



UNIVERSIDAD DEL SURESTE  
LICENCIATURA EN MEDICINA HUMANA  
CAMPUS BERRIOZABAL

ALUMNO: LEONARDO DOMINGUEZ TURREN

DOCENTE: DR SAMUEL ESAU FONSECA FIERRO

MATERIA: FISILOGIA

FECHA: 28 DE ABRIL 2023

TAREA: ENSAYO CAPITULO 51 GUYTON Y HALL

# CAP 51 El ojo: II. Función receptora y nerviosa de la retina

La retina es la porción del ojo sensible a la luz que contiene:

- 1) los conos, responsables de la visión de los colores,
- 2) los bastones, que pueden detectar luz tenue y están encargados básicamente de la visión en blanco y negro y de la visión en la oscuridad.

La excitación de cualquiera de estas células, los impulsos se transmiten primero por la retina a través de las sucesivas capas de neuronas y, finalmente, siguen hacia las fibras del nervio óptico y la corteza cerebral.

## Anatomía y función de los elementos estructurales de la retina

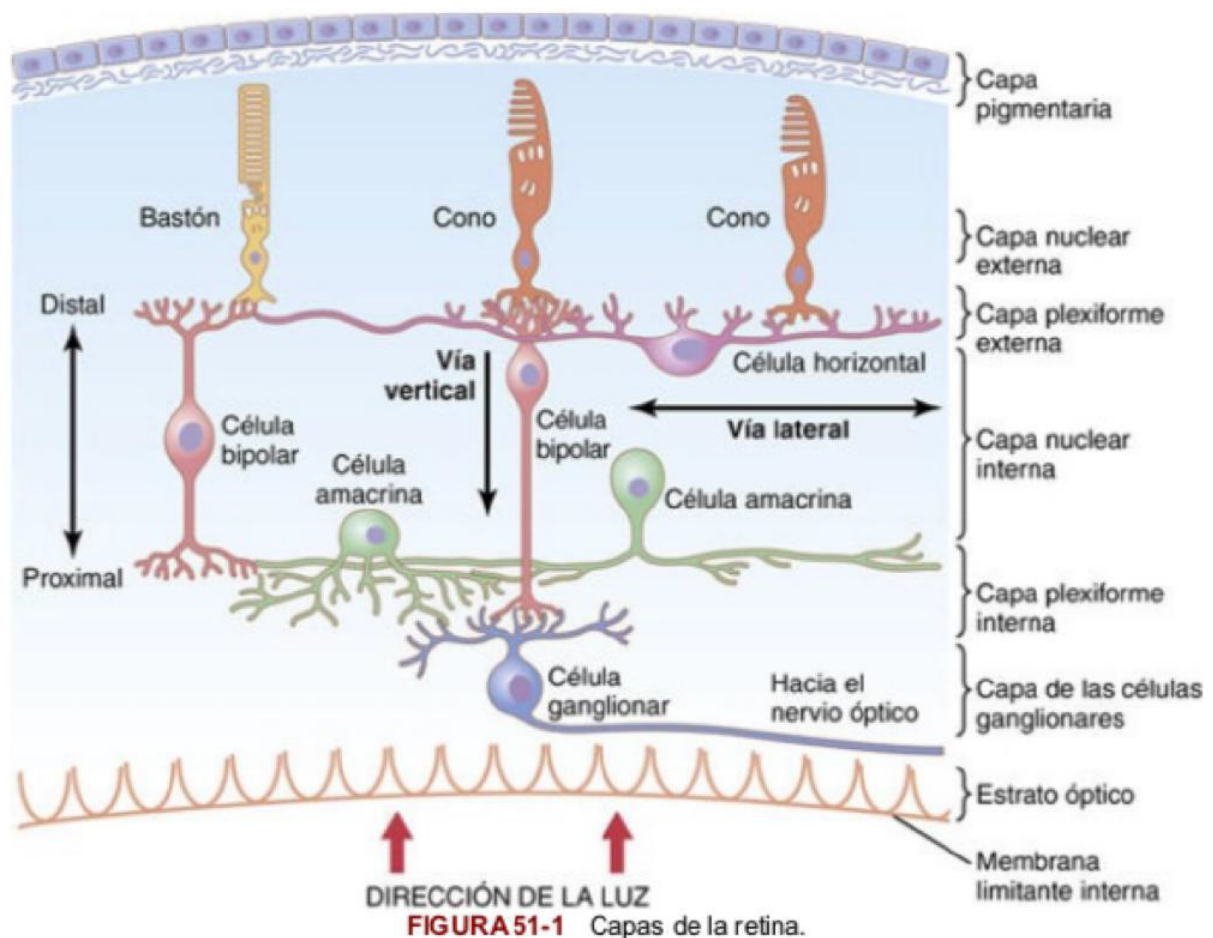
### Capas de la retina

Componentes funcionales de la retina que se disponen en las siguientes capas desde el exterior hacia el interior:

- 1) capa pigmentaria;
- 2) capa de conos y bastones que aloja las prolongaciones de estos receptores hacia la capa anterior;
- 3) capa nuclear externa que contiene los somas de los conos y los bastones;
- 4) capa plexiforme externa;
- 5) capa nuclear interna;
- 6) capa plexiforme interna;
- 7) capa ganglionar;
- 8) capa de las fibras del nervio óptico,
- 9) membrana limitante interna.

Una vez que la luz atraviesa el sistema ocular de lentes y después el humor vítreo, penetra en la retina desde su interior, es decir, pasa primero a través de las células ganglionares y después recorre las capas plexiformes y nucleares antes de llegar finalmente a la capa de los conos y los bastones situada a lo largo de todo el borde externo de la retina.

Esta distancia tiene un grosor de varios cientos de micrómetros; la agudeza visual baja debido a este trayecto por un tejido tan poco homogéneo. Sin embargo, según se comenta más adelante, en la región central de la fovea de la retina las capas internas de la retina quedan apartadas para atenuar esta pérdida de agudeza.



## Región de la fóvea de la retina y su importancia en la visión aguda

La fóvea es una zona diminuta en el centro de la retina, representada en la figura 51-2, que ocupa un área total un poco mayor de 1 mm<sup>2</sup>; se encuentra especialmente capacitada para la visión aguda y detallada.

La fóvea central, de solo 0,3 mm de diámetro, está compuesta por conos casi en su integridad.

Estos elementos poseen una estructura especial que contribuye a la detección de detalles en la imagen visual, es decir, los conos de la fóvea presentan un cuerpo especialmente largo y delgado, en contraposición a los conos situados hacia la periferia de la retina, que son mucho más gruesos. Asimismo, en la región de la fóvea los vasos sanguíneos, las células ganglionares, la capa de células nuclear interna y las capas plexiformes quedan desplazadas hacia un lado en vez de apoyarse directamente sobre la parte superior de los conos, lo que permite que la luz llegue hasta estos sin ningún impedimento.

## Conos y bastones

La figura 51-3 es una representación esquemática de los componentes esenciales de un fotorreceptor (un cono o un bastón). Según se observa en la figura 51-4, el segmento externo del cono posee una forma cónica. En general, los bastones son más estrechos y largos, pero esto no siempre es así. En las porciones periféricas de la retina, los bastones alcanzan un diámetro de 2 a 5  $\mu\text{m}$ , mientras que los conos miden de 5 a 8; en la parte central de la retina, la fovea, hay bastones, y los conos son delgados y su diámetro solo es de 1,5  $\mu\text{m}$ .

