

CAPÍTULO 23

Sistema sensorial

*Cecilia M. Krmpotic, Cleopatra Mara Loza, Renata Zarza,
Claudio G. Barbeito y Vania Parada*

Introducción

Los sentidos conectan a los animales con el mundo que los rodea. Los mamíferos poseemos cinco sentidos: visión, audición, tacto, gusto y olfato. Los tres primeros reciben señales físicas desde el medio ambiente y los dos restantes mensajes químicos. Los sentidos son mecanismos fisiológicos que permiten percibir lo que está alrededor, así como determinados estados internos del organismo. Para ello se necesitan **estructuras capaces de recibir** un estímulo y transformarlo en un impulso nervioso; **nervios** que transporten ese impulso hasta el sistema nervioso central y **áreas** de este último que procesan esta información. Por ejemplo, la visión requiere de un órgano, el ojo, que capta el estímulo y lo transforma en información capaz de ser interpretada por el sistema nervioso. El nervio óptico surge desde el globo ocular y transmite el estímulo hasta el área visual de la corteza cerebral. De la misma manera, la audición también requiere de un órgano receptor, el oído y del nervio auditivo que se origina desde su parte interna del mismo y también lleva el estímulo hasta una región distinta de la corteza cerebral.

El tacto, el gusto y el olfato poseen receptores que forman parte de órganos que tienen, además, otras funciones. Los receptores del tacto son cutáneos y se describen en el capítulo de sistema tegumentario; los corpúsculos gustativos se analizan con el sistema digestivo y la mucosa olfatoria con el sistema respiratorio. En este capítulo se incluyen el ojo y el oído, órganos especiales que son los responsables de la visión, y de la audición y el equilibrio, respectivamente.

Ojo

Todos los vertebrados tienen un par de ojos funcionales, excepto algunas especies de peces abisales, que habitan en ambientes marinos a grandes profundidades, con ausencia absoluta de luz, o bien en ambientes acuáticos de baja visibilidad (por ejemplo, las profundidades marinas). En algunas especies de vertebrados cavícolas (aquellos que construyen cuevas y viven en ellas casi permanentemente) se han reducido los ojos secundariamente. En el caso particular de los mamíferos, los ojos sufren una regresión extrema en el roedor *Spalax ehrenbergi*, en quien los rudimentos oculares se encuentran debajo de la piel y no pueden detectar la luz.

Los ojos permiten captar los estímulos lumínicos y transformarlos en un impulso nervioso que llega al cerebro donde se genera una impresión visual consciente. La posición de los ojos en la cabeza representa una compensación entre la amplitud del campo visual y la percepción de profundidad. En la visión monocular, los ojos se ubican lateralmente, el campo de visión total es extenso y los campos visuales no se superponen. La visión monocular permite ver una gran parte de su entorno y detectar posibles amenazas en la mayoría de las direcciones. La visión monocular estricta en la que los campos visuales de los dos ojos están completamente separados es poco frecuente, ocurre por ejemplo, en ballenas. El campo visual se superpone en animales con visión binocular, como la mayoría de los vertebrados, incluidos todos los mamíferos domésticos. Dentro del área de superposición, los dos campos visuales se fusionan en una sola imagen, posibilitando una visión estereoscópica, que permite percibir la profundidad y el relieve.

El ojo es un órgano sensorial complejo, que comprende al globo ocular y estructuras anexas o accesorias: la conjuntiva, los párpados, las pestañas, el nervio óptico, los músculos extrínsecos al ojo, el tejido conectivo de la órbita y el aparato lagrimal.

La pared del **globo ocular** está compuesta por **tres túnicas** concéntricas (**Fig. 1**). La más externa es la túnica **fibrosa** que comprende la esclerótica o esclera (blanca y opaca), la córnea (transparente) y el limbo esclerocorneal que constituye el límite entre ambas regiones. La túnica media denominada **vascular** o úvea incluye a la coroides, el cuerpo ciliar y el iris (los epitelios de estos dos últimos en realidad corresponden a la túnica interna). La más interna es la túnica **nerviosa** o retina que comprende el epitelio pigmentario, la retina nerviosa (que en conjunto forman la porción sensorial de la retina) y los epitelios del cuerpo ciliar y el iris (que constituyen la porción ciega de la retina) Además, el globo ocular posee una lente, el **crystalino**.

En el interior del globo ocular se encuentran distintos compartimientos o cámaras. La **cámara anterior** se encuentra entre la córnea y el iris, esta cámara contiene un líquido: el **humor acuoso**. La **cámara posterior** se encuentra entre la superficie posterior del iris y la superficie anterior del cristalino y también contiene humor acuoso (**Fig. 1**). El espacio que existe entre la superficie posterior del cristalino y la retina nerviosa es la **cámara vítrea** que está ocupada por una masa transparente y gelatinosa que se denomina **cuerpo vítreo** (**Fig. 1**). La córnea, el humor acuoso, el cristalino y el cuerpo vítreo constituyen los **medios de difracción** o aparato dióptrico del ojo que la luz atraviesa hasta alcanzar la retina. Estos medios evitan la dispersión de los rayos lumínicos y facilitan su llegada a los fotorreceptores localizados en la retina sensorial.

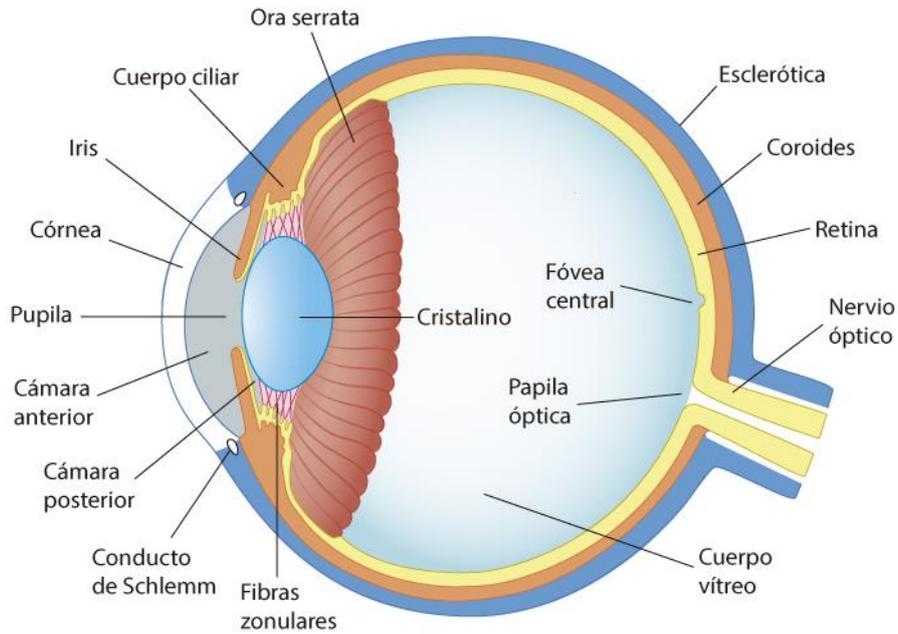


Figura 1. Estructura general del globo ocular. Celeste y blanco: túnica fibrosa; naranja: túnica vascular; amarillo: túnica nerviosa. Autora: Vanía Parada (VP)

Túnica fibrosa

Córnea

Es una estructura avascular, transparente que permite el pasaje de la luz. Está conformada por cinco capas (**Fig. 2**).

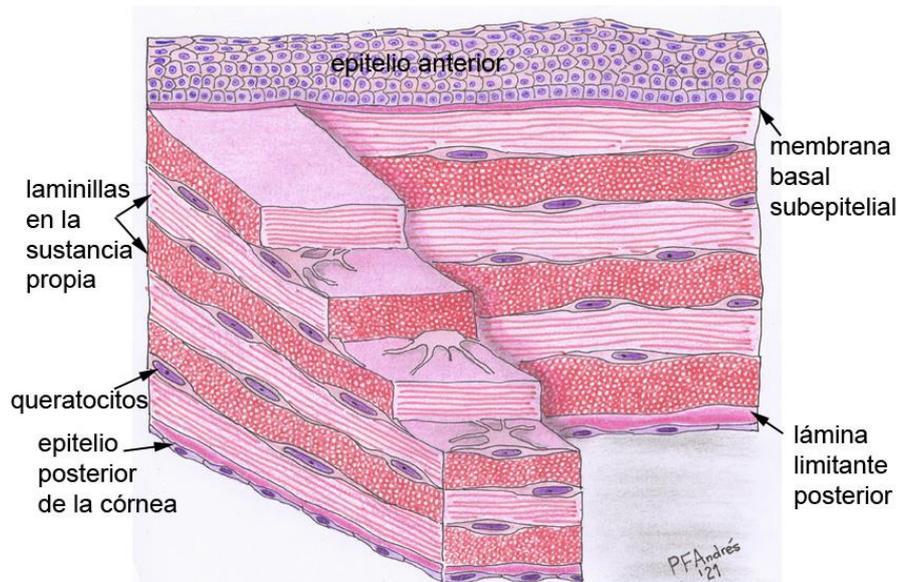


Figura 2. Córnea. Representación tridimensional de las características ultraestructurales. Autor: Pedro Fernando Andrés Laube (PFAL).

1. Epitelio anterior: es un tejido epitelial plano estratificado no cornificado, es continuo con el epitelio de la conjuntiva en la periferia. Las células basales son cilíndricas bajas con núcleos redondeados u ovoides; las superficiales son planas y poseen microvellosidades que participan en la retención de una película humectante de lágrimas sobre toda la superficie corneal (**Fig. 3**). Los núcleos de las células corneales contienen ferritina, una proteína con hierro que protege a las células epiteliales de lesiones que puede causar la exposición a la radiación UV. El estrato basal del epitelio de la córnea está formado por células con capacidad proliferativa que permiten la sustitución de las células que se pierden por descamación en la superficie del epitelio apical. En el caso de erosiones o ulceraciones en las que muere una gran cantidad de células, migran células que derivan de células madre residentes en la región del limbo, que es el límite entre la córnea y la esclerótica, y no del estrato basal como ocurre en otros epitelios.

2. Membrana basal subepitelial: se ubica subyacente al epitelio anterior de la córnea, consiste en la lámina basal y una capa de fibras reticulares (**Fig. 2 y 3**). En las aves y en los primates esta membrana subepitelial es más gruesa, se denomina **lámina limitante anterior** o capa de Bowman, porque a la membrana basal típica se agrega una la capa más superficial de la sustancia propia modificada, formada por distintos tipos de colágeno.

3. Sustancia propia (estroma): es de tejido conectivo denso regular, compuesta principalmente por láminas de fibras colágenas paralelas entre sí y con respecto a la superficie corneal (**Fig. 2**). En las hendiduras entre las láminas se encuentran fibroblastos aplanados denominados queratocitos, también puede haber linfocitos y macrófagos (**Fig. 2 y 3**). La sustancia fundamental es rica en proteoglicanos corneales. El espaciamiento uniforme de las fibrillas de colágeno, la distribución ortogonal de las laminillas (alternancia de la dirección de las fibrillas en las capas sucesivas) y la ausencia de vasos, son los responsables de la transparencia de la córnea. Normalmente, el estroma de la córnea no contiene vasos sanguíneos ni pigmentos. Los procesos inflamatorios oculares pueden llevar al desarrollo de vasos en esta capa, lo que causa que la córnea pierda su transparencia y se dificulte la visión. La contigüidad del tejido epitelial con tejido conectivo denso es una característica excepcional de la córnea.

4. Lámina limitante posterior (membrana de Descemet): corresponde a la membrana basal engrosada del epitelio posterior, está constituida por colágenos IV, V, VIII, IX y XII (**Fig. 2**).

5. Epitelio posterior de la córnea: es el tejido epitelial plano simple que reviste la lámina limitante posterior de la córnea hacia la cámara anterior (**Fig. 2 y 3**). La función principal de estas células es transportar agua, mediante bombeo hacia afuera de la córnea y al humor acuoso. Como consecuencia de este bombeo se mantiene un grado de hidratación constante en el estroma de la córnea necesario para mantener su transparencia, porque un incremento en la hidratación de los glicosaminoglicanos del estroma aumenta la distancia entre las microfibrillas de colágeno y genera opacidad.

La cornea está muy inervada por ramas del nervio oftálmico. Las terminaciones nerviosas se introducen en el epitelio anterior. Como el estroma carece de vasos sanguíneos, la nutrición ocurre por difusión desde la red capilar pericorneal en la región del limbo y desde el humor

acuoso de la cámara anterior, la difusión desde la película lagrimal no es importante para la nutrición de la córnea aunque es fundamental para mantenerla humectada.

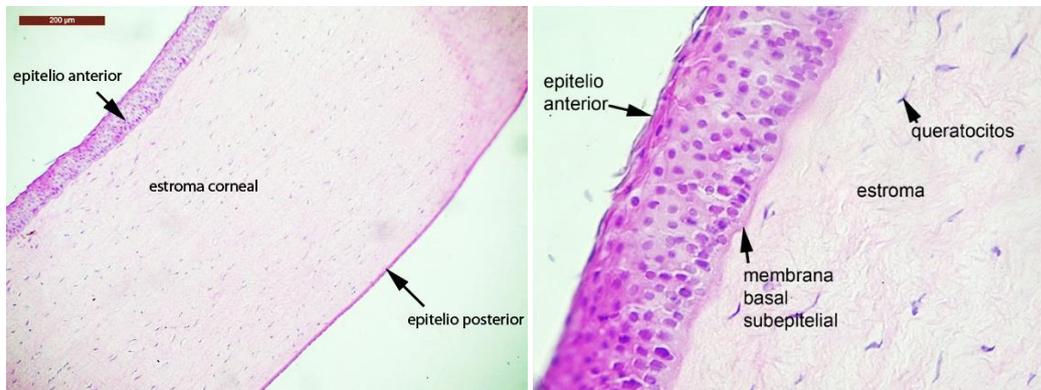


Figura 3. Córnea. Izquierda: 10X; Derecha: 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP.

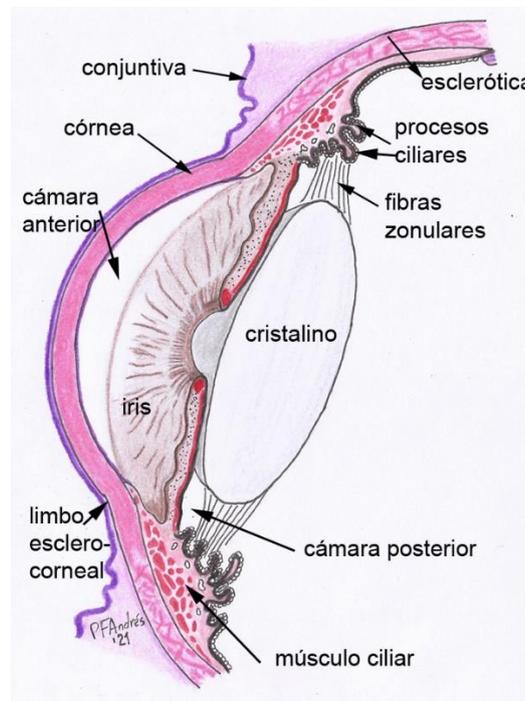


Figura 4. Corte meridional de la parte anterior del globo ocular. Autor: PFAL (ver ref.).

Esclerótica

Esta parte de la túnica fibrosa, a diferencia de la córnea, es opaca, lo que se debe a su mayor contenido de agua, la irregularidad de la disposición de las fibras colágenas y su vascularización. Se compone principalmente de tejido conectivo denso irregular. Corresponde a la parte blanca del ojo, es una túnica fuerte y resistente (**Fig. 1 y 4**). En su parte posterior existe una zona denominada lámina cribosa; es una placa perforada por abundantes orificios pequeños por los que pasan los fascículos nerviosos aislados que conformarán al nervio óptico. Alrededor de la lámina

cribosa existen otros orificios a través de los cuales los vasos sanguíneos y otros nervios se introducen en el globo ocular o salen de él. Posee tres capas que de afuera hacia adentro son: la lámina episcleral, la sustancia propia y la lámina fusca (**Fig. 5**).

1. Lámina episcleral: está formada por tejido conectivo laxo, con mayor cantidad de vasos sanguíneos que las restantes capas.

2. Sustancia propia: es una capa de tejido conectivo denso con fibras colágenas y reticulares, casi avascular, que se continúa hacia adelante con el estroma de la córnea.

3. Lámina fusca o supracoroides: contiene fibras colágenas delgadas y abundantes fibras elásticas, pero lo más característico de esta capa es la gran cantidad de macrófagos y melanocitos, estos últimos le otorgan su nombre (*fuscus* significa oscuro).

