

## CAPÍTULO 12

### ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

*Vanina Cambiaggi, Gustavo Zuccolilli y Norma González*



## Índice del capítulo 12

Introducción

Sentido del olfato

Sentido del gusto

Sentido de la visión

**Características generales de la visión de las aves**

**Organización del globo ocular**

**Capa externa del globo ocular**

**Capa media del globo ocular**

**Capa interna del globo ocular**

**Medios de refracción**

**Anexos del ojo**

Sentido de la audición

**Características generales de la audición en las aves**

**Oído externo**

**Oído medio**

**Oído interno**

**Percepción del sonido en las aves**

Sentido del tacto

**Recuadro 12.1. Fotorreceptores en la retina aviar: bastones, conos simples y conos dobles**

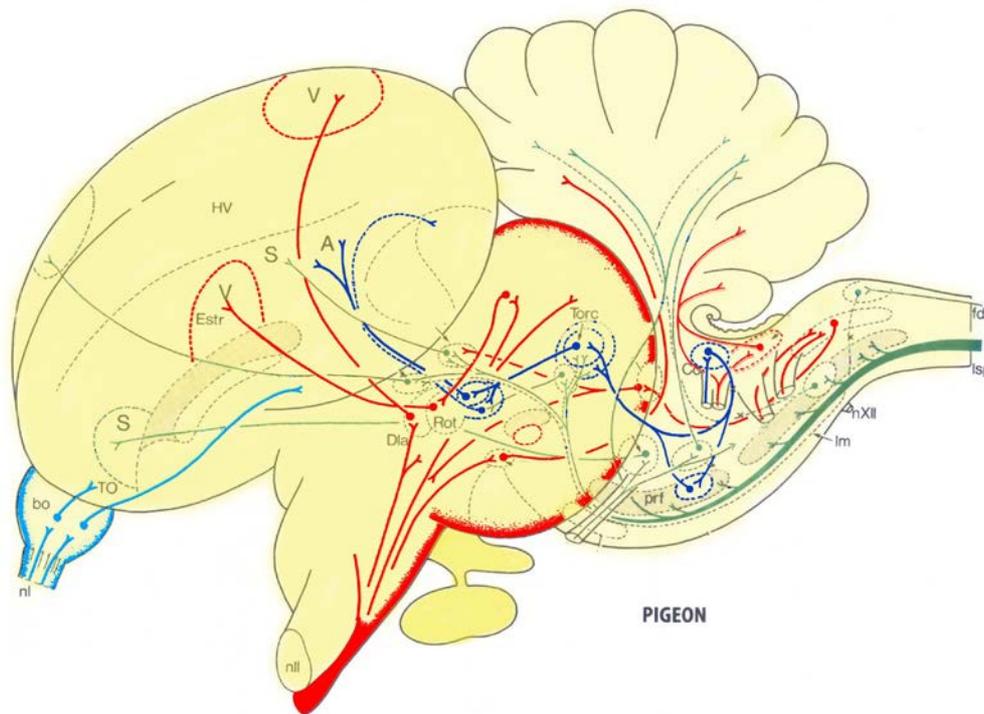
**Recuadro 12.2. El magnetismo terrestre y las aves: magnetorrecepción**

Bibliografía

## Introducción

Los sistemas sensitivos reciben información del medio ambiente (**exterocepción**) a través de células especializadas denominadas **receptores** que se encuentran ubicadas en las partes superficiales del organismo. También existen receptores que se localizan profundamente y recogen variada información de las distintas vísceras (**interocepción** o viscerocepción). Finalmente, se han identificado distintos tipos de receptores ubicados en los componentes del sistema locomotor (huesos, articulaciones y músculos) adaptados para captar la información estática y cinética (**propiocepción**) en cada momento de la vida. Todos los estímulos recibidos en los distintos tipos de receptores son conducidos por las fibras sensitivas de los nervios periféricos (nervios espinales y craneales) hacia el sistema nervioso central (Fig. 12.1). La información recibida es utilizada en centros nerviosos específicos, principalmente para activar reflejos y conductas que permiten tanto el control del movimiento como la minuciosa regulación homeostática del organismo.

Desde la antigüedad se reconocen **cinco prototipos sensoriales** especiales, comúnmente denominados sentidos. Dos prototipos son considerados sentidos químicos y son de naturaleza **interoceptiva** pues sus receptores se alojan en el interior de cavidades orgánicas: el sentido del **olfato** que detecta la presencia de partículas odoríferas en el aire inspirado y el sentido del **gusto** que capta sustancias específicas disueltas en la saliva. Los tres prototipos restantes son de naturaleza netamente **exteroceptiva**: la **visión** entendida como la capacidad de captar y codificar la energía lumínica del medio; la **audición** como la facultad para recibir y codificar los sonidos (desplazamiento de columnas de aire) y el **tacto** que recoge distintas modalidades de energía a través de diferentes tipos de receptores (mecanorreceptores, nociceptores y receptores de temperatura) distribuidos en forma no uniforme en la superficie de la piel.



**Figura 12.1.** El esquema muestra el encéfalo de una paloma donde se representan los principales circuitos sensoriales. La vía olfatoria (**celeste**) muestra como centros primarios el bulbo olfatorio (bo), el tracto olfatorio (TO) y su conexión a la corteza olfatoria. La vía visual (**rojo**) posee un alto grado de complejidad y está formada por dos circuitos primarios. La vía tectofuga es la encargada de la discriminación de color, luminosidad y resolución de imagen; está representada por las fibras del nervio óptico (nII) que finalizan en las capas del lóbulo óptico para formar un mapa visual ordenado y desde aquí los axones de las neuronas tectales se dirigen hasta el núcleo redondo (Rot) donde hacen una nueva sinapsis, para finalmente alcanzar el ecoestriado (Estr V). La vía tálamofuga está formada por los axones que se dirigen a los núcleos visuales del tálamo (Dia), donde realizan sinapsis en neuronas que proyectan sus axones hacia la parte visual del hiperpallium (V). Este es el circuito asociado con la detección del movimiento. La vía auditiva (**azul**) está formada por axones del nervio vestibulococlear que al ingresar realizan su primera sinapsis en el núcleo coclear (Co). Las neuronas de este núcleo conectan sucesivamente con las distintas divisiones del núcleo del lemnisco medial (Im), luego alcanzan la parte medial del tectum óptico (Torc), el núcleo ovoideo del diencéfalo para finalmente terminar en el sector auditivo (A) del hemisferio cerebral. En **verde** aparece la vía somatosensitiva proveniente de la médula espinal (Isp). Estos axones ascienden como lemnisco medial (Im) dejando colaterales en distintas partes de la formación reticular (prf) y luego de recambios sinápticos a nivel talámico finalizan en dos áreas somatosensitivas (S) corticales.

En todas las modalidades sensitivas, las diferentes formas de energía son transducidas en impulsos eléctricos en el receptor específico. Estos impulsos viajan hacia el sistema nervioso central por medio de los nervios y finalmente la información es codificada y procesada como sensaciones o modalidades sensoriales en los centros nerviosos. Las aves poseen todos los sistemas

sensoriales mencionados, pero el grado de desarrollo de cada uno varía y muestra diferencias con los sentidos de los mamíferos y los reptiles.

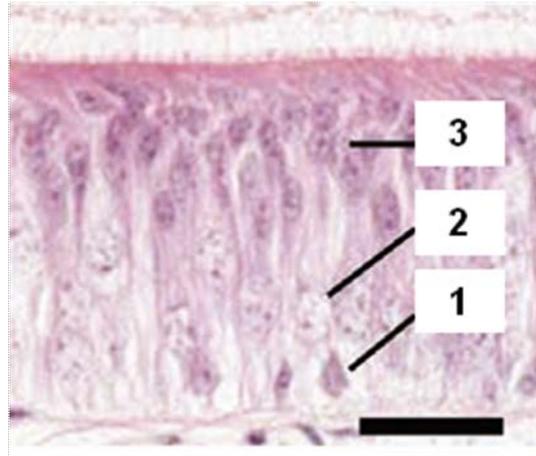
## Sentido del olfato

El **sentido del olfato** en las aves, a diferencia del de sus precursores reptilianos, se ha considerado, desde hace mucho tiempo, como un sentido poco desarrollado por lo que se ha definido a estos animales como microsmáticos. El escaso desarrollo de los bulbos olfatorios del cerebro, la reducida superficie del área olfatoria en la cavidad nasal y la ausencia del órgano vomeronasal han sido los elementos anatómicos determinantes para esa afirmación. Sin embargo, existen numerosos estudios en diversas aves que indican la importancia de la olfacción en conductas como la búsqueda de alimento (kiwis, galliformes y buitres), la orientación durante el vuelo (paseriformes y gaviotas) y la reproducción (mérculos crestados y petreles antárticos).

Los estudios funcionales han demostrado que los distintos componentes del sistema olfatorio poseen una fisiología similar en las aves y en las restantes clases de vertebrados. En las aves, la **mucosa olfatoria** se ubica sobre un solo hueso turbinado ubicado en el interior de la cavidad nasal, principalmente en la cámara caudo-dorsal. Esta mucosa está formada por un **epitelio olfatorio** y una **lámina propia**.

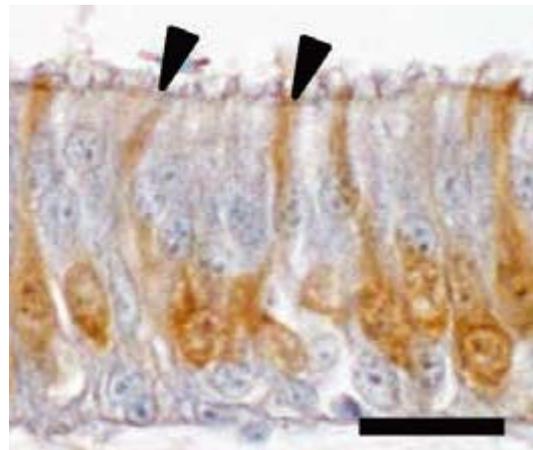
El **epitelio olfatorio** es pseudoestratificado y está compuesto por tres tipos celulares: **células basales**, **células de sostén** y **células receptoras u olfatorias** (Fig. 12.2). Las **células basales** son pequeñas y piramidales; poseen un citoplasma escaso, finamente granular y núcleos irregulares dispuestos a corta distancia de la lámina basal. Las **células de sostén** son cilíndricas y altas, abarcan todo el espesor del epitelio y sus núcleos son ovales. En el pollo el citoplasma alrededor del núcleo de estas células presenta gránulos amarillo-pardos que le otorgan a la mucosa olfatoria un característico

color amarillo. Estas células proveen sostén mecánico y metabólico a las células olfatorias.



**Figura 12.2.** Epitelio olfatorio. Coloración H-E. 1000x. Se observan las células basales (1), las células receptoras (2) y las células de soporte (3). Barra: 20  $\mu$ m.

Las **células receptoras** u **olfatorias** son neuronas bipolares cuyas dendritas están dirigidas hacia la superficie luminal (Fig. 12.3). Las dendritas se proyectan en forma de una estructura bulbosa denominada vesícula olfatoria.



**Figura 12.3.** Epitelio olfatorio. Inmunomarcación con anticuerpo anti-PGP 9.5, marcador específico de neuronas. 1000x. Las células receptoras se observan coloreadas en marrón (reacción positiva); las puntas de flecha señalan las dendritas. Barra: 20  $\mu$ m.

Las vesículas olfatorias poseen en su superficie cilias acompañadas por numerosas microvellosidades cortas, rasgo este que las diferencia de las células olfatorias de los mamíferos que solo presentan cilias. Las

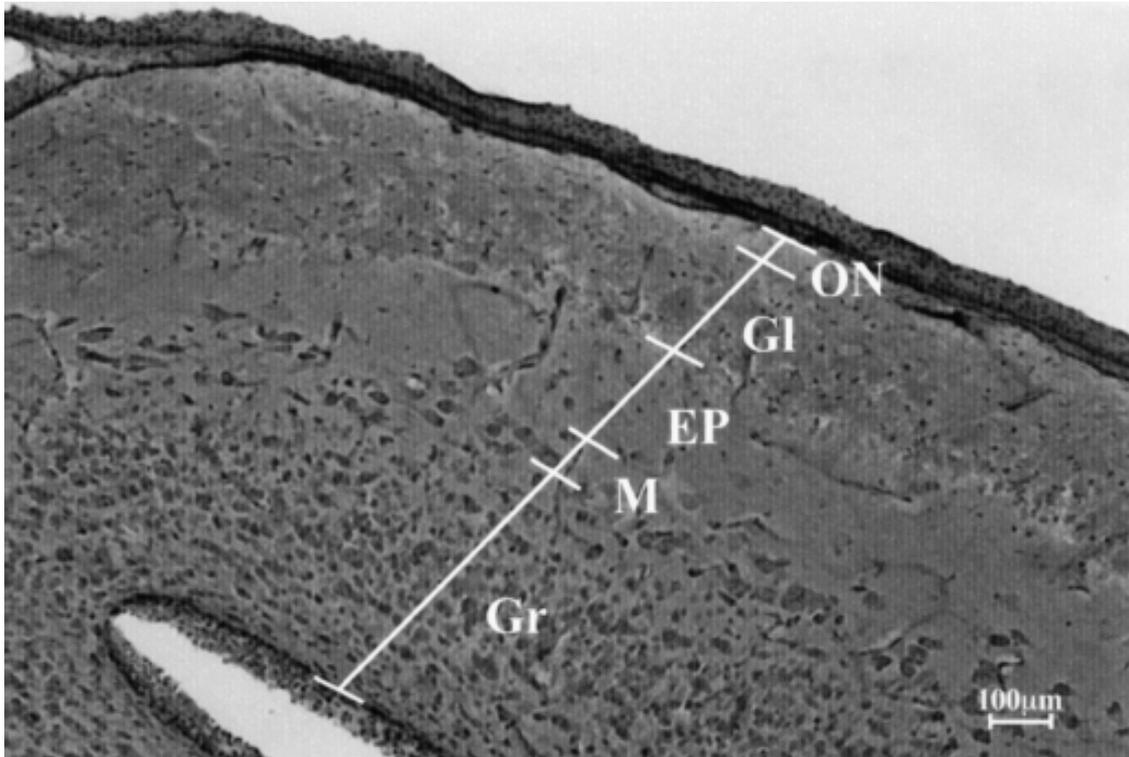
características ultraestructurales de las células olfatorias incluyen la presencia de mitocondrias, retículo endoplásmico rugoso, neurofilamentos y pequeñas vesículas en las dendritas; estos elementos están ausentes en las vesículas olfatorias. Los axones de las células olfatorias se extienden hacia la lámina basal y la atraviesan. En algunas aves como el avestruz (*Struthio camelus*) y el pato (*Anser cinereus*) se ha descrito la presencia de células caliciformes intercaladas en el epitelio olfatorio.

La **lámina propia** de la mucosa olfatoria está formada por tejido conectivo laxo en el cual se encuentran glándulas mucosas y linfocitos.

Las **moléculas odoríferas** constituyen un estímulo externo cuando entran en la cavidad nasal ya sea por la respiración normal o por medio de un muestreo voluntario u olfateo. Estas moléculas difunden en el mucus y se unen a los receptores transmembrana unidos a proteína G situados en las dendritas de las células olfatorias. En el pollo se han encontrado unos 15 receptores olfatorios de la familia de genes que incluye unas 100 variantes funcionales. Una vez que las moléculas odoríferas interactúan con el receptor, se inicia la cascada de transducción de la señal que conduce a la formación de segundos mensajeros y finalmente, a la generación de potenciales de acción en las células olfatorias. Los axones de las células olfatorias llevan los impulsos nerviosos desde el epitelio olfatorio hacia el bulbo olfatorio. Los delgados filetes nerviosos no se reúnen en un solo nervio pero en conjunto forman el primer par craneal (nervio olfatorio). Estos filetes nerviosos están formados por numerosas raíces que nacen en la cavidad nasal, realizan un recorrido por la cavidad orbitaria en relación con el sector dorsal del septo interorbitario y llegan al bulbo olfatorio a través del agujero olfatorio que comunica la órbita con la cavidad craneal.

El tamaño de los **bulbos olfatorios** varía notablemente en los distintos órdenes de aves. Las aves con bulbos olfatorios de mayor tamaño poseen una organización histológica en estratos con, al menos, dos capas plexiformes de neuronas separadas por bandas con escasas células. Hasta el momento existen pocos estudios microscópicos que aborden la histología de los bulbos olfatorios. En líneas generales, la citoarquitectura del bulbo olfatorio aviar es similar a la del bulbo olfatorio de los reptiles. Una de las escasas descripciones

disponibles corresponde al bulbo olfatorio del pollo (*Gallus gallus*) en el que se han descrito cinco capas concéntricas que, desde la superficie hacia el interior son: capa del nervio olfatorio, capa glomerular, capa plexiforme externa, capa de células mitrales y capa de células granulosas (Fig. 12. 4).