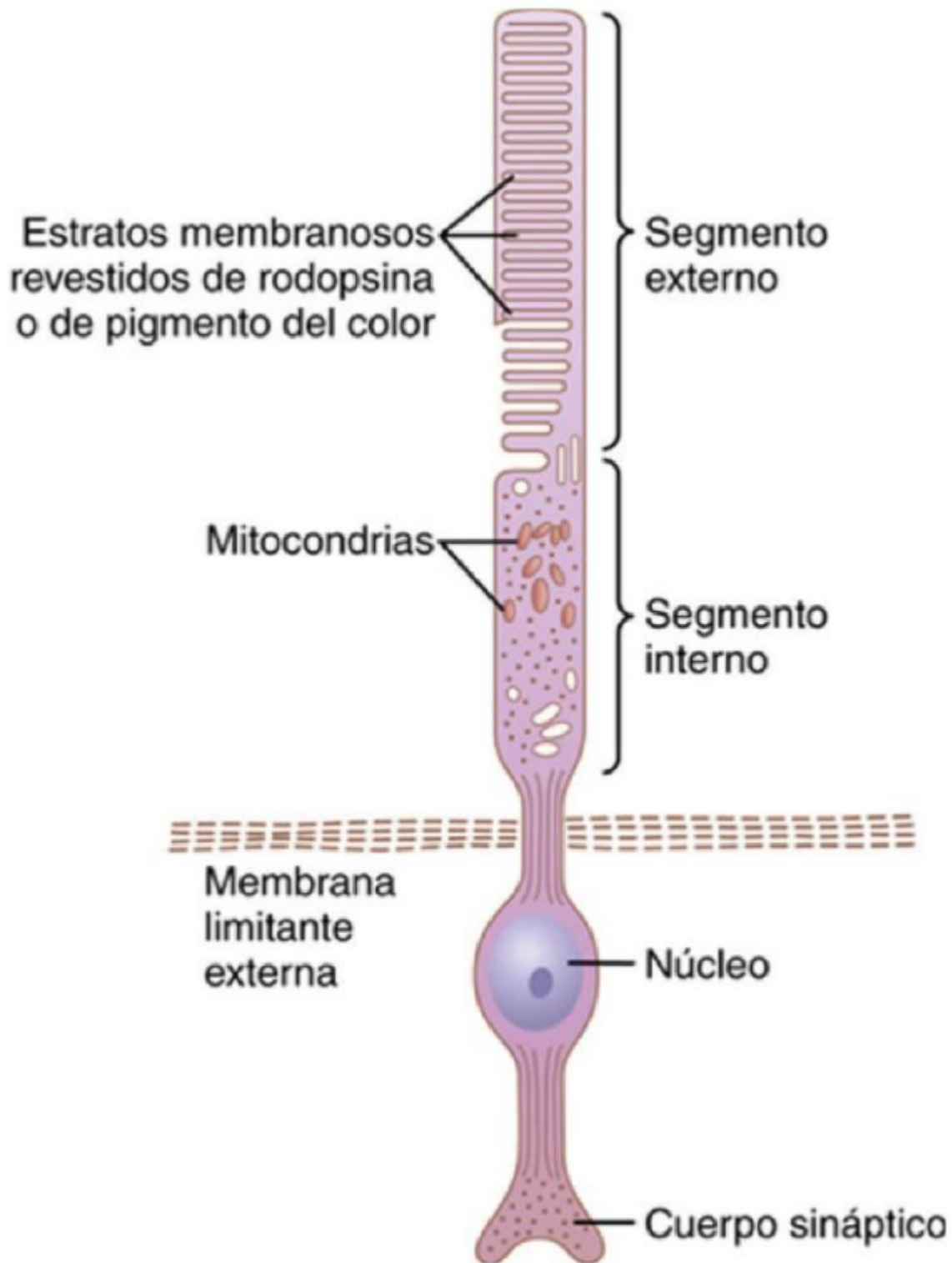
En la figura 51-3 están señalados los principales segmentos funcionales de un cono o de un bastón:

- 1) el segmento externo;
- 2) el segmento interno;
- 3) el núcleo,
- 4) el cuerpo sináptico. La sustancia fotosensible se sitúa en el segmento externo. En el caso de los bastones, esta sustancia fotosensible es la rodopsina; en los conos, es una de las tres sustancias fotosensibles al «color», que suelen denominarse simplemente pigmentos del color, y funcionan casi exactamente igual que la rodopsina excepto por sus diferencias de sensibilidad dentro del espectro. En las figuras 51-3 y 51-4 se observa el gran número de discos que existen en los segmentos externos de los conos y los bastones. Cada disco en realidad es un estrato replegado de membrana celular. En cada cono o bastón llega a haber hasta 1.000 discos.

Tanto la rodopsina como los pigmentos de color son proteínas conjugadas. Se incorporan a las membranas de los discos bajo la forma de proteínas transmembrana. Las concentraciones de estos pigmentos fotosensibles en los discos son tan grandes que ellos mismos constituyen aproximadamente el 40% de toda la masa del segmento externo.

El segmento interno del cono o del bastón contiene el citoplasma habitual con los orgánulos citoplásmicos. Especialmente importantes son las mitocondrias que, según se explica más adelante, cumplen la decisiva misión de proporcionar energía para el funcionamiento de los fotorreceptores.

El cuerpo sináptico es la porción del bastón o del cono que conecta con las siguientes estructuras neuronales, las células horizontales y bipolares, que representan las siguientes etapas en la cadena visual.



**FIGURA 51-3** Dibujo esquemático de las partes funcionales de los conos y los bastones.

## Capa pigmentaria de la retina

El pigmento negro melanina de la capa pigmentaria impide la reflexión lumínica por toda la esfera del globo ocular, lo que resulta importantísimo para una visión nítida.

La agudeza visual de los albinos, incluso con la mejor corrección óptica, rara vez supera los 20/100 a 20/200 en vez de los valores normales de 20/20. La capa pigmentaria también alberga grandes cantidades de vitamina A. Esta sustancia se intercambia hacia dentro y hacia fuera a través de las membranas celulares en los segmentos externos de los conos y los bastones, que están a su vez inmersos en el pigmento. Más adelante señalamos que la vitamina A es un precursor importante de las sustancias fotosensibles de los conos y los bastones.

## Irrigación de la retina: la arteria central de la retina y la coroides

El aporte sanguíneo de nutrientes para las capas internas de la retina deriva de la arteria central de la retina, que penetra en el globo ocular a través del centro del nervio óptico y a continuación se divide para irrigar toda la cara interna de la retina.

## Desprendimiento de retina

La porción nerviosa de la retina a veces se desprende del epitelio pigmentario. En algunos casos, la causa de este desprendimiento es una lesión del globo ocular que permite la acumulación de líquido o de sangre entre ambos elementos, la retina nerviosa y el epitelio pigmentario. En otras ocasiones, el desprendimiento está ocasionado por una contractura de las fibrillas delgadas de colágeno presentes en el humor vítreo, que tiran de zonas de la retina hacia el interior del globo.