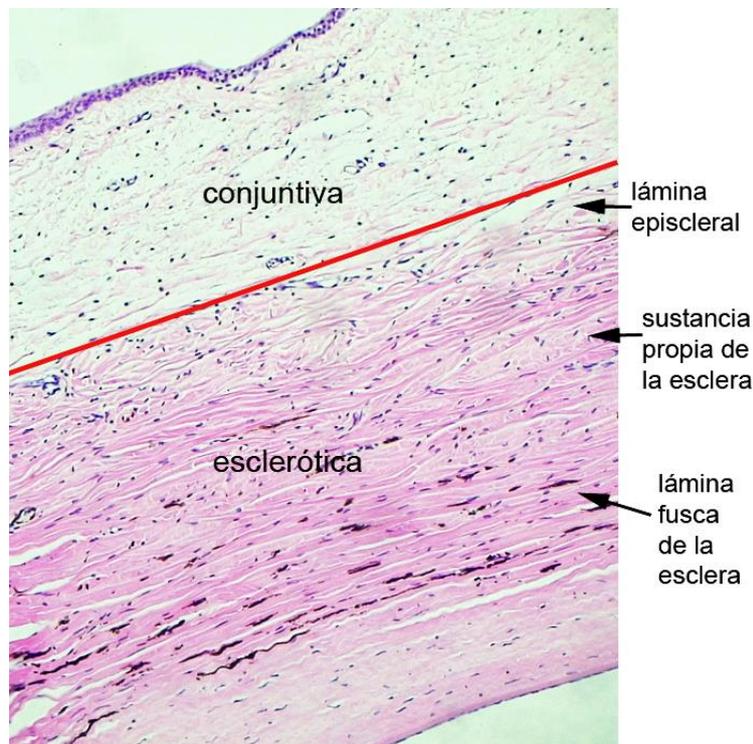


Figura 5. Conjuntiva y esclerótica. HE. 10X. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP.

Limbo esclerocorneal

Es la zona de transición entre la córnea y la esclerótica. En el límite entre la córnea y la esclerótica la membrana basal subepitelial o la membrana de Bowman, según la especie, desaparece. Además, esta región presenta abundante vascularización. El epitelio anterior aumenta de espesor desde las cinco capas de células de la córnea hasta las diez o doce capas de células de la conjuntiva (anexo del globo ocular) (**Fig. 4**). El limbo está recubierto tanto por células epiteliales de la conjuntiva como del epitelio anterior de la córnea. En la capa basal se encuentran las células madre que reparan el epitelio corneal cuando se lesiona. En el limbo, específicamente en el ángulo iridocorneal, ocurre el drenaje del humor acuoso. Un exceso en la secreción de humor

acuoso o un impedimento de su drenaje puede causar glaucoma (un estado caracterizado por aumento de la presión intraocular por un periodo prolongado, suficiente para causar alteraciones funcionales en la retina o el nervio óptico).

Túnica vascular

Es una túnica que posee abundantes vasos y células con melanina. Se compone de una parte anterior conformada por el cuerpo ciliar y el iris, y una posterior más extensa, la coroides (**Fig. 1**).

Iris

Es la porción anterior de la túnica vascular, forma un diafragma contráctil delante del cristalino y delimita las cámaras anterior y posterior del ojo (**Fig. 1 y 4**). La pupila es el orificio central de este disco delgado. La contracción de los músculos del iris regula el diámetro de apertura pupilar y por consiguiente la cantidad de luz que ingresa al ojo. Normalmente su color varía entre azul muy claro y pardo muy oscuro. Está conformado por cuatro capas (**Fig. 6**).

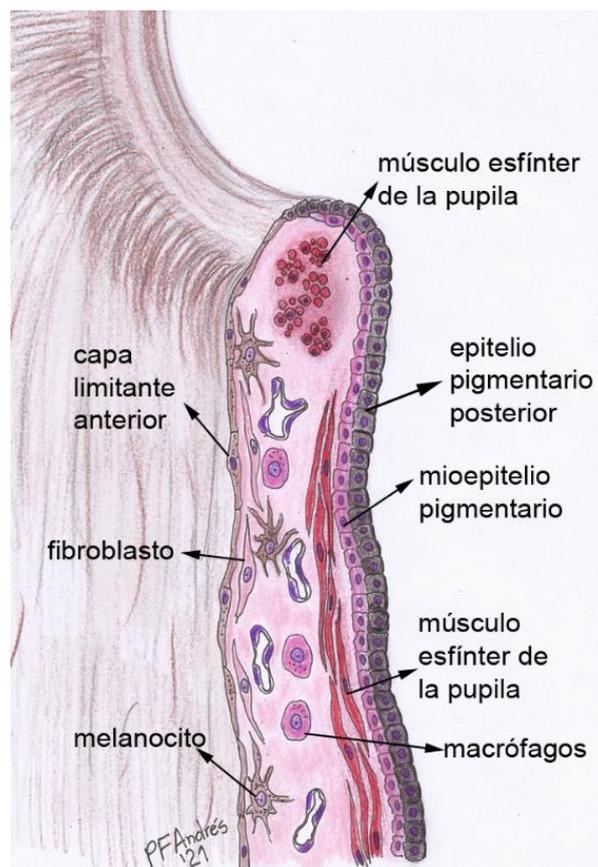


Figura 6. Iris. Autor: PFAL (ver ref.).

1. Capa limitante anterior o lámina marginal anterior: es una modificación de la parte anterior del estroma, contiene fibroblastos que conforman una capa casi continua de células aplanadas que cubre la superficie anterior y contacta con la cámara anterior del ojo. Por dentro de esta capa de fibroblastos los melanocitos forman una capa celular aplanada (**Fig. 6 y 7**).

2. Estroma del iris: está formado por tejido conectivo laxo muy vascularizado e innervado. En el iris se forman dos círculos arteriales; el mayor, constituido por anastomosis de ramas de las arterias ciliares, se ubica en la porción posterior y el menor alrededor de la pupila, los vasos de estos círculos toman una disposición diferente en cada individuo. El estroma posee fibras colágenas muy delgadas, fibroblastos, melanocitos y macrófagos (**Fig. 6 y 7**). Las variaciones en la cantidad de melanocitos del estroma y en su disposición (más superficial o profunda) son responsables de los diferentes colores de los ojos. La constricción de la pupila (miosis) es producida por los miocitos lisos situados en el estroma del iris cerca del borde la pupila, que en conjunto conforman el **músculo esfínter de la pupila** innervado por fibras del sistema nervioso parasimpático (**Fig. 6 y 7**). La miosis ocurre en forma refleja (reflejo fotomotor) en respuesta al aumento de la intensidad de luz; también es importante para la acomodación a la visión cercana (reflejo de acomodación).

3. Mioepitelio pigmentario: se encuentra adyacente al estroma del iris. Está conformado por una capa de células mioepiteliales (**Fig. 6 y 7**). Las porciones apicales (posteriores) de estas células mioepiteliales están cargadas de gránulos de melanina y las porciones basales (anteriores) poseen evaginaciones, con filamentos contráctiles, que se extienden en forma radial y en conjunto forman el músculo dilatador de la pupila del iris. Este mioepitelio está separado del estroma por una lámina basal. Su dilatación (midriasis) ocurre como respuesta a una disminución de la intensidad lumínica y está mediada por el sistema nervioso simpático.

4. Epitelio pigmentado posterior: está conformado por células cilíndricas sumamente pigmentadas (**Fig. 6 y 7**). La lámina basal de estas células se localiza hacia la cámara posterior del ojo. Los gránulos de melanina disminuyen gradualmente hacia la periferia del iris donde las células se continúan con el epitelio ciliar no pigmentado.

El mioepitelio y el epitelio pigmentado constituyen parte de la porción ciega de la retina, que en esta región queda conformada sólo por dos capas celulares.

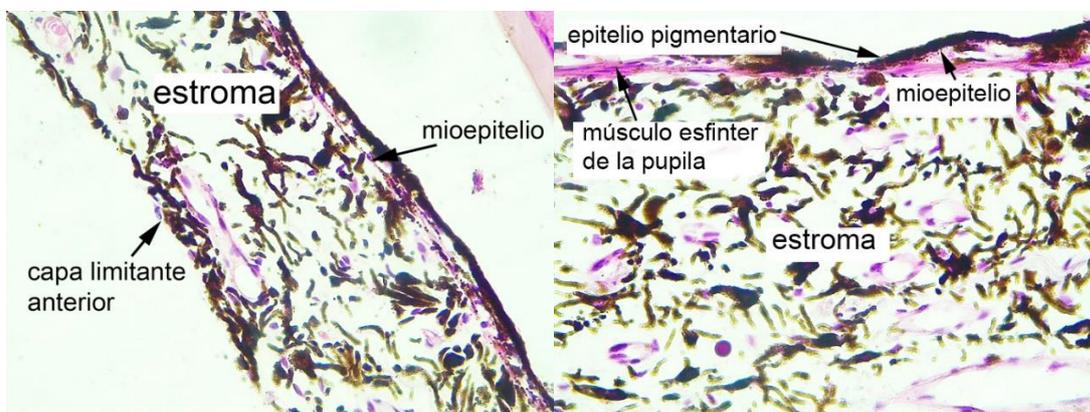


Figura 7. Iris. Izquierda: 10X. Derecha: 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Cuerpo ciliar

Se sitúa entre el iris y la *ora serrata* que es el límite anterior de la coroides (**Fig. 1**). Recibe su nombre por los pliegues radiales denominados **procesos ciliares** entre los cuales surgen las **fibras zonulares** que sostienen el cristalino (**Fig. 1 y 4**). El cuerpo ciliar contiene el músculo de acomodación del cristalino (músculo ciliar). Su estroma está subdividido en una capa externa de músculo liso (el músculo ciliar) y una región vascular interna que se extiende dentro de los **procesos ciliares** que son pliegues de la región vascular interna del cuerpo ciliar (**Fig. 4 y 8**). El cuerpo ciliar (incluidos los procesos ciliares) está cubierto por dos capas de células epiteliales cilíndricas que son parte de la porción ciega de la retina. La capa celular interna del epitelio ciliar tiene una lámina basal localizada hacia el cuerpo vítreo. Las células de esta capa carecen de pigmento (**Fig. 8**). Las células en contacto con el estroma del cuerpo ciliar poseen gran cantidad de melanina y son continuas con la zona pigmentada de la retina (**Fig. 8**). Las fibras zonulares surgen desde la lámina basal de las células epiteliales no pigmentadas de los procesos ciliares y se insertan en la cápsula del cristalino; están constituidas por microfibrillas similares a las que se encuentran en las fibras elásticas, pero sin elastina.

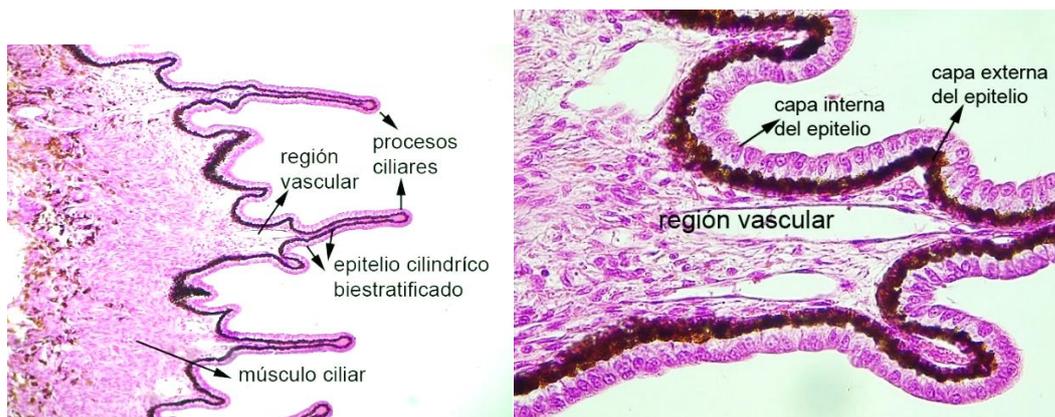


Figura 8. Cuerpo y procesos ciliares. Izquierda: 10X. Derecha: 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP.

Coroides

La coroides es la porción posterior de la túnica vascular que cubre a la retina sensorial (**Fig. 1**). Por la parte anterior se continúa en el cuerpo ciliar y el iris, mientras que en la parte posterior termina en el disco del nervio óptico (**Fig. 1 y 9**). La *ora serrata* es el límite anterior aserrado de la coroides (**Fig. 1**).

Posee las siguientes capas.

1. Lámina supracoroidea (lámina fusca): se compone de capas planas formadas por fibras de colágeno y elásticas, entre las que se observan numerosos fibroblastos y melanocitos (**Fig. 10**).

2. Sustancia propia: contiene una malla de arteriolas, venas pequeñas y vénulas. La mayoría son vénulas que drenan la red capilar de la lámina coroideocapilar. El espacio entre los vasos

está ocupado por tejido conectivo laxo muy celular con gran cantidad de melanocitos y macrófagos. La melanina de la coroides absorbe la luz que atraviesa la retina de modo que no se refleja hacia los fotorreceptores de la retina interfiriendo la visión.

3. Tapetum lucidum: en algunos grupos de mamíferos se encuentra el *tapetum lucidum* coroidal adyacente a la capa coroidocapilar de la coroides y la lámina basal del epitelio pigmentario. El *tapetum lucidum* es un sistema reflector biológico característico de los ojos de distintos vertebrados. Actúa como un espejo que refleja los rayos luminosos incrementando la sensibilidad visual a niveles bajos de luminosidad; en felinos puede incrementar la luminosidad en un 40 %. El *tapetum lucidum* es responsable de que los ojos de algunos animales, como los gatos y perros, brillen en la oscuridad; está ausente, generalmente, en aquellos animales cuya visión es predominantemente diurna. En herbívoros domésticos (ruminantes y caballo) el *tapetum lucidum* es fibroso, consiste en fibras de colágeno entrecruzadas y pocos fibrocitos. En carnívoros en cambio está formado por células poligonales o rectangulares aplanadas (células tapetales) (**Fig. 9**). La cantidad de capas que lo conforman es variable entre las distintas especies, los perros tienen 15 capas en cambio los gatos poseen 35 capas. Las células tapetales poseen inclusiones en forma de varilla ordenadas paralelamente. En los cánidos se determinó que las varillas poseen zinc en cambio en los gatos contienen riboflavina. La difracción de la luz se debe a la orientación espacial de las varillas (o de las fibrillas de colágeno en herbívoros) esto permite que la luz se refleje en el *tapetum lucidum*. Varios animales de hábitos exclusivamente diurnos carecen de *tapetum lucidum*, por ejemplo, muchos primates (*Homo sapiens*, inclusive), los cerdos y los camélidos.

4. Lámina coroideocapilar: conformada por una densa red de capilares fenestrados. Recibe irrigación de la sustancia propia y drena en sus vénulas. Esta red de capilares nutre la parte periférica de la retina (**Fig. 10**).

5. Lámina basal (membrana de Bruch): es una lámina basal engrosada que separa el epitelio pigmentario de la retina de la lámina coroideocapilar. En su parte posterior la coroides se encuentra unida al disco del nervio óptico porque el tejido conectivo de la coroides se continúa con la piamadre y aracnoides que rodean el nervio óptico (**Fig. 10**).

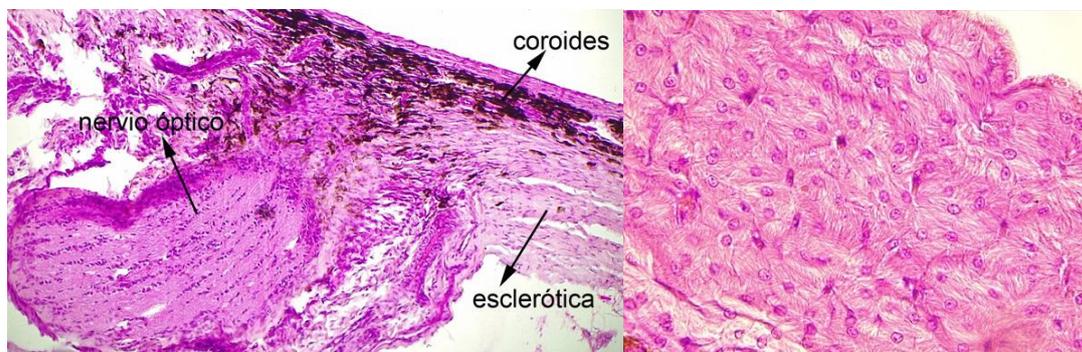


Figura 9. Izquierda: tunicas del ojo y origen del nervio óptico. 10X. HE. Derecha: tapetum lucidum. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP.

Túnica nerviosa

La **retina** es la túnica interna del ojo, posee una **porción ciega** (constituida por los epitelios del cuerpo ciliar y del iris, ya descriptos) y una **sensorial**. La retina sensorial se divide en una **capa pigmentaria** y una **parte nerviosa** o neural. La capa pigmentaria es un epitelio simple y pigmentado (**Fig. 10**). La parte nerviosa contiene un neuroepitelio, formado por los fotorreceptores sensibles a la luz, y varios tipos de neuronas (que se disponen formando capas). Esta parte nerviosa ocupa los dos tercios posteriores de la retina que se extienden hasta la **ora serrata** (**Fig. 1**). En dirección anterior la parte nerviosa se reemplaza por un epitelio simple que, junto con el epitelio pigmentario, se continúa sobre el cuerpo ciliar y el iris como la porción ciliar de la retina y la porción iridiana de la retina (que en conjunto constituyen porción ciega de la retina). El **nervio óptico** se origina a partir de los axones provenientes de uno de los tipos de neuronas de la retina: las células ganglionares. Este nervio egresa del globo ocular en un sitio denominado **papila óptica** o disco del nervio óptico, en esa zona la retina carece de elementos sensibles a la luz por lo que recibe el nombre de punto ciego. La **fóvea central** es una depresión poca profunda por fuera de la papila óptica y es la región de mayor agudeza visual. Una zona con pigmentación amarillenta llamada **mácula lútea** rodea la fóvea central. Esta última es la región de la retina que contiene la mayor concentración y la disposición mejor ordenada de los fotorreceptores, lo que le otorga la gran sensibilidad visual. La retina contacta con la coroides mediante la lámina basal de la coroides que se considera parte de la túnica vascular pero que en realidad corresponde a la membrana basal del epitelio pigmentario. Las neuronas y células gliales pueden clasificarse en cuatro grupos de variedades celulares: **células fotorreceptoras** o neuroepiteliales que son los conos y bastones de la retina; **neuronas de conducción** que son las células bipolares y las células ganglionares; **neuronas de asociación y otras neuronas** que son las células horizontales y las amacrinas; **células de la glía** que son las células de Müller, las células de la microglia y los astrocitos. Los cuerpos y las prolongaciones de estas variedades celulares se disponen en diez capas en la retina sensorial (**Fig.10**).