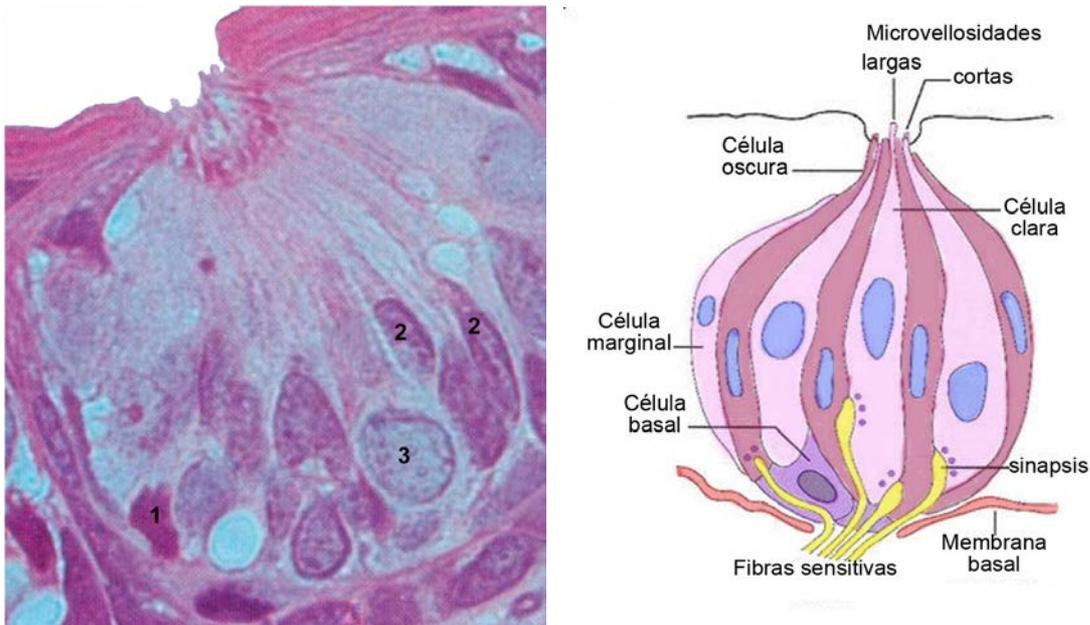
**Figura 12.4.** Sección transversal del bulbo olfatorio de la gallina adulta. Violeta de cresilo. 10x. Se observan, cinco capas desde la superficie del órgano: capa del nervio olfatorio (on), capa glomerular (GI), capa plexiforme externa (EP), capa de células mitrales (M) y capa de células granulosas (Gr).

No existen descripciones que distinguan diferentes tractos olfatorios como en otros vertebrados. Los estudios electrofisiológicos y con trazadores neuronales han demostrado la existencia de proyecciones ipsilaterales y contralaterales desde ambos bulbos olfatorio. Los axones ipsilaterales terminan en neuronas de la corteza piriforme, el estriado ventral y medial (Fig. 12.1). Por otro lado, las proyecciones contralaterales alcanzan el globo pálido y las partes caudal y medial del estriado.

## Sentido del gusto

Las aves pueden distinguir básicamente los mismos sabores que los mamíferos; sin embargo, es posible que no los diferencien con la misma discriminación por la baja cantidad de receptores gustativos. La lengua de la mayor parte de las aves adultas presenta un estrato córneo que tapiza la superficie del órgano (véase capítulo del sistema digestivo), por lo tanto las papilas gustativas se encuentran principalmente en la raíz de este órgano, en el piso de la bucofaringe y en el paladar.

Los **corpúsculos gustativos** de las aves poseen una estructura similar a la descrita en las otras clases de vertebrados (Fig.12.5). Sin embargo, las aves poseen una menor cantidad de receptores que los mamíferos. Los estudios comparativos reportan en las aves menos de la mitad del número de corpúsculos gustativos presentes en los primates. El nervio craneal asociado con el gusto en las aves es el nervio glossofaríngeo (IX par craneal).



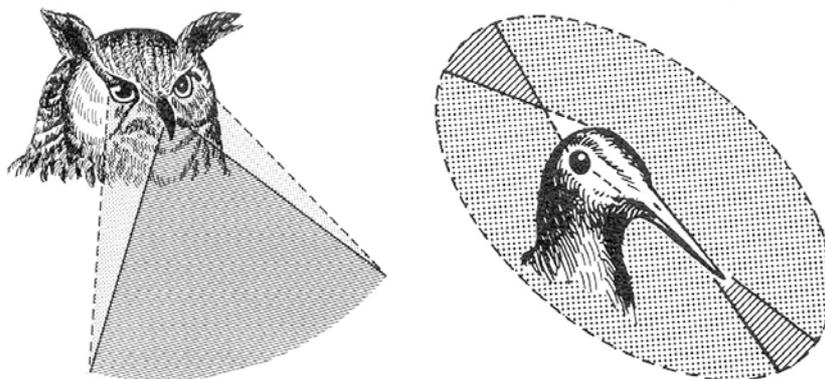
**Figura 12.5.** La imagen de la izquierda muestra una fotografía de un corpúsculo gustativo donde se pueden observar las células basales (1), los núcleos de las células sustentaculares o células oscuras (2) y los núcleos de las células neuroepiteliales o células claras (3). A la derecha se observa un esquema de un corpúsculo gustativo presente en los vertebrados. Tanto la arquitectura celular como los mecanismos involucrados en la detección de los distintos sabores responden a un modelo biológico conservado en la evolución de las distintas clases de vertebrados.

## Sentido de la visión

### Características generales de la visión de las aves

A pesar de la gran variación presente en la estructura del globo ocular en las distintas clases de vertebrados, muchas características anatómicas se han mantenido constantes desde un ancestro común y, de manera general, la estructura del ojo de las aves no es muy diferente de la de otros vertebrados.

Los ojos de las aves son grandes en relación al tamaño corporal y en la mayoría de ellas se ubican en las partes laterales de la cabeza. Esta posición lateral del globo ocular permite una mejor visión **monocular** (Fig. 12.6, derecha) pero sacrifica la posibilidad de una visión **esteroscópica** o **binocular** para discriminar la profundidad del campo visual. La mayoría de las aves observan los objetos cercanos con un solo ojo y para compensar la falta de tridimensión, contemplan el objeto desde, al menos, dos ángulos diferentes moviendo la cabeza hacia arriba y hacia abajo para obtener una percepción de la profundidad del campo visual. Sin embargo, las rapaces nocturnas (búhos y lechuzas) poseen una notable visión binocular similar a la de los felinos y los primates (Fig. 12.6, izquierda).



**Figura 12.6.** El esquema presenta dos ejemplos del desarrollo de la visión binocular en las aves. El búho real (*Bubo bubo*, a la izquierda) es un ejemplo de visión estereoscópica: sus ojos están fijos en las órbitas y carecen de capacidad rotatoria por lo que su campo de visión es de escasamente 90°. Para compensar esa limitación es capaz de girar su cabeza hacia atrás gracias a la gran flexibilidad de su cuello. En cambio algunas aves limícolas como la chocha perdiz (*Scolopax rusticola*, a la derecha) poseen una mirada circular que les permite ver todo lo que hay a su alrededor sin mover la cabeza.

La **agudeza visual**, entendida como la capacidad de formar una imagen detallada y nítida de los objetos, en algunas especies de aves (águilas) es superior a la agudeza visual de los primates y se relaciona con una mayor cantidad de fotorreceptores por unidad de superficie retiniana.

La **percepción del color** en las aves agrega a su visión un elemento extra de contraste que les permite distinguir entre diferentes objetos en su ambiente. La investigación sobre la fisiología ocular y el comportamiento en las últimas décadas ha demostrado que las aves viven en un mundo rico en colores. La retina aviar contiene dos tipos de fotorreceptores: conos y bastones. Las aves diurnas poseen cuatro variedades de conos que les permiten detectar distintas longitudes de ondas del espectro (rojo, verde, azul y ultravioleta) así como bastones para la visión bajo poca luminosidad. Este tipo de percepción del color compleja se denomina **visión tetracromática**. En las palomas se ha descrito un quinto tipo de cono, sensible al infrarrojo por lo que se las considera pentacromáticas. El segundo tipo de fotorreceptores mencionados, los bastones, son especialmente abundantes en las especies activas durante horas de poca luminosidad o que habitan en cuevas como las aves de las cavernas o pájaros aceitosos (*Steatornis caripensis*).

### **Organización del globo ocular**

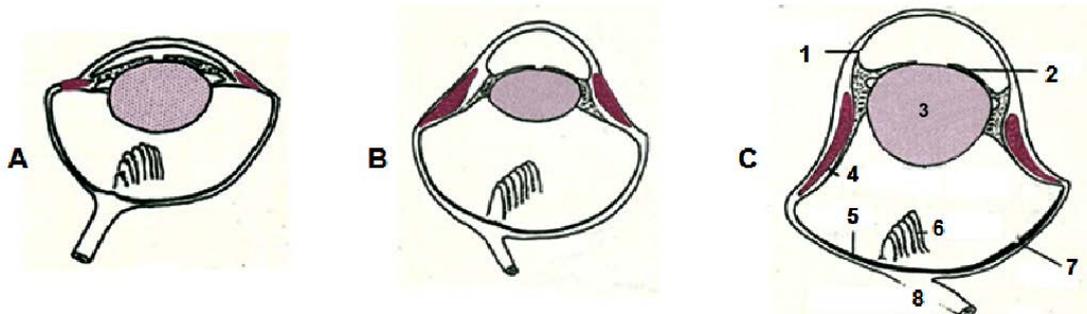
El **globo ocular** en las aves muestra notables diferencias en su tamaño y forma debido, entre otros factores, a sus hábitos y ecología. Aproximadamente el 50% o más del volumen del cráneo está ocupado por los ojos, en tanto que en el ser humano los ojos ocupan menos del 5% del volumen craneal. Entre los vertebrados terrestres, el avestruz (*Struthio camelus*) tiene los ojos más grandes, que miden 50 mm de diámetro, el doble que los ojos del ser humano. La variación en la **forma** de los ojos permite reconocer tres formas del globo ocular; sin embargo, muestran la presencia común de un segmento posterior casi hemisférico que es desproporcionadamente más grande que el segmento anterior. Estos segmentos están unidos por una región intermedia, de forma

variable que contiene elementos de sostén (véase osículos esclerales más adelante).

Las tres formas del globo ocular son **plana**, **globosa** y **tubular** (Fig. 12.7). El globo ocular **plano** se caracteriza por un eje anteroposterior (distancia entre la córnea y la retina) corto y una córnea convexa (Fig. 12.7); es típico de las aves diurnas - por ejemplo: la gallina, muchas passeriformes y psitácidas- las cuales poseen un tipo de enfoque panorámico de muy buena calidad de imagen pero con una agudeza visual menor respecto de otras especies.

En los ojos **globosos** el eje anteroposterior es mayor que en los ojos planos y resulta similar al diámetro vertical (Fig. 12.7); permite una visión distante de alta resolución, típica de muchas aves diurnas rapaces e insectívoras.

Los ojos **tubulares** muestran un eje anteroposterior de mayor extensión que en los dos tipos anteriores y los lados del globo ocular son notablemente cóncavos (Fig. 12.7); se encuentran en aves como las lechuzas, los búhos y otras rapaces nocturnas que logran un mejor aprovechamiento de la luz que llega a la región posterior del ojo haciendo posible que se puedan desplazar en la oscuridad y cazar.



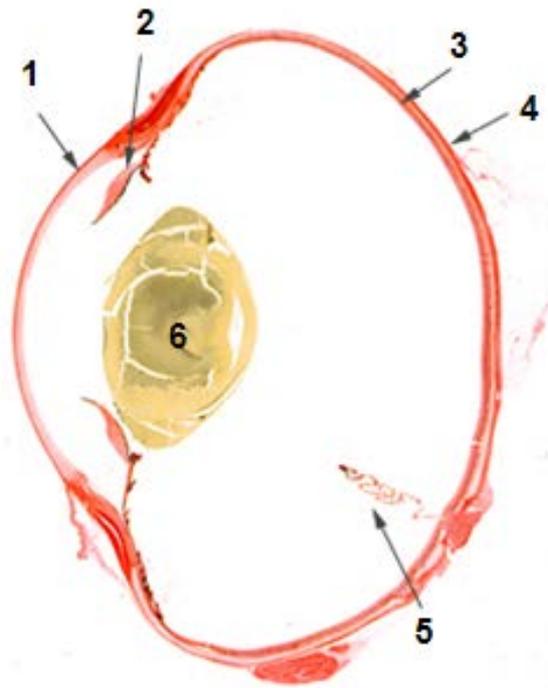
**Figura 12.7.** Representaciones esquemáticas de las formas del ojo en las aves. A. Ojo plano (cisne) B. Ojo globoso (halcón, águila) C. Ojo tubular (búho). Se señalan la córnea (1), el iris (2), el cristalino (3), los oscículos esclerales (4), la retina (5), el pecten (6), la fovea (7) y el nervio óptico (8).

Dos características particulares adicionales de los ojos de las aves respecto de los ojos de los mamíferos son la **notable reducción de los músculos extrínsecos** y la **ausencia de *tapetum lucidum*** en la mayoría de las aves. Las aves presentan todos los músculos extrínsecos identificados en los

mamíferos (músculos rectos dorsales, ventrales, laterales y mediales y los músculos oblicuos dorsales y ventrales) pero su desarrollo queda limitado a escasas bandas de fibras musculares. El músculo retractor del globo ocular encontrado en los mamíferos no se presenta en las aves; en su lugar las aves cuentan con los músculos piramidal y cuadrado responsables de los movimientos de la membrana nictitante. De esta manera el ojo que se encuentra casi inmóvil dentro de la órbita; particularidad que es compensada por el amplio movimiento del cuello y la cabeza.

El ***tapetum lucidum*** es una estructura reflectante que en los vertebrados muestra una organización, estructura y composición muy diversa. Permite que los rayos de luz que atraviesan la retina y estimulan los fotorreceptores se reflejen y vuelvan a atravesar la retina. De este modo, hay una doble posibilidad de que los fotorreceptores se vean estimulados lo que ayuda a mejorar la visión nocturna o en escasa luminosidad. Esta estructura es responsable de que los ojos de algunas aves brillen en la oscuridad. La mayoría de las aves no poseen *tapetum lucidum*. Sin embargo, se ha descrito su presencia en la capa más interna del ojo en cuatro especies de aves (*Chordeiles minor*, *Phalacroptilus nuttallii*, *Nyctidromus albicollis* y *Caprimulgus carolinensis*) conocidas por nombres vulgares como atajacaminos y chotacabras. Estas aves capturan insectos al vuelo y son activas por la tarde y al anochecer, y al principio de la mañana o por la noche. En su retina se encuentra una capa de células cúbicas bajas -el epitelio pigmentado, véase más adelante en retina- que contienen numerosas esferas reflectantes lipídicas junto a grandes melanosomas fusiformes. La composición específica de los lípidos no se conoce.

