem energia suficiente para provocar alterações na distribuição dos electrões pelos diferentes níveis energéticos apresentando o potencial para dar origem a rearranjos nas ligações químicas de certas moléculas, sem causar danos a outras moléculas (Goldsmith, 1973,1991; Hoar, 1975).

Ao longo da evolução, surgiram diferentes tipos de células fotorreceptoras que conferiram a exemplares dos mais diversos Filos a possibilidade de reagirem à luz. No entanto, as vantagens decorrentes da existência de uma estrutura que permitisse uma orientação precisa do animal terão, provavelmente, funcionado como a principal força evolutiva responsável pela concentração de um grande número de fotorreceptores num mesmo local, dando origem ao órgão olho. A existência duma tal estrutura implica que a luz só atinja as células fotorreceptoras a partir de certos ângulos definidos, o que permite ao animal que a possui efectuar movimentos direccionados em relação à fonte de luz, ou seja, permite orientação em função da luz (Hoar, 1975); por este facto, os olhos e a visão foram assumindo cada vez maior importância no comportamento animal. De acordo com as evidências paleontológicas, pensa-se que os olhos evoluíram independentemente em diferentes organismos, pelo menos 40 vezes, confirmando a sua grande importância para os animais. A existência de olhos que formam imagens ocorre em 6 dos 33 filós de metazoários actuais (Cnidaria, Mollusca, Annelida, Onychophora, Arthropoda e Chordata), contribuindo estes filós para cerca de 96% das espécies vivas conhecidas. Os olhos existentes apresentam várias formas e tamanhos e reflectem as diversas soluções encontradas para o problema de formar uma imagem (Fernald, 1997). Com efeito, na maioria das espécies animais, os olhos são uma fonte muito importante de informação sensorial. As diferentes especializações apresentadas pelo órgão olho, ao longo da escala evolutiva, revelam-no como dotado de uma grande plasticidade e capacidade de adaptação, quer em termos morfológicos, quer em termos fisiológicos. Muitas das características do olho são o resultado de adaptações evolutivas que se desenvolveram em resposta a pressões selectivas específicas com origem no ambiente abiótico ou na interacção com outros animais (Fernald, 1997).

Exceptuando as espécies que vivem em habitats sem luz (nas quais houve redução ou perda total dos olhos), todos os Vertebrados apresentam um par de órgãos fotorreceptores designados por olhos laterais (Walker & Liem, 1994). O olho lateral dos Vertebrados é um olho de tipo vesicular que consiste numa estrutura de forma, aproximadamente, esférica (globo ocular), com uma abertura anterior por onde penetra a luz. As suas dimensões relativamente grandes potenciam-no como o mais eficiente de todos os olhos animais, pois pode projectar a imagem numa grande superfície contendo elevada densidade de células fotorreceptoras.

Constituição básica do olho dos Vertebrados

Como qualquer outra estrutura sensorial, o olho dos Vertebrados tem por função captar e transduzir energia da modalidade sensorial adequada (radiação electromagnética) em energia química e energia eléctrica; esta é conduzida, na forma de impulsos nervosos, até regiões especializadas do sistema nervoso central, onde serão interpretados esses impulsos. Em termos muito simplificados, o olho de um vertebrado funciona como uma câmara fotográfica biológica, de reduzidas dimensões, cuja função é formar uma imagem na película constituída pela retina. Deste modo, funciona como um sistema dióptrico, ou seja, um sistema constituído por duas lentes principais (córnea e cristalino) que provocam a refacção dos raios luminosos em direcção a um eixo óptico e a sua focagem, projectando uma imagem reduzida e invertida na camada fotorreceptora - retina (fig. 1). Na retina, a energia luminosa é transduzida em energia química e, esta, em energia eléctrica (alterações do potencial de membrana).

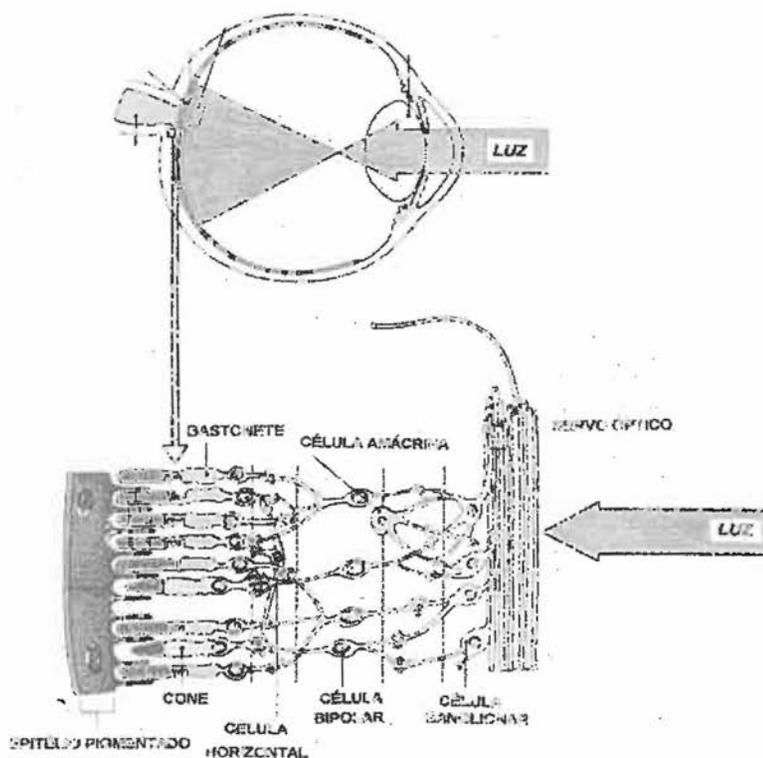


Figura 1 - Trajecto da luz no olho e estrutura celular da retina humana (adaptado de Van Wynsberghe et al., 1995)

Apesar do globo ocular variar muito nos pormenores adaptativos, entre os diferentes grupos de Vertebrados, a sua estrutura básica repete-se em todos os grupos (Walker & Liem, 1994). Sendo o olho humano o mais estudado, é, muitas vezes, apresentado como exemplo do olho típico dos Vertebrados (fig. 2). O olho humano possui dois tipos de células fotorreceptoras – cones e bastonetes – e não é muito especializado para uma visão

inteiramente diurna ou nocturna, exibindo, por este facto, um certo número de características comuns aos olhos de todos os Vertebrados (Goldsmith, 1973, 1991).

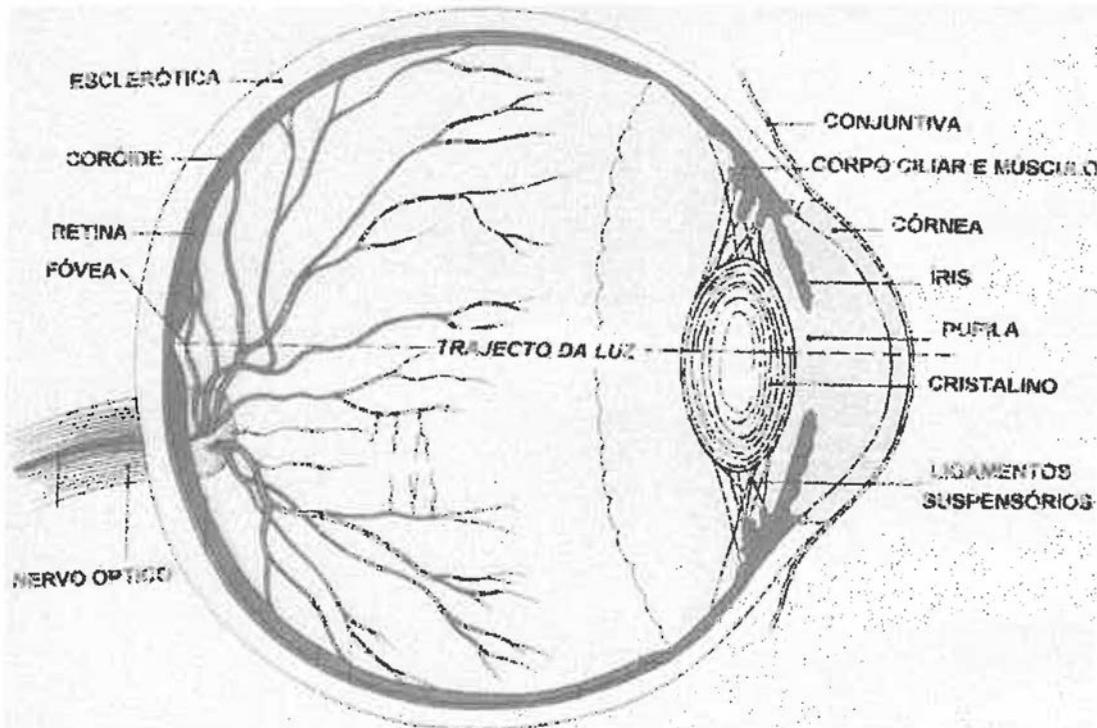


Figura 2 - Secção horizontal do olho humano
(adaptado de Van Wynsberghe et al., 1995)

A parede do olho consiste, essencialmente, em três camadas principais: uma túnica fibro-elástica externa (esclerótica e córnea), de tecido conjuntivo denso, que confere protecção e suporte e desempenha funções ópticas; uma túnica vascular intermédia, pigmentada e muito vascularizada (diferenciada em corpo ciliar, íris e coróide), com funções de absorção de excesso de radiação luminosa e de fornecimento de nutrientes e oxigénio, para além de desempenhar outras funções mais directamente relacionadas com a função sensorial do olho; uma túnica interna, sensorial, que é responsável pela formação da imagem (retina). As duas lentes são: i) a córnea, estrutura transparente diferenciada na túnica externa e que funciona como a primeira lente do olho, e ii) o cristalino, situado em posição anterior, entre as camadas média e interna, cuja principal função consiste na focagem dos raios luminosos em direcção ao eixo óptico. Para além das lentes, a luz tem de atravessar dois meios de consistência mais fluída - humor aquoso (líquido fluído que preenche a câmara anterior do olho) e humor vítreo (massa de consistência gelatinosa contida no espaço por detrás do cristalino) - os quais funcionam, também, como meios de refacção.