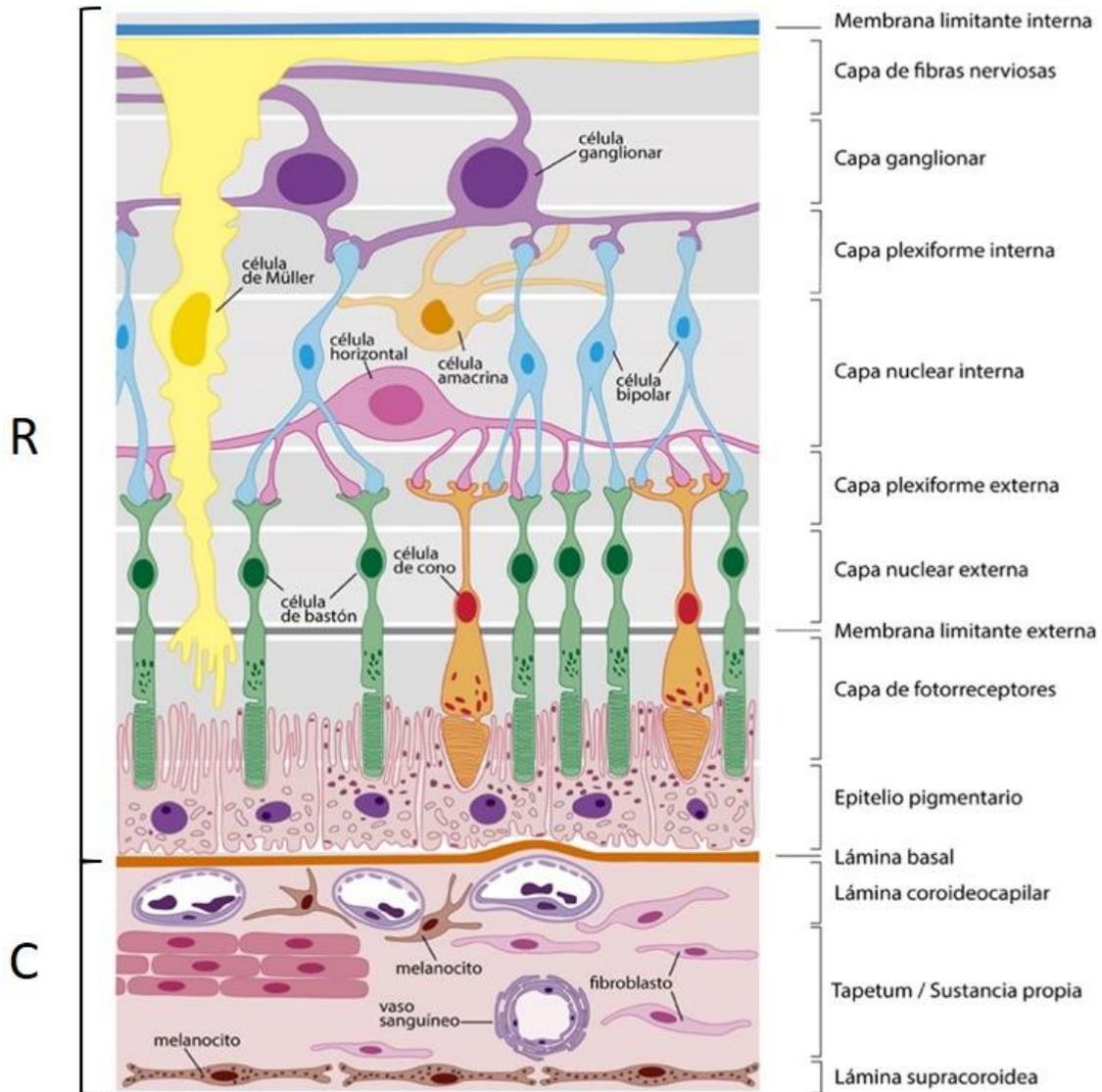


Figura 10. Capas y tipos celulares de la retina (R) y de la coroides (C). Autora: VP (ver ref.).

Neuronas de la túnica nerviosa

Los **fotorreceptores** son células especializadas en captar la luz y generar una señal nerviosa (fototransducción). Los mamíferos son los únicos vertebrados que poseen fotorreceptores solamente en el ojo (la presencia de fotorreceptores cutáneos explica los cambios de color rápidos que se observan en algunas especies de peces, anfibios y reptiles). Además, en los mamíferos no se desarrolla, como en reptiles y anfibios, el denominado “ojo parietal” relacionado con la glándula pineal y que contiene fotorreceptores.

Los fotorreceptores que se encuentran en la retina son de dos tipos: **conos** y **bastones** (Fig. 11). Los bastones son más altos que los conos y llegan a medir 100 µm. Ambos tipos de fotorreceptores poseen características semejantes, pero también grandes diferencias estructurales y funcionales. Los fotorreceptores poseen un **segmento externo** (por las diferencias en su

forma se les otorga el nombre de conos o de bastones) hacia el epitelio pigmentario, un **segmento interno** que a su vez se divide en el elipsoide y el mioide, un **cuerpo celular** donde se ubica el núcleo y una **fibra interna** que culmina en la terminal sináptica (**Fig. 11**).

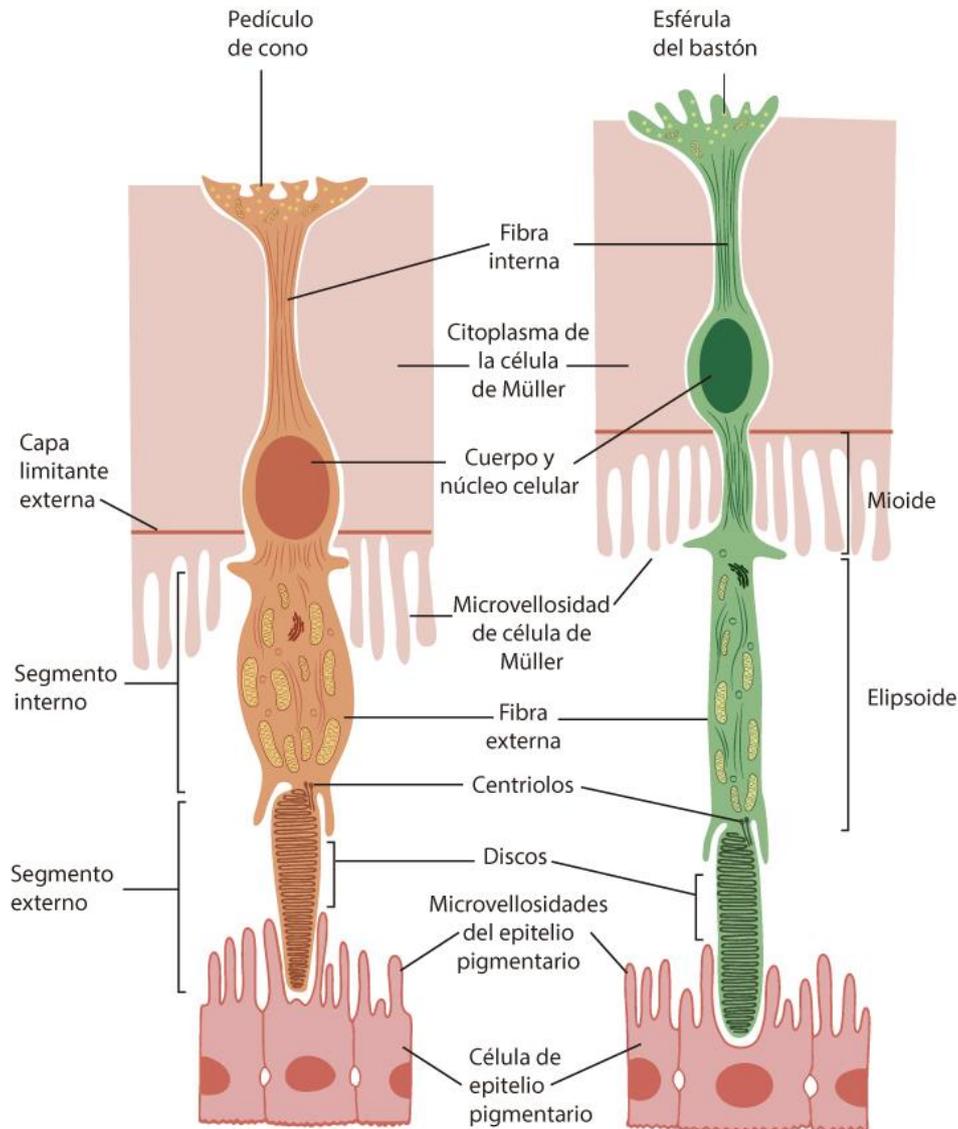


Figura 11. Ultraestructura de un cono (naranja, izquierda) y de un bastón (verde, derecha). Autora: VP (ver ref.).

El segmento externo contiene los **pigmentos visuales** que se localizan en estructuras membranas apiladas denominadas **discos**. En la porción más externa del segmento interno se ubican un par de centriolos desde los que surge un cilio de conexión ubicado en la delgada zona de citoplasma que une ambos segmentos. El elipsoide posee mitocondrias, que le otorgan acidofilia; el retículo endoplásmico, en especial el rugoso, está muy extendido en el mioide, que es basófilo. El cuerpo celular contiene al núcleo y al complejo de Golgi. La fibra interna es un corto axón con una terminal sináptica de diferente forma según el tipo de fotorreceptor: esférula en el bastón y pedículo en el cono (**Fig. 11**).

Los **bastones** son sensibles a intensidades lumínicas muy bajas, por eso son fundamentales para la **visión nocturna**. No participan de la visión cromática, solo permiten diferenciar tonos de

grises con luz tenue. La **luz brillante** estimula a los **conos**, de los que existen distintas variedades que responden a distintas longitudes de onda y, por lo tanto, son los responsables de la **diferenciación de colores**. Los mamíferos pueden tener hasta tres tipos de conos, cada uno con un pigmento diferente con distinta absorción en diferentes partes del espectro lumínico. Así, existen conos sensibles a la luz azul, verde y roja. La visión en colores es el resultado de las distintas combinaciones de estos tres tipos de conos. Algunos pocos mamíferos, como los mapaches, tienen visión monocromática porque poseen un solo tipo de cono. La mayoría de los mamíferos, incluidos todos los domésticos, poseen visión dicromática con dos tipos de conos. Los perros tienen conos sensibles a las regiones azul y amarilla del espectro luminoso. Los mamíferos con visión tricromática, como algunos primates incluido el ser humano, tienen los tres tipos de conos sensibles a las regiones roja, verde y azul del espectro luminoso. En los carnívoros y en muchos primates existen conos que poseen criptocromo 1, una flavoproteína que es sensible a la luz azul, que probablemente no actúe como un pigmento adicional para la percepción del color, sino que perciba el campo magnético de la tierra.

Algunos mamíferos como ciertas especies de roedores pueden reconocer la luz ultravioleta, a la que el ojo humano es insensible. Además, los conos son los responsables de la **agudeza visual** por su alta resolución espacial. Los bastones son alrededor de 20 veces más abundantes que los conos; sin embargo, en la zona central de la fovea, la región de más sensibilidad visual, la totalidad de los fotorreceptores son conos.

El mecanismo de fototransducción está mejor estudiado en los bastones. Se inicia por la acción de la luz sobre un pigmento llamado **cis-retinal**. Este pigmento se encuentra unido a una proteína del grupo de las opsinas (la **rodopsina**) en las membranas de los discos y en la membrana plasmática del segmento externo. Cuando la luz activa al cis-retinal este pasa a su forma trans y transforma a la rodopsina en metarrodopsina, que inicia una cascada de reacciones que lleva a la formación de AMPc y cierre de canales de Na^+ . Como el Na^+ sigue siendo expulsado por la bomba de Na^+ y K^+ , la célula se hiperpolariza. Los fotorreceptores, a diferencia de la mayoría de las neuronas, se activan con la hiperpolarización. Esta activación genera un impulso nervioso que será luego transmitido a otras células de la retina mediante sinapsis. Las células pigmentarias fagocitan los discos que se van desgastando (se renuevan aproximadamente cada diez días) y además reactivan al trans-retinal para que vuelva a su forma de cis-retinal y pueda participar de una nueva reacción. El retinal deriva del retinol que es la **vitamina A**, ese es uno de los motivos por los cuales ella es fundamental para la visión.

Los fotorreceptores realizan sinapsis con dos tipos de neuronas: las células bipolares y las horizontales (**Fig. 10**). Las **células bipolares** se denominan así porque poseen dos terminaciones nerviosas muy similares, de las cuales una funciona como dendrita (la externa) y otra como axón (la interna). Existen distintos tipos de células bipolares, una célula bipolar puede recibir información de 15-30 bastones, pero de un solo cono. Las células bipolares pueden transmitir señales de encendido y apagado, lo que es muy importante para la generación de la imagen. Los axones de las células bipolares que hicieron sinapsis con conos hacen sinapsis con una célula ganglionar. Las **células horizontales**, son interneuronas que reciben este nombre porque

se disponen perpendicularmente al resto de las células, son neuronas que regulan la actividad de los fotorreceptores mediante sinapsis de tipo inhibitorio. Las células horizontales también realizan sinapsis entre ellas. Las células **amacrinas** carecen de axón, tienen función regulatoria sobre las células ganglionares y en la vía proveniente de los bastones actúan como intermediarias entre las células bipolares y las ganglionares.

Las **células ganglionares** son neuronas multipolares grandes cuyos axones salen desde la retina hacia el cerebro formando parte del nervio óptico. Poseen un núcleo redondeado poco teñido, con nucléolo prominente y áreas basófilas (sustancia tigróidea) en su citoplasma (**Fig. 10**).

Capas de la retina

A partir de la disposición de sus células y de los contactos entre ellas, en la retina sensorial se encuentran las siguientes capas: epitelio pigmentario, capa de conos y bastones, membrana limitante externa, capa nuclear externa, capa plexiforme externa, capa nuclear interna, capa plexiforme interna, capa de las células ganglionares, capa de fibras del nervio óptico, membrana limitante interna (**Fig. 10 y 12**).

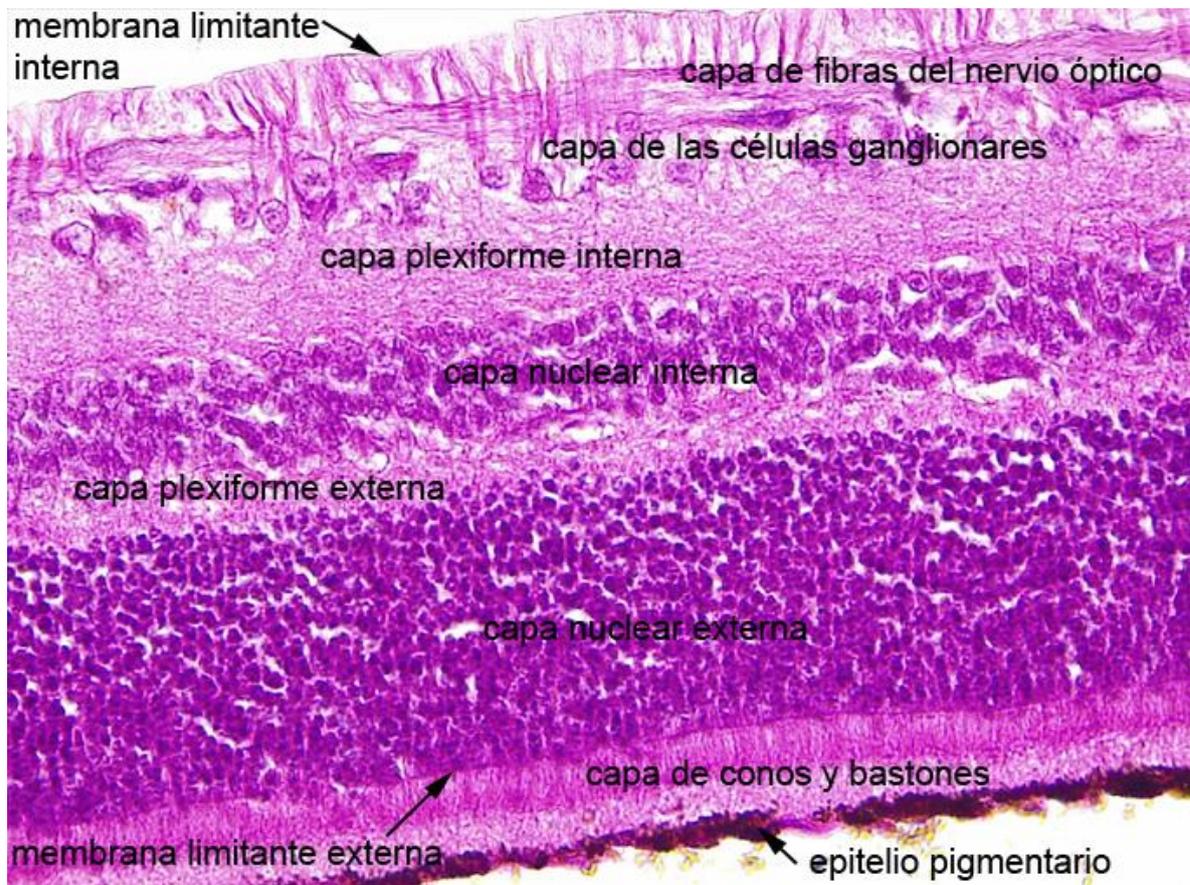


Figura 12. Retina. 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología. FCV-UNLP.