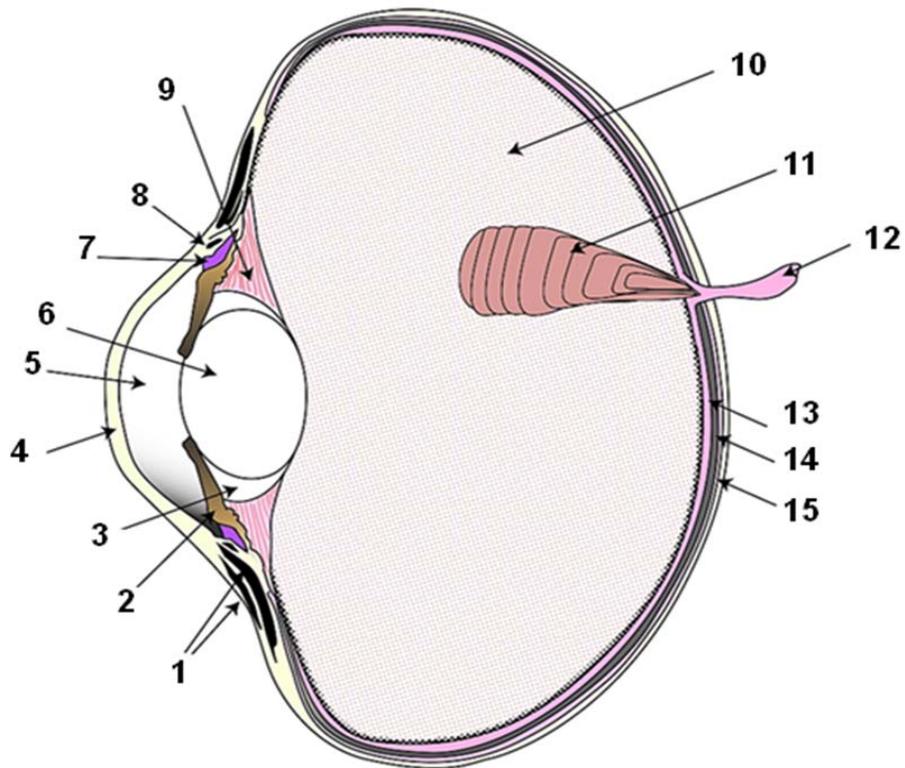
El globo ocular de las aves, al igual que en los mamíferos, está constituido por tres **capas** concéntricas y por **medios ópticos de difracción**. Las **capas** del globo ocular, desde el sector superficial al más profundo son: capa **externa** o **fibrosa**, capa **media** o **vascular** y capa **interna** o **nerviosa** (Fig. 12.8). Los **medios ópticos de difracción** comprenden la **córnea**, el **humor acuoso**, el **crystalino** y el **cuerpo vítreo** (Fig. 12.8).



**Figura 12.8.** Globo ocular de la paloma. Coloración H-E. 4x. Sección sagital (vertical) del globo ocular donde se aprecian los principales componentes del ojo, entre ellos la córnea (1), el iris (2), la retina (3), la esclerótica (4), el pecten (5) y el cristalino (6).

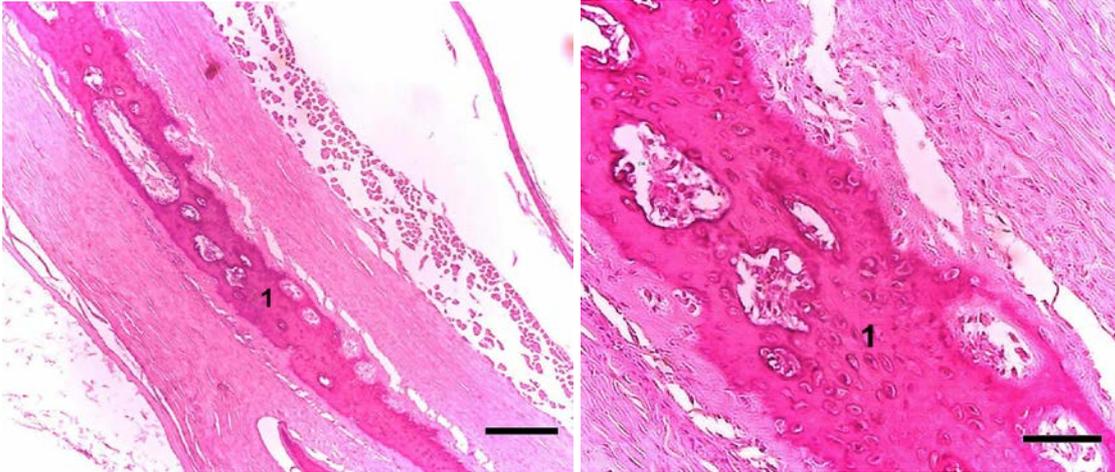
### Capa externa del globo ocular

La **capa externa** o **fibrosa** está formada por la **esclerótica** y la **córnea** (Fig. 12.9). La **esclerótica** corresponde a los dos tercios caudales del globo ocular y contribuye principalmente a mantener su forma. El tercio rostral de la capa fibrosa está formado por la **córnea**, uno de los medios transparentes del ojo. Ambas estructuras se encuentran unidas en el **limbo esclerocorneal**. En esta región se produce el drenaje del humor acuoso –producido en el cuerpo ciliar, véase más adelante- hacia el canal de Schlemm (Fig. 12.9), un conjunto de senos venosos de la esclerótica.



**Figura 12.9.** Capas y medios ópticos del ojo de las aves. Corte sagital del ojo del pollo. Se indican algunos de sus componentes: oscículos esclerales (1), iris (2), almohadilla anular del cristalino (3), córnea (4), cámara anterior (5) que contiene el humor acuoso, cristalino (6), ángulo de filtración (7), conducto de Schlemm (8), fibras de la zónula (9), cuerpo vítreo (10), pecten (11), nervio óptico (12), retina (13), coroides (14), esclerótica (15).

La **esclerótica** de la gallina es de color blanco y de naturaleza conjuntiva; está formada por haces de fibras colágenas y elásticas dispuestas en distintas direcciones y presenta en su parte craneal un anillo de **osículos esclerales**. Estos osículos son placas de tejido óseo esponjoso superpuestos (Fig. 12.10). Su número varía entre 10 a 18 pero en la mayoría de las aves se encuentran unas 14-15 de estas estructuras. Los osículos esclerales se originan de las crestas neurales, proveen protección al globo ocular y contribuyen a mantener su forma; además son el punto de inserción de los músculos ciliares estriados.



**Figura 12.10.** Esclerótica. Coloración H-E. En esta porción de la pared del globo ocular, se puede identificar el osículo escleral (1) con un aumento 10x en la imagen de la izquierda y un detalle a 40x en la imagen de la derecha. Barra:

Una capa de cartílago hialino en forma de copa, denominado **cartílago esclerótico**, se ubica en la parte profunda de la esclerótica, en posición caudal a los osículos esclerales (Fig. 12.11).

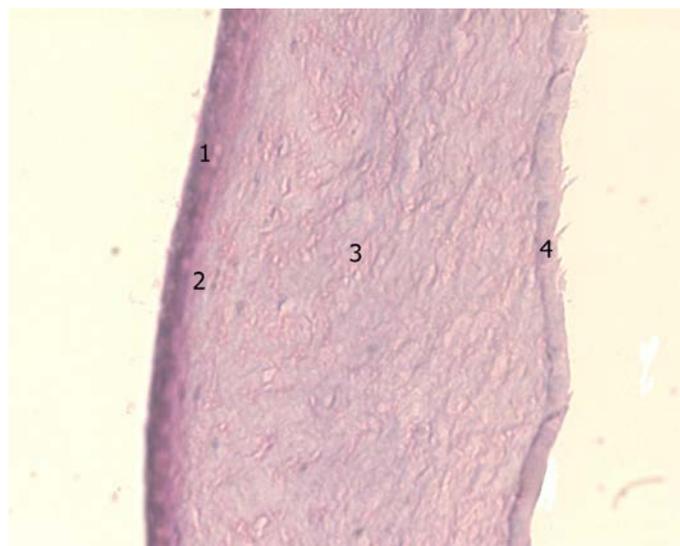


**Figura 12. 11.** Esclerótica de paloma. Coloración H-E. 400x. En esta porción de la pared del globo ocular se puede identificar el cartílago esclerótico (1), en la parte superior de la imagen una porción de la túnica media (2) y fibras musculares lisas del músculo extrínseco del ojo (3).

La **córnea** de las aves, al igual que en otros vertebrados, es transparente y avascular. Entre sus funciones se encuentra la refracción de la luz, gracias a su curvatura (mayor en las especies con ojos globosos o tubulares) y la transmisión de la luz por su transparencia.

La córnea aviar es más delgada que la córnea de los mamíferos aunque su estructura histológica es similar; está formada por cinco capas que se describen a continuación.

- 1) El **epitelio anterior**, una capa superficial de epitelio plano estratificado no queratinizado en el cual finalizan numerosas fibras nerviosas sensitivas.
- 2) La **membrana de Bowman** sobre la cual apoya el epitelio anterior, es gruesa (10  $\mu\text{m}$  en el águila dorada *Aquila chrysaetos*), sumamente fuerte e impide la deformación del epitelio anterior.
- 3) El **estroma corneal**, una capa que ocupa el 90% del espesor de la córnea, está formada por 60 a 70 láminas de fibras paralelas de colágeno I y V, intercaladas con queratocitos dispersos y matriz extracelular que contiene proteoglucanos y glicosaminoglicanos.
- 4) La **membrana de Descemet**, una delgada capa acelular unida al estroma corneal.
- 5) El **epitelio posterior (endotelio)**, de tipo plano simple que recubre a la membrana de Descemet (Fig. 12.12).



**Figura 12.12.** Córnea de paloma. Coloración H-E. 200x. Desde la izquierda de la imagen hacia la derecha se observan el epitelio anterior de tipo plano estratificado no queratinizado (1), la membrana de Bowman (2), el estroma corneal (3) y el epitelio posterior plano (4).

Una particularidad de la córnea aviar es su capacidad para cambiar de forma y, en consecuencia, modificar la refracción de la luz que la atraviesa. Esta acción es mediada por la contracción del músculo esclerocorneal anterior (**músculo ciliar anterior** o **músculo de Crampton**) y permite corregir el punto de enfoque de los objetos (acomodación). Así, la córnea colabora con la función del cristalino cuya curvatura es modificada por la contracción del **músculo esclerocorneal posterior** (**músculo ciliar posterior** o **músculo de Brücke**).

### **Capa media del globo ocular**

La **capa media** del ojo posee como características su densa vascularización y la presencia de abundantes melanocitos. Comprende tres sectores: la **coroides** que ocupa la mitad caudal del ojo, el **cuerpo ciliar** ubicado próximo al cristalino y el **iris** que aparece por delante del cristalino (Fig. 12.9).

La **coroides** es un estrato grueso que colabora en la nutrición de las otras capas del globo ocular. En la coroides se distinguen cuatro capas:

**Lámina supracoroidea.** Forma la transición entre la coroides y la esclerótica. Hacia la esclerótica se encuentra la lámina fusca que, a diferencia de esta estructura en los mamíferos en los que contiene melanocitos y fibras de colágeno, en las aves está formada por varias capas de células fuscales elongadas entre las que se hallan dispersos melanocitos y fibras mielínicas y amielínicas. Más internamente, se encuentran grandes lagunas linfáticas acompañadas por tejido conectivo, melanocitos, algunos linfocitos, células plasmáticas y fibras nerviosas.

**Estroma.** Contiene numerosas arteriolas y vénulas sostenidas por trabéculas de fibras musculares lisas. Entre las trabéculas hay células de varios tipos (fibroblastos, melanocitos y linfocitos) rodeadas por una abundante matriz extracelular formada por manojos de fibras elásticas y colágenas.

**Lámina coriocapilar.** Consiste en una red de capilares fenestrados, adyacentes a la membrana de Bruch.

**Membrana de Bruch.** Es una fina membrana basal que separa la capa coriocapilar del epitelio pigmentado de la retina.

El **iris** es la prolongación rostral de la coroides. Delimita un orificio central, la **pupila**, de forma generalmente circular cuyo diámetro puede ser modificado por acción de los músculos ciliares para regular la entrada de luz. En la estructura del iris se reconocen, desde la región anterior a la posterior, una capa epitelial, un estroma y una capa epitelial fuertemente pigmentada. La capa epitelial anterior consiste en un epitelio plano simple no pigmentado que apoya sobre un estroma de estructura similar al de la coroides. Sin embargo, a diferencia del estroma de la coroides, en el estroma del iris se encuentran abundantes terminaciones nerviosas y fibras musculares mayoritariamente de tipo estriado. Las fibras musculares estriadas dispuestas en forma circunferencial constituyen el **esfínter pupilar** o **músculo constrictor de la pupila**. La pupila circular responde rápidamente a la acomodación y al control voluntario como se puede observar, por ejemplo, en las aves nerviosas o atemorizadas que pueden dilatar o cerrar la pupila. Otro grupo de fibras musculares estriadas se dispone en sentido radial, por detrás el músculo constrictor y forma el **músculo dilatador de la pupila**. La capa más profunda del iris es un epitelio formado por tres a cinco capas de células que contienen gránulos de pigmento redondeados cuya abundancia llega a enmascarar la estructura celular (Fig. 12.13).

El color del iris es el resultado de la cantidad de pigmentos, sus tipos y el grado de vascularización. Las purinas y las pteridinas son los principales pigmentos del iris; los carotenoides tienen un papel menos importante. Las combinaciones de purinas, pteridinas y carotenoides son habituales. En algunas columbiformes el color del iris es influido por la presencia de iridiocitos, células refractivas son responsables de los rápidos cambios de color en el iris de estas aves. En algunas especies, el color del iris puede cambiar con la edad y el sexo. En los guacamayos azules (*Ara ararauna*), el color del iris cambia de marrón a gris según las aves llegan a la adultez, alrededor de los 4 años. Diferencias en la coloración de iris entre los sexos se pueden apreciar en la cacatúa blanca (*Cacatua alba*) en las que el iris de ambos sexos presenta un anillo azul pálido

y el resto es color marrón oscuro en el macho y en las hembras tiene un color rojizo.

El **cuerpo ciliar** es una prolongación del iris hacia el cristalino y está compuesto por un estroma conectivo donde abundan los vasos sanguíneos. Un epitelio pigmentado, formado por una bicapa de células cúbicas, tapiza el cuerpo ciliar y los **procesos ciliares** que son engrosamientos de la región vascular del cuerpo ciliar. Los procesos ciliares contactan con el cristalino y producen el humor acuoso (Figura 12.13). En el espacio entre el cristalino y el cuerpo ciliar se observan haces de fibras musculares lisas que constituyen los músculos ciliares (músculo de Crampton y músculo de Brücke).

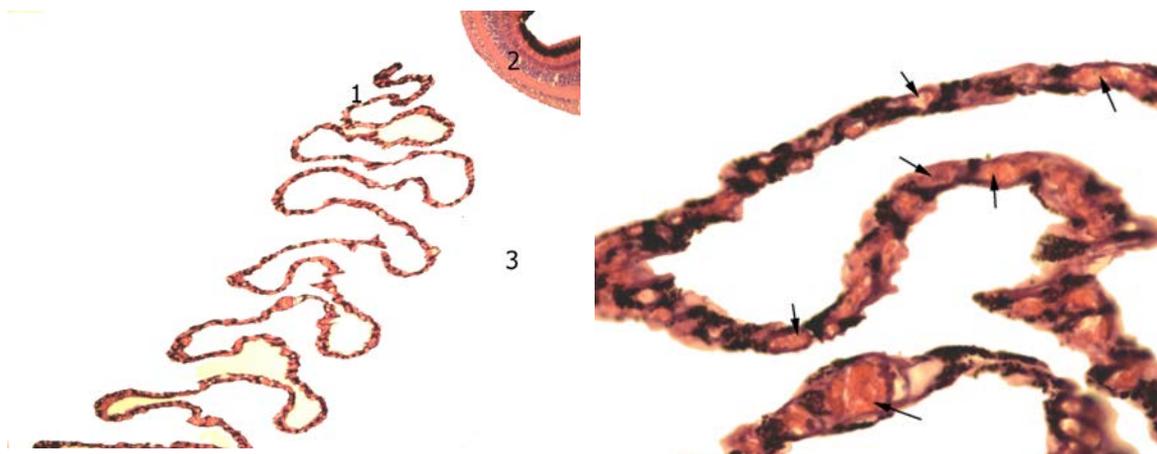


**Figura 12.13.** Cuerpo ciliar e iris de una paloma. Coloración de H-E. 100x. Se observa la córnea (1) como estructura más superficial, en profundidad se ven los procesos ciliares (2) con el iris (3) y el epitelio pigmentado (5). Como estructura interna del ojo se distingue parte del cristalino (4).

## Capa interna del globo ocular

La **capa nerviosa** o **retina** se ubica profunda y concéntricamente respecto de la capa vascular (Fig. 12.9). Es un derivado del prosencéfalo embrionario (copa óptica) y por lo tanto es de origen neuroectodérmico. En contraste con la retina de los mamíferos, la retina aviar es avascular, particularidad que evita la formación de sombras y la posible deflección de la luz. Los estratos celulares que forman la retina se nutren a partir de una estructura vascular llamada **pecten** o peine que se proyecta desde el nervio óptico al interior del humor vítreo (Fig. 12.8 y Fig. 12.9).

El **pecten** es una formación principalmente vascular, delgada y extensamente plegada (Fig. 12.14). El número de estos pliegues se considera que está relacionado con la actividad circadiana y/o las exigencias visuales de las especies individuales. Así por ejemplo, un pecten grande y complejo con 15-20 pliegues se observa generalmente en aves activas durante el día mientras que un pecten de tamaño más pequeño y con 4-5 pliegues se encuentra en las aves con hábitos crepusculares o nocturnos y con reducción de la agudeza visual.