A túnica externa contém um grande número de fibras colagénias e elásticas e está diferenciada em esclerótica (posterior) e córnea (anterior). As duas estruturas são contínuas e funcionam como um invólucro elástico sob tensão, assumindo um papel importante no processo de acomodação ocular. A esclerótica tem cor branca, opaca, e é atravessada por

numerosos vasos sanguíneos e nervos, constituindo cerca de 3/4 da túnica externa; a sua função é conferir protecção e suporte ao globo ocular, assegurando a manutenção da sua forma esférica. A córnea é transparente, avascular e convexa, apresentando um índice de refração de valor semelhante ao da água. A constituição da córnea é muito semelhante à da esclerótica, residindo a diferença na regularidade e disposição paralela das fibras de colagénio da córnea, constituindo um arranjo muito uniforme, relativamente às fibras de várias dimensões e dispostas ao acaso, da esclerótica. A córnea funciona como a primeira lente do olho, desviando os raios luminosos em direcção à abertura do globo ocular.

Na túnica média, encontram-se três estruturas principais: coróide, íris e corpo ciliar. A coróide está assente sobre a esclerótica e é constituída por uma matriz de tecido conjuntivo muito vascularizada, tendo por principal função o fornecimento de nutrientes e oxigénio às restantes estruturas do olho. Na porção anterior da túnica média, formada pelo prolongamento anterior da coróide e do tecido não nervoso da retina, encontra-se a íris. Esta é uma estrutura muscular pigmentada, em forma de disco perfurado, que cobre parcialmente o cristalino e que controla a abertura do globo ocular (pupila), para regular a quantidade de luz que nele penetra, para além de absorver o excesso de radiação que sobre ele incide. A íris é formada por músculos circulares internos e músculos radiais externos, os quais permitem, respectivamente, contrair ou dilatar a pupila, em função da maior ou menor intensidade luminosa; o funcionamento da íris é análogo ao do diafragma de uma máquina fotográfica. O epitélio pigmentado da íris absorve o excesso de radiação incidente no globo ocular e é responsável pelo colorido do olho. Situada na periferia da íris, entre esta e a coróide, existe uma estrutura de natureza muscular - o corpo ciliar - com pregas na sua superfície externa (processos ciliares) cobertas por um epitélio que segrega o humor aquoso. Do corpo ciliar, partem ligamentos delicados (ligamentos suspensórios) em direcção ao cristalino, mantendo-o fixo, sob tensão; a acção dos músculos do corpo ciliar produz maior ou menor tensão nos ligamentos suspensórios e permite alterar a forma do cristalino, durante o processo de acomodação do olho. O cristalino é um corpo translúcido, biconvexo e flexível, formado por camadas concêntricas de células epiteliais, que não faz parte da parede do globo ocular, pois é uma estrutura que se introduz anteriormente, por entre as túnicas média e interna, aquando da formação do olho (da Costa & Morato, 1984). A sua função consiste em, ao ser atravessado pelos raios luminosos, convergi-los em direcção ao eixo óptico do olho, fazendo-os coincidir num foco, e providenciar a focagem das imagens na superfície da retina.

A túnica interna ou retina tem uma estrutura complexa, apresentando um número variável de camadas celulares nas diferentes espécies de Vertebrados, embora contenha sempre quatro camadas principais: epitélio pigmentar, camada fotorreceptora, camada de neurónios bipolares e camada de neurónios ganglionares (Walker & Liem, 1994). A disposição das células na retina é invertida, de tal modo que a luz tem de atravessar várias camadas celulares até atingir a camada fotorreceptora (*vide* fig.1). Contudo, uma vez que as camadas da retina neuronal são desprovidas de mielina e, portanto, relativamente transparentes, a luz atinge os fotorreceptores sem que ocorram absorção ou dispersão significativas (Kendall *et al.*, 1991). Situado no fundo da retina, assente directamente sobre a coróide, o epitélio pigmentar constitui uma camada de células pigmentadas, sobre a qual repousam as restantes camadas celulares da retina. Este epitélio impede a difusão livre de substâncias dos vasos sanguíneos da coróide para a retina e absorve o excesso de radiação luminosa que a atravessa e que não é captado pela camada fotorreceptora, evitando a

reflexão interna da luz. Todas as restantes camadas da retina estão implicadas na função sensorial do olho, seja por captarem a luz (camada fotorreceptora), seja por conduzirem os impulsos nervosos resultantes da excitação das células fotorreceptoras (restantes camadas neuronais). A camada de neurónios bipolares segue-se à camada fotorreceptora e recebe os impulsos nervosos desta, transmitindo, por sua vez, novos impulsos para a camada de células ganglionares, cujos axónios constituem o nervo óptico que se dirige ao encéfalo. Em suma, o circuito mais simples para o fluxo de informação através da retina é composto por fotorreceptor → célula bipolar → célula ganglionar; contudo, o circuito pode incluir neurónios adicionais. Como se pode observar na figura 1, no olho humano existem, ainda, duas outras camadas de células nervosas – as células horizontais e as células amácrinas – situadas entre as camadas bipolar e ganglionar, que põem em comunicação diferentes áreas da retina (Langley *et al.*, 1974; Kendall *et al.*, 1991; Van Wynsberghe *et al.*, 1995). A retina dos Vertebrados não é, apenas, uma estrutura sensorial, pois, como é uma extensão do sistema nervoso central, é capaz de fazer um processamento sofisticado dos sinais de informação visual, desempenhando, também, um papel na interpretação dos estímulos (Kendall *et al.*, 1991; Schiller, 1992; Withers, 1992).

O humor aquoso, que se encontra na câmara anterior do olho (situada à frente do cristalino), é um fluído de composição semelhante à linfa que distribui nutrientes e oxigénio à córnea e ao cristalino. O humor vítreo preenche o interior do globo ocular, por detrás do cristalino, dando suporte à retina e auxiliando a manutenção da forma esférica do olho. Tal como foi dito antes, ambos os humores actuam como meios de refração, auxiliando a focagem dos raios luminosos.

Na maior parte dos Vertebrados, incluindo a espécie humana, a camada fotorreceptora é composta por dois tipos de neurónios especializados - bastonetes e cones (Hoar, 1975; Withers, 1992). Estes neurónios são as únicas células da retina capazes de serem excitadas directamente pela luz, pois possuem pigmentos fotossensíveis que absorvem radiação electromagnética de um determinado comprimento de onda; é neles que ocorre a transdução da energia luminosa em energia química, dando origem à formação de um potencial do receptor que produzirá um impulso nervoso, o qual será conduzido através das outras camadas da retina até à área visual do sistema nervoso central. Os fotorreceptores do olho dos Vertebrados são derivados de células ciliadas, enquanto os da maioria dos filos de invertebrados não o são (Goldsmith, 1973, 1991; Hoar, 1975; Withers, 1992). A célula de ambos os tipos de fotorreceptor (fig.3) subdivide-se em 4 regiões principais: segmento externo, segmento interno, corpo celular e corpo sináptico (Goldsmith, 1991; Kendall *et al.*, 1991; Bullock *et al.*, 1995). O segmento externo da célula, voltado para a camada pigmentar da retina, é derivado de um cílio e está ligado ao segmento interno por um pedúnculo ciliar, encontrando-se em constante renovação (Basinger *et al.*, 1976; Lavail, 1976); é no segmento externo que se encontram o pigmento visual e o sistema de transdução. O segmento interno e o corpo celular contêm os organitos típicos de qualquer outra célula, como mitocôndrias, núcleo, etc. O corpo sináptico constitui a terminação basal da célula e contém vesículas sinápticas em abundância, sendo responsável pelo estabelecimento de sinapses com a camada neuronal seguinte da retina.

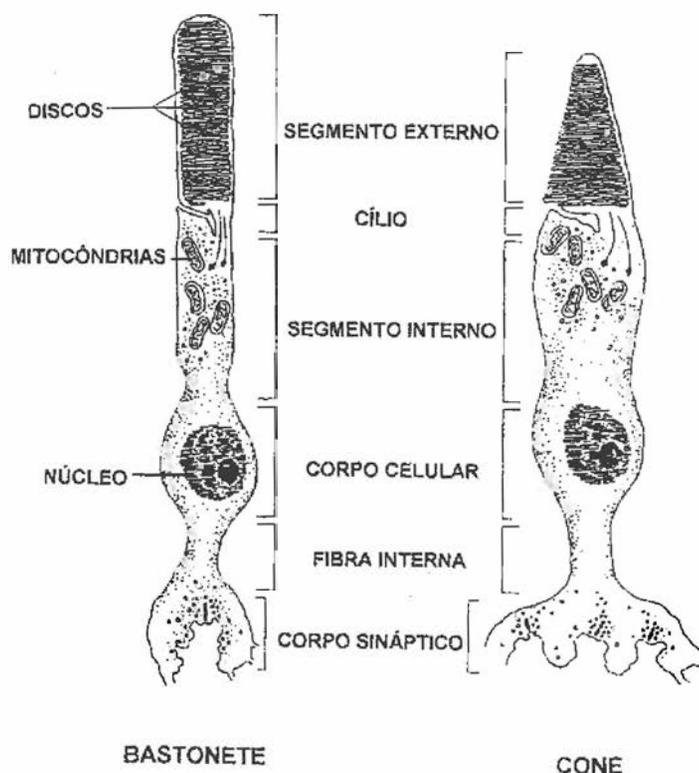


Figura 3 - Morfologia das células fotorreceptoras
(adaptado de Bullock et al., 1995)

Os bastonetes são compridos, com segmento externo alongado, possuem grande quantidade de pigmento visual e são muito sensíveis à luz, tornando-se activos na obscuridade; são muito mais numerosos que os cones e são responsáveis pela percepção das dimensões, forma e brilho das imagens visuais, embora produzam uma imagem desfocada, pouco precisa e acromática (Schnapf & Baylor, 1987; Sharpe *et al.*, 1993). Como os bastonetes são células de limiar de excitação baixo, sendo extremamente sensíveis à radiação luminosa, podem ser excitados por um único fóton e funcionar em condições de muito baixa intensidade luminosa; por sua vez, como um grande número de bastonetes converge para uma mesma fibra nervosa, o conjunto dos bastonetes funciona como uma antena, aumentando a sensibilidade da célula ganglionar para a qual convergem, o que resulta num sistema de captação de luz muito eficiente (Goldsmith, 1991). Porém, a grande convergência de células numa única fibra nervosa impossibilita uma boa definição da imagem e a percepção de pormenores, dando origem a uma visão desfocada. Por outro lado, como os bastonetes só contêm o pigmento rodopsina, as diferenças nos comprimentos de onda captados são percebidas, apenas, como diferenças no brilho da imagem, resultando uma visão desprovida de cor (Hoar, 1975; Goldsmith, 1991; Bullock *et al.*, 1995).

