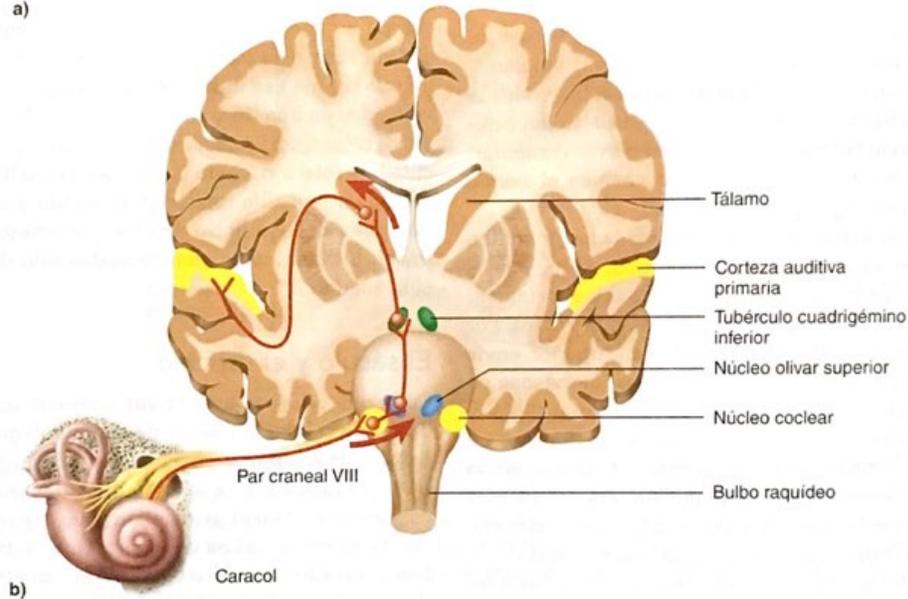


a)



b)

FIGURA 16.18 Rutas auditivas en el encéfalo. a) Esquemática. b) Tallo encefálico y corteza frontal del cerebro que muestra la ubicación de los centros de procesamiento auditivo (par craneal V₃: nervio trigémino, división mandibular; par craneal VII: nervio facial; par craneal VIII: nervio auditivo).

las pilosas y la estimulación es mínima. Sin embargo, cuando se inclina la cabeza, la pesada membrana otolítica se curva y dobla los estereocilios, lo cual estimula a las células pilosas. Cualquier orientación de la cabeza causa una combinación de estímulo a los utrículos y los sáculos de los dos oídos. El encéfalo interpreta la orientación de la cabeza al comparar estas señales entre sí y con otras provenientes de los ojos y los receptores de estiramiento en el cuello; de esta forma detecta si sólo la cabeza está inclinada o si todo el cuerpo se ha ladeado.

La inercia de las membranas otolíticas es muy importante para detectar la aceleración lineal. Por ejemplo, si un individuo está sentado en un automóvil que se encuentra detenido en un semáforo y luego empieza a avanzar, la membrana otolítica de la mácula utricular queda por un momento detrás del resto de los tejidos, dobla los estereocilios hacia atrás y estimula las células. Cuando el automóvil se detiene en el siguiente semáforo, la mácula se detiene pero la membrana otolítica sigue hacia delante por un momento, doblando hacia delante

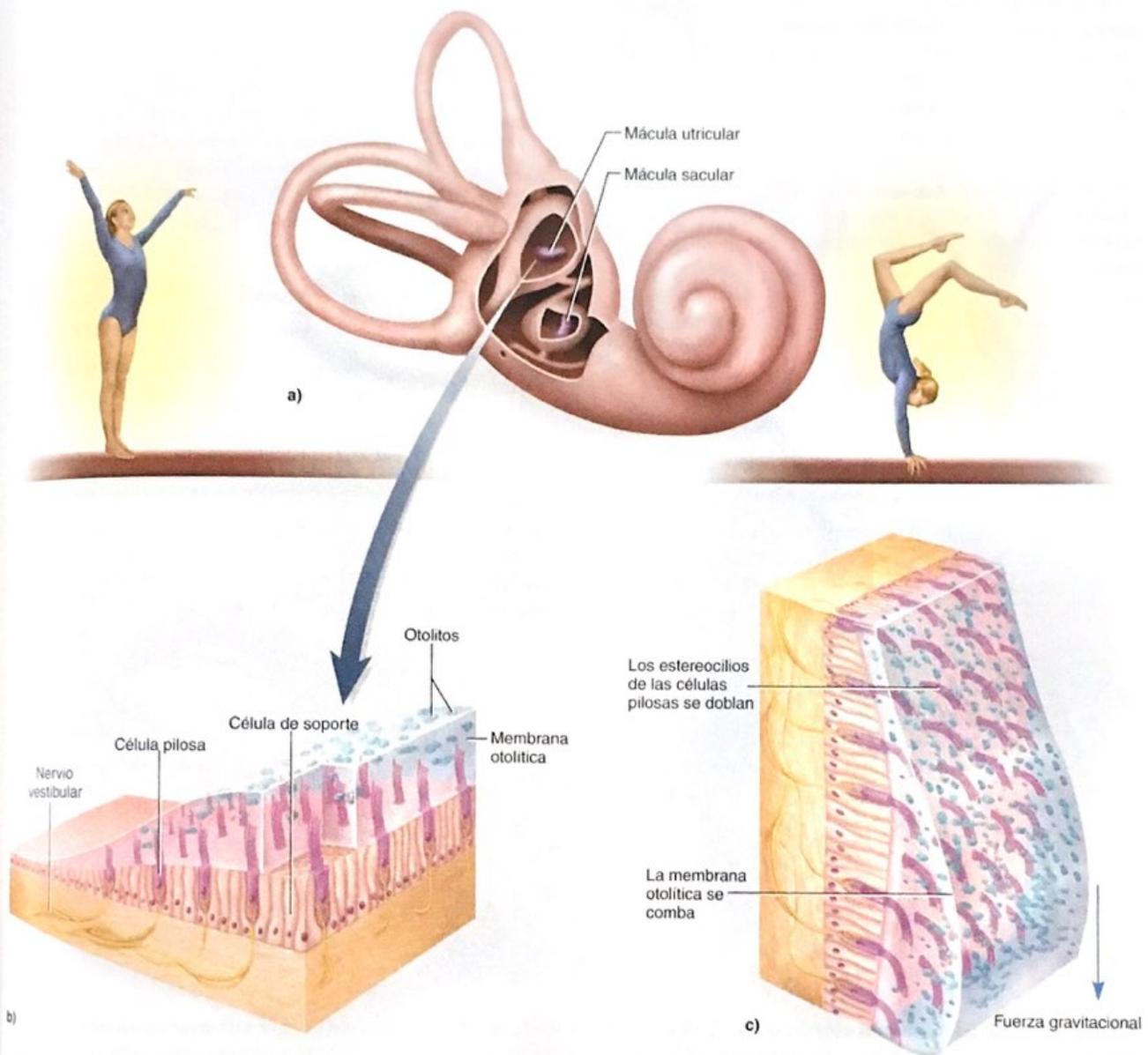


FIGURA 16.19 El sáculo y el utrículo. a) Ubicación de las máculas sacular y utricular. b) Estructura de una mácula. c) Acción de la membrana otolítica en las células pilosas cuando la cabeza está inclinada.

los estereocilios. Las células pilosas convierten este patrón de estimulación en señales nerviosas y el encéfalo recibe, por tanto, un aviso de cambios en la velocidad lineal.

La mácula sacular es casi vertical; por tanto, sus células pilosas responden a la aceleración y desaceleración vertical. Si el sujeto está de pie en un elevador y empieza a subir, la membrana otolítica de la mácula sacular queda detrás por un momento y tira hacia abajo de los pelos. Cuando el elevador se detiene, la membrana otolítica sigue el movimiento por un momento y dobla los pelos hacia arriba. En ambos casos, las células pilosas son estimuladas y el encéfalo cobra conciencia de los movimientos verticales. Estas sensaciones son impor-

tantes en acciones comunes como sentarse y caer, así como en la caminata y la carrera, cuando la cabeza se balancea hacia arriba y hacia abajo.

Los conductos semicirculares

La cabeza también experimenta movimientos de rotación, por ejemplo, cuando la persona está en una silla giratoria, camina por un pasillo y da vuelta en una esquina, se dobla hacia delante para recoger algo del piso o inclina la cabeza en sentido lateral para descansar en cama. Las estructuras que detectan estos movimientos son tres conductos semicirculares (figura

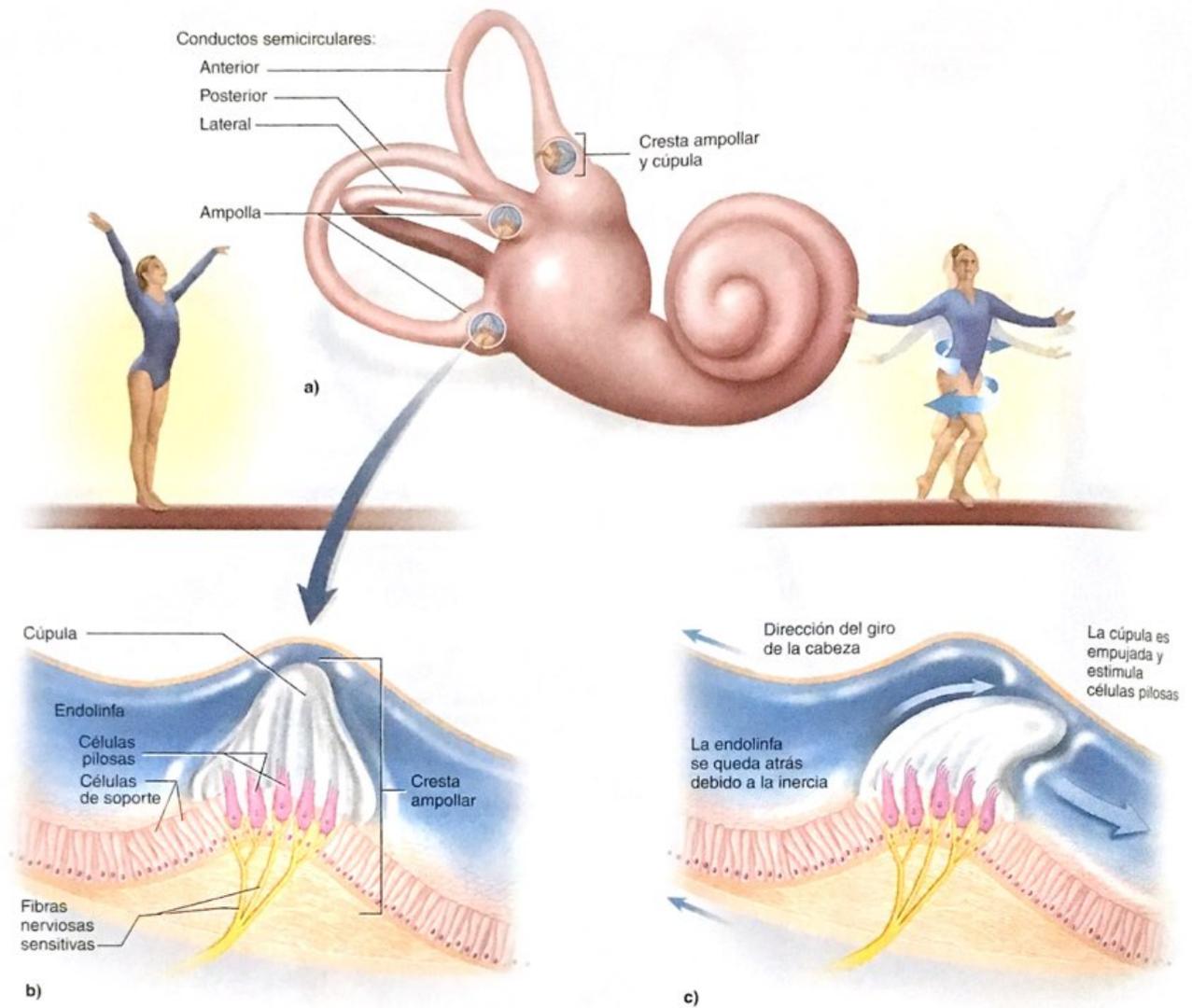


FIGURA 16.20 Los conductos semicirculares. a) Estructura de los conductos semicirculares; cada cúpula está abierta para mostrar la cresta ampollar y la cúpula. b) Detalle de la cresta ampollar. c) Acción de la endolinfa sobre la cúpula y las células pilosas cuando se ha girado la cabeza.

16.20) que se encuentran en los *conductos semicirculares* óseos del hueso temporal. Los *conductos semicirculares anterior* y *posterior* están orientados en sentido vertical y forman un ángulo recto entre sí. El *conducto semicircular lateral* está en un ángulo de 30° con relación al plano horizontal. La orientación de los conductos permite la estimulación de un conducto diferente cuando se gira la cabeza en diferentes planos.

Los conductos están llenos con endolinfa. Cada uno se abre en un utrículo y en un extremo tiene un saco dilatado llamado **ampolla**.³² Dentro de ésta se encuentra un montículo de células pilosas y de soporte, la **cresta ampollar**. Las células

pilosas tienen un cinetocilio incrustado en la **cúpula** (una cubierta gelatinosa que se extiende de la cresta al techo de la ampolla). Cuando se gira la cabeza, el conducto gira pero la endolinfa se queda atrás. Empuja la cúpula, dobla los estereocilios y estimula las células pilosas; sin embargo, después de 20 a 25 segundos de rotación continua, la endolinfa se sincroniza con el movimiento del conducto y cesa la estimulación de las células pilosas.

Aplicación de lo aprendido

Los conductos semicirculares no detectan el propio movimiento, sino la aceleración: un cambio en la velocidad del movimiento. Explique.

³² ampulla = pequeño recipiente.

Rutas de proyección

Las células pilosas de las máculas sacular y utricular, así como de los conductos semicirculares, crean sinapsis en sus bases con fibras sensitivas del **nervio vestibular**. Éste y el coclear se combinan para formar el nervio auditivo o vestibulococlear (par craneal VIII). Las fibras del aparato vestibular llevan a un complejo de cuatro **núcleos vestibulares** localizados a cada lado de la protuberancia y el bulbo raquídeo. Los núcleos de la derecha y la izquierda del tallo encefálico se intercomunican de manera extensa, de modo que cada uno recibe información de los oídos izquierdo y derecho. Procesan señales relacionadas con la posición y el movimiento del cuerpo, y retransmiten la información a cinco destinos (figura 16.21):

1. El cerebelo, que integra información vestibular a su control de los movimientos de la cabeza y el ojo, del tono muscular y la postura.
2. Los núcleos de los nervios motor ocular común, patético y motor ocular externo (pares craneales III, IV y VI). Estos nervios producen movimientos oculares que compensan los de la cabeza (el *reflejo vestibuloocular*). Para observar este efecto, mantenga este libro frente a usted a una distancia cómoda de lectura y fije la vista en medio de la página. Desplace el libro a izquierda y derecha una vez por segun-

do; resulta imposible leerlo. Ahora mantenga el libro firme y mueva la cabeza de un lado al otro a la misma velocidad. Esta vez se puede leer la página porque el reflejo vestibuloocular compensa los movimientos de la cabeza y mantiene los ojos fijos en el objetivo. Este reflejo permite mantener la vista fija en objetos distantes mientras se camina o se corre hacia ellos.