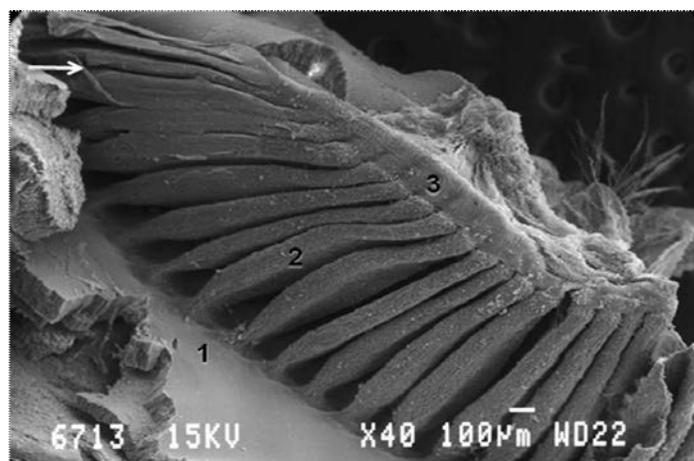


**Figura 12.14.** Pecten de la paloma. Coloración H-E. En el panel a la izquierda (40x) se observan el pecten (1), la retina (2) y la cámara vítreo (3) donde se ubica el pecten. El panel a la derecha se muestra la imagen ampliada del pecten (200x) donde se pueden apreciar (flechas) la gran cantidad de vasos sanguíneos y capilares.

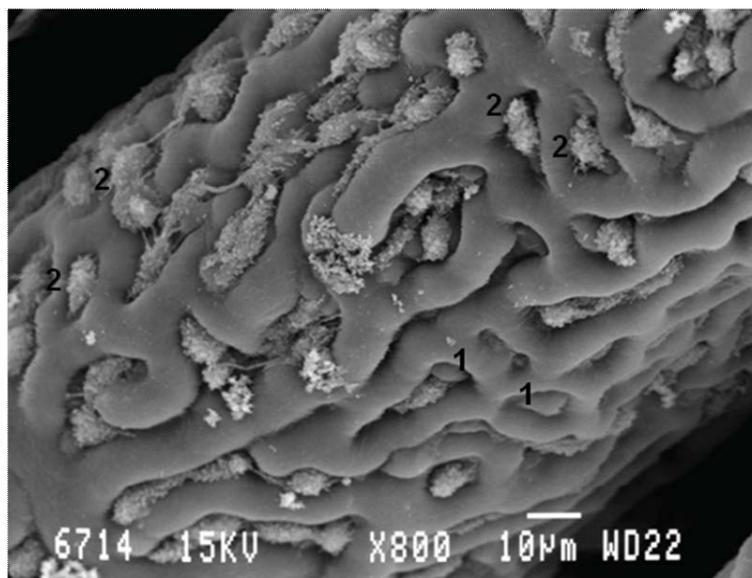
La estructura general del pecten (Fig. 12.14) consiste en un epitelio plano y tejido conectivo con abundantes vasos sanguíneos, mayoritariamente capilares

y células polimorfas pigmentadas. Estas células pigmentarias forman una red anastomosada incompleta alrededor de los capilares y así proveen soporte estructural a los vasos sanguíneos y protegen de la radiación ultravioleta a las células sanguíneas.

En conjunto el pecten se encuentra tapizado por una membrana vitropectineal (Fig. 12.15) que es considerada continuación de la membrana limitante interna de la retina. Sobre los pliegues se encuentran los hialocitos, células fagocíticas cuya superficie se encuentra cubierta de filopodios (Fig. 12.16).



**Figura 12.15.** Micrografía electrónica de barrido del pecten de la perdiz (*Coturnix coturnix*). Se observa la base del pecten (1), los pliegues (2) y el puente de un pecten de tipo plegado. La flecha señala la membrana vitropectineal.



**Figura 12.16.** Micrografía electrónica de barrido de la superficie de una laminilla del pecten de la perdiz (*Coturnix coturnix*). Nótese la presencia de células pigmentarias (1) y de hialocitos (2).

Se han identificado **tres tipos** de pecten: **cónico**, encontrado solo en el kiwi y que es similar por su forma al cono papilar de los lagartos, **bipenado (peine doble)**, típico del avestruz y el ñandú, formado por un pilar central alrededor del cual se disponen numerosas lamelas delgadas en forma vertical y **plegado**, presente en las neognatas, que presenta tres partes diferentes, la base, orientada hacia la retina, los pliegues, dispuestos como un abanico invertido, y el puente, dispuesto como un pasamanos a lo largo del borde orientado hacia el cuerpo vítreo (Fig. 12.15).

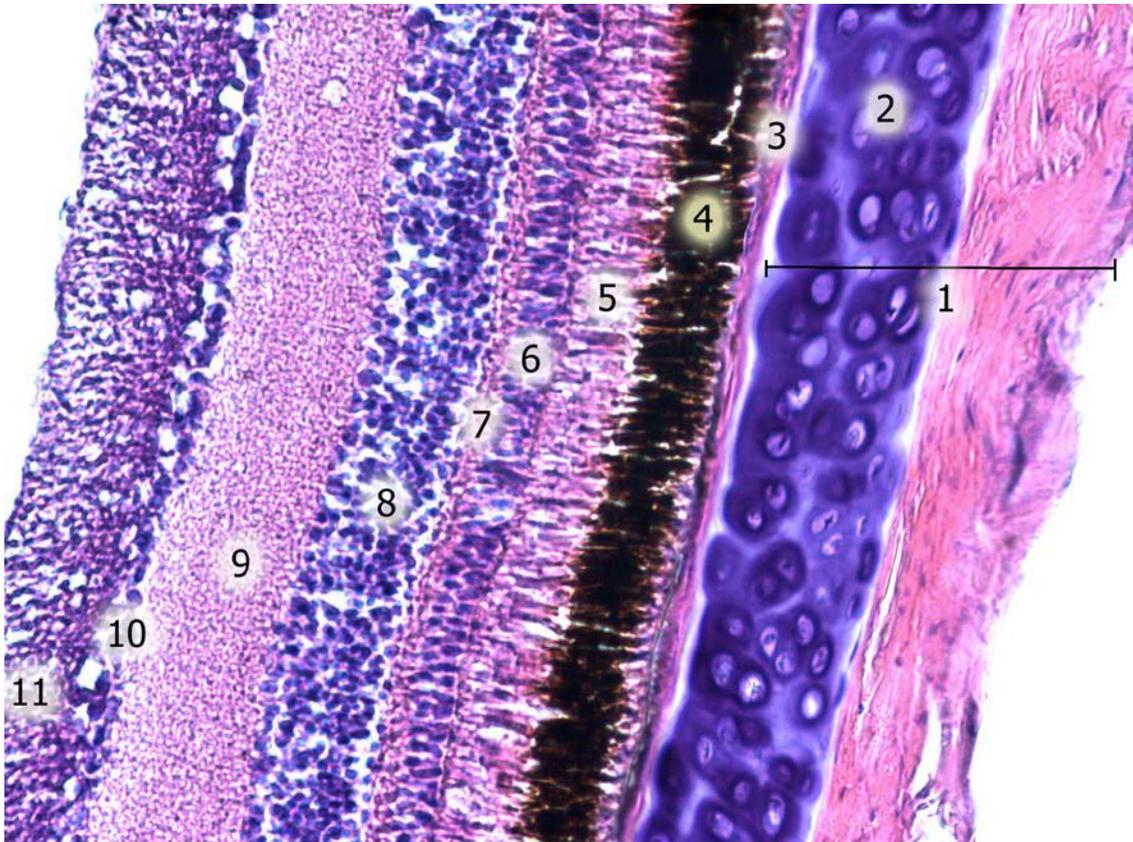
Numerosas potenciales funciones han asignadas al pecten pero pocas cuentan con estudios que las avalen. Esta estructura nutre a la retina, participa en la regulación del pH del humor vítreo, produce fluidos intraoculares, mantiene constante la temperatura intraocular y sacude mecánicamente el humor vítreo durante los movimientos oculares facilitando el desplazamiento de fluidos dentro del ojo.

La **retina** de las aves posee los mismos tipos celulares que se encuentran en los restantes vertebrados. Existen cinco tipos básicos de células: neuronas provistas de **fotorreceptores** (conos y bastones), neuronas **horizontales**, neuronas **bipolares**, células **amacrinas** y neuronas **ganglionares**; entre ellas aparecen células de la glía (células de Müller). Las diferencias entre la retina de las aves y la retina de los mamíferos se relacionan principalmente con el número, conexiones y respuestas fisiológicas de los distintos tipos de neuronas. El número de las neuronas horizontales y amacrinas y las conexiones entre ellas son más abundantes en las aves, hallazgo que sugiere un mayor procesamiento de la información en la retina.

Los **fotorreceptores** también poseen características particulares en las aves. Como otros vertebrados las aves poseen bastones y conos; dentro de estos últimos se identifican conos simples y conos dobles. Más detalles acerca de los tipos de conos pueden consultarse en el Recuadro 12.1.

La **citoarquitectura** de la retina observada con microscopía óptica permite apreciar una organización estratificada formada por 10 capas (Fig. 12.17 y Fig. 12.18). Desde la coroides hacia el humor vítreo se encuentran:

1. El **epitelio pigmentado**, un epitelio cúbico simple en contacto con la coroides cuyas células contienen melanosomas y microvellosidades proyectadas hacia los fotorreceptores.



**Figura 12.17.** Pared del globo ocular de paloma. Coloración H-E. 200x. A la derecha de la imagen se aprecia la esclerótica (1) y el cartílago esclerótico (2) propio de las aves. La capa media del ojo es la coroides donde se distingue la capa coriocapilar (3). Desde la zona media de la imagen y hacia la izquierda se encuentran las siguientes capas de la retina: epitelio pigmentado (4), la capa de fotorreceptores (5), la capa nuclear externa (6), la capa plexiforme externa (7), la capa nuclear interna (8), la capa plexiforme interna (9), la capa ganglionar (10) y la capa de fibras nerviosas (11).

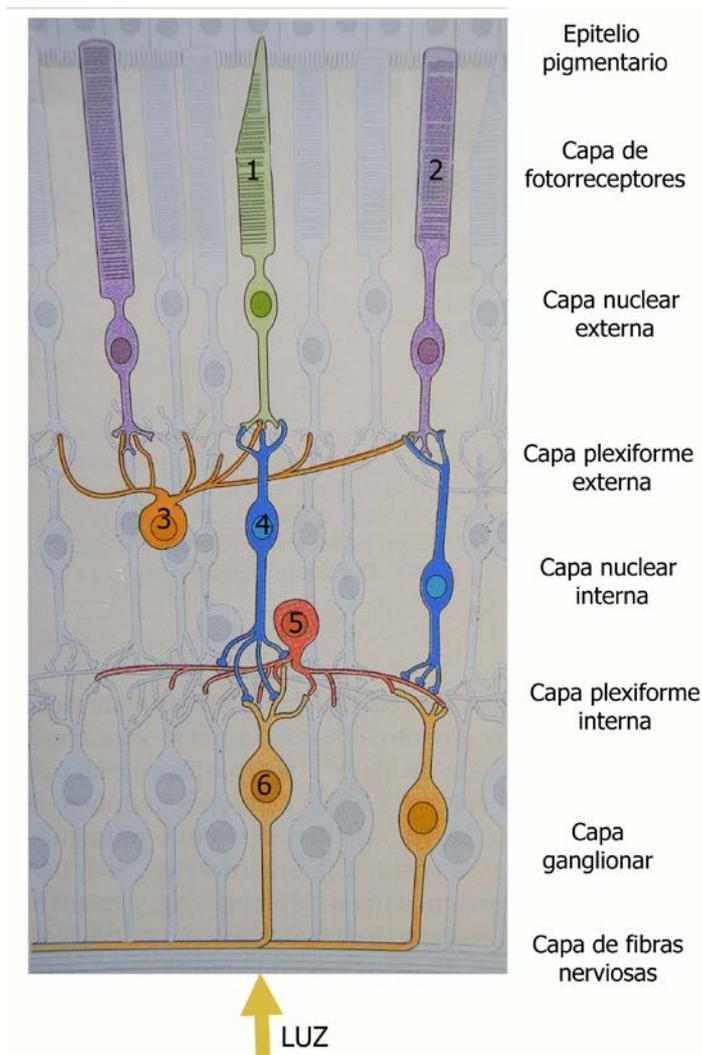
2. La capa de **fotorreceptores** (conos y bastones), con una morfología caracterizada por los abundantes pliegues citoplasmáticos (Fig. 12.18).

3. La **membrana limitante externa**, representada por las prolongaciones de las células de Müller unidas entre sí por zónulas adherentes.

4. La capa **nuclear externa**, que corresponde al sector de los cuerpos celulares donde se ubican los núcleos de los conos y los bastones.

5. La capa **plexiforme externa**, el estrato donde aparecen los contactos sinápticos entre los conos y los bastones con neuronas bipolares y células horizontales del siguiente estrato.

6. La capa **nuclear interna**, formada por los somas de las neuronas bipolares y las células amácrinas e interplexiformes junto a las células de Müller (Fig. 12.18).



**Figura 12.15.** Esquema general de las células de la retina de aves y mamíferos. Las capas de fotorreceptores y la capa nuclear externa están formadas por las células fotorreceptoras denominadas conos (1) y bastones (2); no se han representado los conos dobles. La capa plexiforme externa corresponde a la zona de contactos sinápticos entre los conos y los bastones con células horizontales (3) y neuronas bipolares (4) del siguiente estrato. En la capa nuclear interna, se esquematizan los somas de las neuronas bipolares (4) y las células amácrinas (5). La capa plexiforme interna es otra zona de sinapsis entre las neuronas que conforman la capa nuclear interna y las neuronas ganglionares. En la capa ganglionar se ubica el cuerpo de las neuronas ganglionares (6). La capa de fibras nerviosas contiene axones que se reúnen para formar el nervio óptico.

7. La capa **plexiforme interna**, otra zona de sinapsis entre las neuronas que conforman la capa nuclear interna y las neuronas ganglionares.
8. La capa **ganglionar**, el estrato donde se ubica el cuerpo de las neuronas ganglionares.
9. La capa de **fibras nerviosas**, el conjunto de axones que emergen de las neuronas ganglionares y se reúnen para formar el nervio óptico.
10. La **membrana limitante interna**, una membrana basal que separa la retina del humor vítreo.

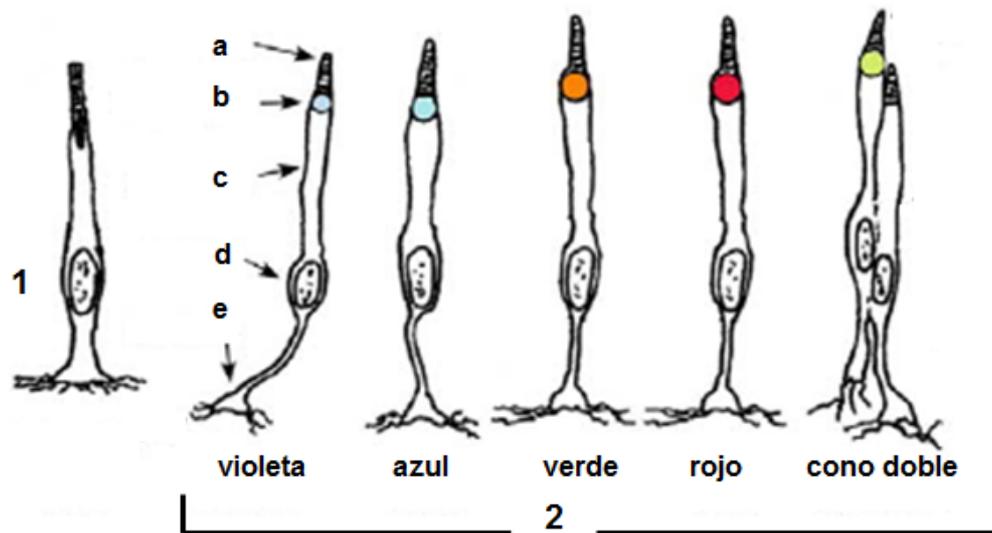
El **nervio óptico** es el segundo nervio craneal y se origina en la capa de células ganglionares de la retina. En las aves con visión binocular aproximadamente el 50% de las fibras nerviosas se decusan con las contralaterales en el quiasma óptico. Esta estructura está muy desarrollada y es visible en la superficie ventral del hipotálamo, inmediatamente por delante de la hipófisis. Los tractos ópticos son la continuación de los axones de las neuronas ganglionares de la retina después del quiasma óptico y se continúan sin realizar sinapsis hasta la región ventral del diencefalo donde penetran para alcanzar el estrato óptico del lóbulo óptico.