Os cones são relativamente pequenos, apresentam segmento externo cônico, mais curto que o dos bastonetes, possuem menos quantidade de pigmento visual e existem em menor número que os bastonetes; a sua activação requer grande intensidade luminosa, mas formam imagens visuais com grande precisão, sendo responsáveis pela visão diurna e pela

visão a cores. Por um lado, como os cones são células de limiar de excitação elevado (menos sensíveis à luz) e como apresentam menor convergência nas células ganglionares, a sensibilidade absoluta do sistema de cones é menor que a dos bastonetes mas, por outro lado, como menor convergência gera maior precisão no fornecimento de informação, a imagem resultante do sistema de cones possui maior acuidade. Para além disso, o facto de, num mesmo olho, existirem diferentes tipos de cones, contendo pigmentos que absorvem em regiões diferentes do espectro electromagnético, possibilita a visão a cores (Hoar, 1975; Goldsmith, 1991). Os cones são, pois, responsáveis pela visão diurna, ou visão fotópica, enquanto os bastonetes são as células utilizadas na visão nocturna ou escotópica.

Em ambos os tipos de fotorreceptor, o pigmento visual está localizado no segmento externo, disposto em estruturas perpendiculares ao eixo maior da célula formadas por pregas do plasmalema (Goldsmith, 1973, 1991; Hoar, 1975; Withers, 1992) (*vide* fig. 3). Nos cones, as pregas existem como invaginações da membrana plasmática que a ela permanecem ligadas, enquanto nos bastonetes as pregas acabam por se desligar do plasmalema, dando origem a estruturas discóides empilhadas que preenchem o interior do segmento externo da célula. Os pigmentos visuais têm a mesma constituição básica em todos os animais, sendo formados pela associação de um cromóforo carotenóide, constituído por uma cadeia de 20 átomos de carbono (retinal ou retineno, aldeído da vitamina A), com uma proteína membranar de dimensões médias (opsina). A figura 4 representa uma porção da membrana plasmática de um bastonete, contendo o pigmento visual rodopsina; pode observar-se o cromóforo no interior da proteína.

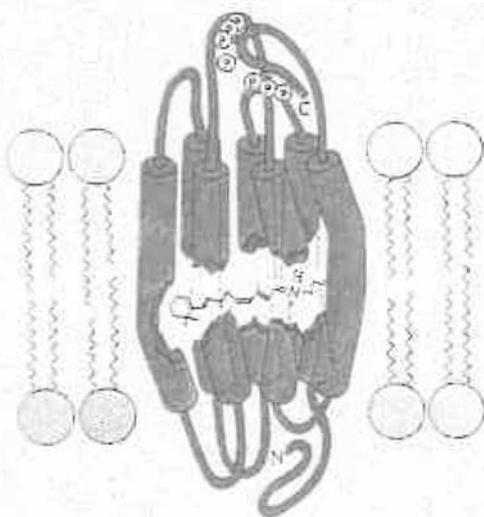


Figura 4 - Molécula de rodopsina integrada na membrana plasmática do bastonete (adaptado de Withers, 1992)

Os pigmentos visuais classificam-se em dois grandes tipos: escotopsinas (pigmentos utilizados na visão nocturna - rodopsina e porfiropsina) e fotopsinas (pigmentos que só reagem na presença de luz de intensidade elevada, utilizados na visão diurna e a cores - iodopsina e cianopsina). Muitos Vertebrados contêm dois ou mais pigmentos visuais. Centenas destes pigmentos têm sido identificados e caracterizados e as diferenças encontradas na absorção de cada um têm sido interpretadas como resultantes do tipo de cromóforo presente e de variações na estrutura da proteína opsina (Tovce, 1994; Fernald, 1997). No início, foi dito que os comprimentos de onda fotobiologicamente efectivos são aqueles capazes de intervir na fotoquímica. Com efeito, cada resposta fotobiológica começa com a absorção de luz por uma molécula de pigmento, o que desencadeia uma sequência de acontecimentos que acabam por afectar os fluxos iónicos através da membrana plasmática da célula fotorreceptora, causando uma consequente alteração no potencial da membrana dessa mesma célula (Nikonov *et al.*, 1998; Rebrük & Korenbrot, 1998). Quer em cones, quer em bastonetes, a reacção fotoquímica consiste na isomerização do cromóforo, após este absorver a luz. No caso do bastonete em repouso (fig. 5), a célula possui numerosos canais de sódio que se mantêm abertos devido à sua associação com a molécula de cGMP, existente em grande quantidade no citoplasma; nestas condições, o sódio entra na célula e o cromóforo da rodopsina está na forma 11-*cis*-retinal, encontrando-se o bastonete despolarizado. Por acção da luz (fig. 5), o cromóforo converte-se no seu isómero all-*trans*-retinal (Kefalov *et al.*, 1999), o que, por sua vez, induz uma alteração de conformação na proteína opsina até esta assumir a forma meta-rodopsina II (Goldsmith, 1991). A meta-rodopsina II reage com uma proteína de membrana, conhecida como proteína G ou transducina. A transducina possui várias subunidades, das quais uma se liga ao GDP, convertendo-o em GTP, activando, em simultâneo, o enzima cGMP-fosfodiesterase. Quando este é activado, transforma o cGMP em GMP, provocando uma redução no nível de cGMP intracelular (Attwell, 1985), o que causa o encerramento dos canais de sódio da membrana. Este encerramento tem como consequência uma menor entrada de sódio na célula fotorreceptora, provocando a sua hiperpolarização (Altman, 1985) e a libertação de neurotransmissores na região sináptica, o que dá origem à alteração do potencial dos neurónios da camada seguinte da retina (Goldsmith, 1973, 1991; Stryer, 1987; Kendall *et al.*, 1991; Bullock *et al.*, 1995).

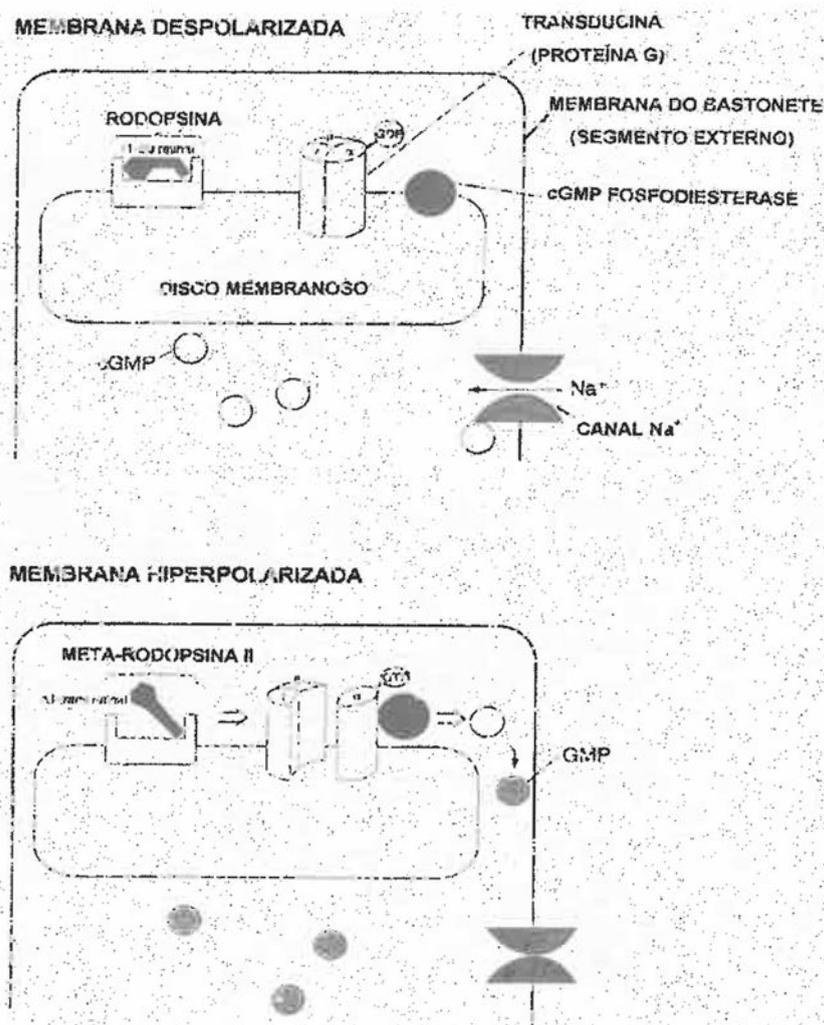


Figura 5 - Activação do bastonete
(adaptado de Bullock et al., 1995)

A distribuição dos cones e dos bastonetes na retina não é uniforme; quando surge a necessidade de grande acuidade visual e de focar detalhes com grande precisão, existem áreas altamente especializadas constituídas, apenas, por cones. A mais comum destas áreas é a fóvea, zona central da retina que é o ponto de focagem do sistema óptico, sendo o local de maior acuidade visual do olho, dado que nele se concentra o maior número de cones e não existem bastonetes. Esta área produz uma visão clara e focada que permite distinguir os pormenores da imagem. Na fóvea, as camadas neuronais da retina estão desviadas, pelo que existe uma ligeira depressão nessa zona e a luz chega à camada fotorreceptora quase directamente (Kendall *et al.*, 1991). A maioria dos Vertebrados possui uma fóvea central mas, nalguns répteis, aves e peixes teleósteos existe, também, uma fóvea temporal (Hoar, 1975). Os animais, tal como o homem, movem constantemente os olhos, de modo a que a imagem do objecto a focar caia precisamente sobre a fóvea. A retina periférica, por ser, essencialmente, constituída por bastonetes, forma uma imagem com menor resolução, mas é

especialmente sensível ao movimento. Como, no meio ambiente, qualquer objecto que se mova é uma presa ou um predador potencial, a detecção rápida de movimento e a capacidade de determinar o que se move e como se move são cruciais para a sobrevivência do animal (Ramachandran & Anstis, 1986). Na região da retina por onde saem as fibras nervosas que dão origem ao nervo óptico não existem fotorreceptores, sendo esta área designada por ponto cego.