Epitelio pigmentario. Es la capa más externa de la retina sensorial. Se extiende desde la periferia del disco del nervio óptico hasta la *ora serrata* donde se continua con el epitelio pigmentario del cuerpo ciliar. Está conformado por células cúbicas que poseen microvellosidades que rodean las evaginaciones de los conos y bastones (**Fig. 10, 11 y 12**). Las células se localizan por dentro de la lámina basal de la coroides, que es en realidad su lámina basal. La melanina de este epitelio absorbe parte de la luz que atraviesa la retina nerviosa para impedir su reflexión y el brillo resultante. También es un componente importante de la barrera hematorretiniana que regula el pasaje de moléculas desde la sangre a la retina. Esta barrera está formada por las uniones ocluyentes entre células endoteliales de los vasos de la retina y por las uniones ocluyentes entre las células del epitelio pigmentario. Las células del epitelio pigmentario resintetizan el pigmento visual de los fotorreceptores y eliminan, mediante fagocitosis, los discos membranosos de los conos y bastones.

Capa de conos y bastones o de fotorreceptores. Contiene los segmentos externo e interno de las células fotorreceptoras (**Fig. 10, 11 y 12**). La denominación de cono y bastón se debe a la forma del segmento externo que en los bastones es largo y delgado y en los conos es corto y ancho. Los conos y bastones se disponen en forma paralela y regular, lo que se observa como una estríación paralela, perpendicular al epitelio pigmentario.

Membrana limitante externa. Corresponde al límite superficial apical de las células de Müller. No es una verdadera capa sino una hilera de extremos apicales de las células de Müller (el extremo que se orienta hacia el epitelio pigmentario) unidos por *zonula adherens* entre sí y con los bastones y los conos contiguos (**Fig. 10 y 12**).

Capa nuclear externa. Contiene los núcleos de los conos y los bastones rodeados por escasa cantidad de citoplasma (**Fig. 10 y 12**). Los núcleos de los conos son más laxos y grandes que los de los bastones, pero estos últimos se encuentran en mayor cantidad.

Capa plexiforme externa. Corresponde a las fibras internas de los conos y bastones y las prolongaciones de las células horizontales, amacrinas y bipolares con las que establecen sinapsis. En el caso de los bastones, lo habitual es que muchas células fotorreceptoras hagan sinapsis con una célula bipolar y formen redes nerviosas intercomunicadas. Sin embargo, los conos situados en la fóvea central establecen sinapsis con una sola célula bipolar. Las dendritas de las células horizontales realizan sinapsis con las células fotorreceptoras en toda la retina y así contribuyen a formar las conexiones neuronales complejas de esta capa (**Fig.10**).

Capa nuclear interna. Contiene los somas celulares y los núcleos de las células horizontales amacrinas, bipolares y de Müller (**Fig. 10 y 12**). Las células de Müller tienen evaginaciones que rodean las otras células de la retina y completan la mayor parte del espacio entre las neuronas (**Fig. 12**). Los extremos basal y apical de las células de Müller forman las membranas limitantes interna y externa respectivamente (**Fig. 10**).

Capa plexiforme interna. Aquí se establecen las conexiones sinápticas entre los axones de neuronas bipolares y dendritas de células ganglionares (**Fig. 10**). También contiene sinapsis entre las células amacrinas y neuronas bipolares y ganglionares.

Capa ganglionar. La capa ganglionar está compuesta por los somas de las células ganglionares (**Fig. 10 y 12**).

Capa de fibras del nervio óptico. Contiene los axones de las células ganglionares (**Fig. 10 y 12**). Los axones de las células ganglionares forman una capa aplanada paralela a la superficie de la retina que no pasa por sobre la fovea, el área de mayor sensibilidad visual

Capa o membrana limitante interna: compuesta por vasallas prolongaciones de las células de Müller (**Fig. 10 y 12**).

Humor acuoso

El humor acuoso es un líquido de composición y densidad similar a la del plasma que ocupa las cámaras anterior y posterior del ojo (**Fig. 4**). Se produce en los **procesos ciliares** mediante una combinación de filtración plasmática, difusión y secreción activa por parte de las células epiteliales. Es secretado de manera continua hacia la cámara posterior del ojo desde donde circula hasta la cámara anterior a través de la pupila. Nutre al cristalino, al epitelio posterior de la córnea y al estroma corneal. En el ángulo iridocorneal existe una red trabecular del tejido conectivo de la zona de unión entre esclerótica, córnea e iris desde donde drena la mayor parte del humor acuoso hacia las venas esclerales y desde allí retorna a la circulación sanguínea. Los mamíferos domésticos carecen de un conducto especial para el drenaje del humor acuoso, el conducto acuoso o de Schlem, que existe en otras especies como la humana. Un desbalance en el recambio del humor acuoso, que frecuentemente ocurre debido a obstáculos en su drenaje, puede llevar a que se acumule en exceso lo que genera incremento de la presión intraocular sostenida, condición conocida como glaucoma, que puede originar ceguera.

Cristalino

El cristalino es una estructura biconvexa, avascular y transparente; que funciona como una lente. Está suspendido de los bordes del cuerpo ciliar por las fibras zonulares, originadas del cuerpo ciliar (**Fig. 1 y 13**). La tracción de las fibras zonulares determina que el cristalino se aplane y la liberación de tensión hace que el cristalino se acomode para refractar los rayos luminosos y que se enfoquen sobre la retina. La acomodación del cristalino consiste en un cambio de forma que lo hace más esférico, lo que permite el enfoque. La cápsula del cristalino es una lámina basal gruesa producida por las células del epitelio anterior un epitelio cúbico simple presente sólo en la superficie anterior del cristalino. En su centro, las células epiteliales están en reposo; sin embargo, en la periferia, cerca del ecuador del cristalino, las células epiteliales proliferan, migran a lo largo de la cápsula posterior del cristalino y se diferencian en las fibras del cristalino maduras que se elongan y pierden todas sus organelas y

los núcleos (**Fig.13**), quedando compuestas por componentes del citoesqueleto y grandes cantidades de proteínas del grupo de las cristalinas.

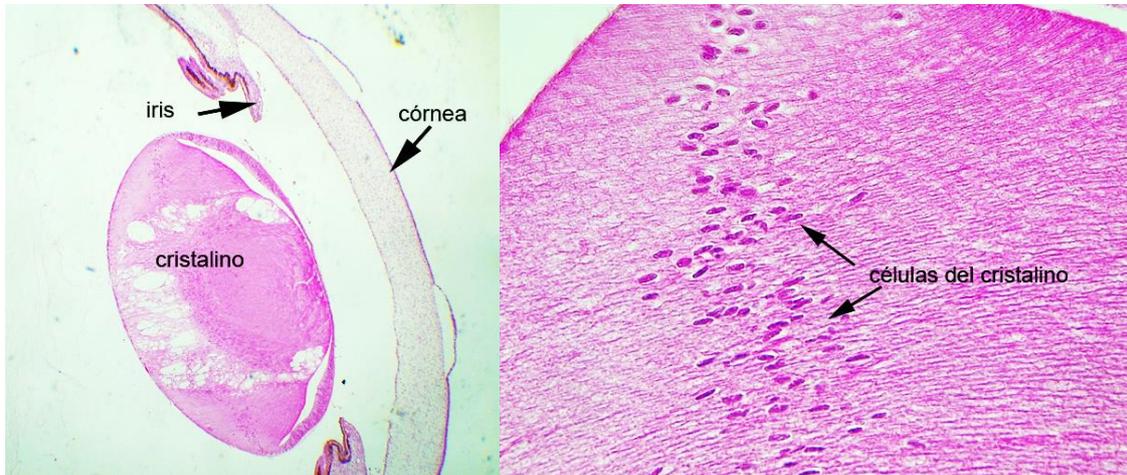


Figura 13. Cristalino. Izquierda: 10X. Derecha: 40X. HE. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología, FCV-UNLP.

Cuerpo vítreo

El cuerpo vítreo es la sustancia gelatinosa transparente que ocupa la cámara vítrea de la porción posterior del globo ocular (**Fig. 1**) y ocupa la mayor parte de su volumen. El cuerpo vítreo está fijado en forma laxa a las estructuras vecinas, incluida la membrana limitante interna de la retina, y mantiene la forma del ojo. La porción principal del cuerpo vítreo es un gel homogéneo que contiene agua (alrededor del 99 %), fibrillas de colágeno II, glicosaminoglicanos (sobre todo hialuronato) y una pequeña población de células llamadas hialocitos que secretan el hialuronato y tienen propiedades fagocíticas.

Estructuras anexas al globo ocular

Órbita

La órbita es la cavidad ósea en que se encuentra el globo ocular, está revestida por periostio y posee una gran cantidad de tejido adiposo (cuerpo adiposo). Entre este tejido adiposo y el globo ocular se ubica la vaina o fascia del globo ocular (cápsula de Tenon) de tejido conectivo denso.

Conjuntiva

La conjuntiva reviste la superficie interna de los párpados (conjuntiva palpebral) y la superficie anterior del globo ocular alrededor de la córnea (conjuntiva escleral o bulbar) (**Fig. 4 y 14**). La zona de transición entre la conjuntiva escleral y palpebral es el fórnix conjuntival.

La conjuntiva está conformada por un tejido epitelial y una lámina propia. El tejido epitelial varía según la especie y la región conjuntival; puede ser plano estratificado, cilíndrico estratificado o seudoestratificado con células caliciformes, especialmente en la porción palpebral. La secreción de las células caliciformes es un componente de las lágrimas que bañan el globo ocular. En algunas especies como el cerdo y el ser humano, existen acúmulos de células caliciformes que se introducen en el estroma desde el epitelio y forman glándulas intraepiteliales. La lámina propia es de tejido conectivo laxo con abundantes linfocitos, células plasmáticas y macrófagos; también se encuentran nódulos linfoides. El tejido linfoide asociado con la conjuntiva (CALT) es parte del tejido linfoide asociado con las mucosas. El epitelio conjuntival es más bajo en las regiones en que contacta con los nódulos linfoides y en esas localizaciones es un epitelio asociado con folículos con características funcionales similares al que se encuentra, por ejemplo, en las placas de Peyer. Además, en el CALT se encuentran venas de endotelio alto, importantes para la migración de linfocitos. La presencia de tejido linfoide es fundamental por su función de protección del globo ocular. La conjuntiva es un sitio donde con mucha frecuencia ocurren procesos inflamatorios conocidos como conjuntivitis.

Párpados

Los párpados son estructuras que se encuentran por fuera del globo ocular y lo protegen (**Fig. 14**). Los párpados superior e inferior están recubiertos externamente por piel fina y elástica que puede adaptarse a los movimientos palpebrales. Los párpados poseen en su interior el **tarso**, que es una lámina firme pero flexible formada por tejido conectivo denso con fibras colágenas y elásticas que les sirve como eje y soporte. El lado interno de cada párpado está tapizado por la conjuntiva palpebral. En el borde del párpado se encuentran pelos largos, las pestañas. Las **glándulas tarsales** (glándulas de Meibomio) son glándulas sebáceas alargadas situadas en los párpados (superior e inferior). Las **glándulas sebáceas de las pestañas** son pequeñas glándulas sebáceas modificadas, que se comunican con los folículos donde vierten sus secreciones. La infección bacteriana de estas glándulas sebáceas provoca el orzuelo (lat. *hordeolum*), un enrojecimiento elevado y doloroso de la zona afectada del párpado. Las **glándulas apocrinas de las pestañas** son glándulas sudoríparas pequeñas de conductos excretores sinuosos no ramificados. La función de los párpados es la protección del globo ocular, especialmente de la córnea.

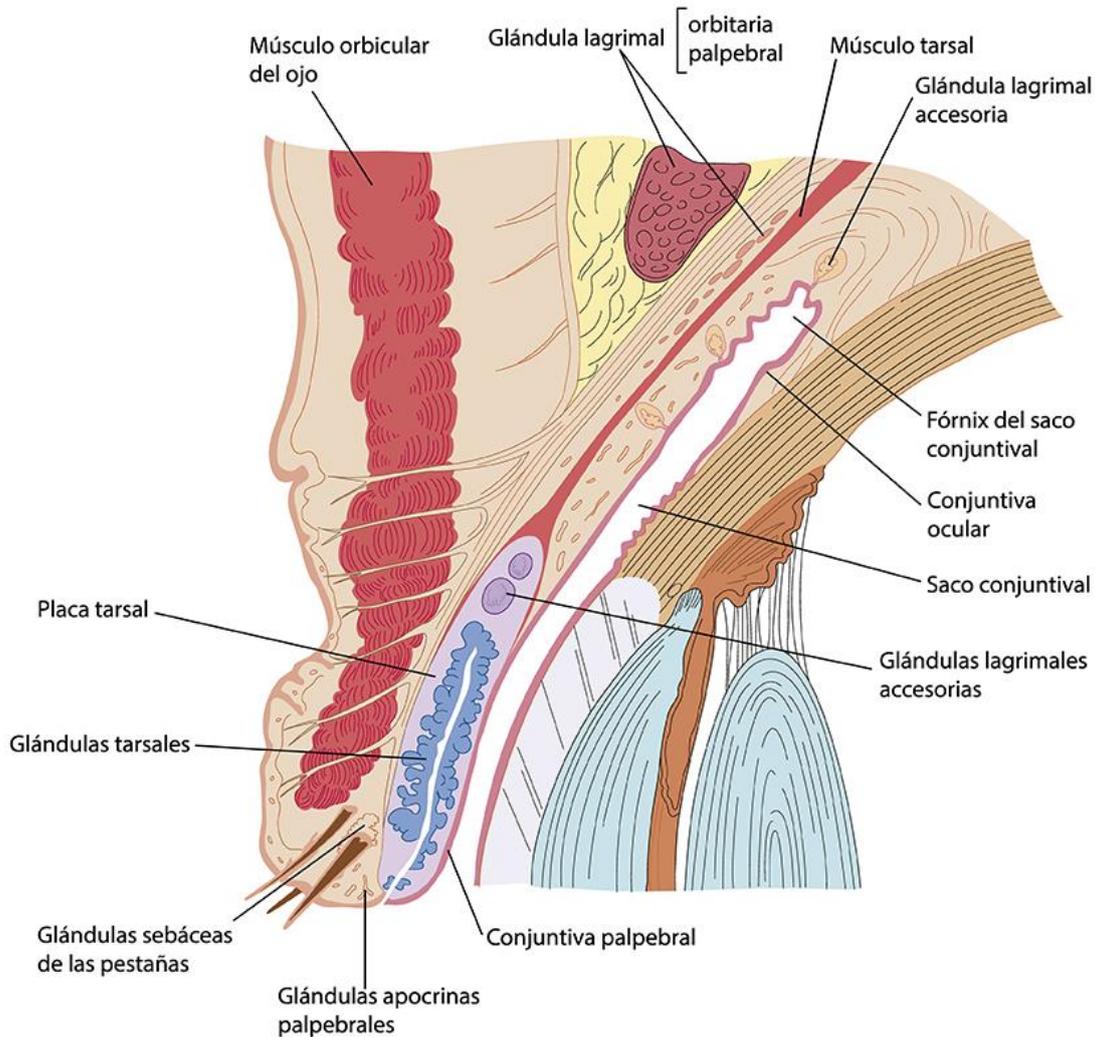


Figura 14. Párpado. Autora: VP (ver ref.).

En muchos mamíferos, incluidos los domésticos, además de los párpados superior e inferior existe un **tercer párpado** (membrana nictitante) que es, en realidad, un pliegue de la conjuntiva que se localiza en el ángulo medial del ojo y posee forma de hoz. Está sostenido internamente por una placa de cartílago hialino (ruminantes y perro) o elástico (caballo, gato y cerdo). Por ser un pliegue de la conjuntiva posee sus características, en su tejido conectivo se encuentran nódulos linfoides y glándulas. Las glándulas son de dos tipos: superficiales (que son mixtas excepto en cerdos en los que son mucosas y en caballos y gatos en los que son serosas) y profundas, sólo presentes en cerdos y bovinos. Estas glándulas contribuyen a la formación de la película lacrimal.

En reptiles, anfibios, aves y algunos mamíferos (roedores, conejos, armadillos) se encuentra una glándula de gran tamaño: la glándula de Harder. Esta glándula secreta lípidos, algunos de ellos son feromonas. Esta glándula está ausente en la mayoría de los mamíferos domésticos y en la especie humana.

Aparato lagrimal

El aparato lagrimal está constituido por las glándula lagrimales y las vías lagrimales. Las glándulas lagrimales son pares y producen gran parte de los componentes de las lágrimas que humedecen la córnea y se introducen en el conducto nasolagrimal (**Fig. 15**). Es una glándula tubuloalveolar o tubuloalveolar serosa en gatos y seromucosa en perros y ungulados. Las células de los adenómeros frecuentemente tienen inclusiones lipídicas. Entre estas células y la lámina basal se encuentran células mioepiteliales. Los adenómeros desembocan en diez o más conductos secretores que vierten su contenido en el fórnix superior del saco conjuntival.