En parte por la difusión que se produce a través del espacio del desprendimiento y en parte por la irrigación independiente de su porción nerviosa a través de la arteria central de la retina, la retina desprendida es capaz de resistir a la degeneración durante días y puede llegar a ser de nuevo funcional si recupera su relación normal con el epitelio pigmentario.

## Fotoquímica de la visión

La sustancia sensible a la luz en los bastones se llama rodopsina; en los conos, donde se denominan pigmentos de los conos o pigmentos del color.

### Ciclo visual rodopsina-retinal y excitación de los bastones La rodopsina y su descomposición por la energía lumínica

El segmento externo de los bastones que se extiende hacia la capa pigmentaria de la retina presenta una concentración aproximada del 40% del pigmento sensible a la luz llamado rodopsina, o púrpura visual.

Esta sustancia es una combinación de la proteína escotopsina y el pigmento carotenoide retinal (también llamado «retineno»). Además, el retinal es de un tipo especial denominado 11-cis-retinal. Esta forma cis resulta importante porque solo ella puede unirse a la escotopsina para sintetizar rodopsina. Cuando la rodopsina

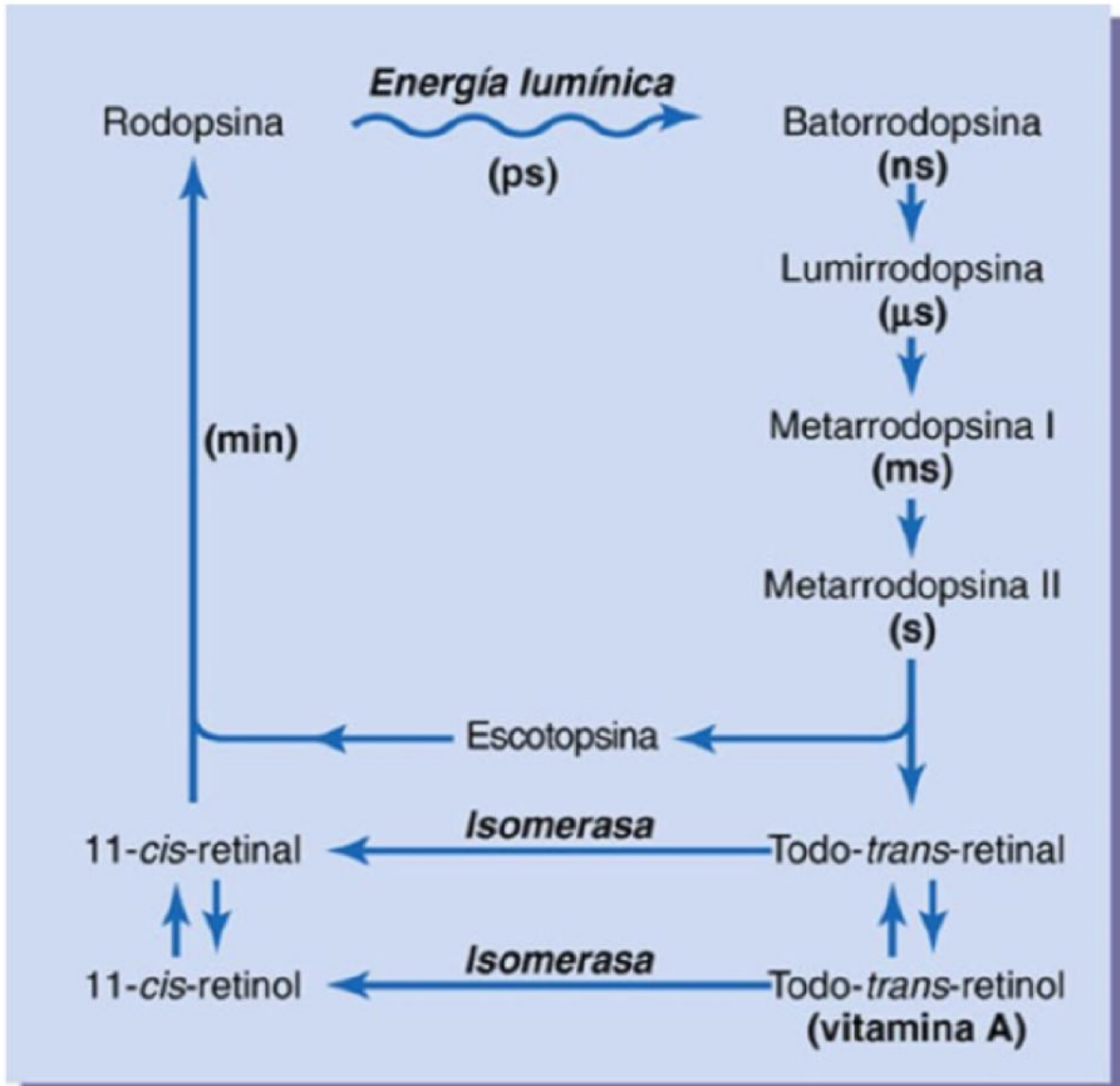
absorbe la energía lumínica, empieza a descomponerse en una fracción muy pequeña de segundo.

Como la orientación tridimensional de los lugares reactivos en el todo-trans-retinal deja de coincidir con la orientación correspondiente en la proteína escotopsina, el todo-trans-retinal empieza a soltarse de ella.

El producto inmediato es la batorrodopsina, que representa una combinación parcialmente disociada del todo-trans-retinal y la escotopsina. La batorrodopsina resulta sumamente inestable y se degrada en cuestión de nanosegundos en lumirrodopsina.

Después de unos microsegundos, este producto se descompone en metarrodopsina I, en 1 ms más aproximadamente pasa a metarrodopsina II, y por último, con mucha mayor lentitud (en un plazo de segundos), se convierte en los productos escindidos por completo de la escotopsina y el todo-trans-retinal.

Es la metarrodopsina II, también llamada rodopsina activada, la que estimula los cambios eléctricos en los bastones, y tras ello estos receptores ya transmiten la imagen visual hacia el sistema nervioso central bajo la forma de un potencial de acción en el nervio óptico.



**FIGURA 51-5** Ciclo visual de la rodopsina-retinal en el bastón, que muestra la descomposición de la rodopsina ante la exposición a la luz y su posterior regeneración lenta mediante procesos químicos.

## Regeneración de la rodopsina

La primera etapa en la regeneración de la rodopsina, según está representado en la figura 51-5, consiste en reconvertir el todo-trans-retinal en 11-cis-retinal. Este proceso requiere energía metabólica y está catalizado por la enzima isomerasa de retinal. Una vez que se ha formado el 11-cis-retinal, automáticamente se recombina con la escotopsina para reconstituir la rodopsina, que a continuación permanece estable hasta que se desencadena una vez más su descomposición por la nueva absorción de energía lumínica.