Como uma parte do processamento visual ocorre na retina, a percepção de um objecto depende, não só, da captação da sua imagem por excitação directa de certos fotorreceptores mas é, também, influenciada por certas características visuais do meio circundante ao objecto, as quais activam os fotorreceptores vizinhos e condicionam a percepção global da imagem - contraste (Kendall *et al.*, 1991; Albright, 1994). As capacidades visuais de um vertebrado dependem, para além da distribuição de cones e bastonetes, da organização sináptica das camadas neuronais da retina. Em geral, as conexões da retina são mais complexas nos vertebrados inferiores do que nos vertebrados mais evoluídos pois, nestes, o córtex cerebral está mais desenvolvido e é ele que efectua a maior parte do processamento visual, tendo a retina simplificado a sua estrutura.

O olho de Peixes, Anfíbios, Répteis, Aves e Mamíferos

Como os Vertebrados se adaptaram a quase todos os ambientes aquáticos e terrestres, desenvolveram, também, olhos igualmente diversificados. Analisando os grupos actuais de Vertebrados (da SuperClasse Pisces à Classe Mammalia), encontram-se diferenças morfológicas na estrutura básica do olho e alterações fisiológicas significativas que revelam este órgão como possuidor de grande plasticidade e capacidade de adaptação às diferentes condições do meio.

O olho dos peixes (fig. 6) apresenta um cristalino esférico, denso e espesso, e uma córnea quase plana. O cristalino está fixo por um músculo retractor que o pode mover para perto da retina para fazer a acomodação. A esclerótica apresenta porções cartilágneas que conferem maior rigidez ao globo ocular, auxiliando a manutenção da sua forma. A maioria dos fotorreceptores são bastonetes, existindo poucos cones.

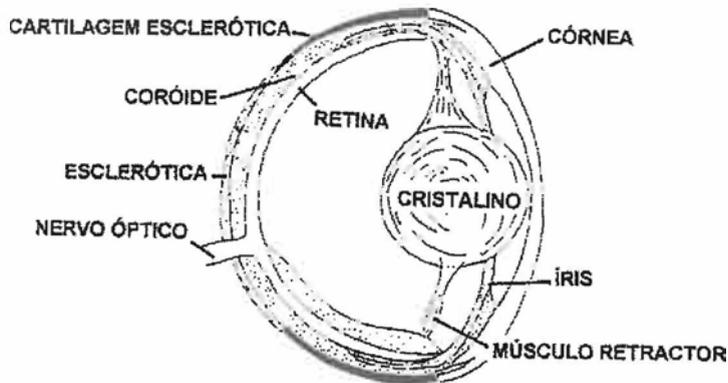


Figura 6 - Olho de peixe teleosteo (secção vertical)
(adaptado de Walker & Liem, 1994)

A visão ao longe é importante para a maioria dos vertebrados terrestres, pelo que, o cristalino está posicionado mais perto da retina do que nos peixes, quando o olho está em repouso (Walker & Liem, 1994). A presença de pálpebras, glândulas associadas e visão a cores são consideradas as primeiras evoluções na melhoria da visão dos vertebrados terrestres.

O olho dos Anfíbios (fig. 7) possui um cristalino esférico na fase larvar, adaptado à visão aquática, alterando-se, durante a metamorfose, para adquirir uma forma oval na fase adulta. A córnea apresenta capacidade de adaptar a sua curvatura e existe um músculo protractor, ligado ao cristalino, que permite a acomodação deste. O olho possui uma pálpebra superior fixa e uma pálpebra inferior transparente e móvel. Os anuros dependem da sua visão para a alimentação e locomoção e possuem os maiores e os mais desenvolvidos olhos dos Anfíbios.

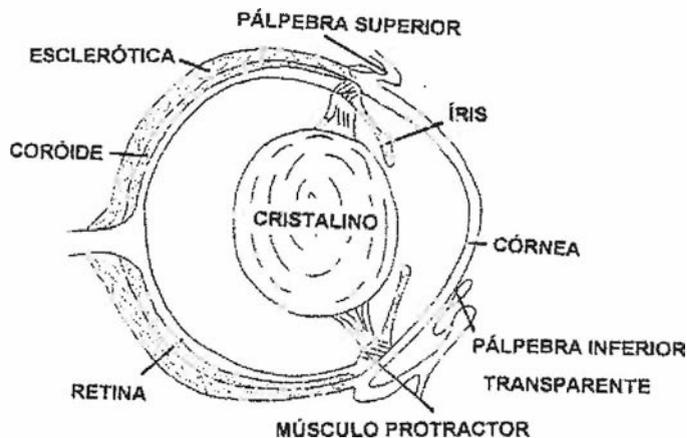


Figura 7 - Olho de anfíbio (secção vertical)
(adaptado de Walker & Liem, 1994)

No olho dos Répteis, Aves e Mamíferos, a córnea é curva e o cristalino é menos encurvado e menos espesso que o dos Anfíbios. Todos possuem pálpebras móveis e estruturas para humedecimento do globo ocular e, em geral, o olho apresenta grande número de cones. Para além das pálpebras superior e inferior, ambas móveis, existe uma terceira - membrana nictitante - que é uma película transparente, normalmente recolhida no bordo interno do olho, mas que se pode mover lateralmente, limpando e humedecendo a córnea, sem interferir com a captação da luz (Walker & Liem, 1994).

Todos os répteis vivos possuem a capacidade de fazer acomodação, pois o cristalino possui uma almofada anelar que sobre ele exerce pressão e altera a sua forma (fig. 8). A pupila pode apresentar formas muito variadas, desde uma abertura circular - nas tartarugas e em muitos lagartos diurnos e serpentes - até uma fenda vertical - nos crocodilos e serpentes nocturnas - ou uma fenda horizontal - nalgumas serpentes arborícolas. A pálpebra inferior tem a maior mobilidade nos Répteis mas, nos crocodilianos, a pálpebra superior é mais móvel; as serpentes não possuem pálpebras móveis e os olhos são cobertos por escamas finas permanentes e fixas. A acuidade visual é muito variável - mais pobre nos lagartos e serpentes que se enterram, muitos destes possuindo olhos muito pequenos - e é maior nas espécies activas diurnas, que possuem olhos grandes. Alguns répteis têm visão a cores.

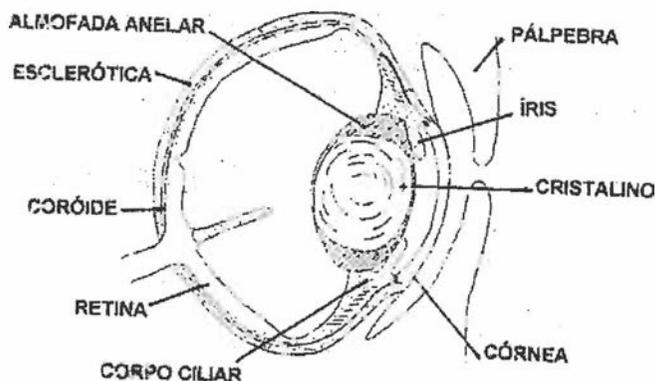


Figura 8 - Olho de réptil (secção vertical)
(adaptado de Walker & Liem, 1994)

No olho de alguns peixes, répteis e aves, a coróide pode apresentar pregas para o interior do humor vítreo. No caso dos peixes, as pregas formam o processo falciforme, nos répteis formam o cone papilar e nas aves formam o pecten.

O voo requer um sentido da visão apurado e ajustes muito rápidos, do olho, à variação da intensidade luminosa ou à distância. Na maioria das aves, o globo ocular é muito grande, relativamente ao tamanho da cabeça do animal, e é endurecido por um anel de ossículos escleróticos, geralmente situados próximo do cristalino, onde suportam e reforçam o local de origem dos músculos ciliares (fig. 9). Os ossículos também ajudam a manter a forma do globo ocular, especialmente nas espécies em que este não é esférico (Walker & Liem, 1994). O músculo da íris é estriado e apresenta uma resposta muito rápida às alterações da intensidade luminosa. As Aves retiveram a almofada anelar dos Répteis para fazer a acomodação ocular e muitas espécies apresentam visão a cores.

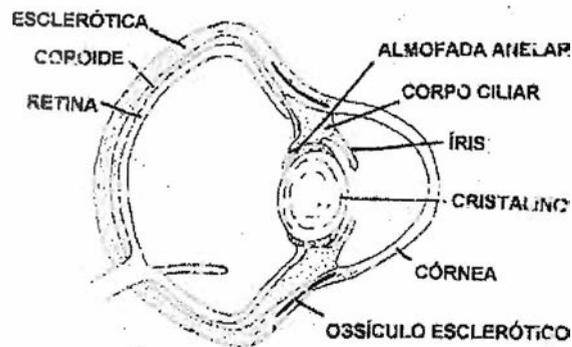


Figura 9 - Olho de ave (secção vertical)
(adaptado de Walker & Liem, 1994)

As aves falconiformes representam o expoente máximo do desenvolvimento do olho das Aves. Os seus olhos são globosos e têm pouco movimento e, por isso, estas aves rodam a cabeça para terem maior campo visual. O olho possui elevado poder de resolução - acuidade visual - que depende, em parte, da grande imagem que é projectada na retina e, em parte, da distribuição de cones e bastonetes. A retina tem 2 fóveas - uma lateral ou temporal, dirigida para a visão monocular, e outra anterior ou central, para visão binocular; em cada fóvea, as células fotorreceptoras estão mais concentradas, conferindo um poder de resolução cerca de oito vezes superior ao do olho humano. Em muitas espécies, a íris do adulto apresenta coloração amarela, vermelha ou laranja. A coróide possui uma prega interna - pécten - que projecta uma sombra na retina, como uma espécie de malha, sobre a qual é focada a imagem, permitindo uma boa percepção da forma dos objectos que se movem (Walker & Liem, 1994).

A figura 10 representa o olho de um mamífero. De modo geral, no olho dos Mamíferos, o cristalino é mais reduzido que no olho de outros Vertebrados e a córnea possui capacidade de alterar a sua curvatura. Não existe almofada anelar e o cristalino está suspenso por ligamentos suspensórios fixos ao corpo ciliar, tal como no olho humano (*vide* fig. 2). Muitos mamíferos apresentam olhos com mobilidade, a qual se tornou importante para o ajuste da focagem na visão binocular, e a maioria possui duas pálpebras móveis. Na maioria das espécies de mamíferos não existe visão a cores.