#### **Recuadro 12.1**

##### **Fotorreceptores en la retina aviar: bastones, conos simples y conos dobles**

Como se mencionó con anterioridad, la retina aviar presenta dos tipos de fotorreceptores: **bastones** y **conos** (Fig. 12.19). Los **bastones** son de un solo tipo y su pigmento visual es una opsina con espectro de absorción entre 501 y 509 nm, valor cercano al pigmento visual de onda media presente en uno de los tipos de conos del cual se cree que han evolucionado. Los **conos** pueden presentarse aislados, denominados **simples** o en pares, formando los conos **dobles**. Los **conos dobles** consisten en un cono principal de mayor tamaño y un cono accesorio más pequeño adyacente cuyos segmentos externos están separados de los segmentos externos de los otros fotorreceptores –pero no entre ellos- por procesos celulares que surgen de las células del epitelio

pigmentario. Se considera que los dos miembros de un cono doble están óptica y eléctricamente acoplados.



**Figura 12.19.** Los siete tipos de fotorreceptores de la retina aviar: bastón (1) y conos (2). Se señalan en un cono: el segmento externo (a), la gotita de aceite (b), el segmento interno (c), el núcleo (d) y el terminal sináptico (e). Los conos se clasifican de acuerdo al tipo de gotita lipídica contenida en el segmento interno. Las gotitas de aceite se representan coloreadas según su apariencia en un campo de luz brillante. Nótese que el bastón y el cono secundario del cono doble carecen de gotitas de lípidos.

En los conos aviares se han identificado cuatro clases espectrales distintas de conos simples y un solo tipo espectral de cono doble. Los espectros de absorción de los tipos de conos simples presentan máximos de sensibilidad espectral a las siguientes longitudes de onda: onda larga (LWS): 543-571 nm; onda media (MWS): 497-510 nm; onda corta (SWS): 430-463 nm; ultravioleta/violeta (UVS/VS): 362-426 nm (violeta) en la paloma, hasta los 363-373 nm en muchas especies de passeriformes. La distribución de los conos simples y dobles en la retina estudiada en aves acuáticas y terrestres de diferentes órdenes parece seguir un patrón que se vincula con variables ecológicas – como la dieta y el hábitat– más que con la filogenia de estos grupos.

Los conos simples y el cono principal de los conos dobles contienen **gotitas de aceite** en los extremos distales de sus segmentos internos. Sus denominaciones en los conos dobles y en los conos simples UVS/VS, SWS, MWS y LWS son P (principal), A (accesoria), T (transparente), C (incolora), Y (amarilla) y R (roja), respectivamente. Las gotitas de aceite contienen lípidos

neutros en los que, con excepción del tipo T, se disuelven pigmentos carotenoides. Estas gotitas actúan como filtros cromáticos selectivos, eliminando algunas longitudes de ondas y estrechando el espectro de absorción de los pigmentos visuales. Esto reduce la superposición de respuestas entre los pigmentos e incrementa el número de colores que un ave puede discriminar.

Estudios fisiológicos de alta complejidad junto a estudios conductuales complementarios han demostrado de manera concluyente que muchas aves perciben las radiaciones ultravioleta como colores diferentes del resto del espectro cromático, por lo que puede afirmarse en las aves la **visión tetracromática** vinculada a los conos simples. Se considera que los conos dobles participan en la percepción acromática de movimientos. Por otra parte, la detección de formas, movimiento y visión con poca luz es proporcionada por los fotorreceptores de los bastones. A diferencia de las retinas con predominio de conos de las aves diurnas, las aves nocturnas poseen retinas en las que predominan los bastones. El búho barrado (*Strix varia*) y el búho real (*Bubo virginianus*) tienen bastones, conos únicos y dobles con una relación de 35:1:3 y 30:1:2, respectivamente.

Los lectores interesados en ampliar la información sobre la visión de las aves encontrarán referencias bibliográficas actualizadas al final de este capítulo.

**Variaciones locales de la retina.** Algunas animales poseen regiones especializadas en la retina capaces de producir una agudeza visual mayor que en la retina por fuera de esas regiones. Tales regiones denominadas áreas centrales deben su agudeza elevada principalmente a una mayor densidad de fotorreceptores y células ganglionares. Una **fóvea** es una pequeña porción subespecializada en el centro de algunas de estas áreas en la que se enfocan las imágenes para aumentar la agudeza visual. Las fóveas se caracterizan por el predominio de los conos respecto de los bastones y por el adelgazamiento del espesor de la retina que se compone casi exclusivamente de fotorreceptores a los cuales llega la luz casi sin obstáculos. De acuerdo a estas

especializaciones de la retina, las aves pueden carecer de fovea o presentar una o dos foveas. Las aves que carecen de fovea solo poseen un área central, por ejemplo la mayoría de las aves domésticas como el pollo, la perdiz y la gallineta de Guinea. Las aves con una fovea pueden tener una fovea central (la mayoría de las aves) o bien una fovea situada en la región temporal de la retina (búhos, vencejos). Las aves con dos foveas presentan una fovea central principal, más profunda y con mayor densidad de fotorreceptores, y una fovea temporal secundaria (halcones, águilas, varios passeriformes). La fovea aviar podría funcionar como una ayuda en la navegación debido a que la luz reflejada en una pared de la depresión hacia la otra pared puede estimular respuestas de los fotorreceptores que difieren según el plano de la luz polarizada.

### **Medios de refracción**

Los **medios de refracción** del globo ocular son la **córnea**, el **humor acuoso**, el **crystalino** y el **cuerpo vítreo**.

**Córnea.** La córnea se describió en el apartado que trata la capa externa o fibrosa del globo ocular.

**Humor acuoso.** El **humor acuoso** ocupa los espacios entre la córnea y el iris y entre este último y el cristalino. Presenta una composición similar al líquido cefalorraquídeo junto al ácido ascórbico que, evitaría el daño fotoquímico por su capacidad de absorber radiación ultravioleta. El humor acuoso colabora con el mantenimiento de la presión intraocular y en la estabilidad mecánica de la forma del ojo.

**Cristalino.** El **cristalino** de las aves es un cuerpo flexible, transparente y avascular. Está situado entre las cámaras anterior y posterior del globo ocular donde es sostenido por el iris y las fibras zonulares que se extienden desde el cuerpo ciliar (Fig. 12.9). Su forma es biconvexa y en las especies diurnas la superficie anterior es más aplanada en comparación con las especies nocturnas y acuáticas. Sus principales componentes son la **cápsula**, el **epitelio subcapsular** y el **cuerpo**. La **cápsula** es relativamente delgada y consiste en

colágeno tipo IV que constituye la lámina basal del epitelio subcapsular. Este **epitelio subcapsular** se encuentra en la región anterior y está formado por una capa simple de células cúbicas. El **cuerpo** del cristalino comprende la mayor parte de esta estructura y está compuesto por fibras cristalinas, estructuras que se originan por diferenciación de las células del margen ecuatorial del epitelio subcapsular. Las fibras cristalinas son estructuras alargadas, finas y aplanadas que se orientan paralelas al eje mayor del ojo. En un corte mediosagital se puede apreciar que las fibras cristalinas se disponen en capas concéntricas en las que las fibras que se diferencian más tempranamente quedan situadas en el interior del cuerpo en tanto que las fibras diferenciadas con posterioridad se sitúan cerca de la superficie. Como resultado de la diferenciación las fibras carecen de núcleo y de organelas y acumulan proteínas solubles denominadas cristalinas. En las aves se han identificado diferentes proteínas de la familia de las cristalinas; ellas son:  $\beta$ ,  $\delta$  (50% del peso total del cristalino en las aves adultas),  $\epsilon$  (en el pato y el colibrí) y  $\tau$ . El cristalino contiene además otras proteínas solubles responsables de la biosíntesis de macromoléculas, la proteólisis y la glicólisis. Como característica particular de las aves, el cristalino presenta una **almohadilla anular** que rodea al cuerpo; consiste en grandes fibras cristalinas dispuestas de manera radial con sus núcleos desplazados hacia la periferia. La almohadilla anular está separada del cuerpo por un espacio lleno de fluido, denominada **cámara del cristalino** que representa un resto de la cavidad embrionaria del mismo. Esta disposición anatómica puede ser un mecanismo hidrostático para transmitir presión desde el músculo ciliar al cuerpo del cristalino para facilitar la acomodación.

**Cuerpo vítreo.** El **cuerpo vítreo** se ubica en la cámara posterior del globo ocular, entre el cristalino y la retina (Fig. 12.9); en su interior se encuentra el pecten, una proyección vascular desde el disco óptico que fue descrita en relación a la capa interna del globo ocular. El cuerpo vítreo está rodeado por una membrana vítrea periférica que limita la cavidad cuyo contenido en el pollo muestra dos estados físicos diferentes. Una porción con consistencia de gel que ocupa la mayor parte del cuerpo vítreo y una porción líquida se localiza en

la región más posterior. El componente químico mayoritario del cuerpo vítreo es el agua; otras sustancias presentes son colágeno, glicosaminoglicanos (ácido hialurónico), hexosaminas y ácido ascórbico; esta última sustancia evitaría el daño fotoquímico por su capacidad de absorber radiación ultravioleta.

## **Anexos del ojo**

Los anexos del ojo de las aves incluyen la **conjuntiva**, los **párpados**, los **músculos de la órbita**, las **glándulas lagrimales** y las **glándulas de Harder**.

**Conjuntiva.** Es una delgada membrana mucosa que recubre la superficie posterior de los párpados, denominada conjuntiva palpebral, y la cara anterior del globo ocular, la conjuntiva ocular. El espacio entre la conjuntiva y los párpados es el saco conjuntival. La conjuntiva está formada por un epitelio y una lámina propia. El epitelio varía de plano estratificado no queratinizado en el borde libre palpebral a cilíndrico estratificado a nivel de la conjuntiva ocular; estos epitelios presentan además células caliciformes. La lámina propia es de tejido conectivo laxo y contiene abundantes linfocitos y macrófagos; en profundidad se continúa en una capa de tejido conectivo más denso. En la conjuntiva se encuentra además tejido linfático asociado con zonas B y T dependientes que produce citoquinas e inmunoglobulina A.

**Párpados.** En las aves cubren la superficie externa del globo ocular y comprenden los párpados superior e inferior y el tercer párpado o membrana nictitante. A diferencia de los párpados de los mamíferos, los párpados inferior y superior carecen de glándulas tarsales, sebáceas y sudoríparas. La epidermis de los párpados es delgada y puede carecer de plumas o estar provista en su borde libre de pequeñas filoplumas con un estandarte reducido que reemplazan a las pestañas. Los folículos plumosos suelen asociarse a corpúsculos de Herbst.

El desarrollo de los párpados inferior y superior es desigual: el **párpado inferior** es de mayor tamaño, más delgado y contiene un tarso, placa

fibroelástica de sostén, mientras que el **párpado superior** es corto, grueso y muy poco móvil. El **tercer párpado** o **membrana nictitante** está muy bien desarrollado en las aves, es muy móvil y al desplegarse cubre la totalidad de la superficie palpebral del globo ocular (Fig. 12.20). Es un repliegue fino y elástico de la conjuntiva que carece de soporte cartilaginoso y está situado en la región dorsomedial del globo ocular. Esta membrana puede ser transparente, translúcida o blanca opaca y presentar un borde libre pigmentado.



**Figura 12.20.** En las fotografías se observa el tercer párpado (membrana nictitante) en relación con el ángulo temporal del ojo de un búho (izquierda) y de un cuco quejumbroso (derecha).

El tercer párpado está provisto de un aparato muscular especial de fibras musculares lisas, el músculo piramidal. Sus fibras al contraerse despliegan la membrana nictitante desde el ángulo nasal del ojo para limpiar y proteger la córnea. La relajación de estas fibras permite que el tercer párpado se reintroduzca en el ángulo nasal.

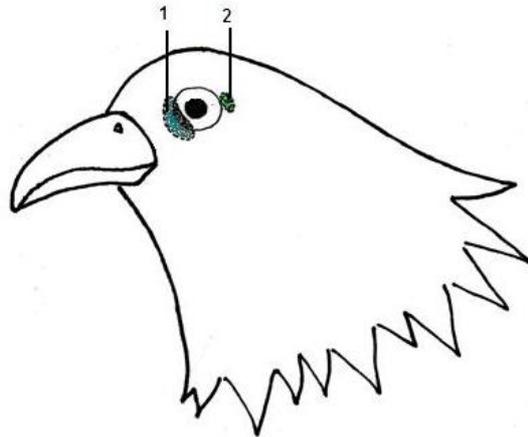
Una organización particular del tercer párpado se ha estudiado en los halcones, rapaces conocidas por sus vuelos en picada para atrapar presas. La membrana nictitante de estas aves posee una banda de tejido cartilaginoso en el borde de avance, denominado pliegue marginal que, con cada parpadeo, barre la película de lágrimas y las partículas extrañas hacia las puncta, las aperturas del aparato lagrimal.

El movimiento del tercer párpado es muy rápido, excepto en los búhos y contribuye, además de humectar a la córnea, a proteger el globo ocular durante

el vuelo y las inmersiones permitiendo una distribución uniforme de las lágrimas sobre la superficie ocular. La humectación del globo ocular proviene de las glándulas lagrimales que se tratan a continuación.

**Glándulas lagrimales.** Las aves presentan dos glándulas lagrimales de posición intraorbitaria; ellas son las glándulas lagrimales pequeñas y las glándulas lagrimales mayores, también denominadas glándula de Harder en honor a J. Harder quien las describiera por primera vez en 1694.

Las **glándulas lagrimales** pequeñas se localizan en el ángulo temporal de la cavidad orbitaria (Fig. 12.21).



**Figura 12.21.** Esquema de la ubicación topográfica de las glándulas lagrimales en las aves. Se señalan la glándula de Harder (1) y la glándula lagrimal (2).

El **estroma** de las glándulas lagrimales incluye una cápsula fina de tejido conectivo denso y delgadas trabéculas. Su **parénquima** comprende glándulas tubulares compuestas que producen una secreción mucosa. A diferencia de los mamíferos en los cuales las glándulas lagrimales poseen varios conductos, en las glándulas lagrimales de las aves existe un único conducto excretor que se abre en el saco conjuntival y lleva la secreción hacia la superficie del globo ocular. Este conducto está tapizado por un epitelio simple que varía de cúbico a cilíndrico y que contiene además células caliciformes dispersas.

La **glándula de Harder** se encuentra en la región ventromedial de la cavidad ocular. También se la denomina glándula del tercer párpado. Su **estroma** está formado por la **cápsula** y los **tabiques** que la dividen en lóbulos y lobulillos de

tamaño variable. La **cápsula** contiene tejido conectivo denso irregular junto a tejido adiposo, vasos sanguíneos, nervios y, en algunas aves, fibras musculares lisas. El **parénquima** está formado por glándulas compuestas. Se han descrito tres tipos de glándula. El tipo I corresponde a glándulas tubuloacinares compuestas y se encuentran en los falconiformes, columbiformes y psitaciformes. El tipo II corresponde a aquellas glándulas tubulares compuestas que se presentan en los pingüinos, pelícanos, cigüeñas, patos y gansos. El tipo III es una combinación de los tipos I y II y se encuentra en un grupo muy diverso de aves que incluye a las grullas, pájaros carpinteros, aves limnícolas –jacanas, playeros, paloma antártica- y los paserinos. Debido a que los grupos de aves terrestres no poseen glándulas de tipo II en tanto que los grupos de aves acuáticas pueden presentar glándulas de tipo II o de tipo III que contiene un componente tipo II, se ha sugerido que el tipo II de glándula podría estar relacionado con el hábito acuático.

El epitelio de estas glándulas es cilíndrico simple y sus células contienen vesículas de secreción. En el pavo se han identificado dos grupos de vesículas, un grupo en la región basal que contiene lípidos y otro situado en la región apical cuyo contenido es fibrilar y probablemente mucoide. Por dentro de la lámina basal que rodea a las células glandulares se ha identificado la presencia de células mioepiteliales. El tejido conectivo intersticial es laxo y contiene agregados de células inmunitarias.

El sistema de conductos incluye un conducto excretor primario de posición central en la glándula, conductos secundarios amplios y conductos terciarios cortos. Todos ellos están revestidos por un epitelio simple cuyas células varían de cúbicas a cilíndricas; entre ellas se encuentran células caliciformes. El conducto excretor primario lleva la secreción hasta la superficie bulbar de la membrana nictitante. La secreción de esta glándula es principalmente de tipo mucosa pero puede contener lípidos en algunas aves.