3. La formación reticular, la cual se cree que ajusta la respiración y la circulación sanguínea a los cambios de postura.
4. La médula espinal (véase la figura 13.4, p. 484), donde las vías vestibuloespinales descienden por las fibras localizadas en ambos lados, las cuales crean sinapsis con las motoneuronas que inervan los músculos extensores (anti-gravitatorios). Esta ruta posibilita los movimientos rápidos del tronco y las extremidades para mantener el equilibrio.
5. El tálamo, que retransmite señales a dos áreas de la corteza cerebral. Una se encuentra en el extremo inferior de la circunvolución poscentral adyacente a las regiones sensitivas de la cara. Aquí se toma conciencia de la posición y el movimiento del cuerpo. La otra se ubica en sentido ligeramente rostral a la anterior, en el extremo inferior de la cisura de Rolando, en la zona de transición de la corteza sensitiva primaria a la motora. Se considera que esta área interviene en el control motor de la cabeza y el cuerpo.

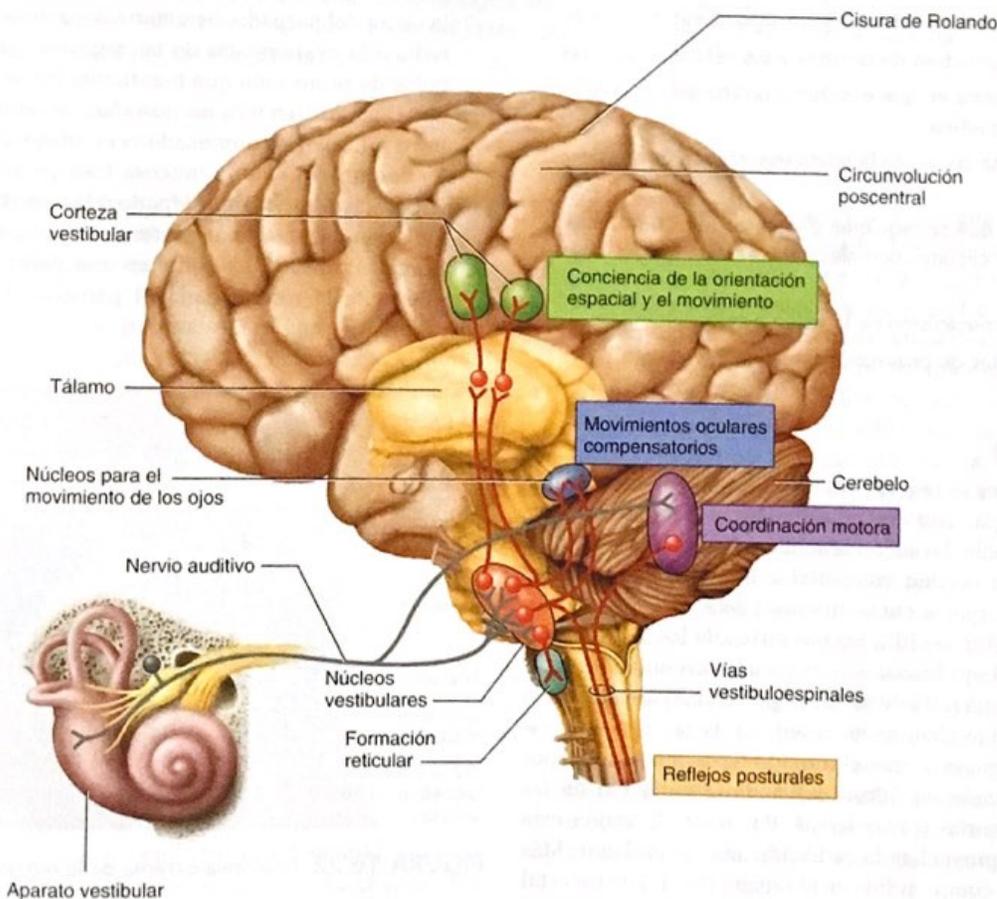


FIGURA 16.21 Rutas de proyección vestibular en el encéfalo.

Antes de proseguir

Responda las siguientes preguntas para probar su comprensión de la sección anterior:

17. ¿Qué propiedades físicas de las ondas sonoras corresponden a las sensaciones de sonoridad y tono?
18. ¿Cuál es el beneficio de tener huesecillos y músculos auditivos en el oído medio?
19. Explique la manera en que la vibración de la membrana timpánica produce, al final, fluctuaciones del voltaje de membrana en una célula pilosa coclear.
20. ¿De qué manera reconoce el encéfalo la diferencia entre las notas musicales do alto y do medio? ¿Entre un sonido fuerte y uno débil?
21. ¿De qué manera difiere la función de los conductos semicirculares de las del sáculo y el utrículo?
22. ¿Cuáles son las similitudes entre la transducción en los conductos semicirculares y en el sáculo y el utrículo?

16.5 Visión

Resultados esperados del aprendizaje

Cuando haya completado esta sección, el estudiante podrá:

- a) Describir la anatomía del ojo y sus estructuras accesorias.
- b) Estudiar la estructura de la retina y sus células receptoras.
- c) Explicar la forma en que el sistema óptico del ojo crea una imagen en la retina.
- d) Analizar cómo convierte la retina esa imagen en señales nerviosas.
- e) Explicar por qué se requieren diferentes tipos de células receptoras y circuitos neurales para la visión de día y de noche.
- f) Describir el mecanismo de la visión a color.
- g) Trazar las rutas de proyección visual en el encéfalo.

Luz y visión

La **visión (vista)** es la percepción de objetos en el entorno por medio de la luz que emiten o reflejan. *Luz* es la radiación electromagnética visible. La visión humana está limitada a longitudes de onda que oscilan entre 400 a 700 nm. La radiación **ultravioleta (UV)**, que se encuentra justo debajo de los 400 nm, y la radiación **infrarroja (IR)**, apenas arriba de los 700 nm, son invisibles para el ojo humano, aunque algunos animales pueden ver un poco más allá de estos rangos. La mayor parte de la radiación solar que alcanza la superficie de la Tierra corresponde a este rango; el ozono, el dióxido de carbono y el vapor de agua de la atmósfera filtran casi toda la radiación de las longitudes más cortas o más largas. Por tanto, la visión está adaptada para aprovechar la radiación más abundante. Más aún, la radiación comprendida en el rango ultravioleta tiene tal energía que destruye macromoléculas en lugar de producir las reacciones químicas controladas necesarias para la visión, y la

radiación en el rango infrarrojo tiene tan poca energía que apenas calienta los tejidos, lo que no basta para dar energía a las reacciones químicas.

Estructuras accesorias de la órbita

Antes de considerar al propio ojo, se exponen a continuación las estructuras accesorias localizadas en la órbita y alrededor de ésta (figuras 16.22 y 16.23):

- Las **cejas**. Es probable que su principal función sea mejorar las expresiones faciales y la comunicación no verbal (consultese la p. 194), pero también pueden proteger a los ojos de reflejos y evitar que la transpiración caiga en estos órganos.
- Los **párpados** bloquean objetos extraños al ojo, evitan estímulos visuales que perturban el sueño y permiten el parpadeo periódico para humedecer el ojo con lágrimas y limpiar desechos de la superficie. Los párpados están separados entre sí por una **hendidura palpebral** y se unen en las comisuras llamadas **comisuras medial** y **lateral (cantos)**. El párpado está formado sobre todo por el músculo orbicular del ojo cubierto con piel (figura 16.23a); también contiene un **tarso palpebral**, que se engrosa a lo largo de su margen. Dentro del tarso se encuentran 20 a 25 **glándulas de Meibomio**,³³ que se despliegan a lo largo de la orilla del párpado. Secretan un aceite que cubre el ojo y reduce la evaporación de las lágrimas. Las **pestañas** son pelos de protección que mantienen los desechos lejos del ojo. Cuando algo toca las pestañas, se estimulan los receptores pilosos y se desencadena el reflejo del pestañeo.
- La **conjuntiva** es una mucosa transparente que cubre la superficie interior del párpado y la superficie anterior del globo ocular, con excepción de la córnea. Su principal función consiste en secretar una película mucosa fina que evita la resequeidad del párpado. Tiene innervación

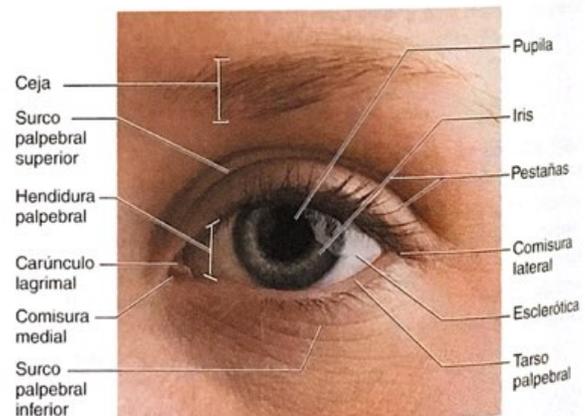


FIGURA 16.22 Anatomía externa de la región orbital.

³³ Heinrich Meibom (1638 a 1700), médico alemán.

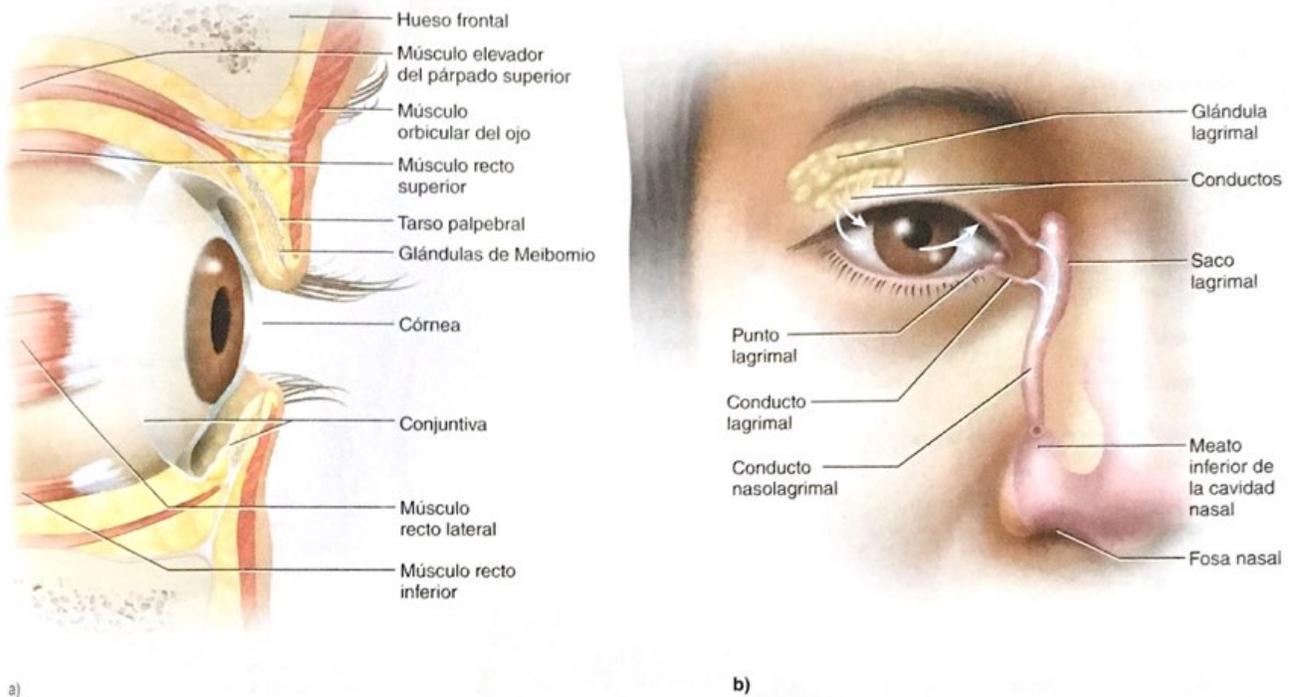


FIGURA 16.23 Estructuras accesorias de la órbita. a) Corte sagital del ojo y la órbita. b) El aparato lagrimal. Las flechas indican el flujo de lágrimas de la glándula lagrimal hacia el saco lagrimal a través del frente del ojo, y hacia abajo al conducto nasolagrimal.

• ¿Cuál sería el efecto de un bloqueo del punto lagrimal?

abundante y es muy sensible al dolor. También cuenta con muchos vasos sanguíneos, lo que se evidencia cuando éstos se dilatan y los ojos parecen “inyectados con sangre”.

Debido a que la conjuntiva es vascular y la córnea no, sana con más rapidez que esta última cuando se lesiona.

- El **aparato lagrimal** (figura 16.23b) está conformado por la glándula lagrimal y una serie de conductos que drenan las lágrimas hacia la cavidad nasal. La **glándula lagrimal** (que tiene el tamaño y la forma de una almendra) se anida en una fosa superficial del hueso frontal, en la esquina superolateral de la órbita. Casi 12 conductos cortos van de la glándula lagrimal a la superficie de la conjuntiva. La función de las lágrimas es limpiar y lubricar la superficie del ojo, aportar oxígeno y nutrientes a la conjuntiva y evitar la infección por medio de una enzima bactericida, la *lisozima*. Después de lavar el ojo, las lágrimas se reúnen cerca de la comisura medial y fluyen hacia un poro pequeño, el **punto lagrimal**, que se ubica en el margen de cada párpado. El punto se abre en un **conducto lagrimal** corto que lleva al **saco lagrimal** en la pared medial de la órbita. A partir de este saco, un **conducto nasolagrimal** lleva las lágrimas al meato inferior de la cavidad nasal (por ello, cuando se llora en abundancia también fluye moco por la nariz). Una vez que las lágrimas entran en la cavidad

nasal, por lo general fluyen a la garganta y son deglutidas. En presencia de un resfriado, los conductos nasolagrimalles se inflaman y obstruyen, por lo que no es posible drenar las lágrimas y éstas pueden inundar el borde del ojo.

- Seis **músculos oculares extrínsecos** se unen a las paredes de la órbita y a la superficie externa del globo ocular (el adjetivo *extrínsecos* significa que surgen del exterior; los distingue de los músculos *intrínsecos* situados dentro del globo ocular, que se verán más adelante). Los músculos extrínsecos mueven el ojo (figura 16.24); entre ellos se incluyen cuatro músculos *rectos* y dos *oblicuos*. Los **músculos rectos superior, inferior, medial y lateral** se originan en un anillo tendinoso que comparten en la pared posterior de la órbita y se insertan en la región anterior del globo ocular, cerca del “blanco de los ojos”. Mueven el ojo hacia arriba, hacia abajo, y en sentido medial y lateral. El **músculo oblicuo superior** recorre toda la pared medial de la órbita; su tendón pasa por un anillo de fibrocárlago, la **tróclea**,³⁴ y se inserta en el aspecto superolateral del globo ocular. El **músculo oblicuo inferior** se extiende de la pared medial de la órbita al aspecto inferolateral del ojo. Para visualizar la función de los músculos oblicuos, el estu-

³⁴ *trokh* = rueda, polea.