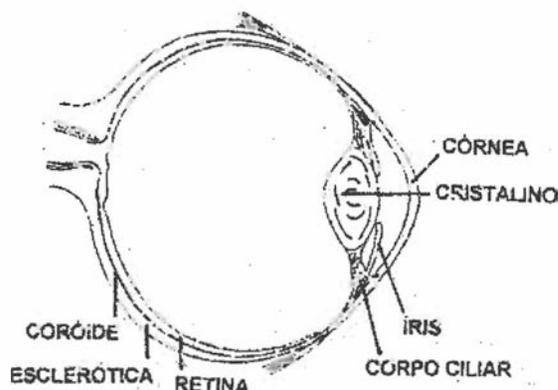


Figura 10 - Olho de mamífero (secção vertical)
(adaptado de Walker & Liem, 1994)

Adaptações morfo-fisiológicas do olho aquático e do olho terrestre

Nos vertebrados aquáticos, em geral, a visão não é um sentido muito importante, por duas razões principais: i) em primeiro lugar, devido às características do próprio meio aquático, que provoca o desvio dos raios luminosos, mesmo a curta distância, a absorção de grande parte da intensidade luminosa e a absorção da radiação electromagnética de maior comprimento de onda (vermelho e laranja); ii) em segundo lugar, devido à estrutura do próprio olho ser, ainda, bastante simples. Pelo contrário, nos vertebrados terrestres, devido a terem evoluído num meio em que a luz se propaga a longas distâncias, sem grande distorção e absorção, o olho foi adquirindo, gradualmente, um nível de especialização muito elevado e grande acuidade, conferindo ao sentido da visão uma enorme importância para a sobrevivência do indivíduo.

a) Acomodação

Os olhos de todos os Vertebrados possuem um sistema dióptrico que pode ser alterado para a focagem. Esta capacidade é conhecida como acomodação ocular e consiste na propriedade de alterar a focagem para a visão ao perto (visão próxima) ou ao longe (visão longínqua), diminuindo ou aumentando a distância focal (distância do objecto à superfície óptica), de modo a formar uma imagem definida do objecto, na retina. Nos vertebrados mais primitivos, como são os casos dos peixes e dos anfíbios, a acomodação é feita por alteração da distância do cristalino à retina.

Nos peixes, como o índice de refração da córnea é muito semelhante ao da água, a primeira lente não assume importância na refração, funcionando o cristalino como a principal lente do olho, daí este assumir uma forma esférica. Como a luz não se propaga a longa distância na água, a maioria dos peixes tem olhos cujo sistema óptico, em repouso, está focado para a visão ao perto, pois o cristalino está próximo da córnea e afastado da retina (distância focal curta). Nos peixes teleósteos, a acomodação para visão longínqua faz-se por acção dum músculo retractor (*vide* fig. 6) que desloca o cristalino para mais perto da

retina, aumentando a distância focal. No caso dos elasmobrânquios (tubarões), dado serem predadores activos, os seus olhos, em repouso, estão focados para visão ao longe, de modo a detectarem mais facilmente as presas; para fazerem acomodação para visão próxima, um músculo protractor move o cristalino para mais perto da córnea, diminuindo a distância focal. Em qualquer dos casos, depois dos músculos da focagem relaxarem, a pressão intraocular desloca o cristalino para a sua posição inicial (Walker & Liem, 1994). Os níveis de intensidade luminosa variam mais lentamente na maioria dos ambientes aquáticos, quando comparados com o ambiente terrestre, pelo que a resposta pupilar de muitos peixes é lenta. Muitas das espécies de peixes não têm músculo dilatador da íris e esta só se expande, muito lentamente, quando os seus músculos circulares relaxam (Walker & Liem, 1994).

Como adaptação evolutiva para a detecção de presas e de predadores à distância, o sistema óptico do vertebrado terrestre está focado para a visão longínqua, em repouso. De modo geral, nos tetrápodes, a lente mais importante para a formação da imagem é a córnea, dada a grande diferença entre os valores do seu índice de refração e o do ar. No olho terrestre, o cristalino é menos espesso e menos curvo que o dos peixes, apenas foca a imagem na retina, tornando-a mais ou menos precisa, e faz a acomodação para a visão próxima. Entre os vertebrados terrestres, ocorreu evolução independente do olho e, devido a este facto, a acomodação é feita por diferentes processos. Nos anfíbios, a acomodação para a visão próxima ocorre por diminuição da distância focal, por acção do músculo protractor que move o cristalino para mais perto da córnea, afastando-o da retina (*vide* fig. 7). Nos répteis, aves e mamíferos, o sistema visual possui um cristalino elástico e deformável, situado numa cápsula transparente, que pode alterar a sua forma para maior convexidade, por acção dos músculos ciliares, aumentando o seu poder refractivo. O olho foca por alteração da forma do cristalino, numa acção muito rápida e que está sob controlo do sistema nervoso autónomo.

Exceptuando o caso das serpentes, o cristalino dos répteis está envolvido por uma almofada anelar, situada junto ao corpo ciliar. Durante a acomodação para a visão ao perto, um músculo dentro do corpo ciliar exerce força na almofada anelar, o cristalino incha, o seu poder refractivo aumenta e a imagem é focada. Os olhos das serpentes degeneraram, de certa forma, durante o período em que os seus ancestrais viviam enterrados e, depois, desenvolveram-se de novo, à medida que as serpentes se readaptaram à vida na superfície do solo. Como as serpentes perderam os músculos ciliares, a acomodação para a visão ao longe é acompanhada pela contracção de músculos na base da íris que aumentam a pressão do humor vítreo, empurrando o cristalino no sentido anterior.

Devido à presença da almofada anelar, a acomodação ocular das aves é semelhante à dos répteis, embora os músculos ciliares também actuem de outro modo: um conjunto de músculos pressiona a almofada anelar, forçando o cristalino em direcção ao anel de ossículos escleróticos e provocando-lhe uma alteração na forma, enquanto outro conjunto de músculos puxa a córnea e altera ligeiramente a sua curvatura.

No olho dos mamíferos, em repouso, a pressão intraocular tende a empurrar a parede do globo ocular para a periferia e a força gerada é transmitida para o cristalino elástico, pelo corpo ciliar e pelos ligamentos suspensórios (fig. 11). O cristalino encontra-se esticado, sob tensão, e, desta forma, os objectos distantes estão focados na retina. Para fazer acomodação para a visão próxima, a contracção dos músculos do corpo ciliar desloca-os para mais perto do cristalino e alivia a tensão nos ligamentos suspensórios que o fixam; devido à sua

elasticidade, o cristalino incha ligeiramente, tornando-se mais convexo, o que diminui a distância focal e permite focar os objectos próximos. A contracção dos músculos do corpo ciliar provoca, também, um maior encurvamento na córnea. O relaxamento dos músculos do corpo ciliar e a acção da pressão intraocular fazem o cristalino retomar a sua forma de repouso, tal como acontece nos répteis e nas aves. Durante a acomodação para a visão próxima, podem ocorrer outras alterações no olho dos mamíferos: as pupilas tornam-se menores, ao mesmo tempo que os olhos rodam para dentro, de modo a cruzar os dois campos visuais e a focarem o mesmo objecto.

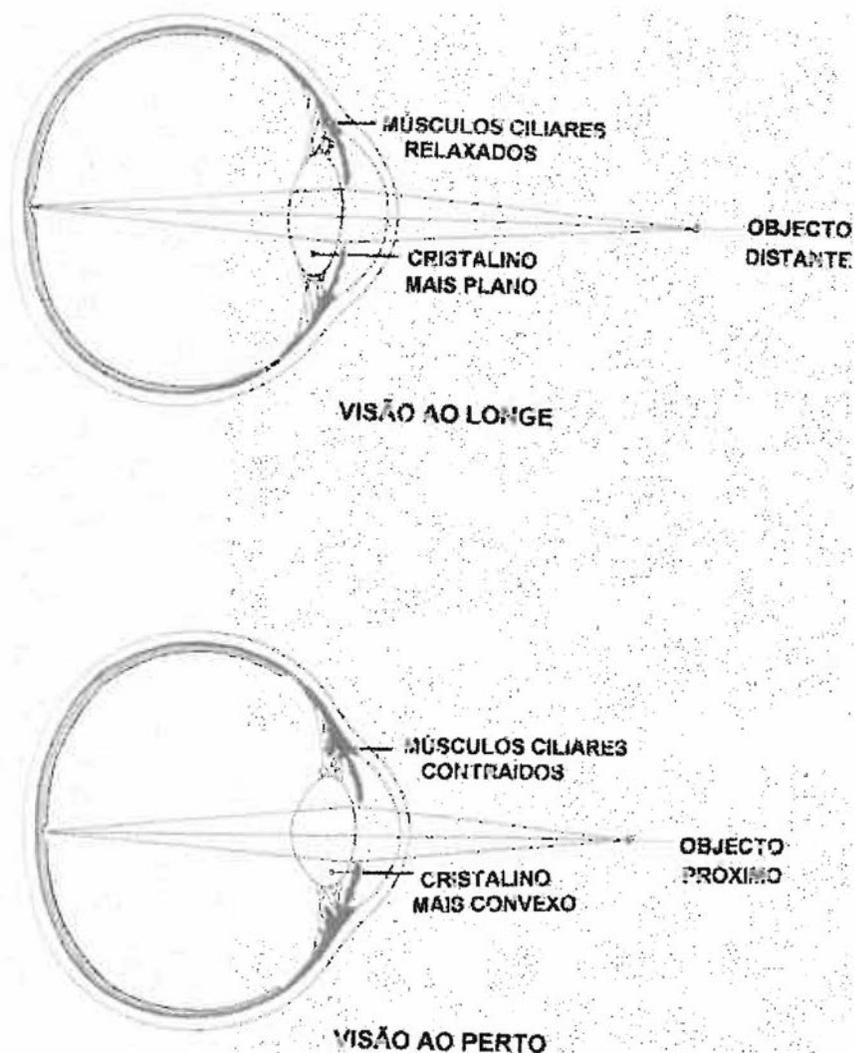


Figura 11 - Acomodação no olho dos mamíferos
(adaptado de Van Wynsberghe et al., 1995)

b) Visão a cores

Como não há grande disponibilidade de cor no mundo aquático, a retina da maioria dos peixes possui, essencialmente, bastonetes. A sensibilidade máxima dos pigmentos das células fotorreceptoras dos peixes que vivem em zonas costeiras e em água doce situa-se na zona verde-amarelo do espectro visível, correspondendo à máxima intensidade luminosa disponível nesses ambientes. Dado que, apenas a luz azul penetra a grandes profundidades, nas espécies de peixes que vivem em águas oceânicas profundas, as células fotorreceptoras contêm um pigmento cujo máximo de absorção está localizado na região azul do espectro. Só os peixes que vivem em habitats muito iluminados, como os recifes de coral e os lagos de água doce límpida, possuem muitos cones.