La formación de lágrimas no se limita a la glándula lagrimal, sino que otras glándulas como la superficial de los párpados y las del tercer párpado contribuyen de manera sustancial; además, algunos componentes de las lágrimas son sintetizados por los epitelios corneal y conjuntival. Las lágrimas forman la **película lagrimal** que humecta a la córnea, la protege del potencial daño por el roce con la conjuntiva palpebral y, además, tiene funciones antimicrobianas. Las mucinas que posee impiden la adhesión de microbios a la córnea y en su composición se encuentran sustancias antimicrobianas como la lisozima y la IgA. Como consecuencia de la presencia de estas sustancias, la microbiota del ojo es mucho menos abundante en cantidad y variedad de microorganismos que la de otras regiones corporales. El drenaje comienza en los conductillos lagrimales (revestidos por epitelio plano estratificado) que transportan las lágrimas al conductillo lagrimal común. Este desemboca en el saco lagrimal del que surge el conducto nasolagrimal, revestido por epitelio cilíndrico con células caliciformes, que desemboca en la cavidad nasal. Los conductillos lagrimales se inician en los **puntos lagrimales**, reconocibles macroscópicamente (**Fig. 15**).

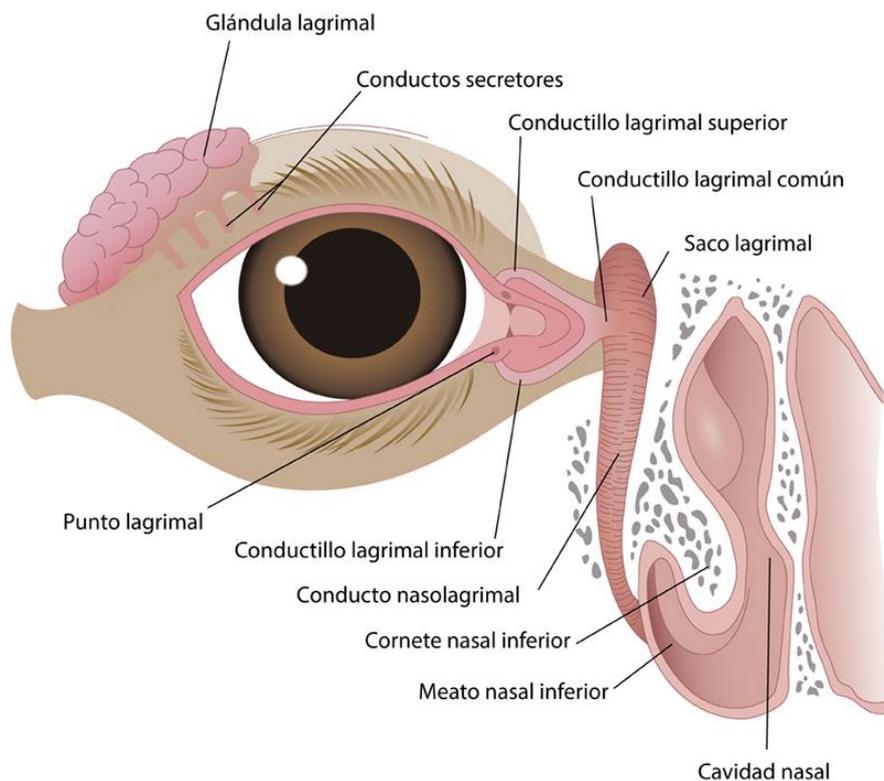


Figura 15. Globo ocular y aparato lagrimal. Autora: VP (ver ref.).

Nervio óptico

Está constituido por los axones de las células ganglionares de la retina. Estos axones forman una capa en toda la retina excepto en la fóvea. No posee las vainas típicas de un nervio, sino que inicialmente el tejido conectivo que lo rodea proviene de la coroides y la esclerótica. Atraviesa esta última por su lámina cribosa y al salir de órbita los axones pasan a estar revestidos por las meninges. Dado que este nervio es un derivado encefálico, la vaina de mielina está formada por oligodendrocitos, no por células de Schwann.

Músculos

El ojo posee músculos específicos formados por tejido muscular estriado esquelético que se localizan en el interior de la órbita. Ellos son los cuatro músculos rectos, los dos oblicuos, el retractor del globo ocular y el elevador del párpado superior.

Histofisiología de la visión

La entrada de luz al globo ocular es regulada por la apertura de la pupila, que a su vez depende de la contracción y dilatación del iris. La luz que ingresa atraviesa los cuatro medios refringentes del globo ocular (córnea, humor acuoso, cristalino y cuerpo vítreo) que funcionan como un sistema de lentes (regulados, por ejemplo, por la acomodación del cristalino) y permiten enfocar la imagen en la retina. Los rayos lumínicos que llegan a la retina la atraviesan casi en su totalidad hasta alcanzar los discos de los fotorreceptores. La disposición vertical de la mayor parte de las neuronas de la retina y de las células de Müller y de las organelas en su interior favorece el pasaje ordenado de los rayos. Una vez que se alcanzan los fotorreceptores comienza el proceso de fototransducción que fue descrito en la sección de retina. Las secuencias de sinapsis en la retina incluyen muchas sinapsis inhibitorias que permiten destacar la imagen principal y bloquear las imágenes periféricas. El ojo ha sido comparado con una cámara fotográfica en muchas ocasiones; sin embargo, permite la formación de imágenes tridimensionales y en el área visual de la corteza visual cerebral se consigue que la escena presentada a los ojos pueda ser construida tomando en cuenta la experiencia pasada del organismo.

Además de ser el órgano de la visión, el ojo es el órgano receptor de luz y detecta sus fluctuaciones. Existen algunas células ganglionares que no reciben impulsos originados en los fotorreceptores, sino que actúan ellas mismas como receptoras de luz por contener una opsina: la melanopsina. En estas células ganglionares se realiza la fototransducción y se genera un impulso transmitido por sus axones que forman parte del nervio óptico, pero que hacen sinapsis en áreas diferentes del cerebro que los axones que transportan la información visual. Esta vía es fundamental para la regulación de los ritmos circadianos (de alrededor de un día) y circanuales (de alrededor de un año) que se manifiestan en muchos de los procesos que ocurren en el orga-

nismo, y que permiten su adaptación a un medio ambiente que cambia cíclicamente. La adaptación a las fluctuaciones de los periodos de luz oscuridad parece haber ocurrido en el inicio de la historia de la vida y la aparición de sistemas de captación de la luz fue muy anterior a la de los órganos de la visión.

Oído

El oído es un órgano sumamente complejo que se encarga de dos funciones: la **auditiva** (percepción de sonidos), y la **vestibular** (percepción de la posición individuo en el espacio, tanto en el estado de reposo como de movimiento). Ambas funciones son llevadas a cabo por mecanorreceptores muy especializados presentes en el oído interno. En los mamíferos, este órgano posee tres sectores morfológica y funcionalmente bien definidos, oído **externo**, oído **medio** y oído **interno**, que son interdependientes porque cada sector depende del funcionamiento del otro (**Fig. 16**). El oído externo y el oído medio reciben y transmiten la onda sonora hacia el oído interno, allí los **mecanorreceptores auditivos** transforman las vibraciones en impulsos eléctricos (que se interpretan en el encéfalo). Los **mecanorreceptores de la porción vestibular** responden a la gravedad y a la inercia, generada por el movimiento del individuo. Allí se inicia la transducción de señales del sentido del equilibrio y contribuyen a coordinar los movimientos corporales.

El oído externo comprende desde el pabellón auricular (oreja) hasta la membrana timpánica, posee una parte ósea contenida en el cráneo y un tubo cartilaginosa y un pabellón por fuera de él; el oído medio está ubicado dentro de la porción timpánica del hueso temporal¹²⁶, en una cavidad que está contenida en la bulla timpánica y el oído interno se localiza en el interior de la porción petrosa del complejo temporal.

¹²⁶ Pese a que actualmente se considera que el temporal es un complejo óseo originado a partir de varios huesos (complejo temporal), utilizamos la expresión hueso temporal debido a que es la aplicada en los textos de anatomía veterinaria.

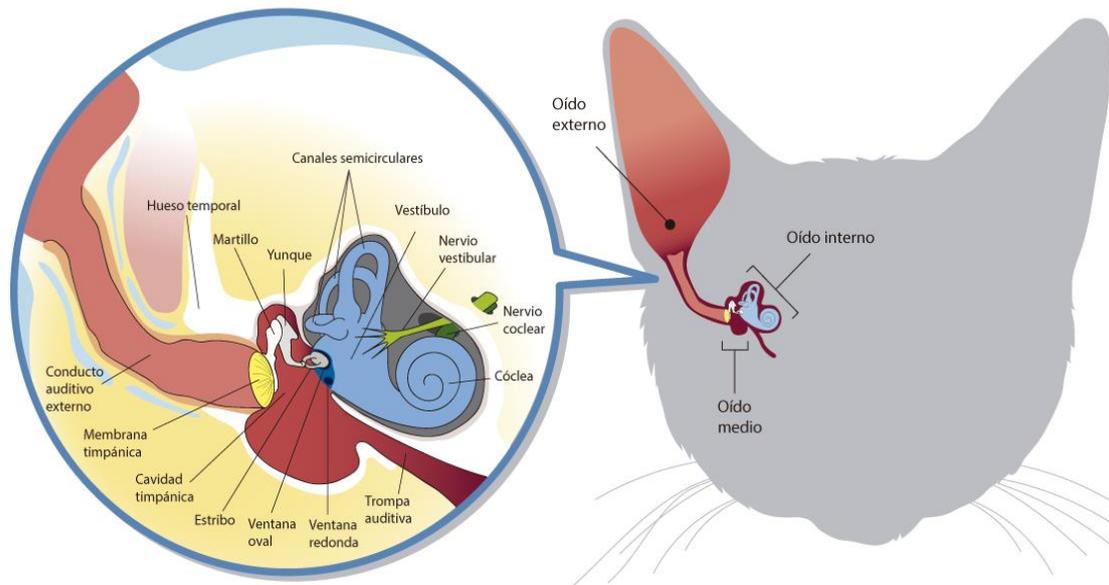


Figura 16. Izquierda: vista anterior del oído externo, medio e interno. Derecha: ubicación espacial del oído dentro de la cabeza. Autora: VP (ver ref.).

Oído externo

Esta parte del oído primariamente orienta, concentra y direcciona los sonidos hacia el oído medio (a modo de una antena parabólica que recibe y direcciona). Está formado por un pabellón auricular (oreja) y un conducto auditivo externo, que se extiende desde la base de la oreja hasta el tímpano (**Fig. 16**). En el embrión el conducto auditivo se forma a partir de la porción distal de la primera hendidura faríngea, en tanto que el pabellón auditivo se origina por proliferaciones mesenquimáticas, derivadas de las crestas neurales.

El **pabellón auricular** posee un eje de cartílago elástico, que le da la forma y el sostén. Este cartílago está cubierto, por ambos lados, por piel con folículos pilosos y glándulas sudoríparas y sebáceas. En la cara externa (convexa), esta piel es más gruesa y posee mayor cantidad de folículos pilosos que la cara interna (cóncava). Varios músculos se asocian con el pabellón auricular y permiten su movimiento, fundamental para la localización de la fuente del sonido (en muchas especies de mamíferos, por ejemplo en la especie humana, el pabellón ha perdido su movilidad por la reducción de dicha musculatura).

El pabellón presenta variaciones de forma y tamaño, que se relacionan con la adaptación al ambiente y por lo tanto con la funcionalidad del oído. Por ejemplo, se encuentra reducido y es muy pequeño en algunos mamíferos cavícolas o en semiacuáticos como lobos marinos y nutrias. Puede estar ausente en aquellos mamíferos totalmente acuáticos como los cetáceos y manatíes, o en otro grupo de semiacuáticos: las focas. Por el contrario, su tamaño es proporcionalmente grande en muchas especies de roedores y carnívoros nocturnos, o en el caso particular de los murciélagos que lo utilizan en la ecolocalización. Los elefantes también poseen un pabellón de gran tamaño, pero en este caso está asociado con la regulación de la temperatura corporal.

El **conducto auditivo externo** posee una porción distal (más alejada del eje sagital del cráneo) con un esqueleto cartilaginoso y una porción proximal con esqueleto óseo, (el hueso timpánico). Este conducto se extiende desde el pabellón auricular hasta la membrana timpánica (límite con el oído medio). Se encuentra sumamente reducido u obliterado por completo en las especies que carecen de pabellón. Está tapizado internamente por epitelio plano estratificado cornificado, con folículos pilosos, glándulas sebáceas y ceruminosas, cuya cantidad y volumen varían según la especie. Las **glándulas ceruminosas** son glándulas sudoríparas apocrinas con un conducto muy enrollado, su secreción se mezcla con la de las glándulas sebáceas y con células descamadas y forma el **cerumen** o cera del oído. Este cerumen contiene inmunoglobulinas, importantes para la protección del conducto. No existen glándulas en la región en que el conducto tiene sostén óseo.

En los perros es muy frecuente la inflamación del oído externo (otitis externa) causada, generalmente, por bacterias, levaduras o ácaros que infectan el conducto auditivo externo. La curvatura del conducto en los perros es un factor predisponente para las otitis, además de dificultar la inspección clínica con el otoscopio. La densidad y longitud de los pelos que se encuentran en el oído externo, así como el tamaño y posición del pabellón son muy variables entre las distintas razas y también son factores predisponentes. Las otitis son muy frecuentes en aquellas razas de orejas largas y caídas en quienes la ventilación es escasa. Frecuentemente, la afección del oído externo puede resultar de la multiplicación exacerbada de la microbiota que ocurre en algunos casos de inflamación de la piel (dermatitis).

Oído medio

En este sector se transporta la energía de la onda sonora, captada por el oído externo, desde la membrana timpánica hasta otra membrana más pequeña, la ventana oval; la diferencia de tamaño entre ambas membranas genera una condensación de esa energía. Dentro del oído medio las ondas sonoras se transmiten como **vibraciones mecánicas** de una cadena de **huesecillos**. Este sector incluye la **membrana timpánica**, la **cavidad timpánica**, la cadena de tres huesecillos del oído (**martillo**, **yunque** y **estribo**), los espacios huecos (antro mastoideo y celdillas mastoideas que se comunican con la cavidad timpánica, y la trompa auditiva (o trompa de Eustaquio) que comunica a la cavidad timpánica con la nasofaringe (**Fig. 16 y 17**).

El epitelio de la membrana que reviste a la cavidad timpánica, a los antros, las celdillas y los huesecillos es de origen endodérmico y deriva de la primera bolsa faríngea. Los huesecillos del oído medio derivan de los arcos faríngeos, y por lo tanto de las crestas neurales; al igual que otras estructuras formadas por tejidos conectivos en el oído medio.

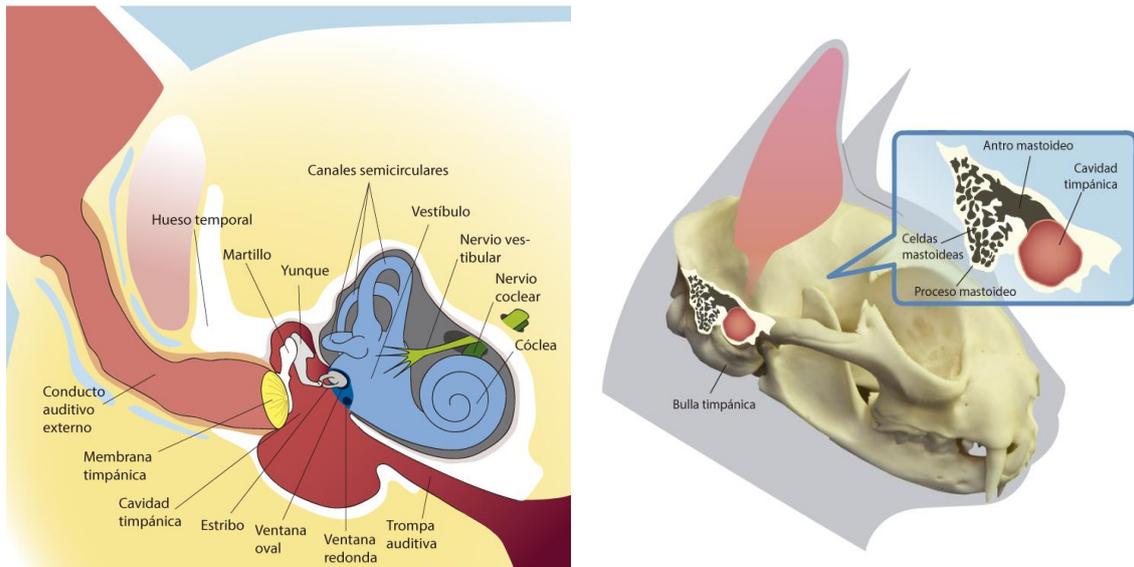


Figura 17. Vista anterior y lateral de la cavidad del oído medio y su relación con el antro y las celdas mastoideas. Autora: VP (ver ref.).