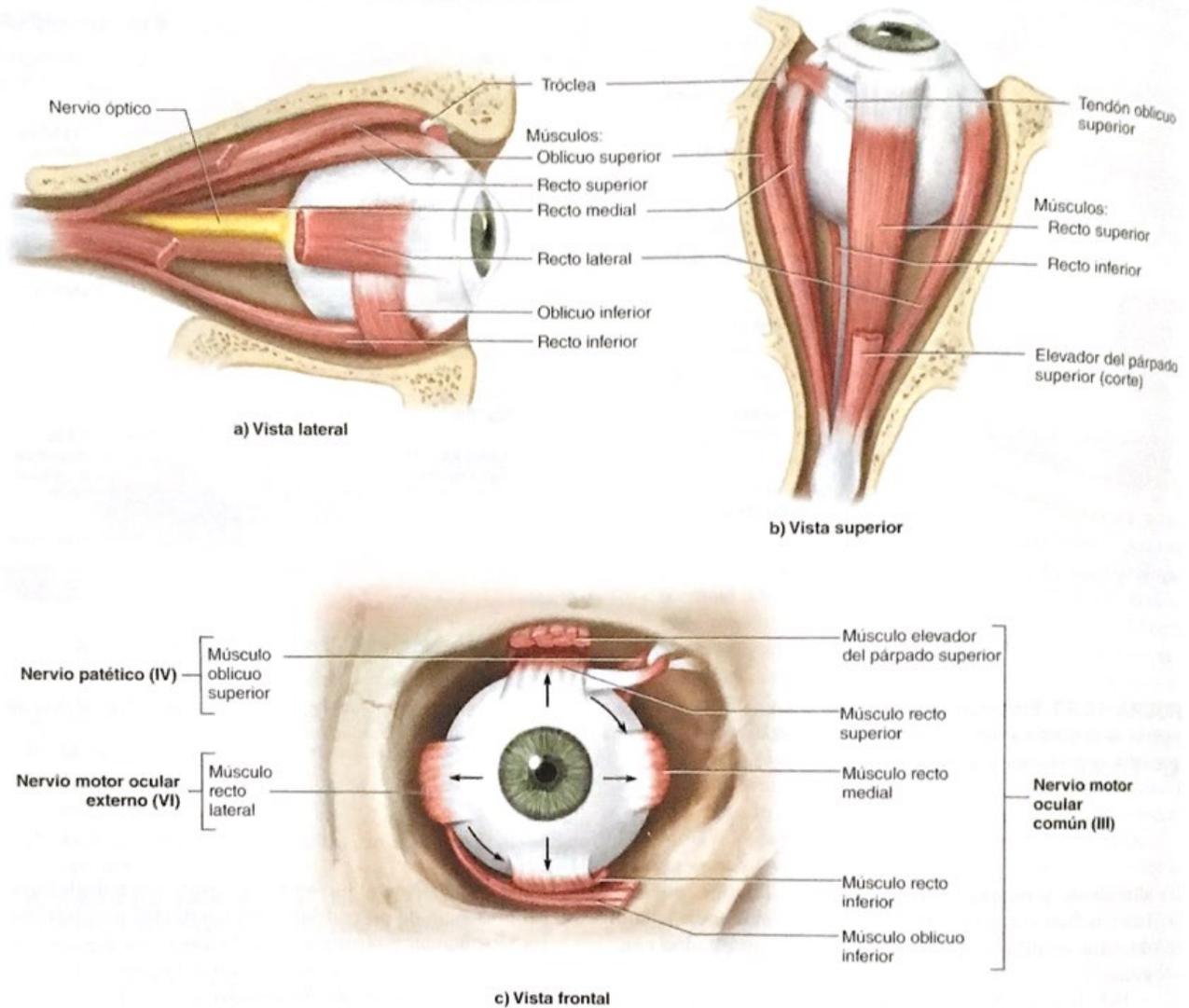


FIGURA 16.24 Músculos extrínsecos del ojo. a) Vista lateral del ojo derecho. El músculo recto lateral está cortado para mostrar una parte del nervio óptico. b) Vista superior del ojo derecho. c) Inervación de los músculos extrínsecos; las flechas indican el movimiento del ojo producido por cada músculo.

● ¿Qué causaría mayor pérdida de la función visual? ¿El traumatismo del par craneal III, IV o VI? ¿Por qué?

...diante puede imaginar que voltea la mirada a la derecha. El músculo oblicuo superior deprimirá un poco el ojo derecho, en tanto que el oblicuo inferior elevará un poco el ojo izquierdo. Lo opuesto ocurre cuando se observa a la izquierda. Ésta es la función primaria de los músculos oblicuos, pero también giran los ojos de forma ligera para acercarlos o alejarlos de la nariz. El músculo oblicuo superior está inervado por el nervio patético (par craneal IV), el recto lateral por el motor ocular externo (VI), y el resto de estos músculos por el motor ocular común (III).

El ojo está rodeado a los lados y en la parte de atrás por **grasa orbital**, que acolchona el ojo, permite su movimiento libre y

protege los vasos sanguíneos y nervios que pasan por la parte posterior de la órbita.

Anatomía del ojo

El propio globo ocular es una esfera de casi 24 mm de diámetro (figura 16.25) con tres componentes principales: 1) tres capas (túnicas) que forman la pared del globo ocular, 2) componentes ópticos que admiten y enfocan la luz y 3) componentes neurales, la retina y el nervio óptico. La retina no es sólo un componente neural sino también parte de la túnica interna. La córnea es parte de la túnica externa además de uno de los componentes ópticos.

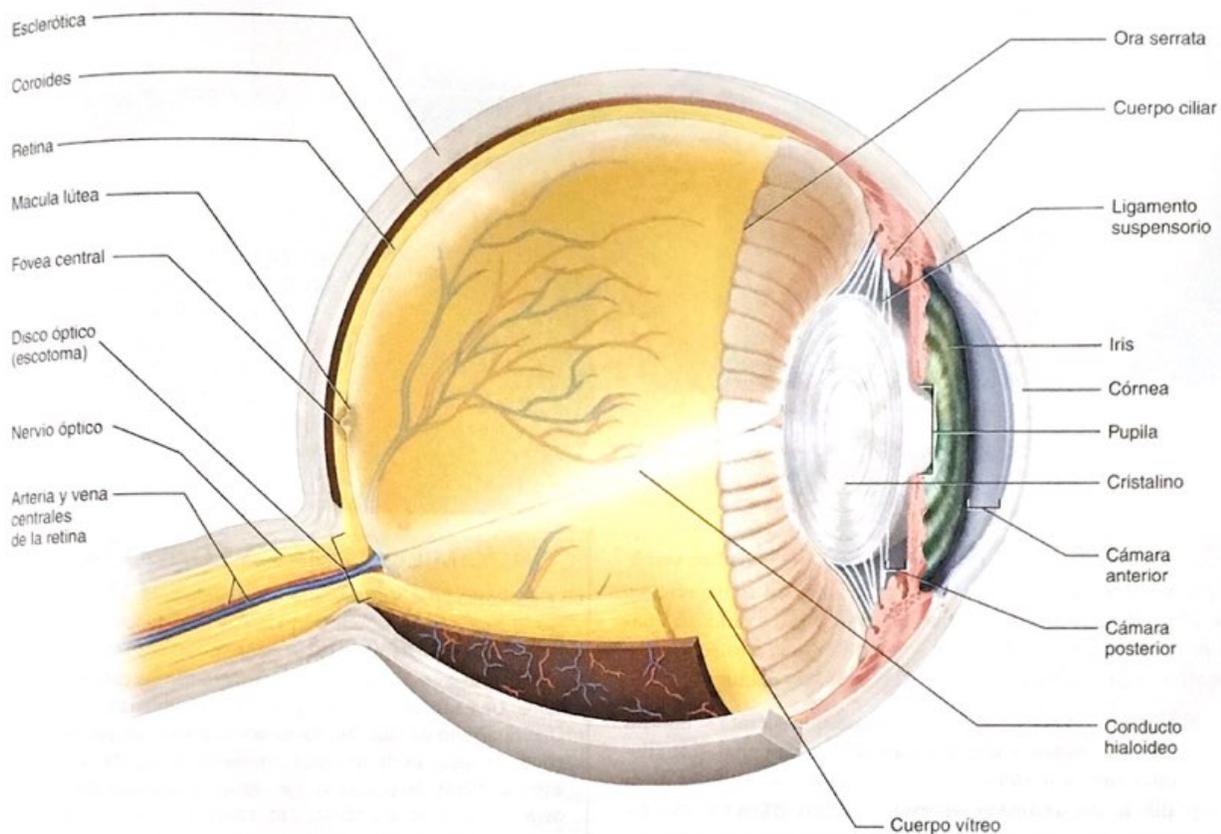


FIGURA 16.25 El ojo. Corte sagital.

Las tunicas

Las tres tunicas del globo ocular son las siguientes:

- La **capa fibrosa (túnica fibrosa)** externa. Se divide en dos regiones: la esclerótica y la córnea. La **esclerótica**³⁵ (la parte blanca del ojo) cubre la mayor parte de la superficie del ojo, y consta de tejido conjuntivo colagenoso denso que se encuentra perforado por vasos sanguíneos y nervios. La **córnea** es la región transparente anterior de la esclerótica modificada que admite luz en el ojo; está compuesta casi en su totalidad por capas muy compactas de fibrillas colagenosas y delgados fibroblastos planos, y cubierta por un epitelio pavimentoso estratificado delgado en sentido anterior y un epitelio pavimentoso simple en sentido posterior.
- Ambos epitelios bombean iones de sodio hacia fuera del tejido de la córnea. El agua fluye por ósmosis, de modo que este mecanismo evita que la córnea se hidrate en exceso, se inflame y pierda transparencia. El epitelio anterior también es una fuente de citoblastos que proporciona a la córnea gran capacidad de regeneración cuando se lesiona.
- La **capa vascular (túnica vascular)** media. También se le llama **úvea**,³⁶ debido a que tiene la forma de una uva sin piel en la disección fresca. Consta de tres regiones: coroides, cuerpo ciliar e iris. El **coroides** es una capa de tejido vascular muy pigmentado que se encuentra detrás de la retina. Debe su nombre al parecido histológico con el corion de un feto. El **cuerpo ciliar** (una extensión engrosada del coroides) forma un anillo muscular alrededor del cristalino; da soporte al iris y el cristalino, y secreta un líquido denominado humor acuoso. El **iris** es un diafragma ajustable que controla el diámetro de su abertura central, la **pupila**. Tiene dos capas pigmentadas: un **epitelio pigmentario** posterior que bloquea la luz para que no alcance la retina, y la **capa de borde anterior**, que contiene células pigmentadas denominadas **cromatóforos**.³⁷ Una alta concentración de melanina en los cromatóforos da al iris un color negro, café o avellonado. Si la melanina es escasa, la luz se refleja desde el epitelio pigmentario anterior y da al iris un color azul, verde o gris.
- La **capa interna (túnica interna)**. Está integrada por la retina y el inicio del nervio óptico.

³⁵ sklero = duro.

³⁷ khroma = color; phoro = que lleva.

³⁶ uvea = uva.

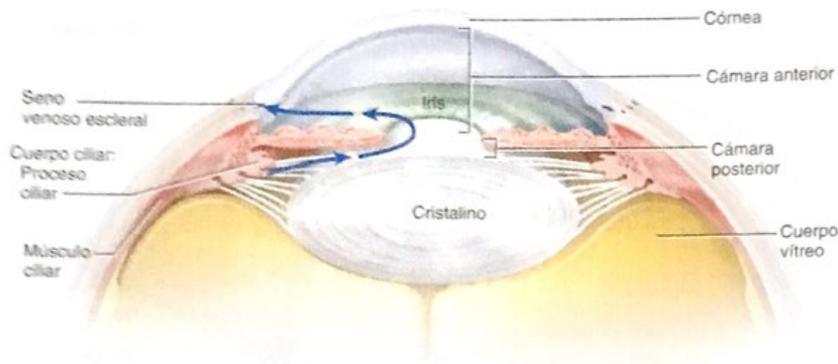


FIGURA 16.26 Producción y reabsorción de humor acuoso. Las flechas azules indican el flujo del humor acuoso desde el proceso ciliar hasta la cámara posterior; a través de la pupila hacia la cámara anterior, y, por último, al seno venoso escleral, la vena que reabsorbe el líquido.

Los componentes ópticos

Los componentes ópticos del ojo son elementos transparentes que admiten rayos de luz, los desvían (refractan) y enfocan imágenes sobre la retina. Entre ellos se encuentran la *córnea* (que se describió antes), el *humor acuoso*, el *crystalino* y el *cuerpo vítreo*.

- El **humor acuoso** es un líquido seroso que secreta el cuerpo ciliar en un espacio ubicado entre el iris y el cristalino, llamado **cámara posterior** (figura 16.26). Fluye a través de la pupila hacia la **cámara anterior**, entre la córnea y el iris. De allí es reabsorbido por el vaso sanguíneo con forma de anillo denominado **seno venoso escleral (canal de Schlemm)**.³⁸ Por lo general, la velocidad de reabsorción es equivalente a la de secreción (consultese el apartado “Conocimiento más a fondo 16.4”, para conocer una importante excepción).
- El **crystalino** está compuesto por células aplanadas, muy comprimidas y transparentes denominadas *fibras del cristalino*. Está suspendido debajo de la pupila por el **ligamento suspensorio** (figuras 16.25 y 16.27), un anillo de fibras que lo adjunta al cuerpo ciliar. La tensión en el ligamento aplasta un poco el cristalino, de modo que mide casi 9.0 mm de diámetro y 3.6 mm de grosor en la parte media.
- El **cuerpo vítreo**³⁹ (**humor vítreo**) es una gelatina transparente que llena un espacio mayor denominado *cámara vítrea*, la cual se encuentra detrás del cristalino. Un conducto oblicuo que atraviesa este cuerpo, llamado *conducto hialoideo*, es el remanente de una *arteria hialoidea* presente en el embrión (véase la figura 16.25).

Los componentes neurales

Los componentes neurales son la retina y el nervio óptico. La **retina** se forma a partir de un crecimiento del diencefalo con forma de copa (véase la figura 14.4, p. 517); en realidad es parte del encéfalo (la única parte que puede verse sin disección). Se trata de una membrana delgada y transparente que se une al resto del ojo sólo en dos puntos: el **disco óptico**, donde el ner-

CONOCIMIENTO MÁS A FONDO 16.4

Aplicación clínica

Cataratas y glaucoma

Las dos causas más comunes de ceguera son las cataratas y el glaucoma. Una catarata es el surgimiento de turbiedad en el cristalino. Ocurre a medida que las fibras del cristalino se oscurecen con la edad, aparecen burbujas (vacuolas) llenas de líquido y bifurcaciones entre las fibras del cristalino, y en éstas se acumulan desechos de la degeneración de las fibras. Las cataratas son una complicación común de la diabetes mellitus, pero también puede deberse a tabaquismo excesivo, radiación ultravioleta, tratamiento mediante radiación, ciertos virus y medicamentos, y otras causas. Provocan que la visión parezca lechosa o como si se mirara desde atrás de una catarata. Pueden tratarse mediante el reemplazo del cristalino natural con uno de plástico. El cristalino implantado mejora la visión casi de inmediato, pero aún son necesarios lentes para ver de cerca.