### Función de la vitamina A en la formación de la rodopsina

Obsérvese en la figura 51-5 que existe una segunda vía química por la que el todo-trans-retinal puede convertirse en 11-cis-retinal. Esta segunda ruta consiste en



la transformación primero del todo-trans-retinal en todo-transretinol, que es una forma de la vitamina A. A continuación, el todo-trans-retinol pasa a 11-cis-retinol bajo la influencia de la enzima isomerasa. Finalmente, el 11-cis-retinol da lugar a 11-cis-retinal, que se combina con la escotopsina para generar nueva rodopsina.

La vitamina A está presente en el citoplasma de los bastones y en la capa pigmentaria de la retina. Por tanto, normalmente siempre se encuentra disponible para producir nuevo retinal cuando haga falta. A la inversa, si hay un exceso de retinal en la retina, vuelve a transformarse en vitamina A, lo que reduce la cantidad de pigmento sensible a la luz que existe en ella.

## Ceguera nocturna

La ceguera nocturna o hesperanopía aparece en personas con hipovitaminosis A grave ya que, sin vitamina A, la cantidad de retinal y de rodopsina que puede formarse disminuye acusadamente. Esta situación se denomina ceguera nocturna porque la magnitud de luz existente por la noche es demasiado escasa como para permitir una visión suficiente en las personas aquejadas de una deficiencia de vitamina A.

Excitación del bastón cuando la luz activa la rodopsina El potencial de receptor del bastón es hiperpolarizante, no despolarizante

La excitación de un bastón provoca un aumento de la negatividad en el potencial de membrana en su interior, lo que supone un estado de hiperpolarización. Este fenómeno es exactamente lo contrario del descenso de la negatividad (el proceso de «despolarización») que sucede en casi todos los demás receptores sensitivos.

Pero la activación de la rodopsina, ¿cómo suscita la hiperpolarización? La solución a esta pregunta dice que cuando se descompone la rodopsina, disminuye la conductancia de la membrana del bastón para los iones sodio en

su segmento externo. Esto provoca una hiperpolarización de toda la membrana del bastón por el siguiente mecanismo.

El segmento interno bombea sodio sin interrupción desde el interior del bastón hacia su exterior y se bombean iones potasio hacia el interior de la célula. Bomba de sodio-potasio crea un potencial negativo dentro de la célula tomada en su integridad. Sin embargo, el segmento externo, donde están situados los discos fotorreceptores, es totalmente diferente; aquí, la membrana del bastón, en situación de oscuridad, resulta permeable para los iones sodio que fluyen a través de canales activados por monofosfato de guanosina cíclico (GMPc).

En el estado de oscuridad, los niveles de GMPc son elevados, lo que hace posible que estos iones de carga positiva se filtren permanentemente hacia el interior del bastón y neutralicen así gran parte de la negatividad que hay dentro de toda la célula.

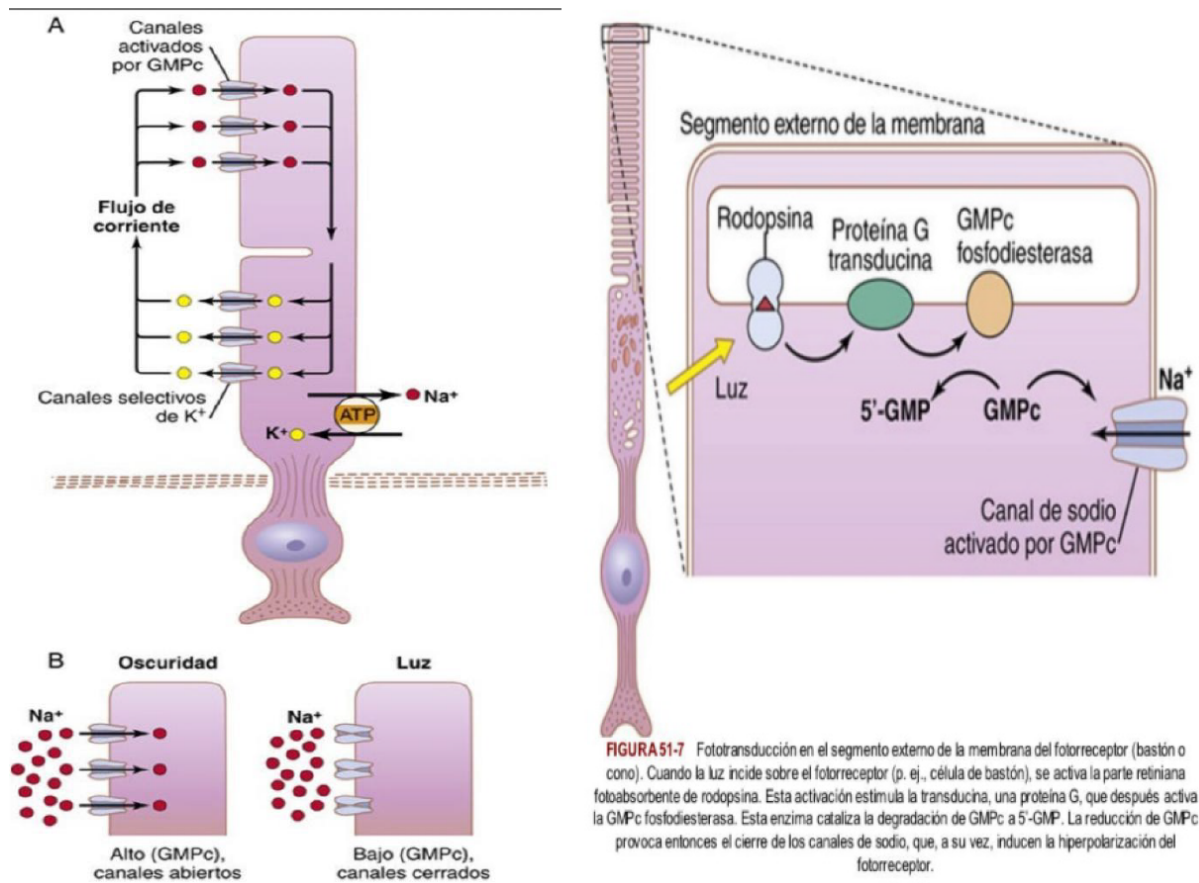
Por tanto, en condiciones de oscuridad normales, cuando el bastón no está excitado, hay una baja electronegatividad en la parte interna a su membrana, que mide unos  $-40$  mV en vez de los habituales  $-70$  a  $-80$  presentes en la mayoría de los receptores sensitivos.

Cuando la rodopsina del segmento externo del bastón queda expuesta a la luz, se activa y empieza a descomponerse. A continuación, los canales de sodio activados por GMPc se cierran y la conductancia al sodio de la membrana del segmento externo hacia el interior del bastón se reduce a través de un proceso en tres etapas (fig. 51-7):

- 1) la luz es absorbida por la rodopsina, lo que provoca la fotoactivación de los electrones en la parte retiniana, según se ha descrito anteriormente;
- 2) la rodopsina activada estimula una proteína G denominada transducina, que después activa la GMPc fosfodiesterasa, una enzima que cataliza la descomposición de GMPc en 5'-GMPc,
- 3) la reducción en GMPc cierra los canales de sodio activados por GMPc y reduce la corriente de sodio hacia el interior.

Los iones sodio siguen siendo bombeados hacia fuera a través de la membrana del segmento interno. Por tanto, ahora los iones sodio que salen del bastón son más que los que vuelven a entrar.