El tejido linfático de esta glándula se encuentra en varias localizaciones. El epitelio del conducto excretor presenta células plasmáticas localizadas por debajo del epitelio del conducto excretor y, en el pato también se encuentran también en posición intraepitelial. El conducto excretor contiene regiones FAE

(véase capítulo 4, tejido linfático y sistema inmunitario). De acuerdo a la región de la glándula, pueden encontrarse linfocitos T, macrófagos, centros germinativos con linfocitos B como también acúmulos de linfocitos B y células plasmáticas. Las células plasmáticas secretan diferentes clases de inmunoglobulinas (Y, A y M) que se incorporan a la secreción de la glándula. En la mayoría de los vertebrados terrestres la glándula de Harder secreta fluidos que lubrican la membrana nictitante y protegen la córnea. En las aves, la gran cantidad de células inmunitarias que contiene, hace que a la función anterior se sume su participación en la respuesta inmunitaria local.

## Sentido de la audición

### **Características generales de la audición de las aves**

Las investigaciones han mostrado que las aves detectan sonidos en un rango con un límite superior entre los 10-20 kHz (incluso mayor en algunos búhos) y un límite inferior entre los 50-300 Hz. Esta es una recepción muy similar a la que posee el oído humano. En los búhos y las lechuzas se incrementa este rango porque estas aves dependen de una ancha banda de sonidos para detectar a sus presas. Por otra parte, existen pruebas realizadas en las palomas domésticas que han mostrado que poseen una sensibilidad adicional en la franja de los infrasonidos.

La vía auditiva de las aves y de los mamíferos posee grandes similitudes morfológicas y fisiológicas que sugieren una evolución paralela para codificar las vibraciones y movimientos del aire en ambientes terrestres. Anatómicamente el oído de las aves es muy similar al de los mamíferos y consta de tres partes: **oído externo**, **oído medio** y **oído interno** (Fig. 12.22).



**Figura 12.22.** Sobre a fotografía de la cabeza de la lechuza se realizó un esquema que muestra la proyección aproximada del oído externo (1), del oído medio (2) y del oído interno (3).

### **Oído externo**

El **oído externo** recibe las ondas de sonido transmitidas por el aire y las conduce hasta la membrana timpánica.

En las aves, el oído externo carece del pabellón auricular y presenta un **conducto auditivo externo** poco desarrollado. Este conducto está revestido por una piel fina y floja que contiene glándulas ceruminosas. Se abre en la superficie de la cabeza a través del meato auditivo externo que se encuentra rodeado por un disco auricular (Fig. 12. 23). La piel del disco auricular contiene folículos plumosos, glándulas tubulares ceruminosas y sebáceas. Pueden encontrarse plumas especializadas que están adaptadas para minimizar las turbulencias en el vuelo pero no obstruyen la transmisión del sonido. En las aves acuáticas existe un repliegue de piel que se cierra cuando se sumergen para evitar daños al oído por la presión del agua.



**Figura 12.23.** La fotografía muestra el meato auditivo externo (1) de una gallina.

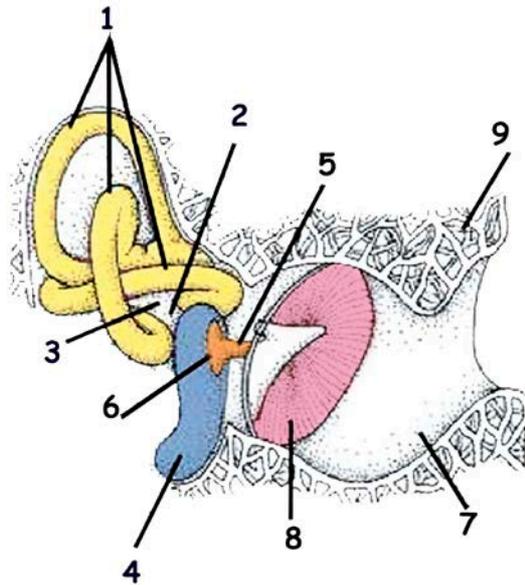
### **Oído medio**

El **oído medio** transmite los movimientos de la membrana timpánica al oído interno a través de un huesecillo, la columela.

Los componentes del oído medio incluyen a la **cavidad timpánica**, la **columela** y la **membrana timpánica**. La **cavidad timpánica** es irregular y está relacionada con los espacios de los huesos neumáticos del cráneo. Se comunica con la cavidad bucofaríngea por las trompas auditivas. La cavidad timpánica está revestida por un epitelio plano simple que descansa sobre una delgada capa conectiva, firmemente adherida al periostio. La cavidad timpánica de las aves contiene un único huesecillo, la columela, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos que poseen tres huesecillos (martillo, yunque y estribo).

La **columela** consiste en dos segmentos: la extracolumela y la columela propiamente dicha. La extracolumela está formada por tejido cartilaginoso hialino que puede osificarse; se fija mediante tres procesos a la membrana timpánica. La columela propiamente dicha es de naturaleza ósea y su estructura histológica es similar a la de un hueso largo. Se extiende hasta la pequeña ventana oval a la cual se une mediante una porción de forma cónica.

Este huesecillo conduce las vibraciones producidas por el sonido desde la membrana timpánica hacia la ventana oval (Fig. 12.24).

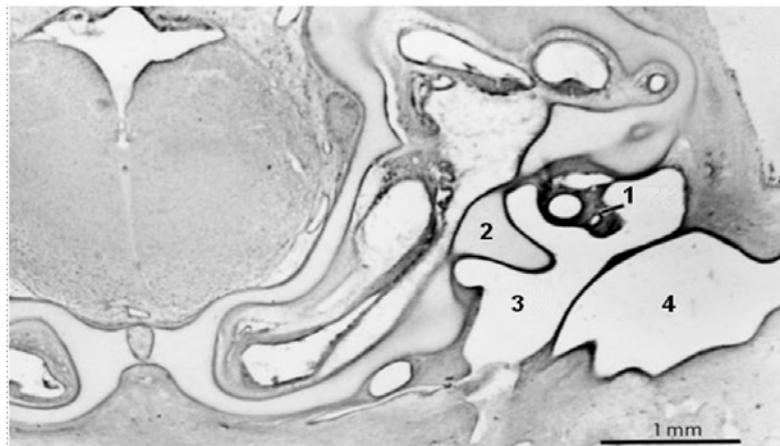


**Figura 12.24.** En el esquema se observan algunos componentes del oído de las aves. Los canales semicirculares (1), el sáculo (2), el utrículo (3), y la cóclea (4) forman parte del oído interno. En el oído medio se pueden distinguir la columela (5) y la ventana oval (6) mientras que hacia la derecha del esquema se encuentra el oído externo con su conducto auditivo externo (7) y la membrana del tímpano (8). Los huesos del cráneo (9) rodean las diferentes partes del oído.

La **membrana timpánica** tiene forma oval en la mayoría de las aves estudiadas y su estructura histológica es similar a la descrita en los mamíferos. Consta de tres capas de las cuales la capa intermedia está formada por tejido conectivo fibroso. La capa externa corresponde a un epitelio estratificado plano queratinizado. La capa interna consiste en un epitelio plano simple que se continúa con el revestimiento de la cavidad timpánica. La membrana timpánica se fija directamente en los huesos del cráneo que la rodean.

La cavidad timpánica posee una placa sensorial denominada **órgano paratimpánico**. Se localiza en la pared medial, por arriba de las trompas auditivas (Fig. 12.25). El órgano paratimpánico es una vesícula con forma de barril, llena de fluido mucoso que, en su pared medial, contiene un epitelio pseudoestratificado cubierto por una cúpula gelatinosa (Fig. 12.26). En este epitelio se han identificado dos tipos celulares: células de sostén y células sensoriales. Las células de sostén son células cilíndricas y angostas; se

extienden desde la lámina basal hasta la superficie libre. Estas células encuentran unidas entre sí por numerosas uniones gap. Algunos autores consideran que las células de sostén contribuyen a la producción del fluido que contiene este órgano. Las células sensoriales por su ultraestructura son similares a las células de la línea lateral de los peces y se denominan células ciliadas de tipo II. Estas células ciliadas tienen forma de vasija y presentan en su superficie apical unas 40-100 estereocilias y un quinocilio dirigidos hacia la cavidad del órgano. Las células ciliadas reciben inervación aferente y eferente mediante fibras nerviosas mielínicas y amielínicas. Una descripción detallada de las células ciliadas puede consultarse en el apartado sobre los conductos semicirculares (véase más adelante).



**Figura 12.25.** Localización del órgano paratimpánico (1) en el oído medio de un embrión de pollo. Se señalan la columela (2), la cavidad timpánica (3) y el conducto auditivo interno (4)

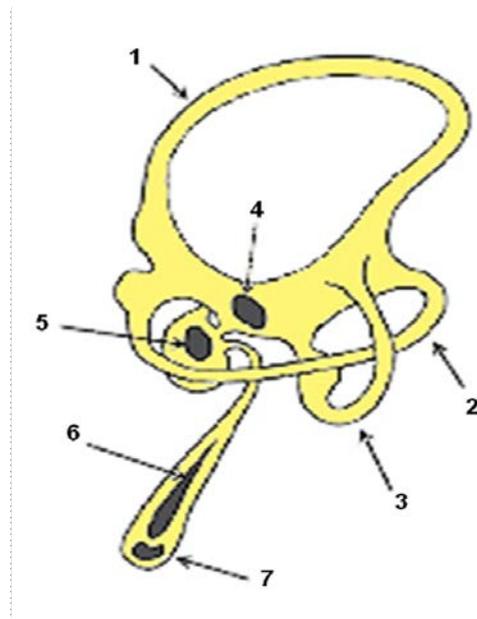


**Figura 12.26.** Sección transversal del órgano paratimpánico del pollo. Se observan las células ciliadas con marcación positiva para anticuerpos anti-GABA.

Entre los vertebrados estudiados, un órgano paratimpánico presumiblemente funcional se ha encontrado en estados post-embrionarios solo en juveniles de aligatores, una especie de murciélago y en las aves. Entre aquellas aves en las cuales se ha estudiado se encuentran especies no voladoras como los pingüinos y también otras que son hábiles voladoras; entre ellas el cernícalo común *Falco tinnunculus* y el vencejo *Cypselus apus* en las cuales se ha registrado su mayor tamaño. Está ausente en algunas aves como los búhos y periquitos. Se considera que el órgano paratimpánico es el responsable de transmitir información barométrica y/o altimétrica al cerebro aviar. Sin embargo, hasta el momento, las escasas investigaciones realizadas sobre tales funciones no han resultado concluyentes.

### **Oído interno**

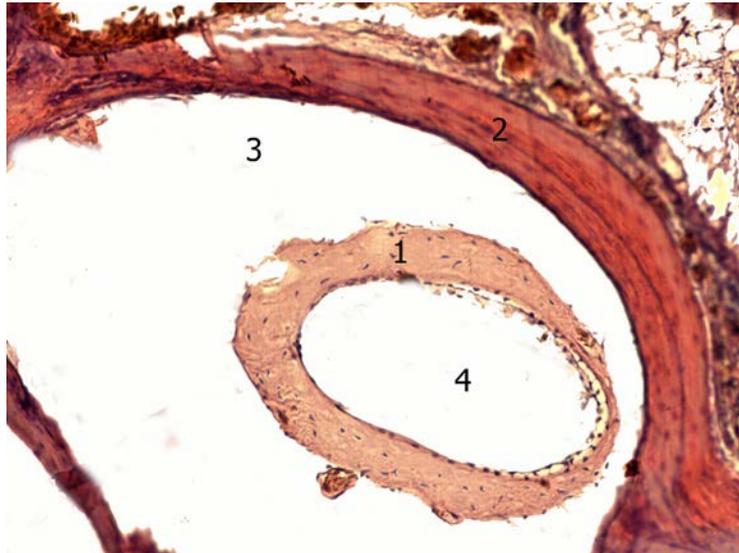
El oído interno contiene varios parches sensoriales relacionados con la audición y el equilibrio. Está alojado dentro de un laberinto óseo que contiene un **laberinto membranoso** (Fig. 12.24), entre ambos se alberga la **perilinf**a, un líquido semejante al líquido cefalorraquídeo. Los componentes del laberinto óseo son los **canales semicirculares**, el **vestíbulo** y el **canal coclear**; estos se corresponden con los componentes del laberinto membranoso que comprenden los **conductos semicirculares**, el **sáculo** y el **utrículo** (contenidos en el vestíbulo) y el **conducto coclear** (Fig. 12.27). El laberinto óseo se comunica con el oído medio por las ventanas oval y redonda.



**Figura 12.27.** Representación esquemática de los componentes del laberinto membranoso en la paloma. Se destacan los conductos semicirculares anterior (1), lateral (2) y posterior (3), las máculas utricular (4) y sacular (5), la papila basilar (6) y la mácula de la lagena (7).

El laberinto membranoso contiene **endolinfa**, un líquido de composición similar al líquido intracelular en cuanto a su contenido iónico, es rico en  $K^+$  y posee una baja concentración de  $Na^+$ . El origen de la endolinfa no ha sido aclarado; varios autores coinciden que parte de él se produce en células especializadas y vasos sanguíneos del tegmento vascular del conducto coclear (véase más adelante).

Los **conductos semicirculares** son tres (anterior, lateral y posterior); se originan y terminan en el utrículo. Poseen una pared delgada compuesta por un mesotelio que apoya sobre una lámina conjuntiva (Fig. 12.28). Generalmente se encuentran ubicados en posición excéntrica dentro del canal semicircular.

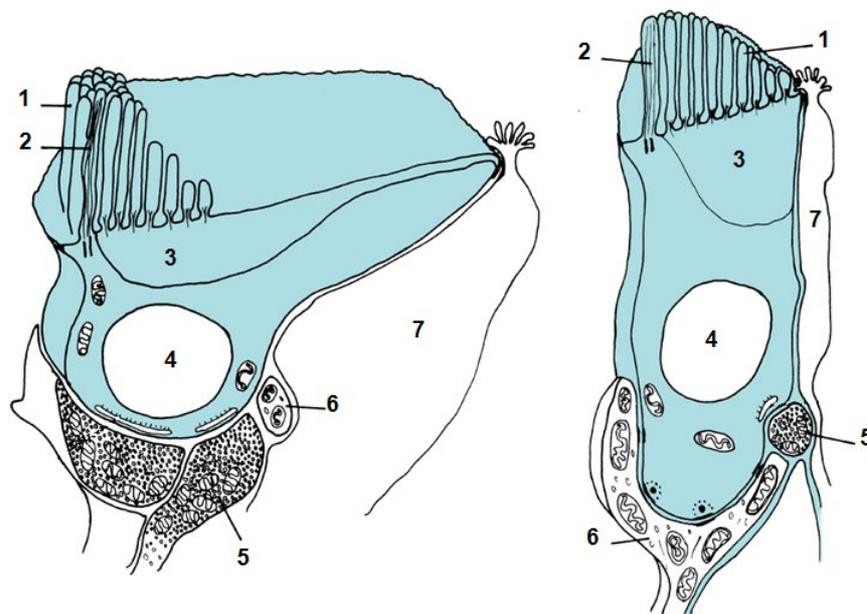


**Figura 12.28.** Sección del oído interno de la paloma. Coloración H-E. 200x. Se observa el conducto semicircular (1) contenido dentro del canal semicircular (2). Se señalan además el espacio perilinfático (3) entre el conducto semicircular y el canal semicircular y la luz del conducto semicircular (4) revestida por un epitelio plano simple.

En uno de sus extremos, los conductos semicirculares presentan una dilatación denominada **ampolla**. En la ampolla se encuentra una estructura sensorial denominada **cresta ampular** formada por células epiteliales cubiertas por una cúpula gelatinosa de proteínas y polisacáridos. El epitelio descansa sobre una capa de tejido conectivo laxo.

El epitelio de las crestas ampulares es de tipo pseudoestratificado en el cual las células de sostén se intercalan irregularmente con las células ciliadas. Las células ciliadas son los receptores sensoriales y de ellas se reconocen dos tipos, denominados **células ciliadas tipo I** y **tipo II**. Estos dos tipos celulares no apoyan sobre la lámina basal. Las **células ciliadas de tipo I** (Fig. 12. 29) tienen forma de pera, con su parte apical formando un cuello más angosto y una base redondeada más ancha que contiene al núcleo esférico. Su superficie apical orientada hacia la endolinfa está cubierta por numerosas y largas estereocilias cuya longitud aumenta gradualmente hacia el único quincilio que presentan estas células en uno de sus lados. Las estereocilias son más angostas en la base, contienen en su interior un haz de filamentos de actina que se continúa en la porción apical de la célula en una densa red terminal denominada placa cuticular. El quincilio es el pelo sensorial de mayor longitud;

tiene una estructura interna similar a una cilia (9 pares de microtúbulos periféricos y un par central) y está unida a un cuerpo basal. El citoplasma de las células ciliadas de tipo I contiene abundantes mitocondrias y un complejo de Golgi supranuclear bien desarrollado. Estas células están rodeadas en su totalidad por una fibra nerviosa que adopta la forma de cáliz y con la cual forman varios contactos sinápticos. Los cálices pueden rodear a más de una célula ciliada.