El **glaucoma**⁴⁰ es un estado de presión alta dentro del ojo que ocurre al obstruirse el seno venoso escleral, de modo que no es posible reabsorber el humor acuoso con la misma rapidez con que se secreta. La presión en las cámaras anterior y posterior empuja el cristalino hacia atrás y presiona al cuerpo vítreo. Éste, a su vez, presiona la retina contra el coroides y comprime los vasos sanguíneos que la nutren. Sin una buena irrigación sanguínea, las células de la retina mueren y el nervio óptico puede atrofiarse, lo que produce ceguera. Los síntomas suelen pasar desapercibidos hasta que el daño es irreversible. Los síntomas tardíos son oscurecimiento de la visión, reducción del campo visual y surgimiento de halos de colores alrededor de luces artificiales. El glaucoma puede contenerse con fármacos o cirugía, pero no es posible restaurar la visión perdida. La enfermedad puede detectarse en su etapa inicial en el curso de una exploración ocular regular. Se debe revisar el campo visual, examinar el nervio óptico y medir la presión intraocular con un instrumento denominado **tonómetro**.

vio óptico se separa de la parte posterior (*fondo*) del ojo, y su margen anterior festonado, el **ora serrata**.⁴¹ El cuerpo vítreo

³⁸ Friedrich S. Schlemm (1795 a 1858), anatomista alemán.

³⁹ *vitr* = vidrio.

⁴⁰ *glauk* = verde azulado; *oma* = resultado de un proceso.

⁴¹ *ora* = borde; *serrata* = aserrado.

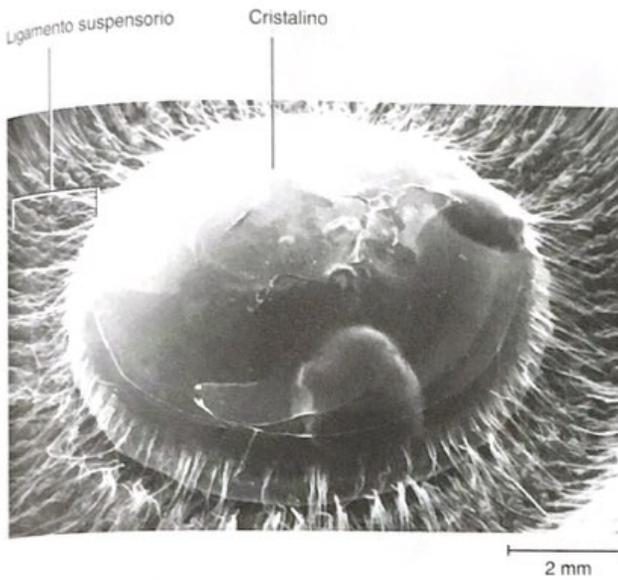
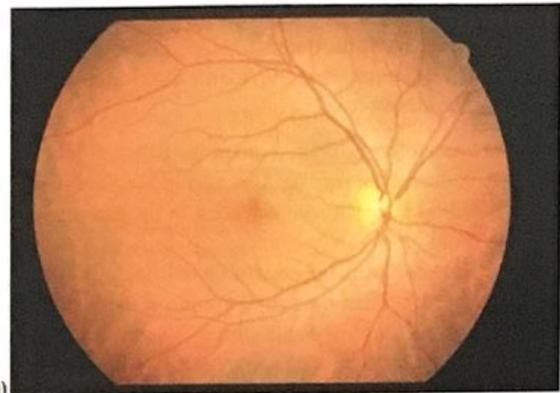


FIGURA 16.27 El cristalino del ojo (imagen por microscopía de barrido de electrones, SEM). Vista posterior del cristalino y el ligamento suspensorio que lo ancla al cuerpo ciliar.

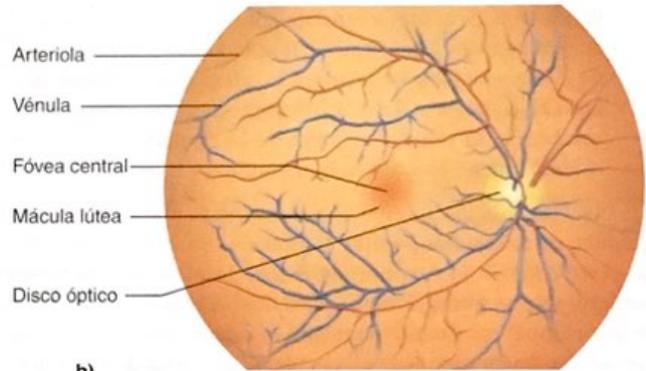
presiona la retina de forma leve contra la parte posterior del globo ocular. La retina puede separarse de la pared del globo ocular a causa de golpes en la cabeza o presión insuficiente del cuerpo vítreo. Este *desprendimiento de retina* puede producir áreas borrosas en el campo visual; lleva a ceguera si la retina permanece separada mucho tiempo del coroides, porque depende del oxígeno, los nutrientes y la eliminación de desechos que éste le proporciona.

La retina se examina con un instrumento de iluminación y amplificación llamado *oftalmoscopio*. Justo en la parte posterior del centro del cristalino, sobre el eje visual del ojo, se encuentra un parche de células denominado **mácula lútea**,⁴² que mide casi 3 mm de diámetro (figura 16.28). En el centro de la mácula se encuentra un pequeño hoyuelo, la **fóvea**⁴³ central, que produce las imágenes más nítidas y detalladas por razones que se explicarán más adelante. A casi 3 mm en sentido medial de la **mácula lútea** se encuentra el disco óptico. **Las fibras nerviosas de todas las regiones de la retina convergen en este punto y salen del ojo para formar el nervio óptico.** Los vasos sanguíneos entran al ojo y salen de éste por la vía del disco óptico. **Las exploraciones oculares tienen un objetivo mayor que evaluar el sistema visual:** permiten una exploración directa, incruenta, de los vasos sanguíneos, en busca de signos de hipertensión, diabetes mellitus, aterosclerosis y otras enfermedades vasculares.

El disco óptico no contiene células receptoras, de modo que produce un **escotoma (punto ciego)** en el campo visual de cada ojo. El estudiante puede detectar su propio escotoma y observar un interesante fenómeno visual con la ayuda de la figura 16.29. Para ello cierre o cubra el ojo derecho y mantenga la página a casi 30 cm de la cara. Fije la vista en la "X" con el



a)



b)

FIGURA 16.28 El fondo (parte posterior) del ojo. a) Tal como se ve con un oftalmoscopio. b) Características anatómicas del fondo. Observe los vasos sanguíneos que divergen del disco óptico, donde entran en el ojo junto con el nervio óptico. La exploración del ojo también sirve como revisión parcial de la salud cardiovascular.

● ¿Se trata del ojo izquierdo o derecho del sujeto? ¿Cómo se puede saber?

ojo izquierdo. Sin apartar la vista de la "X", mueva la página un poco hacia adelante y hacia atrás, a la derecha y a la izquierda, hasta que el punto rojo desaparezca. Esto ocurre cuando la imagen del punto cae en el punto ciego del ojo izquierdo.

También puede observarse que algo más sucede en el momento en que desaparece el punto: un fenómeno llamado **relleno visual**. La barra verde llena el espacio donde solía estar el punto. Esto ocurre porque el encéfalo emplea la imagen que rodea al punto ciego para llenar el área con información similar pero imaginaria. El encéfalo actúa como si fuera mejor suponer que el área invisible tiene un aspecto similar al de su entorno, que permitir que una mancha oscura perturbe la visión.

Formación de una imagen

El proceso visual empieza cuando los rayos de luz entran en el ojo, se enfocan en la retina y producen una pequeña imagen



FIGURA 16.29 Demostración del escotoma y el relleno visual. Consulte el texto para conocer la manera de realizar esta demostración.

⁴² macula = mancha; lutea = amarilla.

⁴³ fovea = fosa.

invertida. Cuando se dilata por completo, la pupila admite cinco veces más luz que cuando se encuentra constreñida por completo. Dos conjuntos de elementos contráctiles del iris controlan su diámetro:

1. El **constrictor pupilar** consta de células de músculo liso que rodean a la pupila. Cuando el sistema nervioso parasimpático lo estimula, estrecha la pupila y admite menos luz en el ojo.
2. El **dilatador pupilar** consta de células epiteliales contráctiles modificadas que se disponen a manera de picos, llamadas *células mioepiteliales*. Cuando las estimula el sistema nervioso simpático, estas células se constriñen, ensanchan la pupila y admiten más luz en el ojo (véase la figura 15.9, p. 575). La constricción y la dilatación pupilar ocurren en dos situaciones: cuando cambia la intensidad de la luz y cuando se desplaza la mirada entre objetos distantes y cercanos. La constricción como respuesta a un cambio de la mirada es parte de la *respuesta al acercamiento* que se describe más adelante.

La constricción pupilar como respuesta a la luz recibe el nombre de **reflejo fotopupilar**; también se describe como *reflejo consensual a la luz*, porque ambas pupilas se constriñen aunque sólo se ilumine un ojo. Está mediada por un arco reflejo parasimpático. Cuando aumenta la intensidad de la luz, las señales se transmiten del ojo a la *región pretectal* del mesencéfalo superior. Fibras parasimpáticas preganglionares viajan por el nervio motor ocular común de este punto al *ganglio ciliar* en la órbita. Del ganglio, las fibras posganglionares continúan hacia el ojo, donde estimulan al constrictor pupilar.

La inervación simpática de la pupila se origina —como otros eferentes simpáticos— en la médula espinal. Las fibras preganglionares van de la médula torácica al ganglio cervical superior. De allí, las fibras posganglionares siguen a las arterias carótidas en la cabeza y llegan, al final, al dilatador de la pupila.

Refracción

La formación de una imagen depende de la **refracción**, que consiste en el desvío de los rayos de luz. La luz viaja a una velocidad de 300 000 km/s en el vacío, pero lo hace con mayor lentitud en el agua, el vidrio y otros medios. El *índice de refracción* de un medio (n) es una medida del retardo de los rayos de luz en relación con el aire. El índice de refracción del aire se establece de manera arbitraria en $n = 1.00$. Si la luz que viaja por el aire golpea un medio con mayor índice de refracción en un *ángulo de incidencia* de 90° , se hace más lento pero no cambia su curso, ya que los rayos de luz no se desvían. Sin embargo, si lo golpea en otro ángulo, los rayos de luz cambian de dirección; se refractan (figura 16.30a). Cuanto mayor es la diferencia en el índice de refracción entre los dos medios, y mayor es el ángulo de incidencia, mayor resulta la refracción.

Cuando la luz entra en el ojo, pasa de un medio con $n = 1.00$ (aire) a uno con $n = 1.38$ (la córnea). Los rayos de luz que golpean el centro de la córnea pasan en línea recta por ella, pero debido a la curvatura de ésta, aquellos que impactan fuera del centro se desvían hacia éste (figura 16.30b). El humor acuoso tiene un índice de refracción de 1.33 y no altera en gran medida la ruta de la luz. El cristalino tiene un índice de refracción

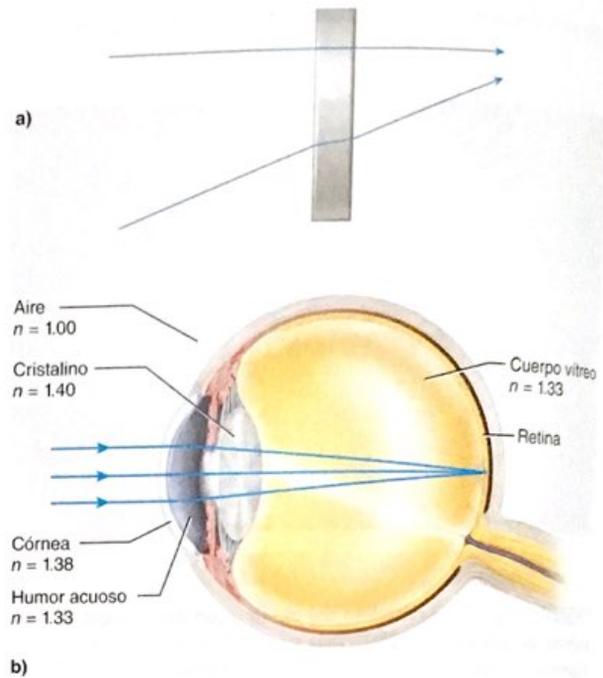


FIGURA 16.30 Principios de refracción. a) Un medio refractario no desvía los rayos de luz que lo golpean en un ángulo de 90° , pero sí los rayos que entran o salen en un ángulo distinto. b) Índices de refracción del medio desde el aire hasta la retina. Cuanto mayor es la diferencia entre los índices de dos medios, mayor es la fuerza con que se refractan los rayos de luz cuando pasan de uno al otro. En la visión, la mayor parte de la refracción (enfoco) ocurre cuando la luz pasa del aire a la córnea. El cristalino sólo hace ajustes finos en la imagen.

de 1.40. Cuando la luz pasa del aire a la córnea, el índice de refracción cambia en 0.38; pero cuando pasa del humor acuoso al cristalino, el índice de refracción sólo cambia 0.07. Por tanto, la córnea refracta la luz más que el cristalino. Éste sólo afina la imagen, sobre todo cuando se cambia el enfoque entre objetivos cercanos y lejanos.

Respuesta al acercamiento

Emetropía⁴⁴ es un estado en que el ojo está relajado y enfocado en un objeto a más de 6 m de distancia. Los rayos de luz que provienen de ese objeto son, en esencia, paralelos, y se enfocan en la retina sin esfuerzo. (Un ojo *emétrope* no necesita lentes correctivas para enfocar la imagen.) Si la mirada se desplaza a algo más cercano, los rayos de luz de la fuente son demasiado divergentes para enfocarlos sin esfuerzo. En otras palabras, el ojo enfoca de manera automática cosas a la distancia, a menos que se haga el esfuerzo por enfocar algo distinto. Para un animal silvestre o para los ancestros prehistóricos del ser humano, esta disposición sería adaptativa porque permite estar alerta a depredadores o presas lejanos.

⁴⁴ em = en; metr = medida; opia = vista.