Membrana timpánica o tímpano

Es una membrana tensa que separa el oído externo del medio, su nombre proviene del latín *tympanum* que significa “tambor” porque vibra como tal cuando es golpeada por la onda sonora. Es una estructura de contorno circular y con forma de embudo o de cono, que se dispone en el extremo proximal del conducto auditivo externo y constituye el límite entre este y el oído medio. Por su forma de embudo, hace que se concentre la energía de las ondas sonoras que llegan desde el conducto auditivo externo. Posee tres capas que desde el exterior hacia el interior son: la piel del conducto auditivo externo (muy delgada con tejido epitelial plano estratificado no cornificado y sin glándulas), una capa central de tejido conectivo con fibras colágenas de disposición radial y circular, y la túnica mucosa del oído medio.

Cavidad timpánica

Es un espacio lleno de aire ubicado dentro del hueso temporal. En su interior se encuentran los **huesecillos del oído medio** que están articulados entre sí y relacionados por músculos y ligamentos que permiten su movimiento (**Fig. 16, 17 y 18**). La cavidad timpánica está limitada por un techo, un piso y cuatro paredes (anterior, posterior, lateral y medial). En la pared anterior se localiza el **orificio de la trompa auditiva**, la pared medial incluye la ventana oval (cerrada por la membrana oval, o timpánica secundaria), que limita con el oído interno y la ventana redonda. La pared lateral está formada esencialmente por la membrana timpánica y la pared posterior por el hueso esponjoso del proceso mastoideo que contiene el antro mastoideo y otros espacios aéreos más pequeños, llamados celdillas mastoideas.

La cavidad timpánica posee una túnica mucosa que se continúa con la que reviste la parte posterior el antro mastoideo, y la parte anterior la trompa auditiva: La túnica mucosa reviste en la cara lateral, la superficie interna de la membrana timpánica y, en la cara medial, la superficie lateral de la ventana oval. El tejido epitelial de esta túnica mucosa es plano simple, excepto en

la zona cercana al orificio de la trompa auditiva donde cambia a cilíndrico pseudoestratificado, ciliado con células caliciformes; la lámina propia es muy delgada. La túnica mucosa recubre, además, a los huesecillos del oído y sus ligamentos, y a las celdillas mastoideas.

Antro mastoideo y celdillas mastoideas

Las celdillas mastoideas son cavidades neumatizadas (repletas de aire) alojadas en el proceso mastoideo (del hueso mastoideo), que se abren en la cavidad timpánica, entre ellas existe una cavidad de mayor tamaño, el antro mastoideo, anterior con respecto a las celdillas (**Fig. 17**). La función de este sistema es el control de las presiones del oído medio, lo que posibilita una buena conducción de las ondas sonoras; si se altera su estructura se alterará, por ende, la audición.

Trompa auditiva

Comunica la cavidad timpánica con la nasofaringe (**Fig. 16**), su base se compone de una parte de tejido óseo y otra de tejido cartilaginoso elástico, que con la edad puede transformarse en hialino. La túnica mucosa que reviste internamente a la trompa auditiva posee epitelio cilíndrico simple pseudoestratificado ciliado con células caliciformes y una lámina propia delgada. Cerca de la faringe, en algunos animales como los ovinos, existen glándulas mucosas y mixtas. La función de la trompa es la compensación de las presiones en la cavidad timpánica, permitiendo que la presión de aire a ambos lados de la membrana timpánica sea la misma; esto posibilita que la transmisión de las ondas sonoras sea adecuada.

Las **bolsas guturales** son grandes divertículos de las trompas auditivas de los équidos y los tapires, que ponen en contacto el oído medio con la faringe. Poseen una túnica mucosa similar al resto de la de la trompa auditiva, pero con abundantes fibras elásticas y musculares lisas; además contiene glándulas serosas y mucosas. La túnica adventicia posee abundantes vasos y nervios, y extensas áreas de tejido adiposo. Este órgano tiene como función equilibrar las presiones entre el oído y la faringe; se relaciona con la sonoridad, por ejemplo la del relincho en los caballos. Por lo general, las paredes de la bolsa están en contacto y la luz de la misma se encuentra colapsada, pero se dilatan cuando el animal bosteza o deglute. Durante la deglución se abre el orificio faríngeo y se equilibran las presiones del aire a ambos lados de la membrana timpánica. En equinos es sitio frecuente de infecciones producidas por bacterias u hongos, que producen su inflamación (guturocistitis), por ejemplo, en una enfermedad denominada “papera equina”, en la que se acumula pus en su cavidad.

Huesecillos

Los tres huesecillos que conforman la cadena que atraviesa la cavidad del oído medio son: el **martillo** que es el más externo, presenta una cabeza, un cuello y un mango o manubrio; el **yunque** posee un cuerpo con una concavidad, donde articula con la cabeza del martillo y el **estribo** que articula con el yunque por su cabeza y en su base se apoya en la membrana de la ventana oval que limita con el oído interno (**Fig. 18**).

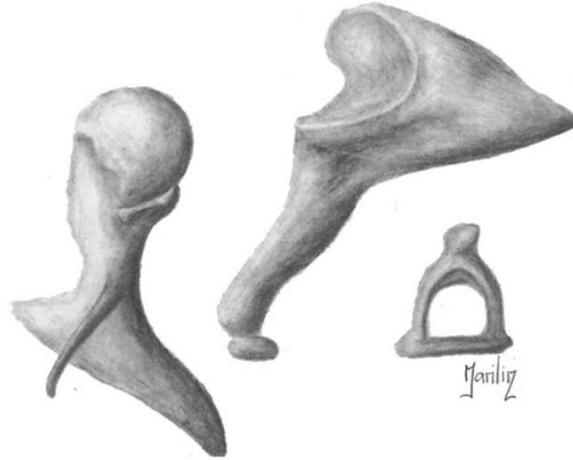


Figura 18. Huesecillos del oído medio, de izquierda a derecha se esquematizan el martillo, el yunque y el estribo. Autora: María Elena del Corro.

Oído interno

Está compuesto por una porción ósea (**laberinto óseo**) y otra membranosa (**laberinto membranoso**) (**Fig. 19**).

El **laberinto óseo** es un sistema continuo de cavidades y conductos de la porción petrosa del hueso temporal que rodea un sistema equivalente de sacos y conductos que es el laberinto membranoso. Tanto el laberinto óseo como el membranoso, presentan una serie de estructuras que se desarrollan en conjunto. La **cóclea** del laberinto óseo por dentro contiene al **conducto o tubo coclear** del laberinto membranoso, el **vestíbulo** del laberinto óseo rodea a los sacos (**sáculo** y **utrículo**) del laberinto membranoso, y en el interior de los **canales semicirculares** del laberinto óseo se ubican los **conductos semicirculares** del membranoso (**Fig. 19**). Entre el laberinto óseo y el membranoso existe el espacio perilinfático, en el que se encuentra un líquido denominado perilinfina, mientras que en el interior del laberinto membranoso circula otro líquido: la endolinfa.

El laberinto óseo y los restantes componentes de tejido conectivo del oído interno se originan a partir de las crestas neurales. El laberinto membranoso deriva de la **placoda auditiva**, un sector del ectodermo que posteriormente se engrosa y forma la placoda ótica. La placoda ótica se invagina y origina la vesícula auditiva, de la que derivan los epitelios de revestimiento del laberinto membranoso. Esta región del oído cumple tanto una **función acústica** (traducción de las ondas sonoras a impulsos eléctricos aferentes) en la parte coclear, como una **función vestibular** relacionada con el equilibrio. Esta última permite registrar la ubicación del animal en el espacio y percibir los cambios en la posición, la aceleración y la dirección del movimiento.

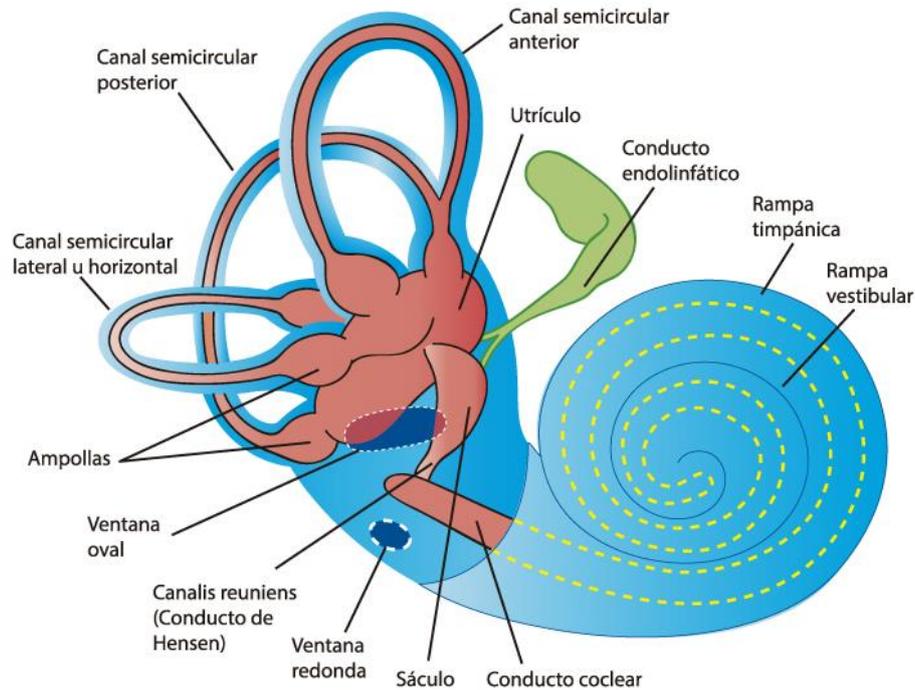


Figura 19. Oído interno (vista anterior). Rojo: componentes del laberinto membranoso; azul: laberinto óseo. Autora: VP (ver ref.).

Laberinto óseo

La cóclea es una estructura ósea hueca dispuesta en forma de espiral similar a un caracol (**Fig. 19 y 20**). Posee una parte central denominada **columella** (modiolo), que es el eje principal de la cóclea, esta última posee, según la especie, dos a cinco vueltas sobre el eje. La base de la **columella** corresponde al fondo del meato acústico interno; allí, la cóclea presenta unos orificios que conforman la **placa cribosa** que es atravesada por las fibras que salen para formar el I nervio coclear (porción acústica del nervio craneal VIII).

La **cóclea** posee una cresta ósea de disposición horizontal, la **cresta espiral** o lámina espiral ósea). La cresta espiral, junto con su continuación, la membrana basilar, dividen a la cavidad de la cóclea en dos sectores denominados rama coclear y rama timpánica. A la vez, existe otra membrana (membrana vestibular) que se extiende por sobre la rama coclear y la separa de otra rama, la rama vestibular. Por lo tanto, la cóclea queda internamente dividida en tres sectores (**Fig. 19 y 20**).

El **vestíbulo** es una estructura ovoidal donde se alojan el utrículo y el sáculo (del laberinto membranoso). En su pared lateral se encuentra la ventana oval, en la que se apoya la base del estribo; por debajo de esta ventana oval está la pequeña ventana redonda (**Fig. 19**). Estas ventanascerradas por sendas membranas homónimas, separan la pared lateral del vestíbulo de la pared medial de la cavidad timpánica (**Fig. 16 y 17**).

Los **canales semicirculares** son tres tubos incompletos que se unen por sus extremos al utrículo, cada uno de los cuales describe un recorrido casi circular. Están orientados sobre los

tres planos espaciales y dispuestos entre sí de forma ortogonal por lo tanto existen los siguientes canales: vertical anterior o superior, vertical posterior, y el lateral u horizontal (**Fig. 19**). En uno de los extremos de cada canal (al comienzo o al final del recorrido) y en su unión con el utrículo, hay una dilatación en forma de una ampolla.

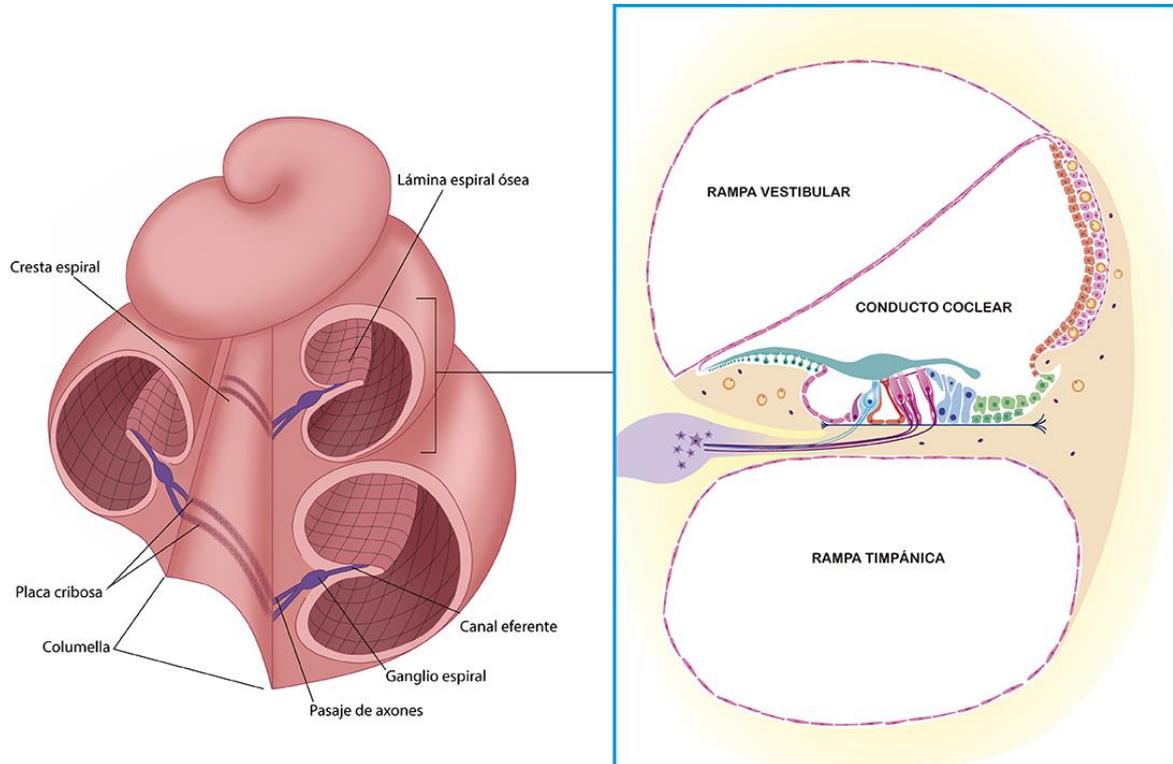


Figura 20. Izquierda: cóclea. Derecha: órgano de Corti. Autora: VP (ver ref.).

Laberinto membranoso

Está contenido dentro del laberinto óseo y contiene a la endolinfa (líquido endolinfático). La endolinfa tiene características únicas entre los componentes extracelulares porque posee más concentración de K^+ que de Na^+ . El laberinto membranoso está dividido en los mismos sectores que el laberinto óseo: una zona coclear formada por el conducto coclear y una zona vestibular, a su vez constituida por el vestíbulo membranoso y los conductos semicirculares membranosos.

El **conducto coclear** o rampa media es una estructura espiral ubicada dentro de la cóclea y flanqueada por dos tubos paralelos a ella (la rampa vestibular y la rampa timpánica); los tres corren dentro de la cóclea (**Fig. 19 y 20**). Es la porción del laberinto coclear que contiene los receptores para la audición (órgano de Corti).

La **zona vestibular** incluye el vestíbulo membranoso formado por dos sacos denominados **utrículo** y **sáculo**, ubicados en el vestíbulo óseo, y tres conductos semicirculares membranosos localizados dentro de los canales semicirculares óseos. El **utrículo** y el **sáculo** poseen cada uno una **mácula** que es un receptor vestibular que responde a aceleraciones lineales. Cada uno de

los conductos semicirculares presenta un engrosamiento, en el inicio o final de su recorrido, denominado ampolla membranosa, donde se encuentran las **crestas** que son los receptores vestibulares relacionados con el equilibrio que reconocen la aceleración angular. Del sáculo parte el conducto endolinfático que termina en el saco endolinfático, ambos se consideran parte del sistema vestibular y contienen endolinfa (**Fig. 19**).

El utrículo, el sáculo y los conductos semicirculares hacia la perilinfa están revestidos por de tejido conectivo con una capa de fibroblastos aplanados. Hacia el espacio endolinfático están revestidos por tejido epitelial plano simple que en las cercanías del epitelio sensorial es cilíndrico e interviene en el mantenimiento de la endolinfa.

Los componentes sensoriales del laberinto membranoso son **mecanorreceptores** que se disponen en zonas definidas y contienen una serie de células especializadas. Por la altura y la complejidad estos mecanorreceptores se distinguen claramente del resto del epitelio endolinfático. Los mecanorreceptores son las **crestas ampollares**, las **máculas** y el **órgano de Corti**. Las **crestas ampollares** están situadas en las ampollas membranosas de los conductos semicirculares, son sensibles a los movimientos de aceleración angular de la cabeza. Las **máculas** son dos áreas ovales de neuroepitelio, una ubicada en el sáculo y la otra en el utrículo, perciben las aceleraciones lineales de la cabeza. El **órgano de Corti** (órgano espiral) se dispone en el conducto coclear acompañando su recorrido y su función es la **recepción del sonido** y su transformación en un impulso nervioso.