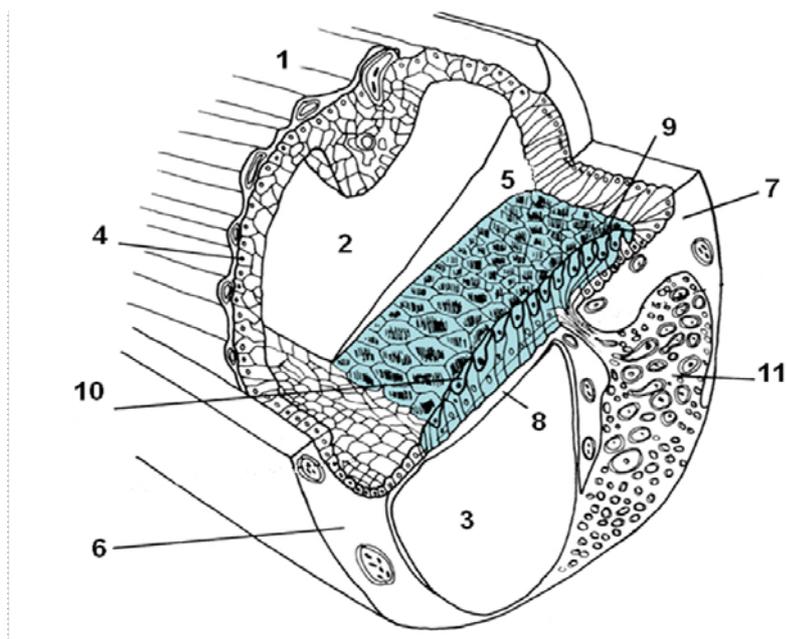


**Figura 12.29.** Representación esquemática de las células ciliadas de tipo I (izquierda) y de tipo II (derecha). Se señalan los estereocilios (1), el quincilio (2), la placa cuticular (3), el núcleo (4), las terminaciones nerviosas eferentes (5) y aferentes (6) y las células de sostén (7).

Las **células ciliadas de tipo II** (Fig. 12. 29) poseen una forma cilíndrica más regular que las células de tipo I. Sus núcleos son esféricos y están situados a distinta altura pero, en general, están más cerca de la superficie libre que los núcleos de las células tipo I. Los detalles citológicos son similares en los dos tipos celulares y las células ciliadas de tipo II se diferencian fundamentalmente de las de tipo I por su distinta inervación. Las células ciliadas de tipo II están en contacto con terminales nerviosas solo por su parte basal pero cada célula es inervada por numerosas terminales.

Las **células de sostén** son de tipo cilíndrico y se extienden desde la lámina basal hasta la superficie libre del epitelio. Presentan escasas microvellosidades en su superficie apical, núcleos esféricos u ovoides y extensas uniones ocluyentes entre sí y con las células ciliadas. La función de las células de sostén se ha relacionado con el soporte mecánico y nutricional de las células ciliadas y además se ha sugerido que participarían en el metabolismo de la endolinfa.

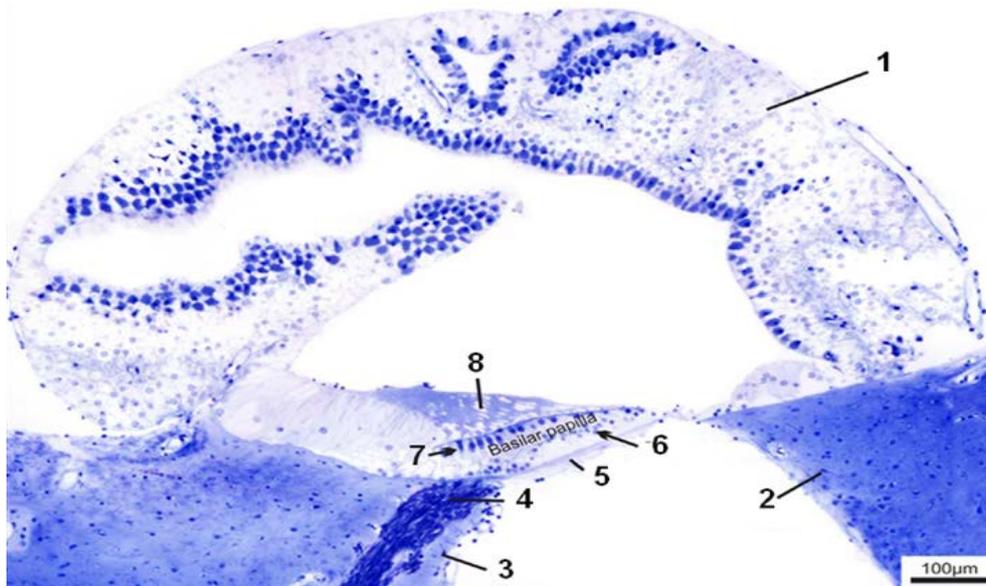
El **canal coclear** de las aves difiere del caracol (o cóclea) de los mamíferos en que es más corto y no está enrollado sino ligeramente curvado en su extremo. Su longitud oscila entre 3 mm, en las aves de canto, a 12 mm, en los búhos; contiene entre 3.000 y 17000 células sensoriales. Desde las paredes óseas se proyecta lateralmente un marco de cartílago que se extiende hacia la región media donde se localiza la membrana basilar; de esta forma el canal coclear queda dividido en tres sectores denominados escala vestibular, escala media o conducto coclear y escala timpánica (Fig. 12. 30). De estos compartimientos el conducto coclear contiene endolinfa y los dos restantes, perilinfa.



**Figura 12.30.** Sección esquemática del conducto coclear. Se señalan la escala vestibular (1), la escala media o conducto coclear (2), la escala timpánica (3), el tegmento vasculoso (4) y la membrana tectoria (5). El marco cartilaginoso, con sus sectores abneural (6) y neural (7) se continúan con la membrana basilar (8) donde apoya la papila basilar, destacada en color celeste, y que contiene las células ciliadas altas (9) y las células ciliadas bajas (10). Se observa además el ganglio coclear (11).

El **conducto coclear** es la continuación del laberinto membranoso; está separado de las escalas vestibular y timpánica por dos membranas denominadas tegmento vasculoso y membrana basilar, respectivamente. En su interior se aloja el órgano auditivo de las aves y cuenta, en su extremo distal, con una dilatación en forma de saco denominado lagena (Fig. 12.27), que contiene una mácula con células ciliadas de tipo I y II.

El **tegmento vasculoso** es una membrana plegada que protruye en la luz del conducto coclear (Fig. 12.30 y 12.31). Consiste en una base de tejido conectivo laxo que contiene una densa red de capilares sanguíneos y que está revestido por un epitelio.



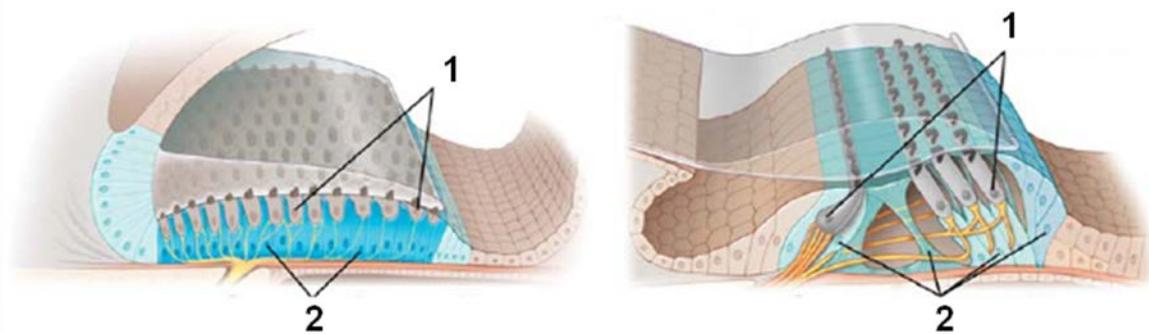
**Figura 12.31.** Corte transversal del conducto coclear. Microscopio electrónico de transmisión. Se señalan las principales estructuras: tegmento vasculoso (1), borde abneural (2), borde neural (3), fibras nerviosas (4), membrana basilar (5), células de sostén (6), células ciliadas (7) y membrana tectoria (8).

El epitelio del tegmento vasculoso muestra una característica particular: está altamente vascularizado. En se diferencian dos tipos de células: células oscuras y células claras. Las células oscuras tienen forma de matraz y poseen abundantes mitocondrias, interdigitaciones basolaterales de su membrana y microvellosidades apicales. Las células claras, en cambio, generalmente carecen de microvellosidades y se disponen rodeando a las células oscuras. Los capilares son de tipo continuo, presentan unas pocas vesículas endocíticas

y ocasionalmente se asocian con pericitos. Estos capilares intraepiteliales se localizan en el interior del epitelio o a lo largo de su borde con la rampa vestibular. El tegmento vasculoso ocupa la misma posición que la membrana vestibular (o de Reissner) de los mamíferos y es probablemente homólogo de la estría vascular de los mamíferos. De acuerdo a las especializaciones epiteliales descritas se considera que secreta endolinfa.

La **membrana basilar** está compuesta por varias capas de tejido. La porción central corresponde a dos capas de tejido conectivo denso en las cuales las fibras se orientan de manera transversal. La superficie orientada hacia la escala timpánica está separada de las capas anteriores por un estrato de tejido conectivo laxo y está revestido por una capa de células epiteliales cúbicas. La membrana basilar está separada del epitelio sensorial de la papila basilar por su lámina basal.

La **papila basilar** de las aves consiste en células de sostén y células ciliadas sensoriales y se corresponde con el órgano de Corti de los mamíferos (Fig. 12.31 y 12.32).



**Figura 12.32.** Dibujo esquemático de la papila basilar de las aves (izquierda) y del órgano de Corti de los mamíferos (derecha). En ambos esquemas se señalan las células ciliadas (1) y las células de sostén (2).

La papila basilar es un parche epitelial de varios milímetros de largo, con un ancho de 50-60 células. Contiene **células de sostén** y **células ciliadas**. Las **células de sostén** no son sustancialmente diferentes de aquellas células localizadas en otras porciones del laberinto membranoso descritas anteriormente. Son cilíndricas, se extienden hasta la superficie del epitelio y alteran entre las células ciliadas. Su apariencia es homogénea y no muestran

especializaciones citomorfológicas. Se han descrito, además de las células de sostén, dos tipos celulares adicionales: las **células hialinas** y las **células del borde**. Las **células hialinas** se localizan en el borde inferior de la papila basilar y deben su nombre a su apariencia translúcida al microscopio óptico. Son células altamente especializadas que contienen abundantes haces de filamentos de actina en la mitad basal de su citoplasma. Se relacionan con otras células hialinas mediante uniones gap y reciben terminaciones nerviosas eferentes. Las **células del borde** se disponen en varias capas y separan a las células hialinas de las células de sostén y células ciliadas. Sobre su superficie se encuentran terminaciones nerviosas especializadas como también uniones gap que las relacionan entre sí y con las células hialinas y las células de soporte. El papel de las células hialinas y las células del borde en la regeneración de la papila basilar no ha sido esclarecido.

Las células ciliadas de las aves son dos tipos, denominados **células ciliadas altas** y **células ciliadas bajas**. Un tipo de célula ciliada intermedia en tamaño y posición se ha descrito en algunas especies de aves. Las **células ciliadas altas** son más altas que anchas y se encuentran en el borde superior (neural, cerca del ganglio coclear) del epitelio. Las **células ciliadas bajas** en cambio, son más anchas que altas y se localizan hacia el borde inferior (abneural) del epitelio; entre estos sectores existen células ciliadas que muestran una transición gradual en su tamaño y forma. Ambos tipos celulares presentan en la región apical un área cuticular densa de la cual emergen un gran número de estereocilias y un único quiniocilio. Los manojos de estereocilias de cada célula se encuentran asociadas entre sí por conexiones de material extracelular. Las estereocilias están en contacto con la membrana tectoria. Los núcleos de las células ciliadas altas y bajas son ovoides.

Las células ciliadas reciben inervación aferente y eferente. Las células ciliadas altas reciben principalmente fibras aferentes en tanto que las células ciliadas bajas son invadidas solo por fibras eferentes. Una característica particular de las células ciliadas aviares es su capacidad de proliferar luego de sufrir daños por drogas ototóxicas o por trauma acústico. Esta capacidad regenerativa aviar no disminuye con la edad o tras sucesivas lesiones. En los mamíferos, por el

contrario, el órgano de Corti no reemplaza las células dañadas. La presencia de una población de células madre en la papila basilar ha hecho que estas células aviares se constituyan en modelos para estudiar las rutas de señalización que podrían utilizarse para recuperar las células sensoriales auditivas en los mamíferos.

La **membrana tectoria** (Fig. 12.31) cubre la superficie apical de las células ciliadas. Es una gruesa matriz extracelular densa, de apariencia fibrogranular. Las fibrillas están densamente empaquetadas y embebidas en una sustancia amorfa. Entre los componentes de esta membrana se han identificado dos proteínas no colágenas denominadas  $\alpha$ - y  $\beta$ -tectorinas. La parte inferior de la membrana tectoria tiene un aspecto semejante al de un panal de abejas en el cual protruyen las estereocilias de las células ciliadas.

### **Percepción del sonido en las aves**

La percepción del sonido en las aves es en muchos aspectos similar a la de los mamíferos. El oído externo conduce las ondas sonoras del medio ambiente que chocan contra la membrana timpánica y producen su vibración. La vibración de la membrana timpánica es transmitida al oído interno por la columela que empuja a la ventana oval.

La vibración de la ventana oval causa ondas de presión en los fluidos del oído interno finalmente producen el movimiento de la membrana basilar en la cual están localizadas las células ciliadas sensoriales (papila basilar). Los cambios de presión en la perilinfa y la endolinfa encerradas en el laberinto se reflejan en movimientos de la membrana que cubre la ventana redonda.

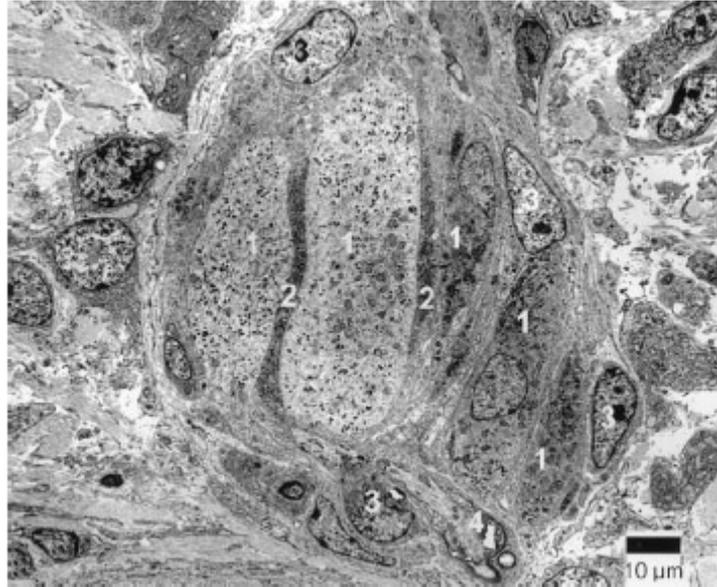
Al vibrar la membrana basilar, las células ciliadas se mueven contra la membrana tectoria, sus estereocilias se desplazan y se produce la distorsión de la zona apical de las células ciliadas. Las conexiones entre las estereocilias abrirían canales iónicos mecanosensitivos que producirán la despolarización de las células ciliadas. La liberación de neurotransmisores por las células ciliadas

hacia las fibras nerviosas genera impulsos nerviosos que viajan al cerebro y estimulan los centros auditivos (Fig. 12.1).