Como se trata de iones positivos, su pérdida desde el interior crea más negatividad por dentro de la membrana, y cuanto mayor sea la magnitud de la energía lumínica que llega al bastón, más acusada se vuelve la electronegatividad (es decir, mayor es el grado de hiperpolarización).



Duración del potencial de receptor y relación logarítmica entre dicho potencial y la intensidad de la luz

Cuando un pulso repentino de luz alcanza la retina, la hiperpolarización transitoria (potencial de receptor) que se produce en los bastones llega a su máximo en cuestión de unos 0,3 s y dura más de 1 s.

En los conos, el cambio sucede cuatro veces más rápido que en los bastones.

Mecanismo por el que la descomposición de la rodopsina disminuye la conductancia al sodio de la membrana: la «cascada» de excitación

En condiciones óptimas, un solo fotón de luz, la unidad cuántica de energía lumínica más pequeña posible, puede generar un potencial de receptor de 1 mV aproximadamente en un bastón. Ya con 30 fotones de luz se logrará producir la mitad de la saturación del bastón.

¿Cómo es posible que una cantidad tan pequeña de luz suscite una excitación tan potente?

La respuesta señala que los fotorreceptores poseen una cascada química sumamente sensible que amplifica los efectos estimuladores en torno a un millón de veces, del modo siguiente:

1. El fotón activa un electrón en la porción 11-cis-retinal de la rodopsina; esta activación propicia la generación de metarrodopsina II, que es la forma activa de la rodopsina, según se ha señalado y mostrado ya en la figura 51-5.
2. La rodopsina activada funciona como una enzima que estimula muchas moléculas de transducina, una proteína presente en su forma inactiva en las membranas de los discos y en la membrana celular del bastón.
3. La transducina activada estimula otras muchas moléculas más de fosfodiesterasa.
4. La fosfodiesterasa activada es otra enzima; su acción hidroliza de inmediato muchas moléculas de GMPc, destruyéndolas. Antes de su desaparición, el GMPc se había ligado a la proteína del canal de sodio en la membrana externa del bastón de un modo que lo «inmoviliza» en su estado abierto. Sin embargo, ante la llegada de la luz, la hidrólisis por el GMPc de la fosfodiesterasa elimina la inmovilización y permite la oclusión de los canales de sodio. Por cada molécula de rodopsina activada inicialmente se cierran varios cientos de canales. Dado que el flujo de sodio a través de cada uno de estos canales ha sido rapidísimo, el paso de más de un millón de iones sodio queda bloqueado por el cierre del canal antes de que se abra de nuevo. Este descenso en la circulación del ion sodio es lo que excita al bastón, como ya se ha explicado.
5. En cuestión de 1 s más o menos, otra enzima, la cinasa de rodopsina, que está presente siempre en el bastón, desactiva la rodopsina activada (la metarrodopsina II), y toda la cascada se invierte hasta volver a su estado normal con los canales de sodio abiertos.

Los conos son de 30 a 300 veces menos sensibles que los bastones, pero incluso este grado de sensibilidad permite la visión de los colores a cualquier intensidad de luz superior a la de un crepúsculo sumamente tenebroso.

#### Fotoquímica de la visión de los colores por los conos

La única diferencia radica en que sus porciones proteicas u opsinas (llamadas fotopsinas en los conos) son un poco distintas de la escotopsina De los bastones. La porción de todos los pigmentos visuales correspondiente al retinal es absolutamente idéntica en los conos y en los bastones. Por tanto, los pigmentos sensibles al color de los conos consisten en combinaciones de retinal y fotopsinas.

Estos pigmentos para el color se llaman, respectivamente, pigmento sensible al azul, pigmento sensible al verde y pigmento sensible al rojo. Sus características de absorción en los tres tipos de conos muestran unas absorbencias máximas ante la luz de las longitudes de onda de 445, 535 y 570 nm, respectivamente.

#### Regulación automática de la sensibilidad retiniana: adaptación a la luz y a la oscuridad

Por añadidura, gran parte del retinal presente en ambos tipos de receptores se habrá convertido en vitamina A. Debido a estos dos efectos, las concentraciones de productos fotosensibles que quedan en los conos y los bastones son

considerablemente bajas, y la sensibilidad del ojo a la luz está reducida de forma proporcional. Este proceso se llama adaptación a la luz. Si una persona permanece en la oscuridad durante un período prolongado, el retinal y las opsinas de los conos y los bastones han vuelto a convertirse en los pigmentos sensibles a la luz.

La vitamina A se transforma de nuevo en retinal para aumentar los pigmentos fotosensibles, quedando fijado el límite final en función de la cantidad de opsinas presente en los conos y los bastones preparada para combinarse con el retinal. Este proceso se denomina adaptación a la oscuridad.

La sensibilidad de la retina es muy baja nada más entrar en la oscuridad, pero en un plazo de 1 min ya ha aumentado 10 veces: es decir, la retina puede responder a una luz de la décima parte de intensidad que la necesaria antes. Pasados 20 min, la sensibilidad ha aumentado unas 6.000 veces, y a los 40 min, se ha incrementado unas 25.000 veces.

### Otros mecanismos de adaptación a la luz y a la oscuridad

El primero consiste en un cambio del diámetro pupilar, según se expone en el capítulo 50.

Este cambio puede lograr una adaptación de unas 30 veces en una fracción de segundo, debido a la modificación de la cantidad de luz que se deja pasar a través de la abertura pupilar.

El otro mecanismo es la adaptación nerviosa, en el que participan las neuronas que integran las sucesivas etapas de la cadena visual en la propia retina y en el encéfalo.

### Valores de la adaptación visual a la luz y a la oscuridad

Entre los límites de la adaptación máxima a la oscuridad y a la luz, el ojo puede modificar su sensibilidad lumínica hasta de 500.000 a 1 millón de veces, con una corrección automática ante los cambios de iluminación.

### Visión en color

Los distintos conos son sensibles a los diferentes colores de la luz.

Mecanismo tricolor para la detección del color Sensibilidades espectrales de los tres tipos de conos

Las sensibilidades espectrales de los tres tipos de conos son básicamente idénticas en el hombre a las curvas de absorción de la luz para los tres tipos de pigmentos presentes en estas células.

### Interpretación del color en el sistema nervioso

Una luz monocromática naranja dotada de una longitud de onda de 580 nm estimula los conos rojos hasta un valor más o menos de 99 (el 99% de la estimulación)

máxima con la longitud de onda óptima); en el caso de los conos verdes los activa con un valor del estímulo de 42 aproximadamente, pero no causa ningún efecto en absoluto sobre los conos azules. Por tanto, las proporciones de estimulación de los tres tipos de conos en este caso son 99:42:0.

El sistema nervioso interpreta esta colección de proporciones como la sensación correspondiente al naranja.

En cambio, una luz monocromática azul con una longitud de onda de 450 nm estimula los conos rojos hasta un valor de 0, los verdes hasta un valor de 0 y los azules hasta un valor de 97. El sistema nervioso interpreta este juego de proporciones (0:0:97) como azul. En el mismo sentido, los cocientes 83:83:0 se interpretan como amarillo y 31:67:36 como verde.