Estos mecanorreceptores están formados por **células epiteliales cilíndricas** de función sensorial y **células de sostén**. Las células ciliadas son **transductores** que permiten la conversión de la energía mecánica (vibraciones o movimiento) en energía eléctrica, como un impulso nervioso que luego se transmite como un impulso nervioso al encéfalo por el nervio vestibulococlear (VIII). Estas células poseen un "haz ciliar", formado por hileras de estereocilias, que son de diferentes alturas; en los receptores vestibulares, cada célula tiene una sola cilia verdadera. Las células sensitivas del receptor auditivo pierden su cilias durante el desarrollo. Las estereocilias se contactan entre sí por enlaces apicales en la membrana vecina, junto a esos enlaces se encuentran los canales iónicos necesarios para que ocurran los cambios de potencial en estas células. En los mecanorreceptores de los receptores del laberinto vestibular hay dos clases de células ciliadas, tipo 1 y 2 (**Fig. 21**). Las **tipo 1** tienen forma de pera y están rodeadas por una terminación nerviosa aferente con forma de cáliz y unas pocas fibras eferentes. Las de **tipo 2** son cilíndricas y establecen en su base conexiones tanto con fibras nerviosas aferentes como eferentes. Las células de sostén son cilíndricas, presentan complejos de unión entre sí y con las células ciliadas. La porción apical de las células está cubierta por una masa gelatinosa extracelular formada especialmente por glicoproteínas, algunas de ellas del tipo de los proteoglicanos.

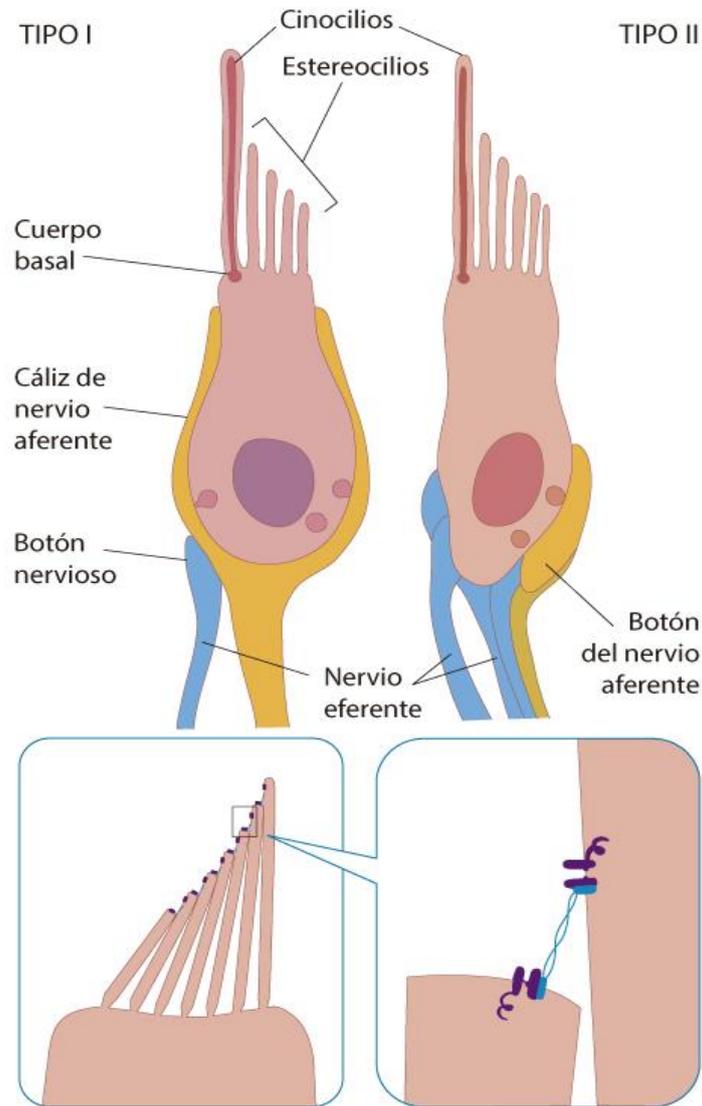


Figura 21. Células ciliadas del vestíbulo. Izquierda arriba: células tipo I. Derecha arriba: células de tipo II. Abajo: desplazamiento de las estereocilias. Autora: VP (ver ref.).

En las **crestas ampollares** de los conductos semicirculares la masa gelatinosa es gruesa, (**cúpula**) y en ella están incluidas las estereocilias de largo decreciente y la cilia, de las células sensoriales (**Fig. 21 y 22**).

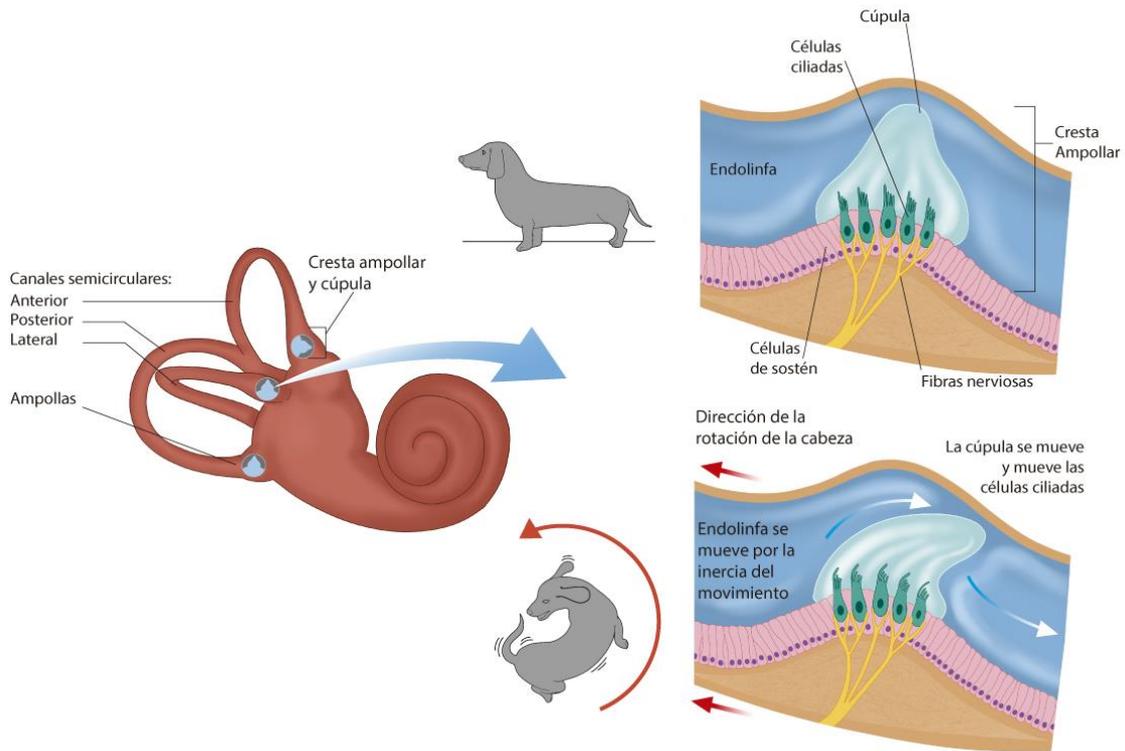


Figura 22. Ampollas: su ubicación, estructura histológica y movilidad en respuesta a los movimientos angulares y giros de la cabeza. Autora: VP (ver ref.).

La **mácula** del sáculo se orienta perpendicular (vertical) respecto de la mácula del utrículo (horizontal) (**Fig. 23**) el material gelatinoso en este caso es más delgado y se denomina **membrana otolítica** porque, además de proteoglicanos y otras glicoproteínas, contiene en su superficie cuerpos cristalinos de carbonato de calcio (otolitos). La membrana otolítica se mueve sobre la mácula, de la misma manera que la cúpula se mueve sobre la cresta, y las estereocilias son desplazadas acompañando los movimientos del individuo. Este movimiento causa que la endolinfa se desplace por inercia y desencadene la despolarización las células ciliadas que inician el impulso aferente. En el ápice, las estereocilias poseen canales de potasio que se abren o cierran (generando despolarización o hiperpolarización) según para donde se desplace la endolinfa.

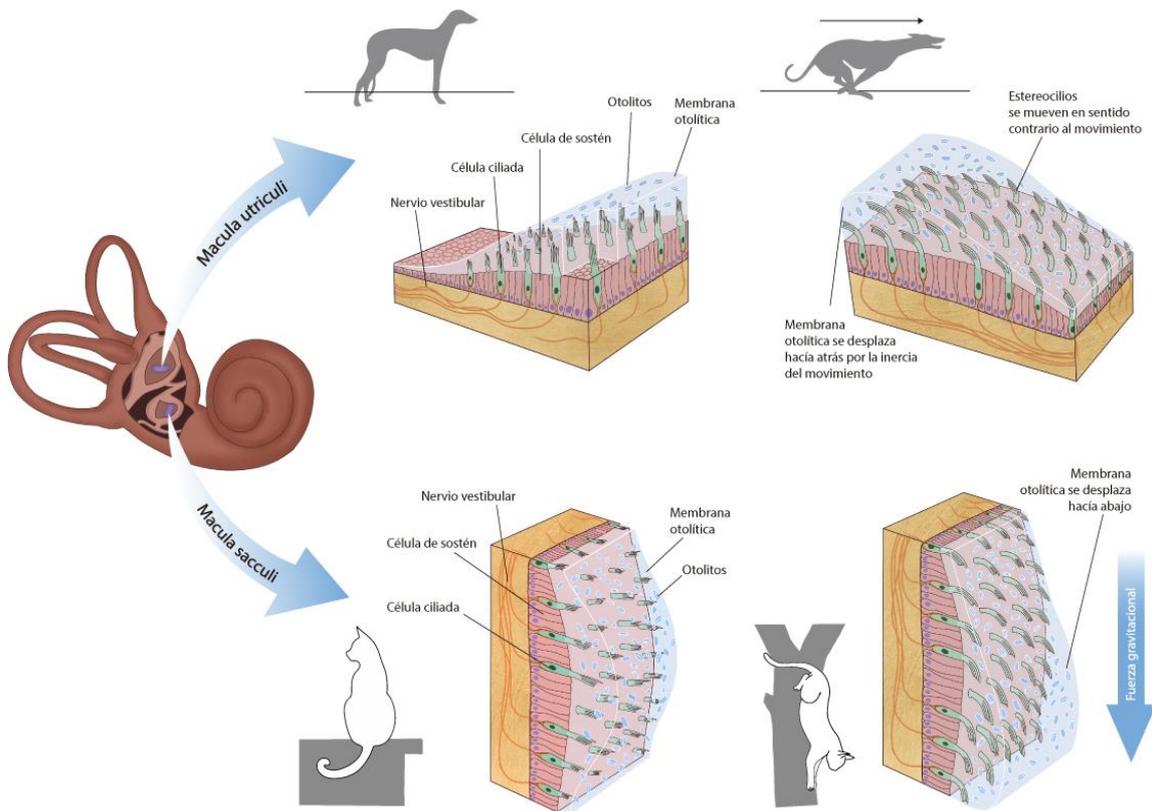


Figura 23. Máculas. Arriba: utrículo (detección de movimientos de aceleración horizontal). Abajo: sáculo (detección de movimientos de aceleración vertical). Autora: VP (ver ref.).

El conducto coclear se encuentra en el centro de la cóclea, contiene endolinfa y divide el espacio coclear en dos compartimentos; rampa timpánica, y rampa vestibular (ambas contienen perilinfa). Estas rampas están separadas por membranas, la rampa vestibular está separada de la rampa media por la membrana vestibular, y la rampa media está separada de la rampa timpánica por la membrana basilar (donde se apoya el **órgano de Corti**) (**Fig. 24**). A su vez, la pared lateral del conducto coclear está tapizada por un tejido epitelial estratificado muy particular denominado **estría vascular** que a diferencia de los restantes epitelios del organismo carece de lámina basal y posee capilares sanguíneos intraepiteliales. Las células epiteliales de la estría vascular poseen numerosas mitocondrias relacionadas con el intercambio iónico necesario para su función, que es secretar la endolinfa y mantener su composición. Por lo tanto, el conducto coclear tiene un contorno triangular y está limitado por una pared superior (membrana vestibular), una pared lateral (estría vascular) y un piso (membrana basilar).

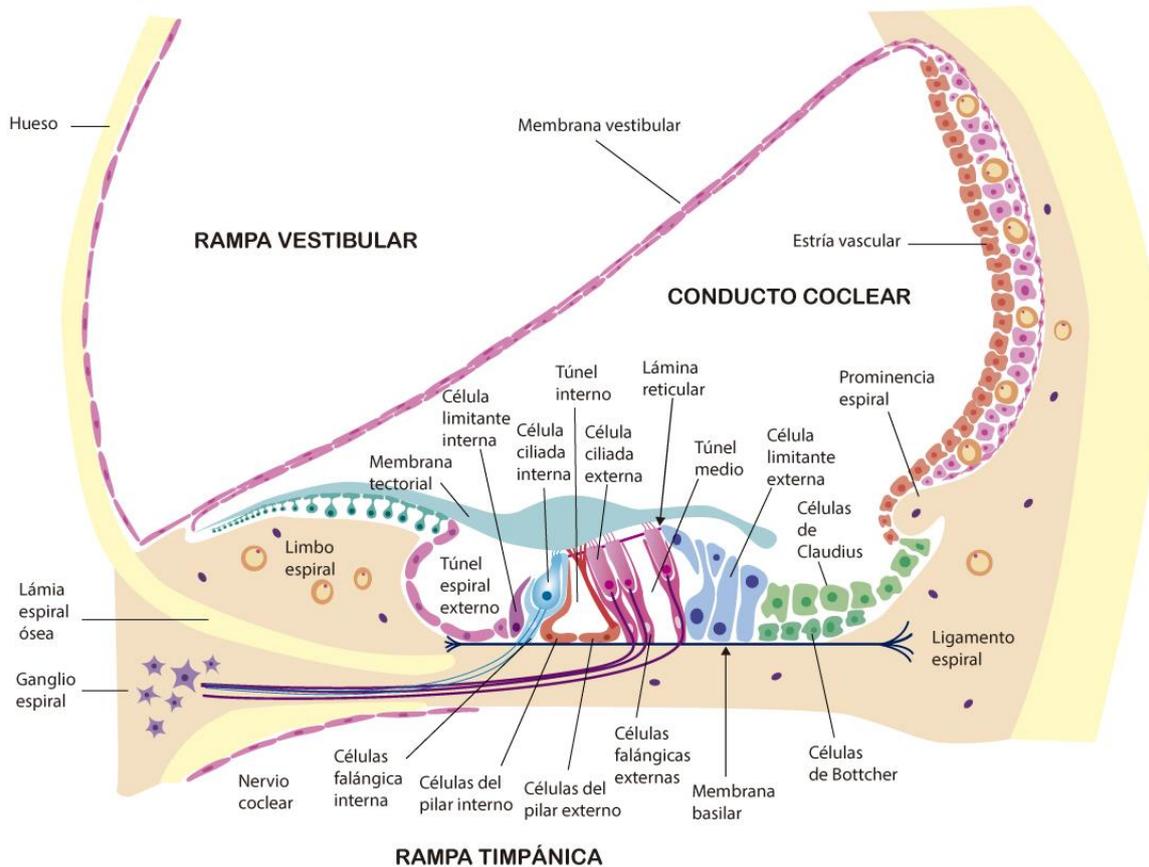


Figura 24. Conducto coclear y órgano de Corti. Autora: VP (ver ref.).

El órgano de Corti posee: **células ciliadas internas** (las más cercanas a la lámina espiral), **células ciliadas externas** (más alejadas de la lámina espiral) y diversos tipos de **células de sostén** como las células falángicas y las células de los pilares (**Fig. 24**). Las células ciliadas internas son piriformes y forman una sola hilera, mientras que las ciliadas externas son cilíndricas y forman varias hileras. En el interior del órgano de Corti se ubican tres túneles, no conectados con los espacios perilinfáticos y endolinfáticos. Por ellos circula un líquido diferente: la corticolinfa, que es más similar al líquido extracelular que la endolinfa. Alrededor de los túneles son abundantes las uniones ocluyentes entre los distintos tipos celulares.

Sobre el órgano de Corti se extiende la **membrana tectoria** que se ubica por encima de las células ciliadas y establece un suave contacto con sus estereocilias; la membrana tectoria está conformada por fibras colágenas de disposición radial que están inmersas en una sustancia densa compuesta por glicoproteínas que también se encuentran en las máculas del sáculo y utrículo y en las cúpulas de las ampollas de los conductos semicirculares (**Fig. 20 y 24**).

Histofisiología de la audición

El oído convierte las ondas sonoras en impulsos eléctricos. El **pabellón auricular** funciona como una antena parabólica de captación de ondas de sonido que viajan en diferentes direcciones, por ello las orejas de muchos animales se mueven, intentando percibir la dirección del sonido y así recogerlo y permitir su paso al conducto auditivo externo. Este conducto vehiculiza las ondas sonoras hasta la membrana timpánica, que vibra al recibirlas. Del otro lado de la membrana timpánica (hacia el oído medio) se inserta el mango del martillo, que articula con el yunque y este, a su vez, con el estribo. Por lo tanto, los movimientos que ocurren en la membrana también hacen vibrar a esta **cadena de huesecillos**, transmitiendo consigo información sobre la frecuencia y amplitud de las ondas sonoras. Las **vibraciones de la membrana timpánica** se transmiten mediante la cadena de huesecillos hacia la platina del estribo que está en contacto con la **ventana oval**. Por lo tanto, vibra la membrana timpánica secundaria que es blanda; esas vibraciones llegan al laberinto óseo, que contiene perilinfa. Las vibraciones pasan a la cóclea, por donde se transmiten a través de este sistema espiral, viajan por la rampa vestibular y retornan por la rampa timpánica hasta llegar a la ventana redonda. Como consecuencia de estos movimientos de la perilinfa, se mueven las membranas flexibles que contactan ambas rampas con el conducto coclear (la membrana vestibular y la membrana basilar) y consecuentemente la endolinfa; estas vibraciones estimulan al órgano de Corti a través de la membrana tectoria. Entonces, las estereocilias se inclinan, se modifica el estado de los canales de K^+ y cambia la polaridad de estas células, iniciando un **estímulo** que es transmitido a las neuronas con las que establecen sinapsis. Los axones de estas neuronas forman el **nervio coclear** que se une al nervio vestibular y originan el nervio vestibulococlear. Este nervio termina su recorrido en la corteza cerebral (corteza auditiva), llevando consigo no solo la información recabada de la región auditiva, sino también de la vestibular (**Fig. 25**).