Nos ambientes terrestres, a intensidade luminosa pode ser muito superior à dos ambientes aquáticos. Com efeito, em regra, a retina e o olho dos tetrápodes possuem, respectivamente, maior número de cones e maior acuidade visual do que a retina e o olho de muitos peixes, apresentando, também, um desenvolvimento mais pronunciado da visão cromática. A maioria dos anfíbios, animais discretos que procuram ambientes sombrios, não tem muitos cones na retina, embora alguns sejam uma excepção. O olho dos anfíbios apresenta poucos cones e possui bastonetes com um pigmento verde que permite a percepção de uma grande gama de comprimentos de onda. Provou-se, já, que alguns anfíbios são sensíveis à cor, como é o caso das salamandras, que possuem cones vermelhos e azuis (Sampath *et al.*, 1999), e dos anuros. Na retina do olho dos répteis e das aves, abundam os cones, pelo que, na maioria destes animais, a visão a cores está bem desenvolvida e a acuidade visual é boa. Ao contrário dos répteis e aves, os mamíferos ancestrais eram nocturnos e, por esse facto, os seus olhos possuem, geralmente, poucos cones e muitos bastonetes, não tendo visão a cores. Esta desenvolveu-se, apenas, nos primatas e nalguns outros grupos de mamíferos diurnos.

c) Estruturas acessórias do olho

Como os peixes vivem num ambiente aquático, a água banha continuamente e limpa a superfície da córnea, de modo que os seus olhos não têm necessidade de ser humedecidos e as glândulas lacrimais são desnecessárias, nunca tendo evoluído, nestes animais. Por outro lado, como as características físicas do próprio meio aquático impedem a deslocação de pequenas partículas a grande velocidade, actuando como protecção de estruturas sensíveis, não houve necessidade de desenvolver estruturas especializadas de protecção do olho. Assim, a maioria dos peixes não possui pálpebras móveis, embora alguns apresentem pregas de pele fixas, acima e abaixo do olho.

Pelo contrário, de modo a não desidratarem, os olhos dos vertebrados terrestres têm de ser protegidos e mantidos húmidos, tendo desenvolvido estruturas acessórias para cumprir essas funções. A protecção é fornecida pela existência de pálpebras móveis que podem tapar a superfície exposta do globo ocular, protegendo-a das poeiras e do impacto de corpos estranhos, para além de limparem a superfície da córnea. Por seu turno, as secreções das glândulas lacrimais, quer fluam pela córnea, quer sejam espalhadas sobre ela por acção do movimento das pálpebras, humedecem, lubrificam e lavam o olho dos tetrápodes.

Especializações do olho terrestre

a) Visão estereoscópica

A visão estereoscópica é a propriedade da percepção da profundidade ou da posição dos objectos num campo tridimensional. Esta propriedade só se verifica quando o campo visual do animal inclui um campo binocular gerado pela sobreposição parcial dos campos visuais monoculares dos dois olhos, o que permite a combinação das duas imagens individuais numa única imagem com profundidade, efectuada *a posteriori* pelo sistema nervoso central (fig. 12).

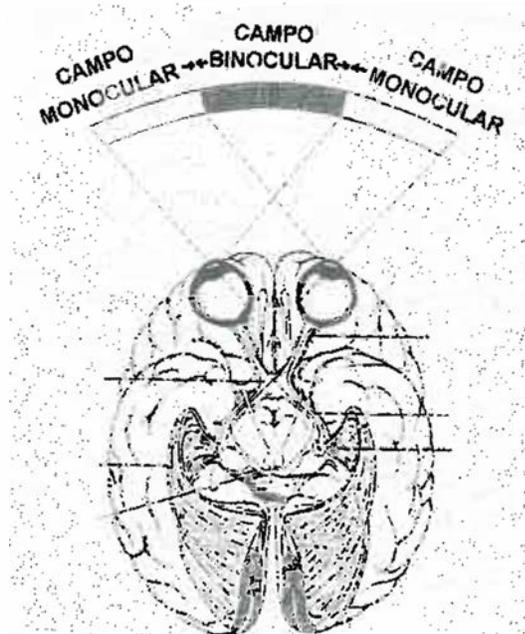


Figura 12 - Secção horizontal do campo visual de um mamífero
(adaptado de Withers, 1992)

Para uma visão binocular correcta, sem dupla imagem, as imagens do objecto focado devem cair em pontos correspondentes na retina de cada olho; isto é conseguido por acção dos músculos oculares extrínsecos, que sincronizam os movimentos dos dois globos oculares, de modo muito preciso (Pedrotti & Pedrotti, 1998). A visão estereoscópica permite extrair mais informação da imagem e do meio ambiente em que vive o animal, constituindo um avanço significativo na qualidade da visão dos Vertebrados.

Os olhos dos Vertebrados localizam-se, em geral, lateralmente na cabeça, numa posição em que não há sobreposição dos dois campos visuais (Walker & Liem, 1994). Tal como se pode observar na figura 13, devido à posição afastada que os dois olhos ocupam, na cabeça de um peixe, os campos monoculares dos dois olhos estão perfeitamente separados, não permitindo qualquer sobreposição das imagens captadas. Nestas condições, não há possibilidade de existência de visão estereoscópica.

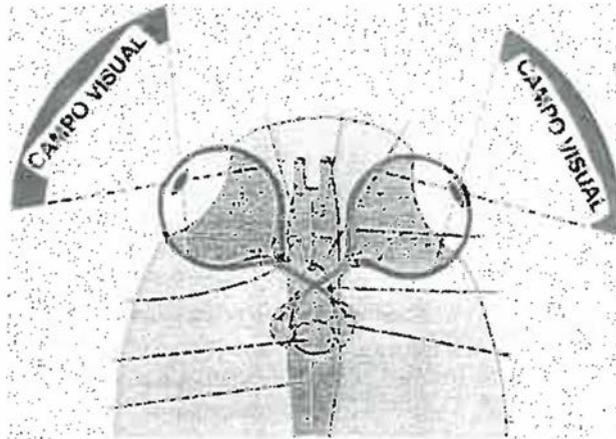


Figura 13 - Campos visuais monoculares de um peixe
(adaptado de Withers, 1992)

Durante a evolução, a selecção natural actuou sobre os olhos dos vertebrados terrestres no sentido destes migrarem para uma posição, progressivamente, mais anterior na cabeça, tendo, esta tendência, atingido o seu máximo desenvolvimento nas classes das Aves e dos Mamíferos. Na verdade, excepto em casos muito raros, apenas em animais pertencentes àquelas duas classes de Vertebrados, os dois olhos assumem uma posição rostral, de tal modo que os dois campos visuais monoculares se sobrepõem, parcialmente, permitindo a visão estereoscópica (fig. 12 e fig. 14).

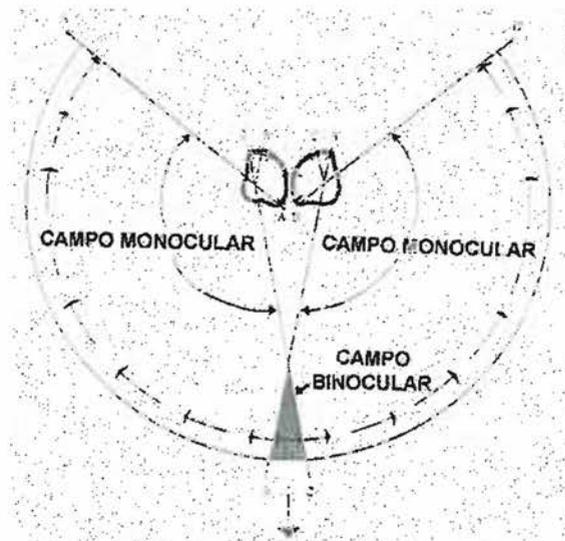


Figura 14 - Secção horizontal do campo visual de uma águia
(adaptado de Martin & Katzir, 1999)

Nas aves de rapina diurnas, a visão é estereoscópica devido à posição dos olhos na cabeça. De acordo com os estudos efectuados por Martin & Katzir (1999), o campo binocular relativamente estreito de certas águias (fig. 14) parece ser uma característica convergente das aves que se alimentam guiadas pela visão, independentemente das pistas tácteis fornecidas pelo bico ou pelas garras. Os mesmos autores postulam a existência de 3 tipos de topografia do campo visual das aves e afirmam que a topografia do campo visual depende mais dos aspectos sensorio-comportamentais do acto de alimentação (em particular, o uso da visão como guia para a localização de alimentos individuais), do que dos factores associados ao olho (tais como estrutura óptica, tamanho, separação na cabeça) ou à filogenia ou ecologia das espécies. Dando crédito a estes estudos, poder-se-á inferir o modo de alimentação de muitas aves, conhecendo, apenas, a topografia do seu campo visual.

b) Visão nocturna e visão diurna

As espécies de Vertebrados cuja actividade está mais restrita ao dia ou à noite mostram adaptações correspondentes nos seus olhos. Há uma correlação entre a forma do globo ocular e o ritmo de actividade diária do animal que o possui: em geral, a distância cristalino-retina é maior no olho das espécies diurnas, permitindo a projecção de uma imagem grande na retina e maior resolução dos detalhes. Nos animais diurnos, o cristalino é menor (o centro óptico está mais perto da parte anterior do olho) e a sua superfície frontal é mais plana; isto resulta numa distância focal grande, produzindo uma imagem maior na retina do que a do olho nocturno, o que permite maior resolução. Para utilizar eficientemente uma imagem grande, a retina dos animais diurnos possui uma área localizada com elevada densidade de fotorreceptores, normalmente cones. Esta área para visão mais perfeita forma uma pequena mancha na retina, muitas vezes de forma circular, localizada exactamente no eixo óptico do olho - a *area centralis*. Nos animais mais primitivos, a *area centralis* corresponde a um espessamento da retina, devido à elevada densidade de cones; nos animais com visão diurna mais precisa, esta área é muito fina, devido à divergência das fibras nervosas a partir dos cones, para que a luz atinja directamente os fotorreceptores, e forma uma zona deprimida na retina - a fóvea (Hoar, 1975).