### Percepción de la luz blanca

Una estimulación aproximadamente equivalente de los conos rojo, verde y azul da lugar a la sensación visual del blanco. Con todo, la luz no tiene una sola longitud de onda que corresponda al blanco; en su lugar, este color es una combinación de todas las longitudes del espectro.

### Daltonismo

#### Daltonismo rojo-verde

Cuando en el ojo solo falta un grupo de conos receptores del color, la persona es incapaz de distinguir algunos colores de otros. normalmente se diferencian entre sí mediante los conos rojo y verde. Si no existe cualquiera de estos dos conos, la persona no está en condiciones de recurrir a este mecanismo para discernir entre los cuatro colores; sobre todo fallará en la distinción entre el rojo y el verde y, por tanto, se dice que tiene un daltonismo rojo-verde.

#### Debilidad para el azul

Solo rara vez faltan los conos azules, aunque en ocasiones están infrarrepresentados, lo que constituye un trastorno genéticamente hereditario que da origen al fenómeno llamado debilidad para el azul.

### Función nerviosa de la retina

La figura 51-12 presenta los puntos fundamentales donde se producen sus conexiones nerviosas, con el circuito de la retina periférica a la izquierda y el circuito de la zona de la fovea a la derecha. Los diversos tipos neuronales son los siguientes:

1. Los fotorreceptores, los conos y los bastones, que transmiten las señales hacia la capa plexiforme externa, donde hacen sinapsis con las células bipolares y horizontales.

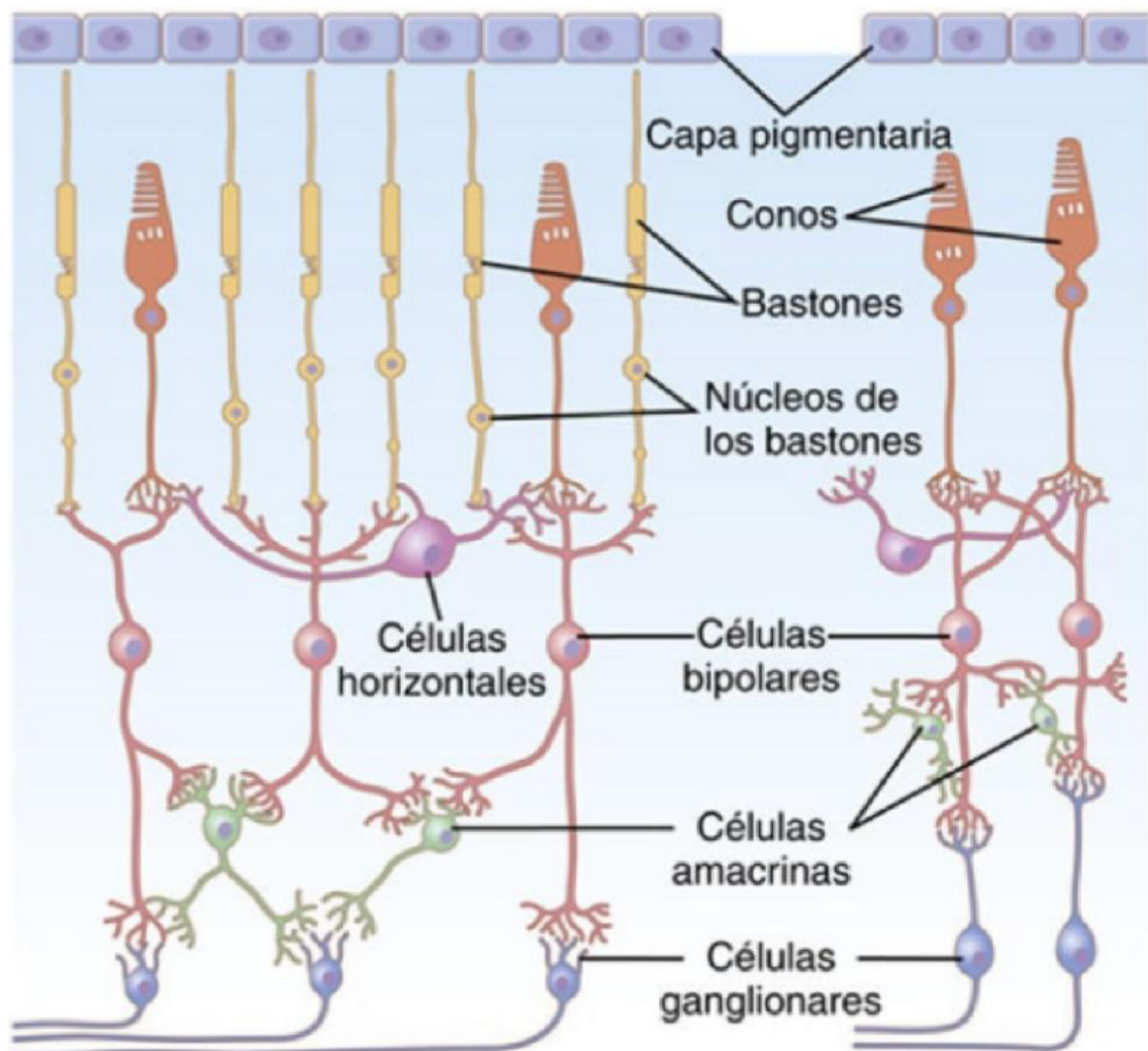
2. Las células horizontales, que transmiten las señales en sentido horizontal por la capa plexiforme externa desde los conos y los bastones hasta las células bipolares.

3. Las células bipolares, que transmiten las señales en sentido vertical desde los conos, los bastones y las células horizontales hacia la capa plexiforme interna, donde hacen sinapsis con las células ganglionares y amacrinas.

4. Las células amacrinas, que transmiten las señales en dos direcciones, directamente desde las células bipolares hasta las células ganglionares, u horizontalmente en el seno de la capa plexiforme interna desde los axones de las células bipolares hasta las dendritas de las células ganglionares o hasta otras células amacrinas.

5. Las células ganglionares, que transmiten las señales de salida desde la retina hacia el cerebro a través del nervio óptico.

Un sexto tipo neuronal en la retina, que no es muy abundante y está ausente en la figura, es la célula interplexiforme. Este elemento transmite señales en sentido retrógrado desde la capa plexiforme interna hacia la capa plexiforme externa. Su carácter es inhibitorio y se cree que controla la dispersión lateral de los impulsos visuales por las células horizontales en esta última capa.



**FIGURA 51-12** Organización nerviosa de la retina, con la zona periférica a la izquierda y la zona de la fovea a la derecha.

La vía visual desde los conos hacia las células ganglionares funciona de forma diferente a la vía de los bastones

Las neuronas y las fibras nerviosas encargadas de conducir las señales visuales correspondientes a la visión de los conos son considerablemente mayores que las encargadas de la visión de los bastones y los impulsos se envían al cerebro con una velocidad de dos a cinco veces superior.

Aparece la vía visual que nace en la porción de la fovea de la retina, y representa el nuevo sistema rápido formado por los conos. En su vía directa, en esta ilustración se observan tres neuronas:

- 1) conos;
- 2) células bipolares,
- 3) células ganglionares.