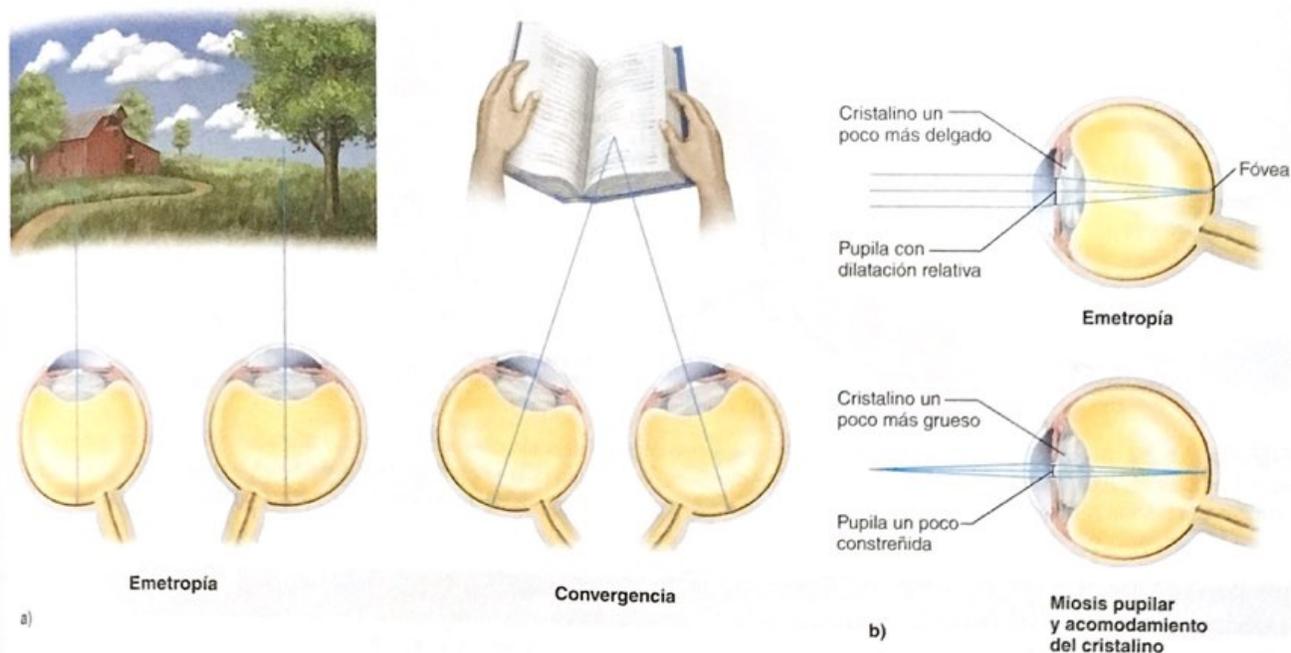


FIGURA 16.31 Emetropía y respuesta al acercamiento. a) Vista superior de ambos ojos fijos en un objeto a más de 6 m de distancia (izquierda), y en uno a menos de esa distancia. b) Vista lateral del ojo fijo en un objeto distante (arriba) y uno cercano (abajo).

La respuesta al acercamiento (figura 16.31), o el ajuste a la vista de cerca, incluye tres procesos para enfocar una imagen en la retina:

1. **Convergencia ocular.** Si se acerca un dedo poco a poco a la nariz de un bebé, éste lo observa con los ojos cruzados. Esta **convergencia** de los ojos orienta el eje visual de cada ojo hacia el objeto con el fin de enfocar la imagen en cada fovea. Si los ojos no pueden converger de manera exacta (p. ej., cuando los músculos extrínsecos son más débiles en un ojo que en el otro), se presenta doble visión o **diplopía**.⁴⁵ La imagen se proyecta a diferentes partes de las dos retinas y el encéfalo ve dos imágenes. El estudiante puede reproducir este efecto al presionar de manera suave un párpado mientras observa esta página; la imagen de la impresión se proyecta en regiones no correspondientes de los dos ojos y causa visión doble.
2. **Constricción de la pupila.** Las lentes no pueden refractar los rayos de luz en sus orillas con la misma nitidez que lo hacen más cerca del centro. La imagen producida por cualquier lente es, por tanto, un poco borrosa cerca de las orillas; esta **aberración esférica** es muy evidente en un microscopio económico. Puede minimizarse al dejar fuera los rayos de luz periféricos y mirar sólo el centro mejor enfocado. En el ojo, la pupila cumple este objetivo al constreñirse mientras se enfocan objetos cercanos. Al igual que el ajuste del diafragma en una cámara, la pupila tiene un propósito doble: ajustar el ojo a las variaciones de brillantez y reducir la aberración esférica.

3. **Acomodamiento del cristalino.** Es un cambio en la curvatura del cristalino que permite enfocar un objeto cercano. Cuando se observa algo de cerca, se contrae el músculo ciliar que rodea al cristalino. Esto estrecha el diámetro del cuerpo ciliar, relaja la fibra del ligamento suspensorio y permite que el cristalino se relaje de manera más convexa (figura 16.32). En la emetropía, el cristalino mide casi 3.6 mm de grueso en el centro; en el acomodamiento, se engrosa hasta llegar a 4.5 mm. Un cristalino más convexo refracta la luz con más fuerza y enfoca los rayos de luz divergentes en la retina. La distancia más cercana a la que puede estar enfocado un objeto es el **punto de visión cercano**. Depende de la flexibilidad del cristalino, que se endurece con la edad; por tanto, el punto cercano promedio es de casi 9 cm a los 10 años de edad y de 83 cm a los 60 años.

En el cuadro 16.2 se describen algunos defectos comunes de la formación de imágenes.

Aplicación de lo aprendido

¿Qué músculos extrínsecos de los ojos son los músculos principales en la convergencia?

Transducción sensitiva en la retina

La conversión de la energía luminosa en potenciales de acción se realiza en la retina. El estudio de este proceso inicia con la disposición celular de la retina (figura 16.34), continúa con los pigmentos que absorben la luz y luego con lo que ocurre una vez que ésta se absorbe.

⁴⁵ di = dos; plo = multiplicado por dos; opia = vista.

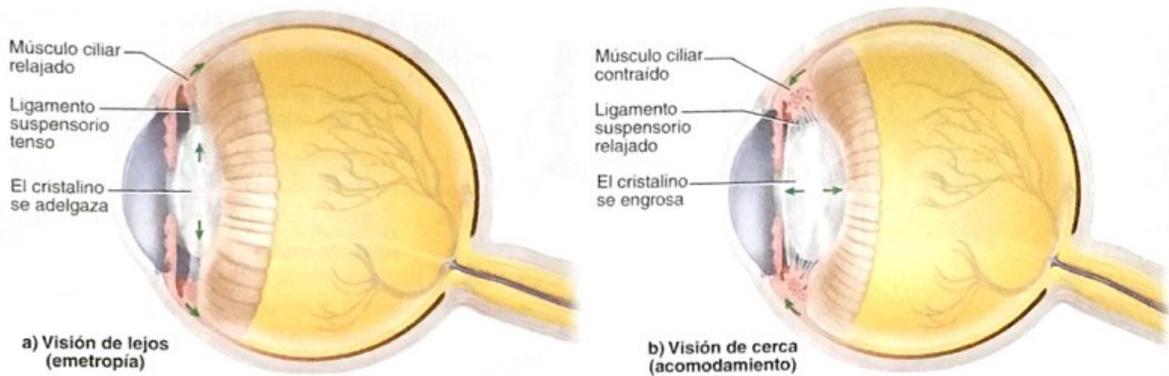


FIGURA 16.32 Acomodamiento del cristalino. a) En el ojo emétrepe, el músculo ciliar está relajado y dilatado. Pone tensión sobre el ligamento suspensorio y aplana el cristalino. b) En el acomodamiento, el músculo ciliar se contrae, se estrecha y se reduce su diámetro. Esto disminuye la tensión sobre el ligamento suspensorio y permite que el cristalino se relaje y tome una forma más convexa.

CUADRO 16.2 Defectos comunes de la formación de imágenes

Astigmatismo ⁴⁶	Incapacidad para enfocar los rayos de luz que entran en el ojo en planos diferentes. Al enfocar líneas verticales, como la orilla de una puerta, puede ocasionar que se pierda el enfoque de líneas horizontales, como la parte superior de la puerta. Se debe a desviación en la forma de la córnea, de modo que está formada como la parte posterior de una cuchara en lugar de una esfera. Se corrige con lentes cilíndricas, que refractan más la luz en un plano que en otro.
Hipermetropía ⁴⁷	Visión de lejos: trastorno en que el globo ocular es demasiado corto. La retina se ubica antes del punto focal del cristalino, de modo que los rayos de luz no se han enfocado aun cuando la alcanzan (véase la parte superior de la figura 16.33b). Ocasiona grandes dificultades para ver objetos cercanos. Se corrige con lentes convexas, que hacen que los rayos de luz converjan un poco antes de entrar en el ojo.
Miopia ⁴⁸	Visión de cerca: trastorno en que el globo ocular es demasiado largo. Los rayos de luz se enfocan antes de que alcancen la retina y empiezan a divergir una vez más cuando se proyectan en ella (véase la parte superior de la figura 16.33c). Se corrige con lentes convexas que hacen que los rayos de luz diverjan un poco antes de entrar en el ojo.
Presbicia ⁴⁹	Capacidad reducida para acomodar la visión de cerca con la edad. Se debe a declinación de la flexibilidad del cristalino. Produce dificultad para leer y hacer trabajos manuales de cerca. Se corrige con lentes bifocales o gafas para lectura.

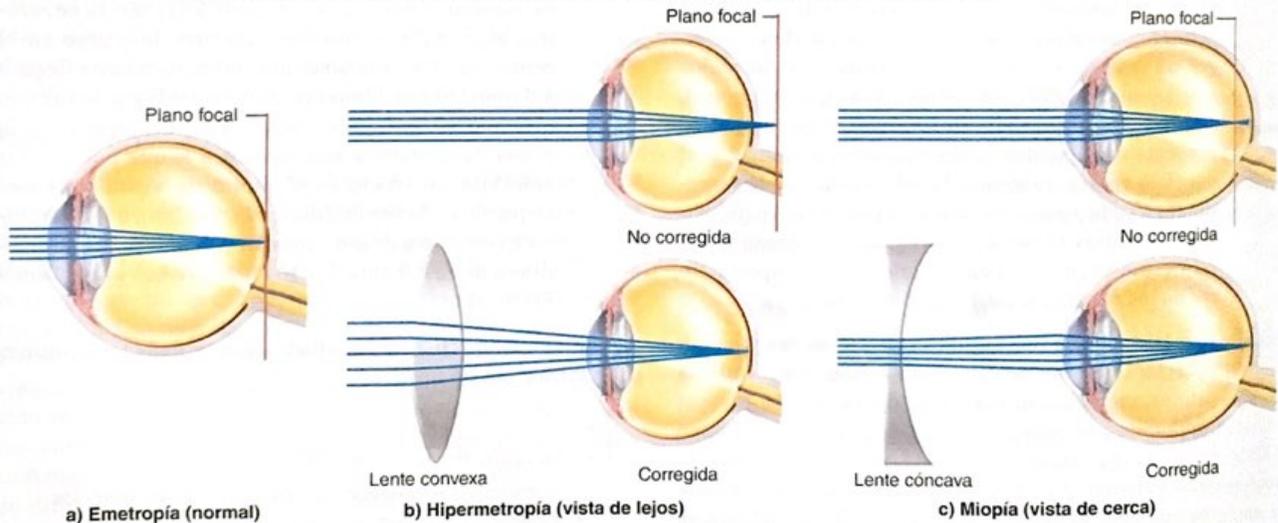
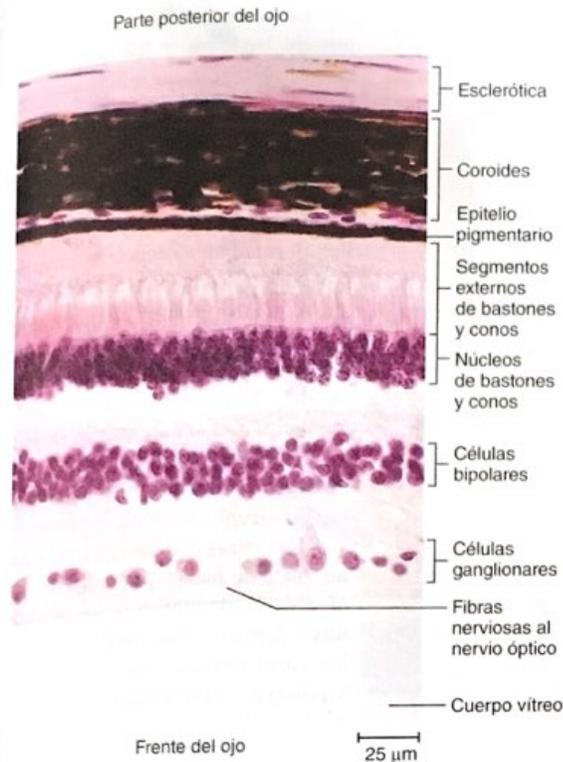


FIGURA 16.33 Dos defectos visuales comunes y los efectos de las lentes correctoras. a) El ojo emétrepe, en el que los rayos de luz convergen sobre la retina. b) La hipermetropía (visión de lejos) y el efecto corrector de una lente convexa. La lente hace que los rayos de luz empiecen a converger antes de entrar en el ojo, de modo que alcanzan su punto focal mucho antes de lo usual en la retina del globo ocular acortado. c) La miopía (visión de cerca) y el efecto correctivo de una lente cóncava. Al hacer que los rayos de luz diverjan antes de entrar en el ojo, esta lente desplaza el punto focal en sentido posterior, para que la imagen se proyecte sobre la retina del ojo alargado.

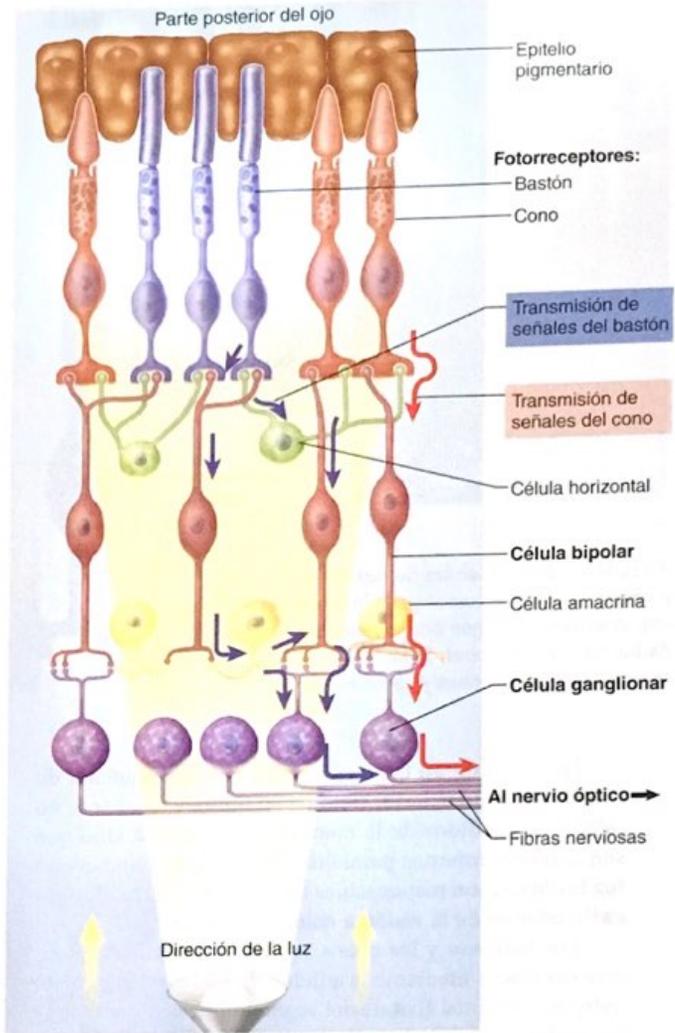
⁴⁶ *a* = no; *stigm* = punto; *ismo* = proceso patológico.
⁴⁷ *hyper* = en exceso; *metr* = medida; *opia* = vista.