As aves atingiram o expoente máximo do desenvolvimento da retina, especialmente as espécies de aves aquáticas e as que vivem em planícies abertas. Estas espécies possuem uma fóvea de grandes dimensões, formando uma faixa horizontal com grande densidade de cones; nas aves de rapina, para além da fóvea central, há uma fóvea temporal. Como o cristalino das aves é pequeno, a distância focal é grande e a imagem projectada na retina é maior do que noutros animais.

Vários vertebrados diurnos possuem filtros para corrigir a aberração cromática: o cristalino ou a córnea são amarelados ou existem gotículas de óleo na retina (Hoar, 1975). Nos primatas superiores, a fóvea contém um pigmento amarelo.

O controlo muito eficiente da sensibilidade do olho é levado a cabo pela íris, regulando a abertura da pupila, em alguns répteis, nas aves e nos mamíferos (Goldsmith, 1973). Durante o dia, perante uma intensidade luminosa elevada, a pupila adquire pequenas dimensões e só a parte central do cristalino (mais homogénea) é usada na visão, gerando uma imagem de alta qualidade.

Devido às diferentes condições de luminosidade a que o olho diurno pode estar sujeito, este desenvolveu várias adaptações, no sentido de fornecer grande acuidade visual, em todas as situações. Como as condições de intensidade luminosa elevada criam a possibilidade da excitação de células fotorreceptoras de limiar de excitação elevado, como os cones, o olho diurno desenvolveu maior número de cones, para obter mais informação sobre o meio circundante, criando, deste modo, as condições para o desenvolvimento da visão a cores. De facto, a capacidade de discriminação de vários comprimentos de onda é uma característica do olho diurno e dos centros nervosos a ele associados. Apesar de, apenas um número relativamente pequeno de animais possuir visão cromática, esta capacidade parece estar, potencialmente, presente em todos os sistemas ópticos mais organizados, sendo capaz de se manifestar sob a influência de pressões evolutivas para o desenvolvimento de elevada acuidade visual. A visão cromática está associada a condições de grande intensidade luminosa, à presença de fóvea com elevada densidade de cones e a olhos que possuem bons mecanismos para acomodação ocular. Estas características estão mais relacionadas com a necessidade do desenvolvimento de acuidade visual elevada e de análise de imagem do que com a posição taxonómica ocupada pelo animal.

Uma diferença apresentada pelos cones dos peixes, anfíbios, répteis e aves, relativamente aos dos mamíferos, é a presença de uma gotícula de óleo na extremidade distal do segmento externo da célula. Estas gotículas contêm carotenóides que absorvem diferencialmente o azul, o violeta e o ultra-violeta e filtram, selectivamente, a luz, antes desta atingir o pigmento visual (Goldsmith, 1991). Nas espécies estritamente diurnas, as gotículas de óleo dos fotorreceptores apresentam cores variadas (Arrese *et al.*, 1999). Os cones das aves possuem um único pigmento mas, a presença de gotículas de óleo contendo carotenóide amarelo, vermelho ou laranja cria três tipos de receptores que absorvem em comprimentos de onda diferentes, possibilitando a visão a cores (Goldsmith, 1973). Na retina dos mamíferos marsupiais, também há cones com gotículas de óleo.

Tal como noutras espécies de Vertebrados, a estrutura da retina e a sua função, nos marsupiais, parecem estar relacionadas com o modo de vida do animal. As espécies que apresentam hábitos predatórios e/ou possuem habilidade para manipular objectos têm uma retina com *area centralis* bem desenvolvida e apresentam campo visual binocular grande (Arrese *et al.*, 1999). Além disso, o córtex visual dos marsupiais tem uma organização idêntica à que ocorre nos mamíferos placentários (Mark & Marotte, 1992).

Em geral, os mamíferos não primatas são dicromáticos, possuindo, apenas, dois pigmentos visuais: um pigmento azul e um outro. A retina dos primatas de vida nocturna só tem um tipo de cone; nos primatas do novo mundo (platirrinos), a retina possui 2 tipos de cones, um azul e um com pigmento verde ou vermelho; por sua vez, nos primatas do velho mundo (catarrinos), a retina apresenta 3 tipos de cones, iguais aos do homem - azul, verde e vermelho (Schnapf & Baylor, 1987). Segundo Tovee (1994), a visão colorida dos platirrinos corresponde a um estado de desenvolvimento intermédio entre a visão dicromática dos não primatas e a visão tricromática dos catarrinos. Em estudos efectuados em várias espécies de macacos, verificou-se que a citoarquitectura, a distribuição de neurotransmissores e o modo de processamento do córtex visual são semelhantes aos do córtex visual humano (Kaas, 1992).

O arranjo do sistema óptico na visão nocturna, ou nos animais de vida nocturna, sugere que a resolução foi perdida em favor do aumento do poder de captação da luz: o cristalino é grande, quase a tocar na retina, a distância focal é curta e é combinada com uma grande abertura. Na visão nocturna, a pupila dilata totalmente, deixando que o cristalino seja usado por inteiro, de modo a que penetre no olho uma maior quantidade de luz; contudo, isto dá origem a aberração cromática, pois a estrutura do cristalino não é totalmente homogénea. Muitos animais nocturnos possuem uma pupila em forma de fenda, que se pode fechar quase totalmente, à luz do dia, para proteger os bastonetes altamente sensíveis. Nos olhos escotópicos, existe sempre um grande número de bastonetes, ligados em pequenos grupos a uma única célula bipolar, providenciando um máximo de sensibilidade.

Uma característica da retina, relacionada com a especialização diurna ou nocturna do olho, é a razão bastonetes/cones; nos animais estritamente nocturnos, esta razão atinge valores elevados (como 100:1), enquanto nas espécies crepusculares o valor é intermédio (ex. 20:1) e nas espécies diurnas os valores são baixos. Alguns animais diurnos têm uma retina que só possui cones, enquanto na retina de alguns animais estritamente nocturnos só existem bastonetes. Alguns estudos recentes permitem, mesmo, determinar os hábitos de vida diurna ou nocturna dos animais, a partir da análise da retina dos seus olhos. Nas aves (Rojas *et al.*, 1999a, 1999b), o acto de alimentar-se de dia ou de noite, usando estratégias visuais ou tácteis, está relacionado com a estrutura e função da retina, podendo inferir-se os hábitos nocturnos/diurnos dos animais, a partir da razão bastonetes/cones. As aves que se alimentam visualmente, de madrugada, ao crepúsculo ou à noite, têm maior capacidade de visão nocturna - possuem olhos mais globulares, a pupila é mais dilatada, os bastonetes têm segmento externo maior e a razão bastonetes/cones é elevada - do que as aves que utilizam a estratégia táctil, diurna ou nocturna, durante a alimentação. Nas aves que se alimentam de dia, a razão bastonetes/cones é baixa.

Outra especialização do olho nocturno parece ser o facto da adaptação ao contraste ser mais importante para manter a sensibilidade do que no olho diurno (Allison *et al.*, 1993). Em estudos efectuados em primatas, as células do córtex visual revelaram ter uma especialização para a adaptação ao contraste.

O olho de muitos vertebrados terrestres nocturnos possui uma superfície reflectora - *tapetum lucidum* - que actua como espelho, para reflectir a luz de volta à camada fotorreceptora, permitindo uma segunda oportunidade para a sua absorção pelos pigmentos visuais, em condições de baixa intensidade luminosa. Deste modo, consegue-se uma estimulação adequada dos fotorreceptores, embora a imagem formada seja menos nítida. O material reflector, localizado no epitélio ou na retina do olho, pode ser composto por placas extracelulares de cristais de guanina (mais comum), por fibras brancas de colagénio dispostas num arranjo especial (nos mamíferos), por cristais de purina ou de riboflavina (nalguns primatas) ou por esferas de triglicéridos (nalguns peixes) (Walker & Liem, 1994). O *tapetum lucidum* existe em alguns répteis e em muitos mamíferos, surgindo, também, em muitos peixes, e é responsável pelo brilho dos olhos dos animais nocturnos.

Nas espécies de Vertebrados que são activas à noite, mas que também possuem alguma actividade diurna, o controlo da pupila tem que ser muito preciso. Como uma pupila redonda, que se abre totalmente à noite, não pode ser fechada suficientemente de dia, aqueles animais desenvolveram uma pupila em forma de fenda, a qual pode fechar-se mais eficazmente, perante uma situação de grande intensidade luminosa.

Evolução convergente

Os olhos dos vertebrados aquáticos que vivem em habitats com pouca luz também apresentam algumas das adaptações desenvolvidas no olho terrestre noturno. Muitos peixes de profundidade têm olhos tubulares, em forma de cilindro, o que causa uma redução acentuada no campo visual monocular. Este tipo de olho está adaptado para a visualização de pequenas fontes de luz pontuais, distantes e de fraca intensidade, tais como as produzidas por bioluminescência, permitindo a detecção precoce de presas e predadores. De modo a maximizar a captação de luz e aumentar a sensibilidade, este tipo de olho desenvolveu uma grande pupila, oblíqua, e um cristalino grande e esférico, amarelo, para além de uma retina acessória, especializada na detecção de luz no espaço lateral monocular, embora incapaz de formar imagem. A retina destes peixes não possui quaisquer cones (Collin *et al.*, 1998).