Además, las células horizontales transmiten señales inhibitoras en sentido lateral por la capa plexiforme externa, y las amacrinas envían señales laterales por la capa plexiforme interna.

A la izquierda de la figura 51-12 se muestran las conexiones nerviosas procedentes de la retina periférica, donde existen conos y bastones. Se observan tres células bipolares; la central no está conectada más que con bastones, y representa el tipo de sistema visual existente en muchos animales inferiores. La salida de la célula bipolar solo llega a las células amacrinas, que transmiten sus señales hacia las ganglionares.

Por tanto, para la visión pura de los bastones, la vía visual directa está formada por cuatro neuronas:

- 1) bastones;
- 2) células bipolares;
- 3) células amacrinas, y
- 4) células ganglionares.

Asimismo, las células horizontales y las amacrinas suministran la conectividad lateral.

### Neurotransmisores liberados por las neuronas de la retina

Los conos y los bastones liberan glutamato en sus sinapsis con las células bipolares. Los estudios histológicos y farmacológicos han demostrado la existencia de muchas clases de células amacrinas que segregan un mínimo de ocho tipos de sustancias transmisoras, como ácido  $\gamma$ -aminobutírico (GABA), glicina, dopamina, acetilcolina e indolamina, cuya acción normalmente posee en general un carácter inhibitor. Los de las células bipolares, horizontales e interplexiformes no están nada claros, pero al menos parte de las células horizontales liberan transmisores inhibitoros.

La transmisión de la mayoría de los impulsos en las neuronas de la retina se produce por conducción electrotónica, no por potenciales de acción

Las únicas neuronas de la retina que siempre transmiten señales visuales por medio de potenciales de acción son las células ganglionares, que las envían hasta el cerebro a través del nervio óptico.

Todas las neuronas de la retina envían su información visual mediante conducción electrotónica, un flujo directo de corriente eléctrica, y no por potenciales de acción.

La importancia de la transmisión electrotónica radica en que permite una conducción escalonada de la potencia de la señal. Por tanto, en el caso de los conos y los bastones, la magnitud del impulso de salida hiperpolarizante está directamente relacionada con la intensidad de la iluminación; no queda reducida a todo o nada, como sucedería con cada potencial de acción aislado.

## Inhibición lateral para potenciar el contraste visual: función de las células horizontales

Las células horizontales, representadas en la figura 51-12, establecen conexiones laterales con los cuerpos sinápticos de los conos y los bastones, igual que con las dendritas de las células bipolares. Su salida siempre es inhibitoria.

## Células bipolares despolarizantes e hiperpolarizantes

Dos son los tipos de células bipolares que suministran señales excitadoras e inhibitorias opuestas en la vía visual:

- 1) la célula bipolar despolarizante,
- 2) la célula bipolar hiperpolarizante.

Es decir, algunas células bipolares se despolarizan con la excitación de los conos y los bastones, y otras se hiperpolarizan.

## Células amacrinas y sus funciones

Se han identificado unas 30 clases de células amacrinas por medios morfológicos e histoquímicos. Ya se ha podido caracterizar la función más o menos de una docena de ellas y todas son diferentes.

- Un tipo de célula amacrina forma parte de la vía directa para la visión de los bastones, a saber, la compuesta por el bastón, las células bipolares, las células amacrinas y las células ganglionares.
- Otro tipo de célula amacrina responde potentemente cuando comienza una señal visual continua, pero su actividad se extingue con rapidez.
- Otras células amacrinas presentan una respuesta enérgica al desaparecer las señales visuales, pero, una vez más, su descarga cesa a gran velocidad.
- Otro tipo responde cuando se enciende o se apaga una luz, para indicar simplemente un cambio de iluminación, sin tener en cuenta su sentido.
- Otro tipo más responde al movimiento de un punto a través de la retina en una dirección específica; por tanto, se dice que estas células amacrinas son sensibles a la dirección.

## Células ganglionares y fibras del nervio óptico

Cada retina contiene unos 100 millones de bastones y 3 millones de conos; con todo, el número de células ganglionares solo llega a 1,6 millones más o menos. Por tanto, como promedio son 60 bastones y 2 conos los que convergen sobre cada célula ganglionar y la fibra del nervio óptico que sale desde ella hacia el cerebro.

Sin embargo, existen grandes diferencias entre la retina periférica y la retina central. A medida que nos acercamos hacia la fovea, disminuye la cantidad de conos y de bastones que convergen sobre cada fibra óptica, y los propios receptores también se vuelven más escasos. Estos efectos acentúan progresivamente la agudeza visual

en la retina central. En su mismo centro, la fovea central, no hay más que unos pocos conos finos (en torno a 35.000) y ningún bastón.

Entre las porciones central y periférica de la retina consiste en la sensibilidad mucho mayor de esta última a la luz tenue, lo que obedece en parte al hecho de que los bastones son de 30 a 300 veces más sensibles que los conos. Sin embargo, esta mayor sensibilidad se exagera más si se tiene en cuenta que hasta 200 bastones convergen sobre una sola fibra del nervio óptico en las porciones más periféricas de la retina.

## Células ganglionares de la retina y sus campos respectivos Células W, X e Y

Los estudios iniciales realizados en gatos describieron tres tipos distintos de células ganglionares de la retina, que se designan como células W, X e Y, basándose en sus diferencias en estructura y en función.

Las células W envían señales por sus fibras en el nervio óptico a una velocidad lenta y reciben el mayor componente de su excitación desde los bastones, transmitida a través de pequeñas células bipolares y células amacrinas. Tienen campos amplios en la retina periférica, son sensibles para la detección del movimiento direccional en el campo de visión y, probablemente tienen importancia para la visión de los bastones en condiciones de oscuridad.

Las células X poseen campos pequeños porque sus dendritas no ocupan una gran extensión en la retina, y así sus señales representan lugares separados de la retina y transmiten los detalles finos de las imágenes visuales. Asimismo, como cada célula X recibe conexiones al menos desde un cono, su actividad probablemente es responsable de la visión de los colores.

Las células Y son las más grandes de todas y envían impulsos hacia el cerebro a 50 m/s o más rápidamente. Dado que poseen amplios campos dendríticos, las señales son captadas por estas células a partir de extensas zonas retinianas. Las células Y responden a las modificaciones rápidas de las imágenes visuales y comunican al sistema nervioso central la irrupción de un fenómeno nuevo en el campo visual de un modo casi instantáneo.

## Células P y M

Se designan como células magnocelulares (M) y parvocelulares (P).

Las células P (también conocidas como células  $\beta$  o, en la retina central, como células ganglionares enanas) se proyectan hacia la capa de células parvocelulares (pequeñas) del núcleo geniculado lateral del tálamo.

Las células M (conocidas también como células  $\alpha$  o parasol) se proyectan a la capa magnocelular (células grandes) del núcleo geniculado lateral, que, a su vez, retransmite la información desde la cintilla óptica a la corteza visual, como se

expone en el capítulo 52. Las diferencias principales entre las células P y M son las siguientes:

1. Los campos receptores de células P son mucho más pequeños que los de las células M.
2. Los axones de las células P conducen impulsos con mucha mayor lentitud que las células M.
3. Las respuestas de las células P a los estímulos, especialmente a los estímulos de colores, pueden ser sostenidas, mientras que las respuestas de las células M son mucho más transitorias.
4. Las células P son, en general, sensibles al color de un estímulo, mientras que las células M no lo son.
5. Las células M son mucho más sensibles que las P a estímulos en blanco y negro de bajo contraste.