⁴⁸ *my* = cerrar el ojo; *opia* = vista.
⁴⁹ *presbyt* = viejo; *ia* = cualidad.



a)

FIGURA 16.34 Histología de la retina. a) Fotomicrografía. b) Esquema de las capas y las relaciones sinápticas de las células retinianas.



b)

La parte más posterior de la retina es el **epitelio pigmentario**, una capa con pigmentación oscura que sirve (como el negro dentro de una cámara de cine) para absorber la luz sobrante de modo que no degrade la imagen visual.

Los principales componentes neurales de la retina son tres capas de células, que de atrás hacia delante del ojo son las **células fotorreceptoras, bipolares y ganglionares**:

1. **Células fotorreceptoras.** Los fotorreceptores son células que absorben luz y generan una sustancia química o una señal eléctrica. Son de tres tipos: bastones, conos y ciertas células ganglionares. Sólo los bastones y los conos producen imágenes visuales; las células ganglionares se analizarán más adelante. Los **bastones** y los **conos** no son neuronas, pero están relacionados con las células ependimarias del encéfalo. Cada bastón o cono tiene un **segmento externo** que señala hacia la pared del ojo y uno **interno** que se dirige al interior (figura 16.35). Los dos segmentos están separados por una constricción que contiene nueve pares de

microtúbulos; el segmento externo es en realidad un cilio muy modificado especializado en absorber la luz. El segmento interno contiene mitocondrias y otros organelos. En su base, da lugar a un cuerpo celular que contiene el núcleo, así como a procesos sinápticos con neuronas retinianas que se encuentran en la capa siguiente.

En un bastón, el segmento externo es cilíndrico y parece una pila de monedas con envoltura (membrana plasmática que rodea la parte externa y en el interior hay una pila muy ordenada de casi 1 000 discos membranosos). Cada disco tiene una cubierta densa de proteínas globulares: el pigmento visual **rodopsina**. Las membranas mantienen estas moléculas de pigmento en una posición que absorbe la luz de la manera más eficiente. Las células de los bastones son responsables de la **visión nocturna (escotópica)**⁵⁰ y sólo producen imágenes en tonos grises (**visión monocromática**).

⁵⁰ skoto = oscuridad; op = vista.

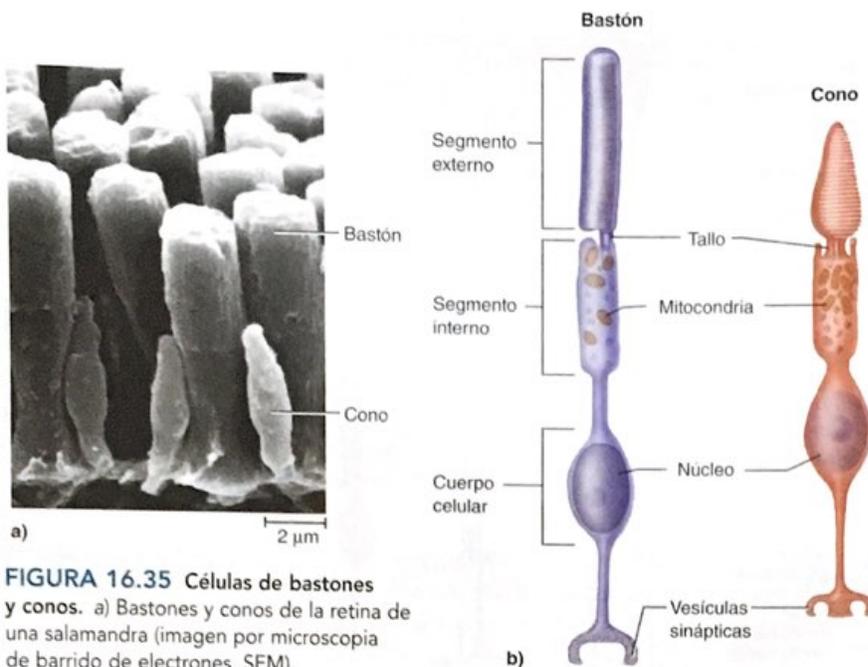


FIGURA 16.35 Células de bastones y conos. a) Bastones y conos de la retina de una salamandra (imagen por microscopía de barrido de electrones, SEM). b) Estructura de bastones y conos humanos.

La célula de un cono es similar, con la excepción de que el segmento exterior termina en punta y los discos no están desprendidos de la membrana plasmática sino que son dobleces internos paralelos. Los conos funcionan con luz brillante; son responsables de la **visión diurna (fotópica⁵¹)**, además de la **visión a color (tricromática)**.

Los bastones y los conos renuevan de manera continua sus discos mediante la adición de nuevos discos en el extremo proximal (basal) del segmento externo, mientras los antiguos se expulsan de las puntas distales, para que las células del epitelio pigmentario los fagociten.

2. **Células bipolares.** Tanto los bastones como los conos crean sinapsis con las dendritas de células bipolares, las neuronas de primer orden de la ruta visual. A su vez, éstas crean sinapsis con las células ganglionares que se describen a continuación (figura 16.34b).
3. **Células ganglionares.** Son las neuronas más grandes de la retina y están organizadas en una sola capa cerca del cuerpo vítreo. Se trata de neuronas de segundo orden en la ruta visual. La mayor parte de las células ganglionares reciben información de varias células bipolares. Sus axones forman el nervio óptico. Algunas células ganglionares absorben luz de manera directa y transmiten las señales a los núcleos del tallo encefálico que controlan el diámetro pupilar y los ritmos circadianos del cuerpo. No contribuyen a la formación de las imágenes visuales; sólo detectan la intensidad de la luz. Su pigmento sensible recibe el nombre de **melanopsina**.

⁵¹ phot = luz; op = vista.

En una retina hay casi 130 millones de bastones y 6.5 millones de conos, pero sólo un millón de fibras nerviosas en el nervio óptico. Con una relación de casi 140 células receptoras por nervio óptico, es obvio que en la propia retina debe haber **convergencia neural** y procesamiento de información sustanciales, antes de que las señales lleguen al encéfalo. La convergencia ocurre donde varios bastones o conos forman sinapsis con una célula bipolar, y una vez más donde varias células bipolares alimentan a una célula ganglionar. Más adelante se examina la manera en que funciona la convergencia en la resolución visual y la visión nocturna.

Hay otras células retinianas que no forman capas por sí solas: las **células horizontales** y las **amacriñas⁵²** forman conexiones horizontales entre bastones, conos y células bipolares, e intervienen en las rutas de las células receptoras a las ganglionares. Desempeñan diferentes

funciones en el mejoramiento de la percepción del contraste, las orillas de los objetos y los cambios en la intensidad de la luz. Además, gran parte de la masa de la retina está compuesta por astrocitos y otros tipos de neuroglíocitos.

Pigmentos visuales

El pigmento visual de los bastones es la **rodopsina** o **púrpura visual**. Consta de dos partes (moietes) principales: la proteína **opsina** y un derivado de la vitamina A denominado **retinal**, también conocido como **retinina** (figura 16.36). La opsina está incrustada en las membranas del disco del segmento externo del bastón. Todos los bastones contienen un solo tipo de rodopsina cuya capacidad de absorción máxima corresponde a una longitud de onda de 500 nm. Los bastones son menos sensibles a la luz de otras longitudes de onda y no pueden distinguir un color de otro.

El pigmento de los conos es la **fotopsina (iodopsina)**. Su moiete retiniano es el mismo que el de la rodopsina, pero la parte de la opsina tiene una secuencia de aminoácidos diferente que determina cuáles longitudes de onda de luz absorbe el pigmento. Hay tres tipos de conos que tienen idéntico aspecto pero absorben de manera óptima diferentes longitudes de onda de luz. Estas diferencias permiten la percepción de diferentes colores.

Generación de la señal nerviosa óptica

Es probable que la sucesión de eventos que posibilita la transducción sensitiva sea idéntica en bastones y conos, pero se conoce mejor lo que ocurre en los primeros. En la oscuridad, su retinal tiene una forma curva denominada **cis-retinal**. Cuando

⁵² a = no; makr = grande; in = fibra (sin axón).

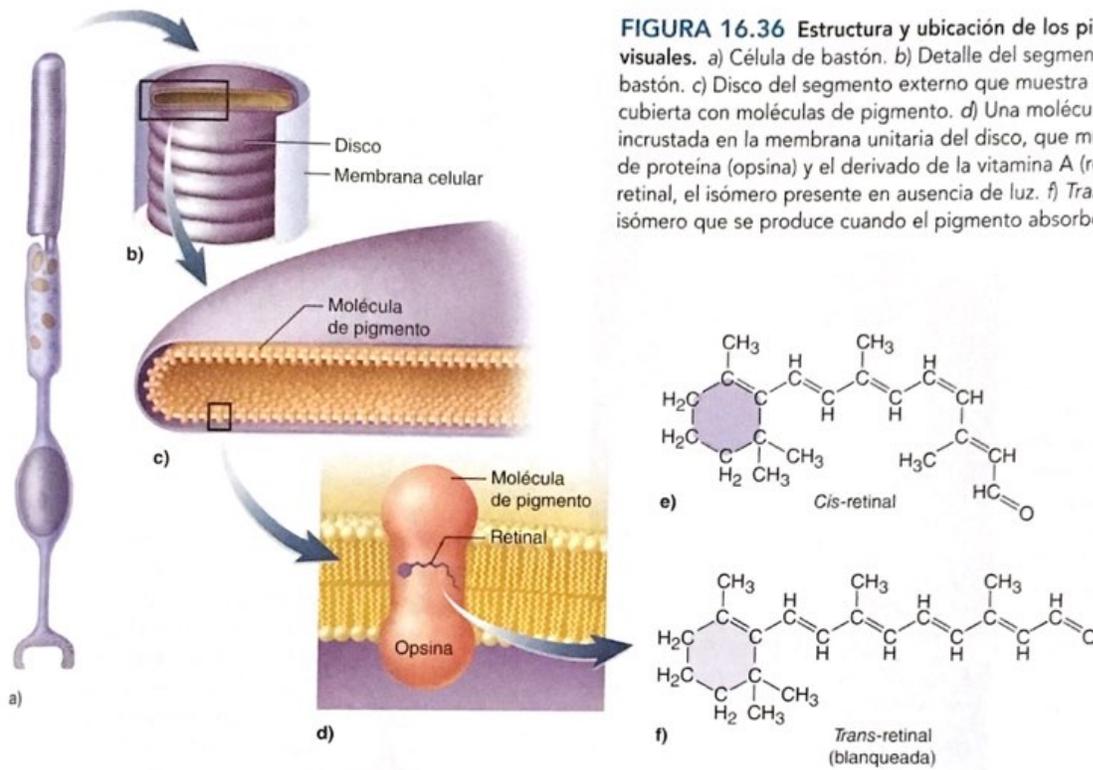


FIGURA 16.36 Estructura y ubicación de los pigmentos visuales. a) Célula de bastón. b) Detalle del segmento externo del bastón. c) Disco del segmento externo que muestra la membrana cubierta con moléculas de pigmento. d) Una molécula de pigmento, incrustada en la membrana unitaria del disco, que muestra el moiete de proteína (opsina) y el derivado de la vitamina A (retinal). e) *Cis-retinal*, el isómero presente en ausencia de luz. f) *Trans-retinal*, el isómero que se produce cuando el pigmento absorbe un fotón.

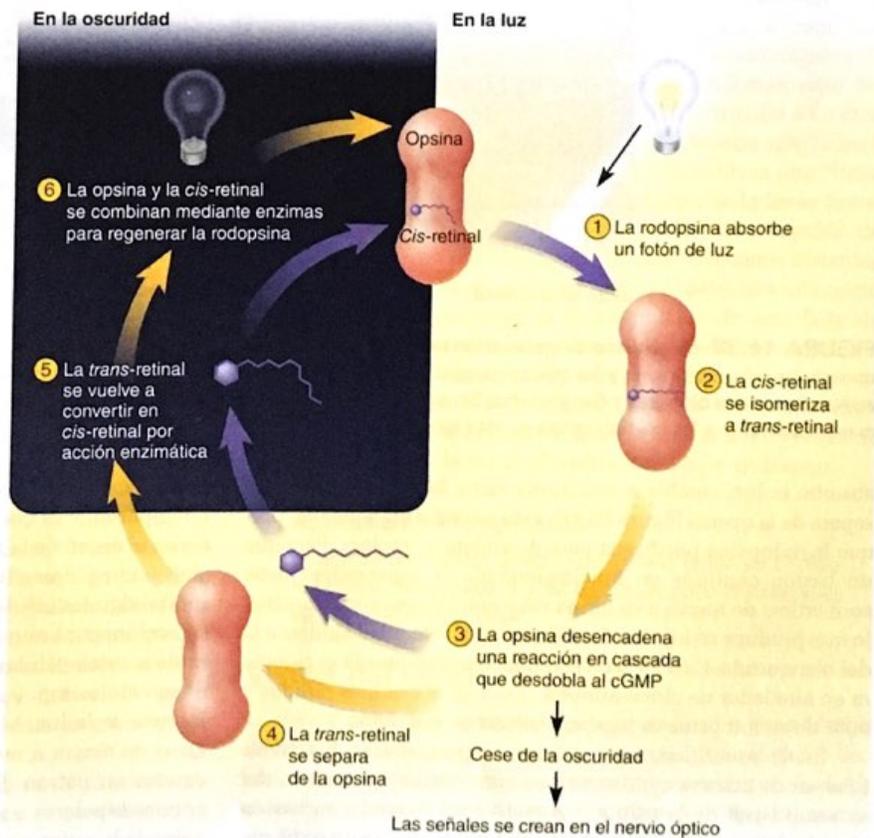


FIGURA 16.37 Blanqueo y regeneración de la rodopsina. Del número 1 al 4 se indican los acontecimientos de blanqueo que ocurren bajo la luz; del número 5 al 6 se indican los eventos regeneradores que son independientes de la luz. Estos eventos ocurren en la oscuridad, pero cuando hay luz el blanqueo ocurre con mayor rapidez.