## Sentido del tacto

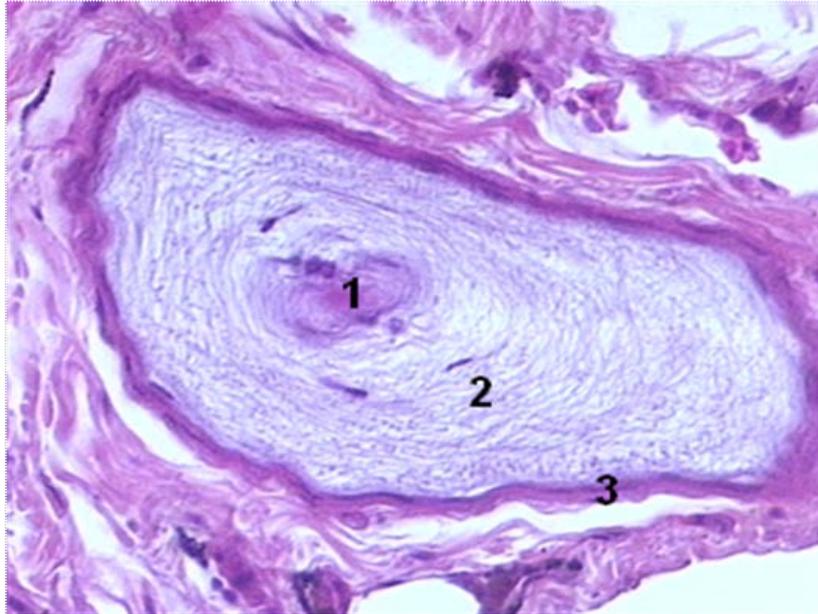
Es interesante señalar que las aves carecen de terminaciones nerviosas en la epidermis. Los **mecanorreceptores** de las aves sensibles a la presión y la vibración incluyen a las **células de Merkel**, los **corpúsculos de Grandry** y los **corpúsculos de Herbst**.

Las **células de Merkel** en las aves se ubican en la dermis, cerca de la lámina basal, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos que presentan estas células en su epidermis. No obstante la diferente localización, las células de Merkel aviares tienen características estructurales y funcionales similares a las células de Merkel de los mamíferos. Son células grandes que se disponen paralelas a la lámina basal; en su ultraestructura además de las organelas típicas como mitocondrias y ribosomas presentan gránulos osmiófilos característicos. Su citoplasma forma proyecciones digitiformes que realizan sinapsis con terminaciones nerviosas sensitivas aferentes. Estas características morfológicas se relacionan con su función como mecanorreceptores. En la piel del pico las células de Merkel suelen agruparse en grandes cantidades. En algunas aves acuáticas como los patos y los gansos las células de Merkel forman terminaciones especializadas denominadas **corpúsculos de Grandry** (Fig. 12.33), donde se estas células se encuentran agrandadas y están rodeadas por vainas producidas por las células de Schwann. En otras aves suelen formar pequeñas agrupaciones en contacto con una terminación nerviosa y células de Schwann sin llegar a formar verdaderos corpúsculos.



**Figura 12.33.** Micrografía electrónica de un corpúsculo de Grandry. El corpúsculo contiene células de Grandry (1) terminales nerviosas (2) y está rodeado por capas laminares de células gliales (3). Un único axón (4) llega a este corpúsculo.

Los **corpúsculos de Herbst** aparecen distribuidos uniformemente en toda la dermis y suelen estar asociados a los folículos plumosos. Son especialmente abundantes en las comisuras del pico y en las plumas táctiles del pico (cerdas) donde cumplen una importante función para detectar los alimentos. También se los encuentra en los dedos de las patas y la lengua de algunas aves. Estos corpúsculos son similares a los corpúsculos de Pacini de los mamíferos si bien contienen un menor número de núcleos en su interior. Están compuestos por un axón amielínico aplanado, de posición central, que es rodeado por un bulbo central formado por células de Schwann aplanadas y dispuestas de manera concéntrica (Fig. 12.34). La membrana de las células de Schwann adyacentes al axón forma una compleja red de lamelas que contacta con prolongaciones digitiformes emitidas por el axón. Por fuera del bulbo interno, se encuentra el espacio capsular que contiene escasas células endoneurales y láminas concéntricas de fibras colágenas que separadas por un líquido similar a la linfa;. Externamente, una vaina de tejido conectivo denso perineural forma la cápsula externa que separa a los corpúsculos de los tejidos de la dermis.



**Figura 12.34.** Corpúsculo de Herbst del pico de un pato. Coloración H-E. 40x. Se diferencian el bulbo interno (1), el espacio capsular (2) y la cápsula externa (3).

El sentido del tacto junto con el sentido de la vista son los más importantes para la selección del alimento. Los corpúsculos táctiles se ubican en zonas relacionadas con la toma y prensión del alimento como son la punta y los bordes del pico, la lengua, la cavidad bucofaríngea, el paladar duro; transmiten percepciones relativas al tamaño, forma, dureza y cualidades de las sustancias alimenticias. Puesto que la superficie corporal del ave está cubierta de plumas, la presencia de receptores táctiles en la piel es de poca utilidad. Sin embargo, existen células sensibles al tacto alrededor de la base de ciertas plumas. Estas células registran el ángulo que forma la pluma con el cuerpo, y probablemente informan al ave sobre la manera en que tiene dispuestas sus plumas.

#### **Recuadro 12. 2**

##### **El magnetismo terrestre y las aves: magnetorrecepción**

Numerosos estudios conductuales han aportado evidencia que muchos animales obtienen información geoposicional a partir de la percepción del campo magnético terrestre. Este campo magnético posee diferencias de

inclinación que varían desde el ecuador hasta los polos magnéticos y los cambios de este ángulo pueden utilizarse para obtener información sobre la latitud terrestre.

Se sospecha desde hace más de un siglo, que las aves migratorias utilizan un sistema de magnetorrecepción para orientarse en el extenso recorrido migratorio que realizan año tras año. Se ha postulado la existencia de receptores específicos de magnetismo en el pico, la retina y el oído interno de las aves.

Los acúmulos de hierro encontrados en el pico de las aves son sensibles al magnetismo. Estudios recientes han demostrado que el hierro se localiza en el interior de los macrófagos y no en células sensoriales. Por otro lado, la sección del nervio trigémino que transporta la sensibilidad de amplios sectores de la cara, que incluyen el pico, no altera la capacidad de volar y de orientarse correctamente en el espacio.

Otras investigaciones sugieren que la recepción del campo magnético es un proceso dependiente de la luz y esta información se percibe por cambios en la bioquímica de la retina. Experimentos conductuales realizados en palomas y aves migratorias apoyan esta teoría; por ejemplo, especies de passeriformes mostraron una orientación normal bajo luz monocromática dentro del espectro azul-verde, mientras que estaban desorientadas con la luz amarilla y roja. Otros datos de comportamiento indican una compleja relación entre la longitud de onda de la luz y la recepción magnética. Los criptocromos, ubicados en las neuronas fotorreceptoras de la retina, se han indicado como las estructuras responsables de esta señalización. Estas flavoproteínas de señalización para la luz azul y verde se encuentra en una amplia variedad de plantas y animales y se postula que en la retina emiten radicales libres por acción de ciertas longitudes de onda y esta reacción se sugiere como la responsable de la detección de las variaciones del campo magnético. Los registros extracelulares realizados en la raíz del nervio óptico y en el tectum óptico identificaron circuitos neuronales que respondieron a los cambios en el Norte magnético.

Por otro lado, un grupo de investigadores han identificado a un otolito particular del oído interno (lagena) como el principal magnetorreceptor en las aves. La

activación de este receptor impulsa la actividad de neuronas del núcleo vestibular caudal, del tálamo dorsal, de ciertas áreas del hipocampo y del hiperpalium. Los detallados estudios conductuales e histológicos realizados por estos autores han aportado evidencia contundente para afirmar que el sistema de navegación de las aves depende del oído interno y además, que dicho sistema posee un circuito de centros neurales encargados de procesar la información de variación del campo magnético terrestre.

## Bibliografía

Arechvo I, Zahnert T, Bornitz M, Neudert M, Lasurashvili N, Simkunaite-Rizgeliene R, Beleites T (2013) The ostrich middle ear for developing an ideal ossicular replacement prosthesis. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 270: 37-44.

Aris F, Pourlis AF (2013) Scanning Electron Microscopic Studies of the Pecten Oculi in the Quail (*Coturnix coturnix japonica*) *Anatomy Research International* Article ID 650601, 6 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/650601>.

Bacha WJ, Wood LM (1991) *Atlas color de Histología Veterinaria*. Intermédica. Buenos Aires.

Balazs EA, Laurent TC, Laurent UBG, DeRoche MH, Bunney DM (1959) Studies on the structure of the vitreous body: VIII. Comparative biochemistry. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 81: 464-479.

Bassnett S, Winzenburger PA (2003) Morphometric analysis of fiber cell growth in the developing chicken lens. *Experimental Eye Research* 76: 291-302.

Braekevelt CR (1984) Retinal pigment epithelial fine structure in the nighthawk (*Chordeiles minor*). *Ophthalmologica* 188: 222-231.

Burns RB, Maxwell MH (1979) The structure of the Harderian and lacrimal gland ducts of the turkey, fowl and duck. A light microscope study. *Journal of Anatomy* 128: 285-292.

- Corfield J, Kubke MF, Parsons S, Wild JM, Köppl C (2011) Evidence for an Auditory Fovea in the New Zealand Kiwi (*Apteryx mantelli*). PLoS ONE 6(8):e23771.
- De Stefano ME, Mugnaini E (1997a) Fine Structure of the Choroidal Coat of the Avian Eye Lymphatic Vessels. Investigative Ophthalmology & Visual Science. 38: 1241-1260.
- De Stefano ME, Mugnaini E (1997b) Fine structure of the choroidal coat of the avian eye. Vascularization, supporting tissue and innervations. Anatomy Embryology 195: 393–418.
- Dickman JD, Huss D, Lowe M (2004) Morphometry of otoconia in the utricle and saccule of developing Japanese quail. Hearing Research 188: 89-103.
- Estrada Flores E, Uribe Aranzábal MC (2002) Atlas de Histología de los Vertebrados. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Frisancho JC, Fritsma L, Raphael Y (1997) Presynaptic terminals in hyaline cells of normal and overstimulated chick inner ears. Journal of Neurocytology 26: 121-131.
- Getty R, Sisson S, Grossman JD (1990) Anatomía de los animales domésticos. Tomo II. Salvat. México.
- Giannessi F, Ruffoli R (1996) The ultrastructure of the sensory hairs of the paratympanic organ receptor cells in chicken. Anatomy and Embryology (Berl) 193: 569-575.
- Giannessi F, Ruffoli R, Giannessi F (2013) Giovanni Vitali: Discoverer of the paratympanic organ. Annals of Anatomy 195: 5-10.
- Gómez G, Celii A (2008) The peripheral olfactory system of the domestic chicken: physiology and development. Brain Research Bulletin 76: 208-216.
- Goodyear RJ, Richardson GP (2002) Extracellular matrices associated with the apical surfaces of sensory epithelia in the inner ear: Molecular and structural diversity. Journal of Neurobiology 53: 212–227.
- Grim M, Halata Z (2000) Developmental origin of avian Merkel cells. Anatomy and Embryology 202: 401-410.

Halata Z, Grim M, Bauman KI (2003) Friedrich Sigmund Merkel and His “Merkel Cell”, Morphology, Development, and Physiology: Review and New Results. *The Anatomical Record Part A* 271A:225-239.

Hart NS (2001a) The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* 20: 675-703.

Hart NS (2001b) Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 685-698.

Hart NS y Hunt DM (2007) Avian Visual Pigments: Characteristics, Spectral Tuning, and Evolution. *The American Naturalist* 169 (suppl): S7-S26.

Hodges RD (1974) *The histology of the fowl*. Academic Press. Londres.

Hofman R, Segenhout JM, Wit HP (2009) Three dimensional reconstruction of the pigeon inner ear. *Journal of Vestibular Research* 19: 21-26.

Illescas Landgrave A, Gómez Estrella S (1994) Estudio morfológico del oído interno de la paloma doméstica (*Columbia livia*). *Ciencia Veterinaria* 6: 309-346.

Jezler PC, Braga MBP, Perlmann E, Squarzoni R, Borella MI, Barros PSM, Milanelo L, Antunes A (2010) Histological analysis of eyeballs of the striped owl *Rhinoptynx clamator* en Méndez-Vilva A y Díaz J (eds) *Microscopy: Science, Technology, Applications and Education* Formatex:1047-1054.

Jin EH, Peng KM, Wang JX, Du AN, Tang L, Wei L, Wang Y, Li SH, Song H (2008) Study of the Morphology of the Olfactory Organ of African Ostrich Chick. *Anatomia Histologia Embryologia* 37: 161-165.

Jones MP, Pierce KE, Ward D (2007) Avian Vision: A Review of Form and Function with Special Consideration to Birds of Prey. *Journal of Exotic Pet Medicine* 16: 69-87.

Kandel ER, Jessel TM, Schwartz JH (1998) *Neurociencias y Conducta*. Ed. Prentice Hall. Madrid.

Kawamura S, Blow NS, Yokoyama S (1999) Genetic analyses of visual pigments of the pigeon (*Columba livia*). *Genetics* 153: 1839-1850.

Kondoh D, Nashimoto M, Kanayama S, Nakamuta N, Taniguchi K (2011) Ultrastructural and Histochemical Properties of the Olfactory System in the Japanese Jungle Crow, *Corvus macrorhynchos*. *Journal of Veterinary Medical Sciences* 73: 1007-1014.

- Köppl C (2011) Birds - same thing, but different? Convergent evolution in the avian and mammalian auditory systems provides informative comparative models. *Hearing Research* 273: 65-71.
- Kozlov KA (2001) Vertebrate Crystallins—from Proteins to Genes. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 265-282.
- Kram JA, Mantey S, Corbo JC (2010) Avian Cone Photoreceptors Tile the Retina as Five Independent, Self-Organizing Mosaics. *PLoS ONE* 5: e8992.
- Lucas A M, Stettenheim PR (1972) Avian anatomy. Integument. *Agriculture Handbook* 362, Publication of U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.
- McKeegan DEF (2002) Spontaneous and odour evoked activity in single avian olfactory bulb neurons. *Brain Research* 929: 48-58.
- Mobini B (2012) Histological and histochemical studies on the Harderian gland in native chickens. *Veterinari Medicina* 57: 404-409.
- Necker, R (2000) The avian ear and hearing en: Whittow GC (ed). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press. Londres. Pág. 21-38.
- Nicol JAC, Arnott HJ (1974) Tapeta lucida in the eyes of goatsuckers. *Proceedings of the Royal Society London B* 187: 349-352.
- Oláh I, Ververde M (2008) Structure of the Avian Lymphoid System en Davidson F, Kaspers B, Schat K (ed). *Avian immunology*. Academic Press. Londres. Pág: 13-50.
- Oliphant LW (1987) Pteridines and Purines as Major Pigments of the Avian Iris. *Pigment Cell Research* 1: 129-131.
- Oliveira CA, Telles LF, Oliveira AG, Kalapothakis E, Goncalves-Dornelas H, Mahecha GAB (2006) Expression of different classes of immunoglobulin in intraepithelial plasma cells of the Harderian gland of domestic ducks *Anas platyrhynchos*. *Veterinary Immunology and Immunopathology* 113: 257-266.
- Payne AP (1994) The harderian gland: a tercentennial review. *Journal of Anatomy* 185:1-49.
- Rojas LM, Ramirez Y, McNeil R, Mitchell M, Marin G (2004) Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes birds: the cave-living and nocturnal Oilbird, and the crepuscularly and nocturnally foraging Common Pauraque. *Brain, Behavior and Evolution* 64: 19-33.

- Ronaghi M, Nasr M, Heller S (2012) Concise review: Inner ear stem cells-an oxymoron, but why? *Stem Cells* 30: 69-74.
- Schwarze E (1981) *Compendio de Anatomía Veterinaria*. Tomo V. Anatomía de las aves. Acribia. Zaragoza.
- Vallejo ValdezateLÁ, Gil-Carcedo Sañudo E, Gil-Carcedo Sañudo MD, Pablos López M, Gil-Carcedo García LM (2007) Del oído medio de las aves (*Struthio camelus*). Datos para la fisiología de la transmisión en sistemas de un único osículo en la cadena. *Acta Otorrinolaringológica Española* 58: 246-251.
- Von Bartheld CS, Giannessi F (2011) The paratympenic organ: a barometer and altimeter in the middle ear of birds? *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 316: 402-408.
- Walls GL (1942) *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation*. The Cranbrook Institute of Science. Bloomfield Hills, Michigan.
- Wiltschko W, Wiltschko R (2002) Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften* 89:445-452.
- Zakir M, Wu LQ, Dickman JD (2012) Morphology and innervation of the vestibular lagena in pigeons. *Neuroscience* 209: 97-107.