Las funciones principales de las células M y P son evidentes a partir de sus diferencias: las células P son muy sensibles a señales visuales que se relacionan con detalles finos y a diferentes colores, pero relativamente insensibles a señales de bajo contraste, mientras que las células M son muy sensibles a los estímulos de bajo contraste y a señales visuales en rápido movimiento.

Se ha descrito un tercer tipo de célula ganglionar de la retina fotosensible que contiene su propio fotorreceptor, la melanopsina.

Excitación de las células ganglionares Potenciales de acción continuos y espontáneos en las células ganglionares

Las células ganglionares son el punto de origen de las fibras largas que llegan al cerebro formando el nervio óptico.

Cuando no están estimuladas, envían impulsos continuos a una frecuencia que oscila entre 5 y 40 por segundo. A su vez, las señales visuales quedan superpuestas sobre esta actividad de fondo de las células ganglionares.

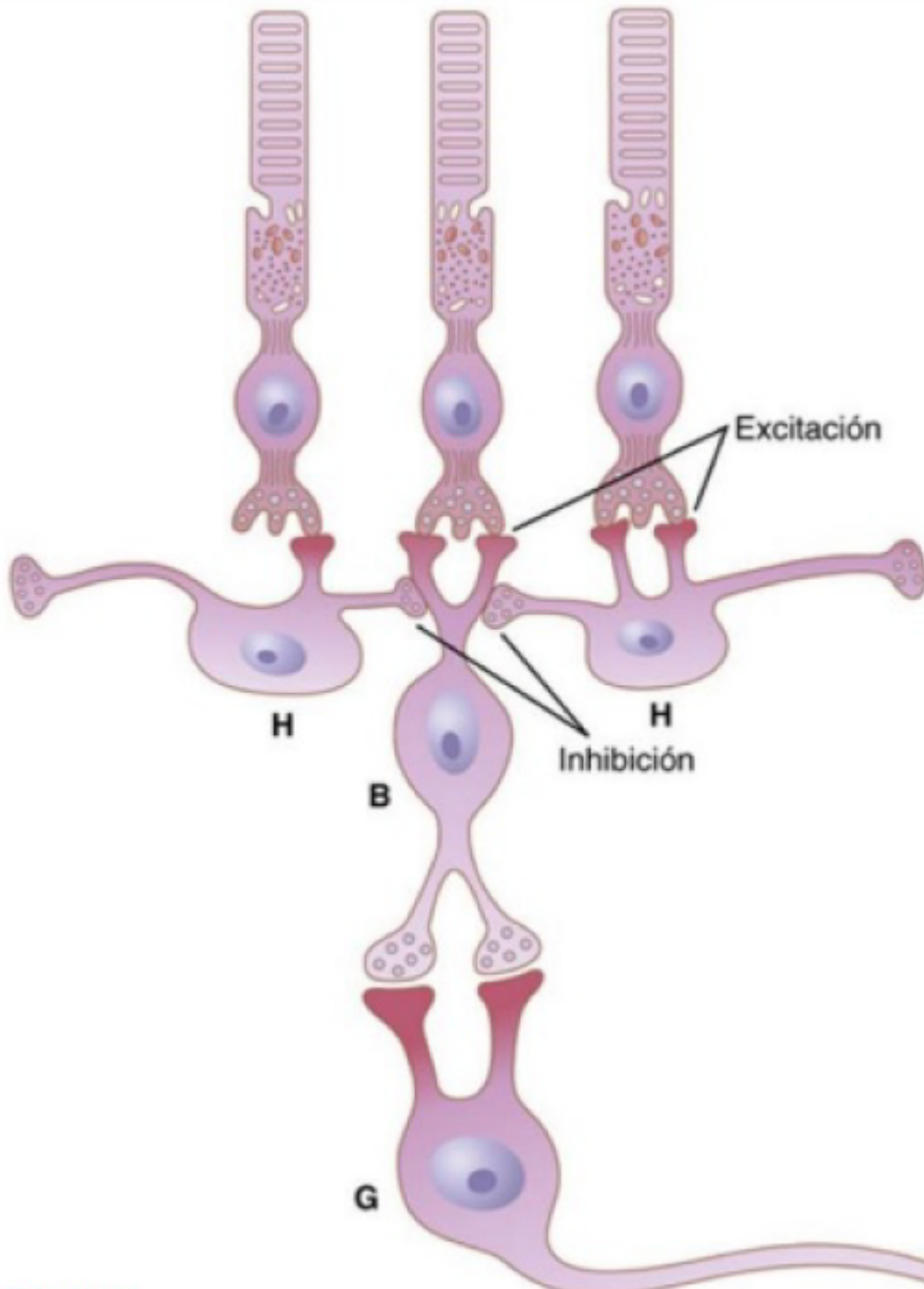
Transmisión de cambios en la intensidad lumínica: la respuesta «encendido-apagado»

Según se ha señalado antes, la excitación de muchas células ganglionares depende específicamente de los cambios en la intensidad de la luz. Las respuestas «encendido-apagado» y «apagado-encendido». Las direcciones contrarias de estas respuestas a la luz están ocasionadas por las células bipolares despolarizantes e hiperpolarizantes.

Transmisión de señales que indican los contrastes en la escena visual: cometido de la inhibición lateral

Cuando se aplica una iluminación uniforme a toda la retina y todos los fotorreceptores son estimulados por igual por la luz incidente, el tipo de célula ganglionar de contraste no está ni estimulada ni inhibida. La razón de esta

circunstancia estriba en que los impulsos transmitidos directamente desde los fotorreceptores a través de las células bipolares despolarizantes tienen un carácter excitador, mientras que los que siguen una transmisión lateral a través de las células bipolares hiperpolarizantes y también de las células horizontales sobre todo son inhibidores.



**FIGURA 51-15** Disposición típica de los bastones, las células horizontales (H), una célula bipolar (B) y una célula ganglionar (G) en la retina, que muestra la excitación en las sinapsis existentes entre los bastones y la célula bipolar y las células horizontales, pero la inhibición desde las células horizontales a la bipolar.

Transmisión de las señales de color por parte de las células Ganglionares

Una sola célula ganglionar puede ser estimulada por varios conos o únicamente por unos pocos. Cuando los tres tipos de conos, rojo, azul y verde, activan la misma célula ganglionar, la señal transmitida por ella es idéntica ante cualquier color del espectro. Por tanto, este elemento no cumple ninguna función en la detección de los diversos colores. Más bien, se trata de una señal «blanca».

En cambio, algunas células ganglionares reciben la excitación de un tipo de cono de un solo color, pero también la inhibición de un segundo tipo.

## BIBLIOGRAFIA

-Cita **APA**. **Hall**, J. E., & **Guyton**, A. C. (2016). **Guyton y Hall**: Compendio de fisiología médica (13a ed. --.). ...