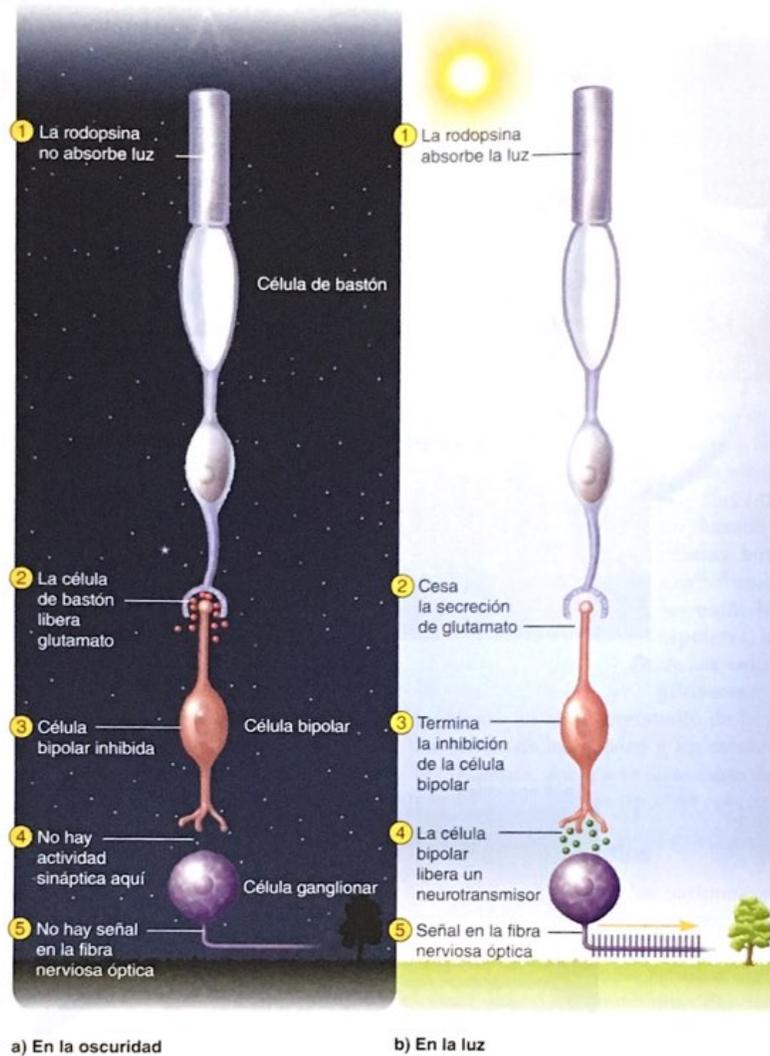


FIGURA 16.38 Mecanismo de generación de señales visuales. En la oscuridad completa (a), las células de bastón están activas mientras que ciertas células bipolares y las células ganglionares no lo están. A medida que las células de bastón absorben luz (b), se les inhibe y se activan las células bipolares y ganglionares. Se cree que los conos funcionan de manera similar. Algunas células bipolares se comportan de manera diferente a las del tipo usado en este ejemplo.

absorbe la luz, cambia a una forma recta, la *trans*-retinal, y se separa de la opsina (figura 16.37). Esto se llama **blanqueado**, porque la rodopsina purificada pasa de violeta a incolora. Para que un bastón continúe en funcionamiento, la *trans*-retinal debe convertirse de nuevo a su forma *cis* y reunificarse con la opsina, lo que produce rodopsina funcional a una velocidad similar a la del blanqueado. Casi 50% de la rodopsina blanqueada se regenera en alrededor de cinco minutos. Los conos son más rápidos y 50% de su fopsina se regenera en casi 90 segundos.

En la oscuridad, los bastones no permanecen inactivos. Liberan de manera continua el neurotransmisor glutamato del extremo basal de la célula (figura 16.38a). Cuando un bastón absorbe luz, cesa la secreción de glutamato (figura 16.38b). No

se analizarán a fondo los detalles mecanicistas de este proceso. Lo importante es que las células bipolares, que son las siguientes en el orden de la ruta visual, son sensibles a estos pulsos de activación y desactivación de la secreción de glutamato. Éste inhibe algunas células bipolares, que se excitan cuando cesa su secreción; por tanto, el aumento en la intensidad de la luz estimula a estas células. Por otra parte, el glutamato estimula a otras células bipolares que responden cuando hay una caída intensa de la luz. Mientras el ojo recorre una escena, pasa de áreas de mayor a menor brillantez. Sus imágenes en la retina causan un patrón de cambio rápido en las respuestas de las células bipolares a medida que la intensidad de la luz en una zona de la retina aumenta y se reduce.

Cuando las células bipolares detectan fluctuaciones en la intensidad de la luz, estimulan a las células ganglionares de manera directa (para lo cual forman sinapsis con ellas) o indirecta (mediante rutas que atraviesan las células amacrinas). Las células ganglionares son las únicas células retinianas que producen potenciales de acción; todas las demás, sólo producen potenciales locales graduados. Las células ganglionares responden a las bipolares con incremento y disminución de la frecuencia de activación. A través del nervio óptico, estos cambios proporcionan señales visuales al encéfalo.

Adaptación a la luz y la oscuridad

El ojo humano puede detectar intensidades de luz que van de un umbral de un solo fotón (oscuridad casi total) hasta un brillo 10 mil millones de veces mayor (la intensidad de la luz solar brillante reflejada en la nieve). La **adaptación a la luz** es un ajuste en la vista que ocurre cuando se va de un lugar oscuro o con iluminación débil a un área de luz más brillante. Si una persona se despierta en la noche y enciende una lámpara, ve al principio un fuerte resplandor; se puede experimentar incomodidad por la excesiva estimulación de las retinas. Las pupilas se constriñen con rapidez para reducir la intensidad de la estimulación, pero la vista del color y la agudeza visual (la capacidad para ver detalles finos) permanecen debajo de lo normal por 5 a 10 minutos (el tiempo necesario para que el blanqueado de pigmentos ajuste la sensibilidad de la retina a esa intensidad de luz). Los bastones se blanquean con rapidez en la luz brillante, y los conos toman su lugar. Aun con la luz típica de interiores, la visión de los bastones no es funcional.

Por otra parte, si una persona está sentada en una habitación brillante por la noche, inmersa en la lectura, y hay un corte de energía eléctrica, los ojos deben experimentar una **adaptación a la oscuridad** antes de que puedan ver lo suficiente para encontrar el camino en la oscuridad. No hay bastante luz para la visión de los conos (fotópica), y se requiere un poco de tiempo para que los bastones (visión escotópica) se ajusten a la oscuridad. El pigmento de los bastones estaba blanqueado por la luz de la habitación mientras había energía eléctrica, pero en la ausencia relativa de luz, la regeneración de la rodopsina es más rápida que su blanqueamiento. En un minuto o dos, la visión escotópica empieza a funcionar y después de 20 a 30 minutos, la cantidad de rodopsina es suficiente para que los ojos alcancen la máxima sensibilidad. La dilatación de las pupilas también ayuda a admitir más luz en el ojo.

El sistema de visión dual

Es posible que el lector se pregunte por qué se tienen bastones y conos, por qué no se cuenta tan sólo con un tipo de célula receptora que produzca una visión a color detallada de día y de noche. La **teoría de la duplicidad** de la visión sostiene que un solo sistema de receptores no puede producir alta sensibilidad y resolución. Se requiere un tipo de célula y de circuito neural que dé visión nocturna sensitiva y un tipo diferente que ofrezca visión diurna de alta resolución.

La alta sensibilidad de los bastones con luz débil se debe en parte a la extensa convergencia neural que se presenta entre bastones y células ganglionares. Hasta 600 bastones convergen

en cada célula bipolar, y muchas de éstas convergen en cada célula ganglionar. Esto permite un alto rango de *sumatoria espacial* en el sistema escotópico (figura 16.39a). La estimulación débil de muchos bastones puede producir un efecto aditivo en una célula bipolar y varias células bipolares pueden colaborar para estimular a una célula ganglionar. Por tanto, una célula ganglionar puede responder a la luz tenue que sólo estimula de manera débil a un bastón individual. La visión escotópica es funcional aun con una intensidad de luz menor a la de las estrellas reflejada sobre una hoja en blanco. Una desventaja de este sistema es que no puede resolver imágenes con detalles finos. Una célula ganglionar recibe información de todos los bastones en casi 1 mm² de retina (su campo de recepción); por tanto, lo que el encéfalo percibe es una imagen burda, granulosa, similar a una fotografía de periódico demasiado amplificadas.

Las células receptoras que se encuentran alrededor de las orillas de la retina son muy grandes y hay mucho espacio entre ellas. Si se fija la vista en la parte media de esta página, se observa que no se pueden leer las palabras cercanas a los márgenes. La agudeza visual disminuye con rapidez a medida que las imágenes se alejan de la fovea central. La visión periférica es un sistema de baja resolución que sirve sobre todo para alertar sobre el movimiento en la periferia y para estimular a la persona para que voltee en esa dirección con el fin de identificar lo que está allí.

Cuando se observa algo de manera directa, su imagen se proyecta en la fovea, que está ocupada por casi 4 000 pequeños conos y que carece de bastones. Las otras neuronas de la fovea se desplazan a un lado para que no interfieran con la proyección de la luz sobre los conos. La pequeñez de estos conos es como la de los puntos o píxeles de una fotografía de grano fino (de alta resolución); es responsable en parte de las imágenes de alta resolución que se forman en la fovea. Además, aquí los conos no presentan convergencia neural. Cada cono sólo crea sinapsis con una célula bipolar y cada una de éstas sólo la hace con una ganglionar. Esto da a cada cono de la fovea una "línea privada al encéfalo" y cada célula ganglionar de la fovea transmite al encéfalo lo que percibe en un campo de recepción de sólo 2 µm² de área retiniana (figura 16.39b). Los conos distantes de la fovea muestran alguna convergencia, pero no tanta como los bastones. Sin embargo, el inconveniente de esta falta de convergencia en la fovea es que las células de conos no tienen capacidad para la sumatoria espacial, y el sistema de conos es, por tanto, menos sensible a la luz. El umbral de la visión fotópica (de los conos) se encuentra entre la intensidad de la luz de las estrellas y la de la luna reflejada en una hoja en blanco.

Aplicación de lo aprendido

Si se mira de manera directa una estrella tenue en el cielo nocturno, desaparece, y si se aparta un poco la vista, vuelve a aparecer, ¿por qué?

Visión del color

La mayor parte de los vertebrados nocturnos sólo tiene células de bastones, pero muchos animales diurnos están dotados con conos y visión del color. Ésta se encuentra muy desarrollada de manera especial en los primates, por razones evolutivas que se analizaron en el capítulo 1. Se basa en tres tipos de conos, cuyo

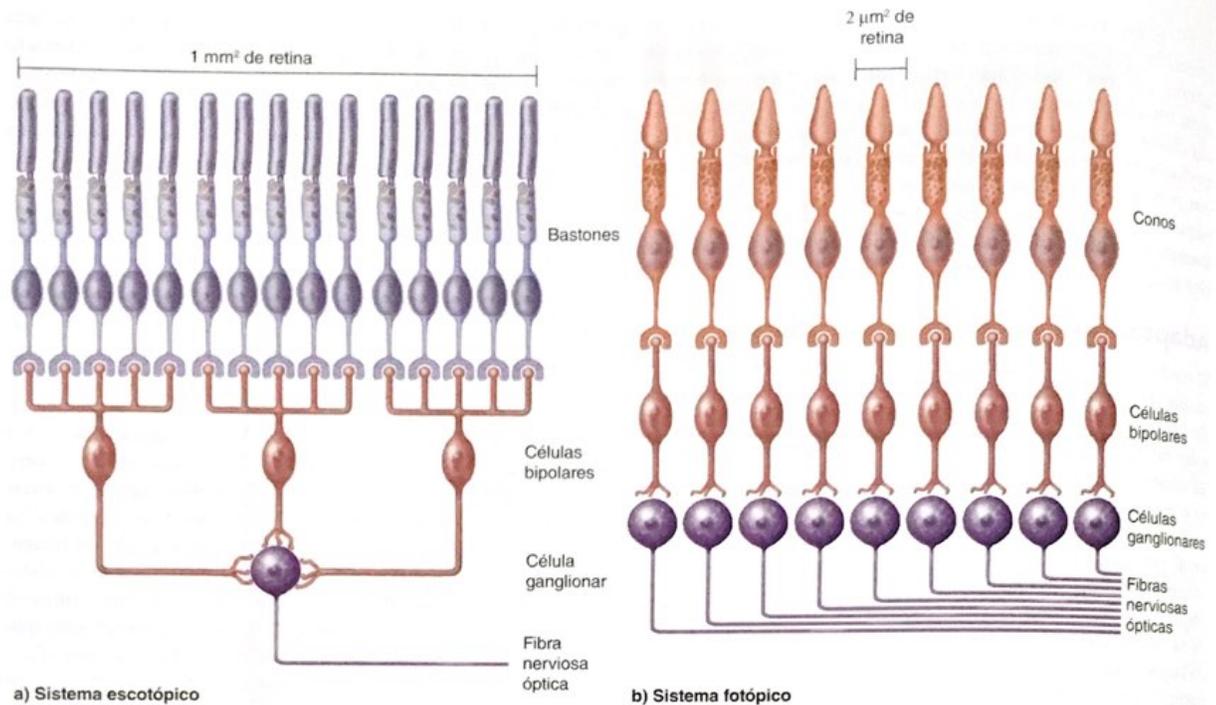


FIGURA 16.39 Circuitos retinianos y sensibilidad visual. a) En el sistema escotópico (visión nocturna), muchos bastones convergen en cada célula bipolar y muchas de estas células convergen en cada célula ganglionar. Esto permite que los bastones combinen sus efectos mediante sumatoria espacial y estimulen a la célula ganglionar, lo cual genera una señal nerviosa aun con luz tenue. Sin embargo, esto significa que cada célula ganglionar (y su fibra nerviosa óptica) representa un área más o menos grande de retina y produce una imagen granulosa. b) En el sistema fotópico (visión diurna) hay poca convergencia neural. En la fovea (que se representa en la imagen), cada cono tiene una "línea privada" con el encéfalo, de modo que cada fibra nerviosa óptica representa un área pequeña de la retina, y la visión es aguda. Sin embargo, la falta de convergencia significa que la visión fotópica no puede funcionar con luz tenue porque los conos con estimulación débil no pueden colaborar para la estimulación de una célula ganglionar.

nombre se relaciona con los puntos máximos de absorción de sus fopsinas: **conos de onda corta (S)**, por el inglés *short*, con sensibilidad máxima en una longitud de onda de 420 nm; **conos de onda media (M)**, con sensibilidad máxima a los 531 nm, y **conos de onda larga (L)**, con sensibilidad máxima a los 558 nm. Antes se les llamaba *conos azules, verdes y rojos*, terminología que resultaba inexacta. Por ejemplo, los conos "rojos" no tienen sensibilidad máxima en la zona roja del espectro (la luz con longitud de onda de 558 nm se percibe como un color anaranjado amarillento), pero son los únicos que responden a la luz roja.