Histofisiología del equilibrio

De la misma manera que se excitan las células sensoriales de la región auditiva, también lo hacen las de la zona vestibular. Sus células se encuentran en las ampollas de los canales y en las máculas del sáculo y el utrículo y también perciben movimientos de la endolinfa que circula por dentro del laberinto membranoso (resultado de los movimientos de todo cuerpo). Por ejemplo, las células de las ampollas de un animal que está rotando su cuerpo al momento de la caza de una presa, o bien el movimiento de giros y saltos en los animales arborícolas, hacen que se estimulen dichas células por el efecto de la inercia de la endolinfa, se genera entonces la información de cómo su cuerpo está orientado en el espacio (**Fig. 22**).

Con respecto a las máculas, el utrículo detecta y responde a movimientos horizontales de aceleración y desaceleración, por ejemplo, los de un animal durante la carrera. El sáculo responde a los movimientos verticales (**Fig. 23**). Los movimientos que se generan en la endolinfa

son transducidos por las máculas, o por las ampollas, luego a las células nerviosas, que conforman la rama vestibular del nervio VIII.

Los mecanismos tanto de la audición como del equilibrio están regidos por la estimulación mecánica a través de la endolinfa sobre las células ciliadas; la energía cinética del movimiento de la endolinfa es transformada en impulsos eléctricos. Dichos impulsos recorren los diferentes axones que forman la rama vestibular que, unida a la rama auditiva (proveniente del órgano de Corti) forman el nervio VIII. La información recabada en este sector no solo se dirige a la **corteza cerebral** sino también al **cerebelo**.

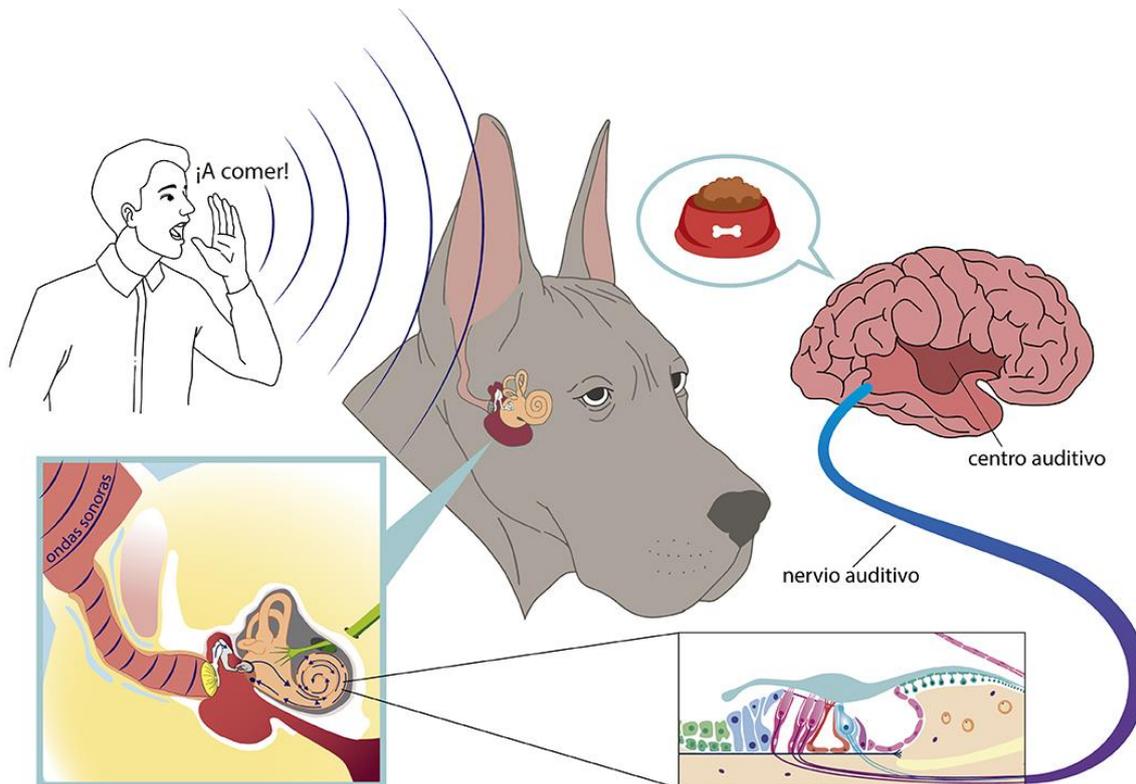


Figura 25. Recorrido de las ondas sonoras, su transformación en impulso eléctrico y su interpretación en la corteza cerebral. Autora: VP (ver ref.).

Referencias

- Arias, M. P. y Zuluaga, D. A. (2010) Evaluación histoquímica preliminar para determinar la presencia de algunos gluco-componentes de la mucosa de las bolsas guturales de los equinos, *Revista CES de Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 5 (2) pp. 37-43.
- Banks, W.J. (1993). *Applied Veterinary Histology*. 3^{ra} ed., Saint Louis, Missouri: Mosby.
- Bargmann, W. (1981). *Histología*. 4^a ed. Barcelona: Espaxs.
- Barros, B. B., Andrade, J. S., Garcia, L. B., Pifaia, G. R., Cruz, O. L., Onishi, E. T. y Penido, N. (2014) Micro-endoscopic ear anatomy of guinea pig applied to experimental surgery, *Acta Cirurgica Brasileira*, 29 Suppl 1, pp. 7–11. DOI: 10.1590/S0102-86502014001300002.

- Biacabe, B., Mom, T., Avan P. y Bonfils, P. (2000). Anatomía funcional de las vías auditivas. *Encyclopédie Médico-chirurgicale*. Paris: Elsevier Masson SAS.
- Blanke, A., Aupperle, H., Seeger, J., Kubick, C., y Schusser, G. F. (2015) Histological study of the external, middle and inner ear of horses. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 44(6), pp. 401–409. DOI: 10.1111/ahe.12151.
- Brüel, A., Christensen, E., Trantum-Jensen, J., Qvortrup, K. y Geneser, F. (2015). *Geneser-Histología*. 4^{ta} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Byosiere, S. E., Chouinard, P. A., Howell, T. J. y Bennett, P. C. (2018) What do dogs (*Canis familiaris*) see? A review of vision in dogs and implications for cognition research, *Psychonomic Bulletin Review*, 25(5), pp. 1798–1813. DOI: 10.3758/s13423-017-1404-7.
- Cole, L. K. (2010) Anatomy and physiology of the canine ear, *Veterinary Dermatology*, 21(2), pp. 221–231. DOI: 10.1111/j.1365-3164.2009.00849.x.
- Crespo-Moral, M., García-Posadas, L., López-García, A., and Diebold, Y. (2020) Histological and immunohistochemical characterization of the porcine ocular surface. *PloS one*, 15(1), e0227732. DOI: 10.1371/journal.pone.0227732.
- Cudeiro, J., Martínez-Conde, S., Macknik, S.L., Meyer, A., Alonso, J.M., Billock, V.A., Tsou, B., Kwon, D., Ramachandran, V. S., Rogers-Ramachandran, D., De Gelder, B., Clavagnier, S., Kersten., Munar, E., Nadal, M., Maestú, F., Cela Conde, C.J., Jacobs, G.H. y Nathans, J. (2016). *La visión. Cuadernos de mente y cerebro. Investigación y ciencia*. Barcelona: Prensa científica.
- Dartt, D. A. y Willcock, M. D. P. (2013) Complexity of the tear film: Importance in homeostasis and dysfunction during disease, *Experimental Eye Research*, 117, pp. 1-3. DOI: 10.1016/j.exer.2013.10.008.
- Eurell, J.A. y Frappier, B.L. (2006). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. 6^{ta} ed. Iowa: Blackwell Publishing.
- Diamante, V., Bardon, J. M., y Chinsky, A. (2004). *Otorrinolaringología y afecciones conexas*. 3^{ra} ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Dohlman, G. F. y Kuehn, L. A. (1973) The role of the perilymph in semicircular canal stimulation. *Acta Oto-laryngologica*, 75(2-6), pp. 396-404. DOI: 10.3109/00016487309139765.
- Dyce, K. M., Sack, W. O. y Wensing, C. J. G. (2009) *Textbook of Veterinary Anatomy-E-Book*. Amsterdam: Elsevier Health Sciences.
- Eurell, J. A. y Frappier, B. L. (2013). *Dellmann's Textbook of Veterinary Histology*. Nueva Jersey: John Wiley & Sons.
- Fawcett, D.W. (1995) *Tratado de Histología*. Boston: 12^{da} ed. Nueva York: Interamericana McGraw Hill.
- Gilberto, N., Santos, R., Sousa, P., O'Neill, A., Escada, P. y Pais, D. (2019) *Pars tensa* and tympanico malleal joint: proposal for a new anatomic classification, *European Archives of Otorhino-laryngology*, 276(8), pp.2141–2148. DOI: 10.1007/s00405-019-05434-4.
- Hall, J. (2016). *Guyton y Hall. Tratado de Fisiología Médica*. 13^{ra} ed. Amsterdam: Elsevier.

- Ham, A.W. y Cormack, D.H. (1983) *Tratado de Histología*. 8^{va} ed. Madrid: Interamericana Mc Graw Hill.
- Heine, P. A. (2004) Anatomy of the ear, *The Veterinary Clinics of North America. Small Animal Practice*, 34(2), pp. 379–395. DOI: 10.1016/j.cvsm.2003.10.003.
- Junqueira, L. C. y Carneiro, J. (2015). *Histología Básica. Texto y atlas*. 12^{va} ed. México D.F.: Editorial Médica Panamericana.
- Kandel, E. R, Schwartz, J. H., Jessel, T. M., Siegelbaum, S. A. y Hudspeth, A. J. (2013). *Principles of neural science*. 5^{ta} ed. Nueva York: McGraw-Hill.
- Kardong, K. V. (2009). *Vertebrates: Comparative Anatomy, function, evolution*. 5^{ta} ed. Boston: Mc Graw Hill.
- Konig, H. y Liebich, H. (2015). *Anatomía de los animales domésticos. Tomo 2*. 2^{da} ed. Buenos Aires: Editorial Panamericana.
- Lazzerini Ospri, L., Prusky, G., y Hattar, S. (2017) Mood, the circadian system, and melanopsin retinal ganglion cells, *Annual Review of Neuroscience*, 40, pp. 539–556. DOI: 10.1146/annurev-neuro-072116-031324.
- Lesiuk, T. P. y Braekevelt, C. R. (1983) Fine structure of the canine *tapetum lucidum*, *Journal of Anatomy*, 136 (Pt 1), pp. 157-164.
- Lieury, A. (2013) Imágenes en tres dimensiones, *El Mundo de los Sentidos. Cuadernos de Mente y Cerebro. Investigación y Ciencia*, pp. 10-13, Barcelona: Prensa Científica.
- Loza, C. M. (2016). *Morfología comparada y ontogenia del oído medio e interno en pinnípedos (Otariidae y Phocidae, Carnivora) de la Argentina y Antártida: Aspectos ecomorfológicos*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Loza, C. M., Krmpotic, C. M., Galliari, F. C., Laube, P. F. A., Negrete, J., Scarano, A. C. y Barbeito, C. G. (2019) Adaptations to a semiaquatic lifestyle in the external ear of southern pinnipeds (Otariidae and Phocidae, Carnivora): morphological evidences, *Zoology*, 133, pp.66-80. DOI: 10.1016/j.zool.2019.02.006.
- Manglai, D., Wada, R., Kurohmaru, M., Yoshihara, T., Kuwano, A., Oikawa, M., and Hayashi, Y. (2000) Histological and morphometrical studies on the mucosa of the equine guttural pouch (auditory tube diverticulum), *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 77(2-3), pp.69–76. DOI: 10.2535/ofaj1936.77.2-3_69.
- Miranda, M. R., y García, M. C. (2004) Estudio de correlación entre la neumaticidad de las celdillas mastoideas del oído derecho y oído izquierdo, *Anuario Sociedad de Radiología Oral y Maxilo Facial de Chile*. 7(1) 13-18.
- Mozaffari, M., Nash, R. y Tucker, A. S. (2021) Anatomy and development of the mammalian external auditory canal: implications for understanding canal disease and deformity, *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 8, 617354. DOI: 10.3389/fcell.2020.617354.
- Munyer, P. D., y Schulte, B. A. (1991) Immunohistochemical identification of proteoglycans in gelatinous membranes of cat and gerbil inner ear, *Hearing Research*, 52(2), pp.369–378. DOI: 10.1016/0378-5955(91)90026-6.

- Neitz, J., Geist, T. y Jacobs, G. H. (1989) Color vision in the dog, *Visual Neuroscience*, 3(2), pp. 119-125. DOI: 10.1017/s095252380004430.
- Nicoli, S., Ferrari, G., Quarta, M., Macaluso, C., Govoni, P., Dallatana, D. y Santi, P. (2009) Porcine sclera as a model of human sclera for in vitro transport experiments: histology, SEM, and comparative permeability, *Molecular Vision*, 15, pp. 259–266.
- Nießner, C., Denzau, S., Malkemper, E. P., Gross, J. C., Burda, H., Winklhofer, M. y Peichl, L. (2016) Cryptochrome 1 in retinal cone photoreceptors suggests a novel functional role in mammal. *Scientific Reports*, 6, 21848. DOI: 10.1038/s41598-020-62295-2.
- Njaa, B. L., Cole, L. K. y Tabacca, N. (2012) Practical otic anatomy and physiology of the dog and cat. *The Veterinary Clinics of North America. Small animal practice*, 42(6), pp. 1109–1126. DOI: 10.1016/j.cvsm.2012.08.011.
- International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (2012). *Nomina Anatomica Veterinaria*, 5^{ta} ed. (version revisada). Editorial Committee: Hannover (Germany), Columbia, MO (USA), Ghent (Belgium), Sapporo (Japan).
- Ollivier, F. J., Samuelson, D. A., Brooks, D. E., Lewis, P. A., Kallberg, M. E. y Komáromy, A. M. (2004) Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species), *Veterinary Ophthalmology*, 7(1), pp.11-22. DOI: 10.1111/j.1463-5224.2004.00318.x.
- Pawlina, W. (2020). *Ross, Histología. Texto y Atlas*. 8^{va} ed. Filadelfia: Wolters Kluwer.
- Payne, A. P. (1994). The harderian gland: a tercentennial review, *Journal of Anatomy*, 185 (Pt1), pp. 1–49.
- Purves, D. (2015). *Neurociencia*. 4^{ta} ed. Buenos Aires: Editorial panamericana.
- Ramachandran, V.S. y Roger-Ramachandran, D. (2013) Dos ojos, dos visiones, *El mundo de los sentidos. Cuadernos de Mente y Cerebro. Investigación y Ciencia*, pp. 14-17, Barcelona: Prensa científica.
- Ruan, G. X., Zhang, D. Q., Zhou, T., Yamazaki, S., y McMahon, D. G. (2006) Circadian organization of the mammalian retina, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(25), pp. 9703–9708. DOI: 10.1073/pnas.0601940103.
- Sauvage, J.P, Puyraud S., Roche, O. y Rahman, A. (2000). Anatomía del oído interno. *Encyclopédie Médico-Chirurgicale*. Paris: Elsevier Masson SAS.
- Sanyal, S., Jansen, H. G., de Grip, W. J., Nevo, E. y De Jong, W. W. (1990) The eye of the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*, Rudiment with hidden function?, *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 31(7), pp. 1398-1404.
- Thomsassin, J. M., Dessi, P., Danvin, J.B., y Forman, C. (2008). Anatomía del oído medio. *EMC Oto-rhino-laryngologie*. Paris: Elsevier Masson SAS.
- Weiss, L. (1986) *Histología*. 5^a ed. El Ateneo: Buenos Aires.

Referencias de figuras

Figuras 1, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 19,21, 22, 23 y 24. Autora: Vania Parada.

Figuras 2, 4 y 6. Autor: Méd. Vet. Pedro F. Andrés Laube

Figuras 3, 5, 7, 8, 9, 12 y 13. Archivo de la Cátedra de Histología y Embriología

Figura 18. Autora Maria Elena del Corro. En: Loza, C. M. (2016). Morfología comparada y ontogenia del oído medio e interno en pinnípedos (Otariidae y Phocidae, Carnivora) de la Argentina y Antártida: Aspectos ecomorfológicos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.

Figuras 20 y 25. Autora: Vania Parada, tomadas y modificadas de dibujos de Maria Elena del Corro. En: Loza, C. M. (2016). Morfología comparada y ontogenia del oído medio e interno en pinnípedos (Otariidae y Phocidae, Carnivora) de la Argentina y Antártida: Aspectos ecomorfológicos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.