Qualquer animal que ajuste o foco do cristalino, obtém uma informação proveniente do mecanismo de acomodação que é independente do tamanho e do contexto da imagem e que pode fornecer uma medida objectiva da distância ao objecto focado. O camaleão é um réptil que se mantém muito tempo imóvel, caçando com a língua, a qual projecta à distância exacta para capturar as presas detectadas. Este animal possui olhos de grandes dimensões, relativamente à cabeça, com grande mobilidade e movimentos independentes. A retina tem uma fóvea desenvolvida, comparável à das aves de rapina, e o cristalino tem poder de refração negativo, divergindo os raios luminosos, em repouso (Land, 1995). A acomodação ocular do camaleão é muito rápida e a sua gama de acomodação é a maior conhecida nos vertebrados terrestres. Os camaleões estimam a distância à presa, monocular ou binocularmente, utilizando a informação fornecida por um mecanismo de acomodação muito preciso (Ott & Schaeffel, 1995). Harkness (1977) realizou algumas experiências que provaram que a distância a que a língua é projectada depende directamente do plano de focagem da imagem na retina. O "sandlance" (*Limnichthyes fasciatus*), peixe teleósteo que se enterra no substrato arenoso, permanece imóvel durante longos períodos de tempo, movendo, apenas, os olhos para localizar presas na coluna de água, acima; quando isso acontece, projecta-se em direcção à presa, muito rápida e eficazmente, capturando-a. No olho deste peixe, a córnea apresenta um índice de refração interno elevado e o cristalino é achatado, como num olho terrestre. Os dois olhos possuem movimentos independentes, não havendo visão binocular. O mecanismo mais importante para medir as distâncias é a acomodação (Land, 1999). O camaleão e o "sandlance" reduziram, consideravelmente, a contribuição do cristalino no poder dióptrico total do olho, aumentando, ao mesmo tempo, a contribuição da córnea. No caso do camaleão, a contribuição do cristalino desceu abaixo de zero (cristalino divergente) enquanto, no "sandlance", aquele mantém 60% do poder dióptrico do olho, embora seja o único teleósteo conhecido que possui um cristalino achatado e uma córnea com poder de refração. Em ambos os animais, a córnea tem um músculo responsável pela sua acomodação, alterando a curvatura muito rapidamente. Devido às semelhanças no modo como os dois animais detectam o alimento, mantendo-se imóveis e movendo apenas os dois olhos independentemente, a visão adquiriu uma importância extrema, como único meio de estimar a distância. As pressões selectivas parecem ter produzido convergência, tendo-se desenvolvido dois sistemas visuais semelhantes, especializados para a captura de pequenas presas com ataques balísticos (Fritsches & Marshall, 1999; Pettigrew *et al.*, 1999).

Agradecimentos:

Ao Prof. Doutor Hugo Gil Ferreira, pelas frutuosas discussões e pela disponibilização de informação, durante o processo de elaboração deste texto.

À Prof. Doutora Augusta Rebelo da Costa, minha gentil orientadora científica enquanto Assistente do 1º Triénio, pelo apoio sempre manifestado e pela bibliografia disponibilizada.

Bibliografia Geral

BULLOCK, J., BOYLE III, J. & WANG, M.B. (1995). *Physiology*. 3rd ed. Malvern (USA): Williams & Wilkins.

GOLDSMITH, T.H. (1991). Photoreception and Vision in C. L. Prosser (Ed.), *Neural and Integrative Animal Physiology*. 4th ed. (pp 171-245). New York: Wiley-Liss.

GOLDSMITH, T.H. (1973). Photoreception and Vision in C. L. Prosser (Ed.), *Comparative Animal Physiology*. 3rd ed. vol. II. (pp577-632). Philadelphia (USA): W.B. Saunders Company.

HOAR, W.S. (1975). *General and Comparative Physiology*. 2nd ed. New Jersey: Prentice-Hall.

LANGLEY, L.L., Ira, R.T. & CHRISTENSEN, J.B. (1974). *Dynamic Anatomy and Physiology*. 4th ed. USA: McGraw-Hill.

VAN WYNSBERGHE, D., NOBACK, C.R. & CAROLA, R. (1995). *Human Anatomy and Physiology*. 3rd ed. USA: McGraw-Hill.

WALKER, W.F. Jr. & LIEM, K.F. (1994). *Functional Anatomy of Vertebrates: an evolutionary perspective*. 2nd ed. USA: Saunders College Publishing.

WITHERS, P.C. (1992). *Comparative Animal Physiology*. USA: Saunders College Publishing.

Bibliografia Específica

ALBRIGHT, T.D. (1994). Why Do Things Look as They Do? *Trends in Neurosciences*, 17 (5), (pp 175-177).

ALLISON, J.D., CASAGRANDE, V.A., DEBRUYN, E.J. & BONDS, A.B. (1993). Contrast Adaptation in Striate Cortical Neurons of the Nocturnal Primate Bush Baby (*Galago crassicaudatus*). *Vision Neuroscience*, 10 (6), (pp 1129-1139).

ALTMAN, J. (1985). New Visions in Photoreception. *Nature*, 313, (pp 264-265).

- ARRESE, C., DUNLOP, S.A., HARMAN, A.M., BRAEKEVELT, C.R., ROSS, W.M., SHAND, J. & BEAZLEY, L.D. (1999). Retinal Structure and Visual Acuity in a Polyprotodont Marsupial, the Fat-Tailed Dunnart (*Sminthopsis crassicaudata*). *Brain, Behavior and Evolution*, 53, (pp 111-126).
- ATTWELL, D. (1985). Phototransduction Changes Focus. *Nature*, 317, (pp 14-15).
- BASINGER, S., HOFFMAN, R. & Matthes, M. (1976). Photoreceptor Shedding is Initiated by Light in the Frog Retina. *Science*, 194, (pp 1074-1076).
- COLLIN, S.P., HOSKINS, R.V. & PARTRIDGE, J.C. (1998). Seven Retinal Specializations in the Tubular Eye of the Deep-Sea Pearleye, *Scopelarchus michaelisarsii*: A Case Study in Visual Optimization. *Brain, Behavior and Evolution*, 51, (pp 291-314).
- DA COSTA, A.C. & MORATO, M.J.X. (1984). *Desenvolvimento Embrionário dos Vertebrados*. Lisboa: Editorial Verbo.
- FERNALD, R.D. (1997). The Evolution of Eyes. *Brain, Behavior and Evolution*, 50, (pp 253-259).
- FRITSCHES, K.A. & MARSHALL, J. (1999). A New Category of Eye Movements in a Small Fish. *Current Biology*, 9 (8), (pp R272-R273).
- HARKNESS, L. (1977). Chameleons Use Accommodation Cues to Judge Distance. *Nature*, 267, (pp 346-349).
- KAAS, J.H. (1992). Do Humans See What Monkeys See? *Trends in Neurosciences*, 15 (1), (pp 1-3).
- KEFALOV, V.J., CORNWALL, M.C. & CROUCH, R.K. (1999). Occupancy of the Chromophore Binding Site of Opsin Activates Visual Transduction in Rod Photoreceptors. *J. Gen. Physiology*, 113 (3), (pp 491-503).
- LAND, M.F. (1995). Fast-focus Telephoto Eye. *Nature*, 373, (pp 658-659).
- LAND, M.F. (1999). Visual Optics: The Sandlance Eye Breaks all the Rules. *Current Biology*, 9 (8), (pp R286-R288).
- LAVAIL, M.M. (1976). Rod Outer Segment Disk Shedding in Rat Retina: Relationship to Cyclic Lighting. *Science*, 194, (pp 1071-1073).
- MARK, R.F. & MAROTTE, L.R. (1992). Australian Marsupials as Models for the Developing Mammalian Visual System. *Trends in Neurosciences*, 15 (2), (pp 51-57).
- MARTIN, G.R. & KATZIR, G. (1999). Visual Fields in Short-Toed Eagles, *Circaetus gallicus* (Accipitridae), and the Function of Binocularity in Birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 53, (pp 55-66).

- NIKONOV, S., ENGHETA, N. & PUGH, E.N. Jr. (1998). Kinetics of Recovery of the Dark-adapted Salamander Rod Photoresponse. *J. Gen. Physiology*, 111 (1), (pp 7-37).
- OTT, M. & SCHAEFFEL, F. (1995). A Negatively Powered Lens in the Chameleon. *Nature*, 373, (pp 692-694).
- PEDROTTI, L.S. & PEDROTTI, F.L. (1998). *Optics and Vision*. London: Prentice-Hall International Inc.
- PETTIGREW, J.D., COLLIN, S.P. & OTT, M. (1999). Convergence of Specialised Behaviour, Eye Movements and Visual Optics in the Sandlance (Teleostei) and the Chameleon. *Current Biology*, 9 (8), (pp 421-424).
- RAMACHANDRAN, V.S. & ANSTIS, S.M. (1986). The Perception of Apparent Motion. *Scientific American*, 254 (6), (pp 80-87).
- REBRIK, T.I. & KORENBROT, J.I. (1998). In Intact Cone Photoreceptors, a Ca^{2+} -dependent, Diffusible Factor Modulates the cGMP-gated Ion Channels Differently than in Rods. *J. Gen. Physiology*, 112 (5), (pp 537-548).
- ROJAS, L.M., MCNEIL, R., CABANA, T. & LACHAPELLE, P. (1999a). Diurnal and Nocturnal Visual Capabilities in Shorebirds as a Function of Their Feeding Strategies. *Brain, Behavior and Evolution*, 53, (pp 29-43).
- ROJAS, L.M., MCNEIL, R., CABANA, T. & LACHAPELLE, P. (1999b). Behavioral, Morphological and Physiological Correlates of Diurnal and Nocturnal Vision in Selected Wading Bird Species. *Brain, Behavior and Evolution*, 53, (pp 227-242).
- SAMPATH, A.P., MATTHEWS, H.R., CORNWALL, M.C., BANDARCHI, J. & FAIN, G.L. (1999). Light-Dependent Changes in Outer Segment Free- Ca^{2+} Concentration in Salamander Cone Photoreceptors. *J. Gen. Physiology*, 113 (2), (pp 267-277).
- SCHILLER, P.H. (1992). The ON- and OFF-center Channels of the Visual System. *Trends in Neurosciences*, 15 (3), (pp 86-92).
- SCHNAPF, J.L. & Baylor, D.A. (1987). How Photoreceptor Cells Respond to Light. *Scientific American*, 256 (4), (pp 32-39).
- SHARPE, L.T., WHITTLE, P. & NORDBY, K. (1993). Spatial Integration and Sensitivity Changes in the Human Rod Visual System. *Journal of Physiology* (London), 461, (pp 235-246).
- STRYER, L. (1987). The Molecules of Visual Excitation. *Scientific American*, 257 (1), (pp 32-40).
- TESSIER-LAVIGNE, M. (1991). Phototransduction and Information Processing in the Retina in Kendall, E.R., Schwartz, J.M., Jessel (Eds), *Principles of Neural Science*. London: Prentice-Hall International Inc.

TOVEE, M.J. (1994). The Molecular Genetics and Evolution of Primate Colour Vision. *Trends in Neurosciences*, 17 (1), (pp 30-37).