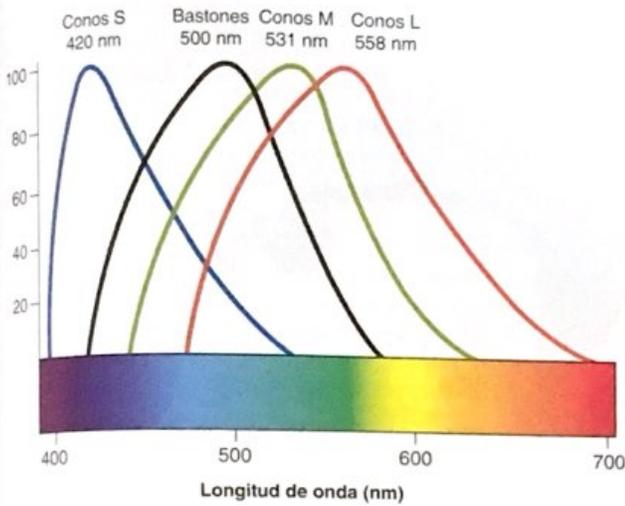
La percepción de los colores se basa en una mezcla de señales nerviosas que representan conos con diferentes puntos máximos de absorción. En la figura 16.40 se observa que la luz a 400 nm estimula los conos S. A 500 nm, los tres tipos de cono reciben estimulación: los conos L responden a 60% de su capacidad máxima, los M a 82% y los S a 20%. El encéfalo interpreta esta combinación de señales como azul verdoso. El cuadro de la figura 16.40 muestra la forma en que se generan algunas sensaciones de color mediante otras relaciones de respuesta.

En algunos individuos se presenta una alteración hereditaria o ausencia de una u otra fopsina; por consiguiente, padecen **daltonismo**. La forma más común de esta alteración es la dificultad para distinguir los *colores rojo y verde* y los tonos relaciona-

dos con ambos, como resultado de ausencia de conos L o M. Por ejemplo, una persona con visión de color *tricromática* normal observa el número 16 en la figura 16.41, en tanto que un sujeto con daltonismo para los colores rojo y verde no ve un número. El daltonismo es un rasgo recesivo vinculado con el género. Se presenta en casi 8% de los hombres y 0.5% de las mujeres. (Consulte la p. 137 para examinar la vinculación con el género y la razón por la que estos rasgos son más comunes en hombres.)

Visión estereoscópica

La **visión estereoscópica (estereopsia)** es la percepción de profundidad: la capacidad para juzgar la distancia a la que están los objetos. Depende de que los dos ojos tengan campos visuales superpuestos, lo que permite que cada ojo observe el mismo objeto desde un ángulo distinto. La visión estereoscópica contrasta con la *visión panorámica* de los mamíferos, como los roedores y los caballos, en que los ojos están en lados opuestos de la cabeza, aunque la visión estereoscópica cubre un campo visual más pequeño que la panorámica y proporciona menos capacidad de alerta ante depredadores sigilosos, tiene la ventaja de percibir la profundidad. Las bases evolutivas de la percepción de la profundidad en los primates se analizaron en el capítulo 1 (p. 11).



Longitud de onda (nm)	Porcentaje de respuesta máxima del cono (S : M : L)	Tono percibido
400	50 : 0 : 0	Violeta
450	72 : 30 : 0	Azul
500	20 : 82 : 60	Azul verdoso
550	0 : 85 : 97	Verde
625	0 : 3 : 35	Anaranjado
675	0 : 0 : 5	Rojo

FIGURA 16.40 Espectro de absorción de las células retinianas. En la columna central del cuadro, cada número indica la fuerza de respuesta de las respectivas células de cono, como un porcentaje de su capacidad máxima. Por ejemplo, a 550 nm, los conos L responden a 97% de su capacidad máxima, los conos M a 85% y los S no responden en absoluto. El resultado es la percepción de una luz verde.

● Si se agregara otra fila al cuadro para 600 nm, ¿qué valores se añadirían en las células central y derecha?

Cuando se fija la vista en un objeto que se encuentra a 30 m (100 pies), cada ojo lo ve en un ángulo un poco diferente y enfoca su imagen en la fovea central. Al punto en el espacio en que se enfoca el ojo se denomina *punto de fijación*. Los objetos más lejanos del punto de fijación producen una imagen un poco medial a las foveas, y los objetos más cercanos producen una más lateral (figura 16.42). La distancia de una imagen a las dos foveas proporciona al encéfalo la información que se necesita para juzgar la posición de otros puntos en relación con el de fijación.

La ruta de proyección visual

Las neuronas de primer orden en la ruta visual son las células bipolares de la retina. Las de segundo orden son las ganglionares retinianas, cuyos axones son las fibras del nervio óptico. Los nervios ópticos salen de cada órbita a través del canal óptico y luego convergen para formar una "X" en el **quias-**

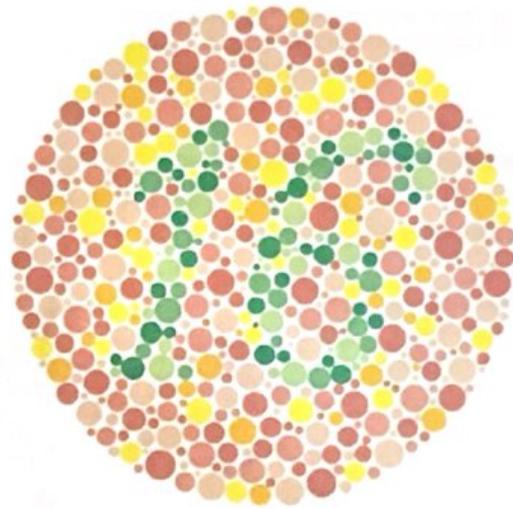


FIGURA 16.41 Prueba para al daltonismo para los colores rojo y verde. Las personas con visión normal ven un número 16. Quienes tienen ceguera a los colores rojo y verde no ven un número discernible. Las pruebas confiables para detectar defectos en la visión del color requieren el uso de tarjetas originales. (Tomada de Ishihara's Test for Colour Deficiency [Kanehara Trading Inc., Tokio, Japón].)

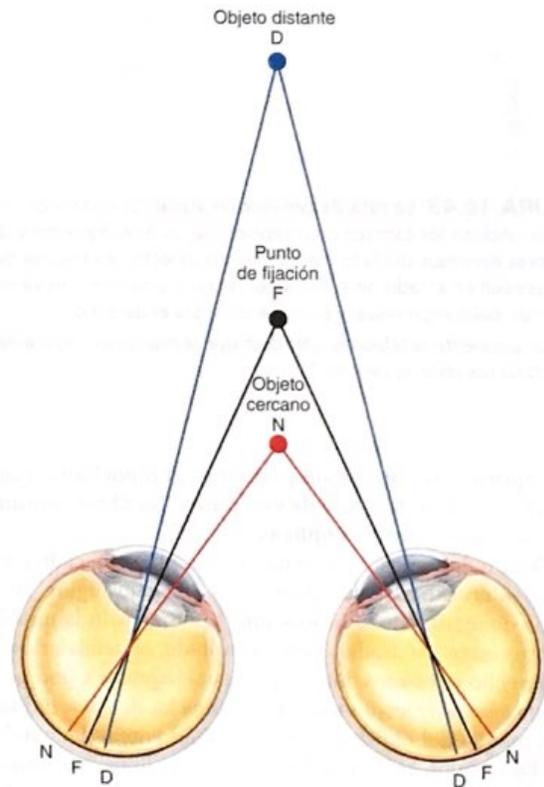


FIGURA 16.42 Las bases retinianas de la visión estereoscópica (percepción de la profundidad). Cuando los ojos convergen en el punto de fijación (F), los objetos más distantes (D) se enfocan en la retina, en sentido medial a la fovea, y el encéfalo interpreta que están más allá del punto de fijación. Los objetos cercanos (C) se enfocan en sentido lateral a la fovea y se interpreta que están más cerca.

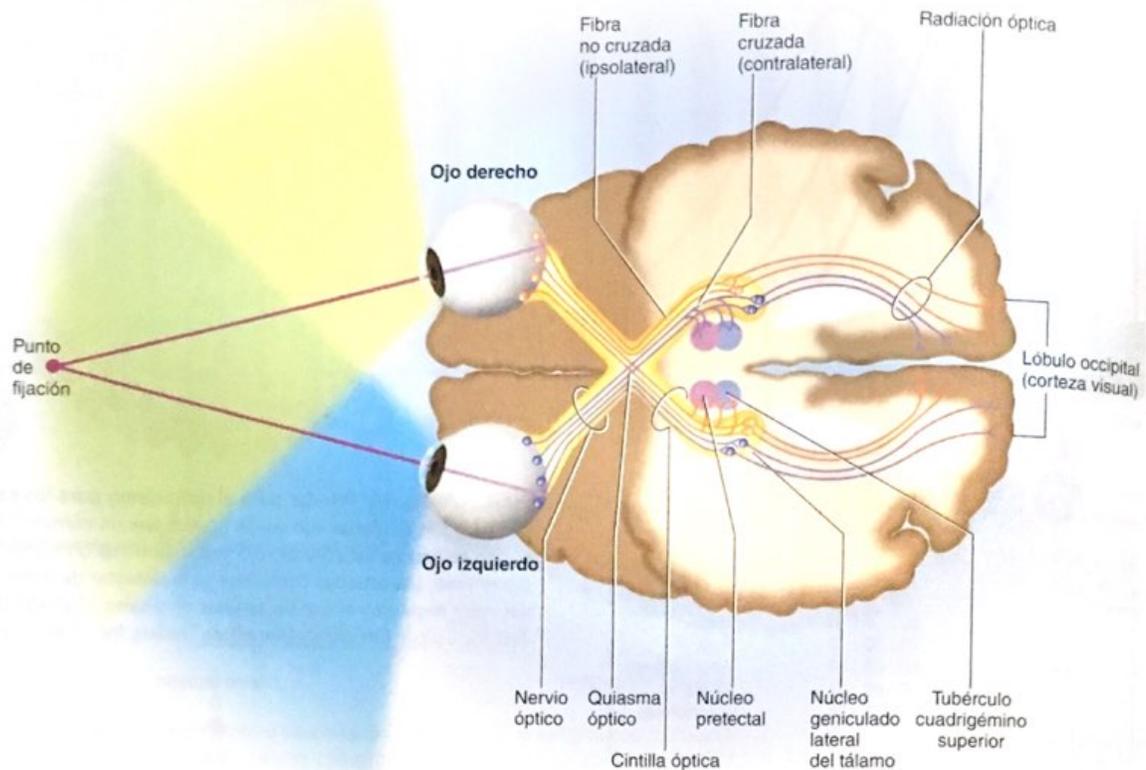


FIGURA 16.43 La ruta de proyección visual. Diagrama de la hemidecusación y la proyección a la corteza visual primaria. Los colores azul y amarillo indican los campos de recepción de los ojos izquierdo y derecho; la zona verde indica el área de superposición y visión estereoscópica. Las fibras nerviosas del lado medial del ojo derecho (en rojo) se decusan al lado izquierdo del encéfalo, en tanto que las fibras del lado lateral permanecen en el lado derecho del encéfalo. Lo contrario es válido para el ojo izquierdo. Por tanto, el lóbulo occipital derecho vigila el lado izquierdo del campo visual y el izquierdo vigila el derecho.

● Si un accidente cerebrovascular destruye la irradiación óptica del hemisferio cerebral derecho, ¿cómo afectaría la visión de una persona? ¿Afectaría sus reflejos visuales?

ma⁵³ óptico, cuya ubicación es inferior al hipotálamo y anterior a la hipófisis. Más allá de este punto, las fibras continúan como un par de **cintillas ópticas**.

Dentro del quiasma, la mitad de las fibras de cada nervio óptico se cruzan al lado opuesto del encéfalo (figura 16.43). Esto se denomina **hemidecusación**,⁵⁴ porque sólo la mitad de las fibras están decusadas. Como resultado, el hemisferio cerebral derecho ve objetos del campo visual izquierdo, porque sus imágenes se proyectan en la mitad derecha de cada retina (la mitad medial del ojo izquierdo y la mitad lateral del ojo derecho). En la figura 16.43 pueden seguirse las fibras nerviosas de la retina de cada mitad para comprobar que van al hemisferio derecho. Por el contrario, el hemisferio izquierdo ve objetos en el campo visual derecho. Debido a que el encéfalo derecho

controla las respuestas motoras del lado izquierdo del cuerpo y viceversa, cada lado del encéfalo necesita ver lo que se encuentra en el lado del cuerpo en que ejerce el control motor. En animales con visión panorámica, casi 100% de las fibras nerviosas ópticas del ojo derecho se decusan hacia el encéfalo izquierdo y viceversa.

Las cintillas ópticas pasan alrededor del hipotálamo en sentido lateral, y la mayor parte de sus axones terminan en el **núcleo geniculado**⁵⁵ izquierdo del tálamo. De ahí surgen neuronas de tercer orden y forman la **irradiación óptica** de fibras en la materia blanca del cerebro. Estas fibras se proyectan a la corteza visual primaria del lóbulo occipital, donde ocurre la sensación visual consciente. Una lesión en el lóbulo occipital puede causar ceguera aunque el ojo sea por completo funcional.

⁵³ *khiasma* = aspa (por la forma de la letra "X").

⁵⁴ *hemi* = mitad; *decuss* = cruzar, formar una "X".

⁵⁵ *geniculate* = doblado como una rodilla.

Unas cuantas fibras nerviosas ópticas provienen de las células ganglionares fotosensitivas que contienen melanopsina, y siguen una ruta diferente; terminan en los tubérculos cuadrigéminos superiores y en los núcleos pretectorios del mesencéfalo. Los tubérculos superiores controlan los reflejos visuales de los músculos extrínsecos del ojo, y los núcleos pretectorios participan en los reflejos fotopupilares y de acomodamiento.

El espacio de este libro no permite abordar de forma extensa los mecanismos muy complejos del procesamiento de información visual en el encéfalo. Una parte del procesamiento, como el contraste, el brillo, el movimiento y la estereopsia, empieza en la retina. La corteza visual primaria del lóbulo occipital se conecta mediante vías de asociación con áreas de asociación visual cercanas en la parte posterior del lóbulo parietal y la parte inferior del lóbulo temporal. Estas áreas de asociación procesan datos retinianos de maneras que sobrepasan los objetivos de este texto, para extraer información sobre ubicación, movimiento, color, forma, límites y otras cualidades de los objetos observados. También almacenan recuerdos visuales y permiten al encéfalo identificar lo que se ve (p. ej., reconocer palabras impresas o nombrar los objetos que se

observan). Lo que aún falta por conocer acerca del procesamiento visual tendrá implicaciones importantes para la biología, la medicina, la psicología y aun la filosofía.

Antes de proseguir

Responda las siguientes preguntas para probar su comprensión de la sección anterior:

23. ¿Por qué no se pueden ver longitudes de onda menores de 350 nm o mayores de 750 nm?
24. ¿Por qué los rayos de luz se desvían (refractan) más en la córnea que en el cristalino?
25. Elabore una lista con la mayor cantidad posible de diferencias estructurales y funcionales entre los bastones y los conos.
26. Explique la forma en que la absorción de un fotón de luz lleva a la estimulación de una fibra nerviosa óptica.
27. Analice la teoría de la duplicidad de la visión y al hacerlo resuma la ventaja de tener tipos separados de células fotorreceptoras retinianas y circuitos neurales para la visión fotópica y escotópica.